П-161

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1968

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

П-161

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

596

Печатается по постановлению
редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

П54996
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

Ответственный редактор
член-корр. АН СССР *С. С. ШВАРЦ*

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
У Р А Л Ь С К И Й Ф И Л И А Л

ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

С. С. ШВАРЦ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ,
В. Н. БОЛЬШАКОВ, Р. И. БИРЛОВ

ОПЫТ РАЗРАБОТКИ МЕТОДИКИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НАПРАВЛЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЖИВОТНЫХ

В центре внимания современного эколога находится популяция. Закономерности динамики популяций во времени и пространстве есть отражение их приспособительных реакций на непрерывно меняющиеся условия среды. Приспособительные реакции популяции, с одной стороны, могут выражаться в изменении ее возрастной, генетической, половой структуры, в изменении цикличности периодических явлений и т. п., а с другой — в смене направления естественного отбора. Если в области изучения специфичности животных разного возраста, пола, поколений, микропопуляций достигнуты определенные успехи, то вопросам направленности отбора в природных популяциях со стороны экологов не уделяется еще должного внимания. Это в известной степени может быть объяснено отсутствием достаточно объективных методик, позволяющих уловить ход эволюционных преобразований популяций животных.

Изменение направления отбора, как следствие смены условий среды, приводит в конечном итоге к формированию популяций, обладающих новыми морфо-физиологическими характеристиками. Предвидеть пути становления животных будущих поколений по комплексу показателей — значит иметь ключ к сознательному изменению структуры популяций в нужную нам сторону.

Для экологической и морфо-физиологической характеристики природных популяций животных в настоящее время используются средние показатели. При этом принимаются во внимание возраст, пол и физиологическое состояние объектов изучения. Кроме средних показателей, иногда привлекается диапазон изменчивости изучаемых признаков (Никольский, Пикулева, 1958). Но ни средние показатели, ни диапазон изменчивости не дают представления о направлении развития популяции в текущий момент ее истории. По ним можно судить лишь о современном состоянии популяции, являющемся результатом ее длительного исторического развития, ее приспособления к конкретным условиям среды. Между тем, вряд ли можно сомневаться в том, что если в отдельных случаях относительная стабильность морфо-физиологических свойств популяции поддерживается отбором, то в других — популяция находится в процессе направленных преобразований. Разработка методов изучения этого процесса дала бы возможность подойти к исследованию таких вопросов, как продолжительность существования популяции в данных условиях среды, степень ее изоляции от соседних популяций, эффективность естественного отбора, скорость формирования специфических морфо-физиологических показателей и т. п.

При разработке методов решения поставленного вопроса мы исходили из следующих логических предпосылок. Если фиксируемое состояние популяции на данном этапе ее развития стабильно и эта стабильность поддерживается отбором, то изменчивость отдельных признаков животных данной популяции должна подчиняться закону нормального распределения, отклонения от средней — в сторону плюс- и минус-вариантов должны встречаться одинаково часто (в пределах статистических ошибок). Если же в текущий момент истории популяции отбор стремится изменить среднюю норму ее изменчивости, то кривые, характеризующие изменчивость отдельных признаков, не будут симметричными, так как прогрессивные (в данных условиях) варианты будут элиминироваться отбором в относительно меньшем числе и наоборот. Таким образом, изучение симметричности кривых изменчивости отдельных признаков дает основание для суждения о направлении отбора, т. е. дает возможность судить о том, в какой степени фиксируемые нами свойства популяции стабильны и каковы вероятные изменения популяции в будущем.

Для выражения асимметричности кривых распределения пользуются показателем косости A, который определяется по формуле

$$A = \frac{(x - \bar{x})^3}{n\,\sigma^3},$$

где $\bar{x}$ — среднее значение признака.

Если распределение вытянуто в сторону положительных значений, то $A > 0$, в противоположной ситуации $A < 0$ (максимально возможная асимметрия ± 1). Достоверность A вычисляется по формуле

$$t = \frac{A}{m}, \text{ где } m = \sqrt{\frac{6}{n}}.$$

Анализ нашего материала показал, что в природе, наряду с симметричными кривыми, весьма часто встречаются и асимметричные. Последнее может свидетельствовать о том, что популяция в текущий момент ее истории находится в состоянии направляемого отбором преобразования.

Учитывая, что подобный подход к оценке биологических особенностей природных популяций применяется впервые, в качестве объектов исследования были выбраны хорошо изученные в нашей лаборатории виды грызунов и птиц (полевка-экономка, узкочерепная полевка, полевка Миддендорфа, красная полевка, водяная крыса, ондатра, полярная и речная крачки и желтая трясогузка).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Наши материалы по грызунам субарктических популяций сведены в табл. 1. Их анализ мы начнем с данных по относительному весу сердца. В ряде работ сотрудников нашей лаборатории (Шварц, 1959, 1963; Копеин, 1959; Большаков, 1962) показано, что у наиболее полно приспособившегося к обитанию в условиях Субарктики грызуна — обского лемминга — относительный вес сердца значительно больше, чем у южных грызунов сопоставимых размеров. Из других грызунов Субарктики сердечный индекс повышен только у полевки Миддендорфа, а у остальных видов он не больше, чем у южных форм. Отсюда можно предполагать, что у более молодых колонизаторов тундры процесс увеличения сердца еще не завершился и идет в настоящее время. Если наше предположение правильно, то распределение относительного веса сердца должно

Таблица 1

Распределение различных признаков у грызунов Субарктики

Показатель		*M. oeconomus*	*M. gregalis*	*M. middendorfi*	*C. rutilus*	*A. terrestris*	*O. zibethica*
Относительный вес сердца, ‰	n	252	363	114	197	84	130
	$\bar{x}$	5,2 ±0,05	5,8 ±0,05	6,4 ±0,11	7,3 ±0,08	4,2 ±0,05	3,8 ±0,02
	A	+0,53±0,15	+0,58±0,12	+0,90±0,23	+0,48 ±0,17	+0,21±0,27	+ 0,85±0,21
	t_A	3,5	4,8	3,91	2,8	0,78	4,05
Относительный вес печени, ‰	n	270	360	109	192	86	127
	$\bar{x}$	55,4±0,7	52,9±0,5	51,4±0,8	56,0 ±0,8	40,6 ±0,9	36,4 ±0,63
	A	+0,15±0,15	+0,30±0,13	+0,12±0,23	+0,022±0,18	+ 0,69±0,26	+0,07±0,22
	t_A	1,0	2,3	0,5	0,12	2,6	56
Количество эмбрионов	n	138	150	48	53	47	56
	$\bar{x}$	7,63±0,16	9,05±0,19	7,71±0,28	8,21 ±0,28	9,12±0,22	9,11±0,26
	A	—0,15±0,21	±0,026±0,2	+0,92±0,35	+0,84 ±0,34	+0,47±0,36	+0,33±0,33
	t_A	0,71	0,13	2,63	2,47	1,34	1,0

Таблица 2

Меры косости *A* кривых распределения общего веса и индексов внутренних органов у полярной крачки
(S. paradisaea Pontopp.*)*

Показатель	n	M	A	t_A
Остров Каменный (74° с. ш.)				
Вес тела, *г*	65	109,0±0,89	+0,58±0,34	1,7
Индекс сердца, ‰	66	14,6±0,16	+0,55±0,3	1,83
Индекс печени, ‰	65	52,6±0,6	+0,28±0,3	0,93
Южный Ямал (67° с. ш.)				
Вес тела, *г*	24	94,0±1,26	—0,47±0,5	0,94
Индекс сердца, ‰	24	13,2±0,26	+0,35±0,5	0,7
Индекс печени, ‰	22	44,2±1,2	+0,33±0,52	0,63

быть асимметричным и вытянуто в сторону положительных значений. Как видно из табл. 1, у всех видов показатель асимметрии *A* положителен и, за исключением одного вида, асимметричность распределения достоверна.

Все сказанное в отношении мышевидных грызунов справедливо и для птиц. В условиях Субарктики асимметрия относительного веса сердца у двух изученных нами видов положительна. Причем у желтой трясогузки достоверность ее очень высокая (табл. 2 и 3).

Таблица 3

Меры косости *A* кривых распределения общего веса и индексов внутренних органов у желтой трясогузки *Motacilla flava* L.
(окрестности пос. Лабытнанги)

Показатель	*n*	*M*	*A*	t_A
Вес тела, *г*	58	16,8±0,13	+0,60±0,1	6,0
Индекс сердца, ‰	45	14,3±0,22	+0,56±0,12	4,7
Индекс печени, ‰	44	48,0±3,3	−0,17±0,37	0,46

Столь же показательны и данные по географической изменчивости меры косости. При изучении географической изменчивости индекса сердца у красной полевки на Урале — от наиболее южных до наиболее северных популяций — были показаны закономерные изменения этого признака. Так, красные полевки севера таежной и тундровой зон отли-

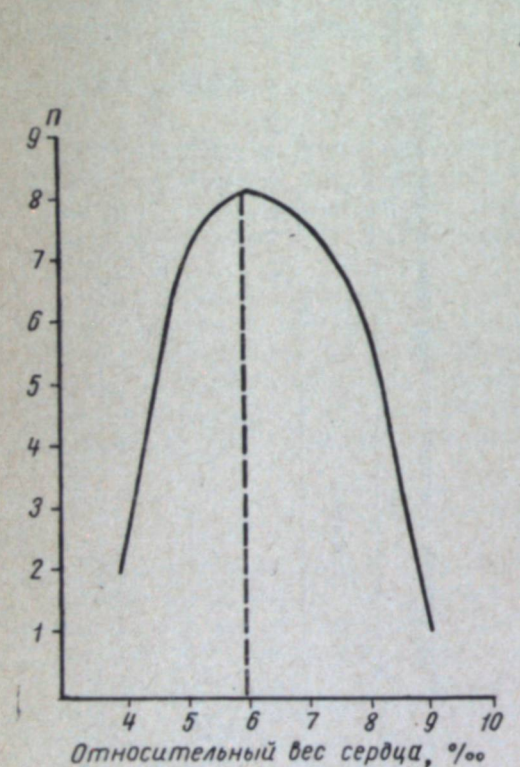


Рис. 1. Распределение относительного веса сердца *Clethrionomys rutilus* (самцы из северной тайги, 61—63° с. ш.).
n=44; M=6,2; A=+0,96±0,12; t_A=8,0.

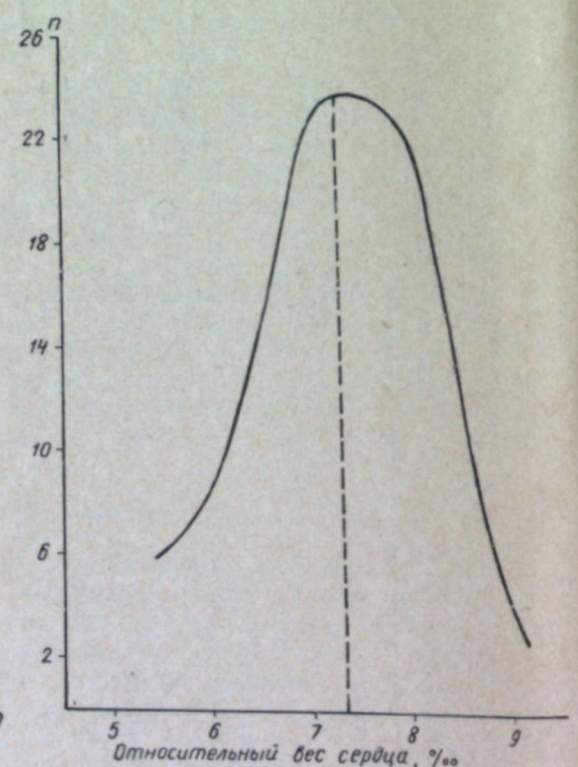


Рис. 2. Распределение относительного веса сердца *Cl. rutilus* (самцы, п-ов Ямал).
n=197; M=7,3; A=+0,48±0,17; t_A=2,8.

Таблица 4

Относительный вес печени некоторых видов птиц, млекопитающих и амфибий субарктических и более южных популяций, ‰
(по данным С. С. Шварца, 1959; Л. Н. Добринского, 1962, В. Е. Берегового, 1963)

Вид	Север	Юг
Птицы		
Anas penelope	32,8	17,1
A. platyrhyncha	35,0	29,7
Larus ridibundus	37,2	35,4
Aesalon columbarius	28,0	24,4
Corvus corone	40,2	36,2
Pica pica	29,3	32,0
Motacilla alba	42,8	37,4
M. citreola	47,9	39,6
M. flava	48,8	33,2
Acrocephalus schoenobaenus	62,2	41,6
Turdus pilaris	54,1	33,2
T. musicus	48,9	38,8
Oenanthe oenanthe	48,1	35,8
Luscinia svecica	42,8	34,3
Riparia riparia	54,3	34,3
Accipiter gentilis	28,0	24,4
Млекопитающие		
Sorex araneus	69,0	60,3
Microtus oeconomus	63,0	53,0
Clethrionomys rutilus	64,0	58,0
Амфибии		
Rana terrestris	76,0	33,7
Hynobius Keyserlingi	147,0	91,0

чаются большим сердечным индексом (Большаков, 1962, 1965). При изучении косости оказалось, что у красных полевок севера таежной зоны (Коми АССР) A=+0,96 при достоверности 8,0, у тундровых полевок, соответственно, +0,48 и 2,8 (рис. 1 и 2). Таким образом, отбор у красных полевок, обитающих вблизи северной границы ареала, идет по пути сохранения особей с наиболее крупным сердцем.

Рассматривая в интересующем нас плане другой признак — относительный вес печени,— необходимо иметь в виду характер географической изменчивости этого показателя. Многочисленные специальные наблюдения сотрудников нашей лаборатории показали, что почти без исключения у всех изученных наземных позвоночных (млекопитающих, птиц, амфибий) с продвижением на север индекс печени возрастает (Шварц, 1963; Добринский, 1962; Береговой, 1963). Данные табл. 4 подтверждают сказанное и позволяют считать повышенный относительный вес печени одной из наиболее четко выраженных особенностей животных субарктических популяций. В данном случае можно предполагать, что мы имеем дело со стабилизировавшимся признаком, распределение которого должно быть близким к нормальному. Обращаясь к табл. 1, мы видим, что у четырех видов симметричность распределения почти идеальная (ондатра, красная полевка, полевка Миддендорфа, полевка-экономка), у одного вида (узкочерепная полевка) отмечается положительная асимметрия, но выражена она довольно слабо

($A=+0{,}3$) и лишь для водяной крысы характерна положительная косость, достоверность которой довольно высокая ($t=2{,}6$).

У птиц как на юге, так и на севере распределение относительного веса печени практически нормальное (см. табл. 2 и 3).

У большинства грызунов в условиях Субарктики повышается плодовитость. В качестве примера можно указать на красную полевку, у которой увеличение плодовитости на Севере четко выражено (на одну

Рис. 3. Распределение количества эмбрионов *Cl. rutilus* (юг).
$M=6{,}84$; $A=+0{,}44\pm0{,}56$; $t_A=0{,}79$.

Рис. 4. Распределение количества эмбрионов *Cl. rutilus* (север).
$M=8{,}21$; $A=+0{,}84\pm0{,}34$; $t_A=2{,}47$.

самку 6,84 эмбриона — юг, 8,21 — север). Это может свидетельствовать о том, что приспособление красной полевки к условиям существования на Крайнем Севере идет по линии увеличения плодовитости. Изучение косости показывает, что данный процесс еще не завершен. Для сравнения нами взяты красные полевки из Башкирии и с п-ова Ямал (рис. 3 и 4). Если у башкирских полевок «косость» невелика ($A=+0{,}44$), а ошибка даже превышает значение этого показателя ($\pm0{,}56$), то данные, полученные для ямальских полевок, в достаточной мере достоверны ($A=+0{,}84$, $t=2{,}47$).

У видов, отличающихся в условиях севера наиболее высокой плодовитостью (см. табл. 1), асимметрия отсутствует, а у других она положительная. В первом случае мы вправе говорить о стабилизации этого признака, во втором — о том, что значение признака увеличилось, но еще не достигло оптимального уровня для данных условий. И здесь теоретические предпосылки полностью согласуются с фактами. В связи с этим следует отметить, что у видов, отличающихся на севере максимальной плодовитостью и нормальным распределением количества эмбрионов, в более южных широтах плодовитость значительно ниже, а асимметрия рассматриваемого показателя (рис. 5, 6) отрицательная.

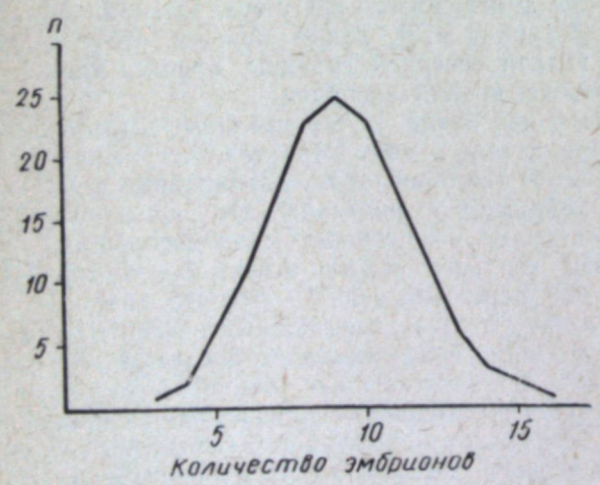


Рис. 5. Распределение количества эмбрионов *M. gregalis* (север).
$M=9{,}05$; $A=+0{,}02\pm0{,}2$; $t_A=0{,}13$.

Подвержен географической изменчивости не только показатель асимметрии распределения относительного веса внутренних органов, но и такого признака, как вес тела. Подтвердим сказанное двумя примерами. Показатель асимметрии для общего веса тела полярных крачек с о-ва Каменного (74° с. ш.) равен +0,58, а для этого же признака птиц из района фактории Хадыты (67° с. ш.) он равен — 0,47. Это показывает, что среди крачек первой популяции особи, вес котрых отклоняется в большую сторону от среднего значения, встречаются чаще, чем особи с отклонениями данного показателя в меньшую сторону. Для крачек более южной — хадытинской популяции характерна противоположная картина. Биологический смысл отмеченного факта может быть истолкован следующим образом. В популяции, наряду с массой особей, имеющих значение изучаемого признака, близкое к его среднему арифметическому, встречается небольшое количество птиц, уклоняющихся в меньшую или большую стороны — тех и других примерно поровну (нормальный закон распределения). В тех случаях, когда крупные размеры дают птицам какие-либо преимущества в борьбе за существование, отбором будут отсеиваться наиболее мелкие особи. В этом случае кривая распределения будет иметь положительную косость ($A>0$).

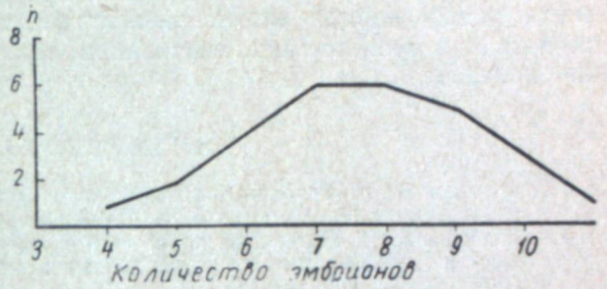


Рис. 6. Распределение количества эмбрионов у *M. gregalis* (юг).
$M=7{,}7$; $A=-0{,}84\pm0{,}44$; $t_A=1{,}91$.

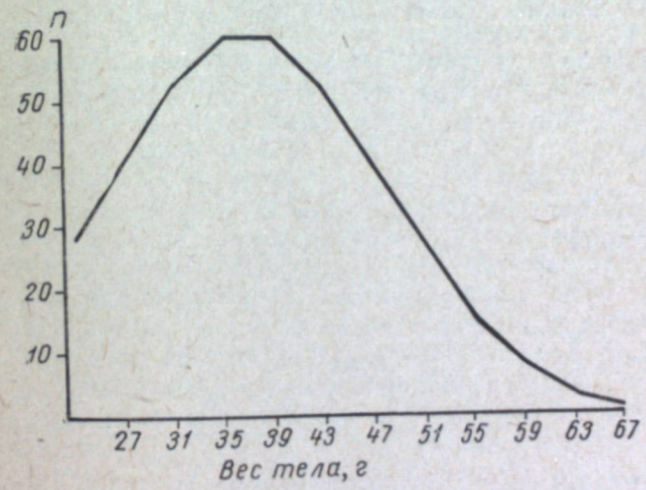


Рис. 7. Распределение веса тела у *M. gregalis* (север).
$n=442$; $M=36{,}7$; $A=+0{,}64\pm0{,}12$; $t_A=5{,}33$.

В противоположной ситуации, когда отбор действует в направлении элиминации более крупных особей (мелкие птицы сохраняются), $A<0$ (отрицательная косость).

Не менее показательны и данные по узкочерепной полевке. Средний вес тела у зверьков южной популяции составляет 33,88 *г*, мера косости этого признака равна — 0,34±0,32 (при достоверности 1,1). В то же время полевки, обитающие у северной границы их ареала, обладают более высоким общим весом тела (36,7 *г*), а асимметричность его распределения положительна (рис. 7).

РЕЗЮМЕ

Предварительные результаты изучения направления изменчивости отдельных признаков животных диких популяций позволяют нам гово-

рить о том, что рекомендуемый метод может быть использован для исследования самых первых стадий микроэволюционного процесса, а также темпов преобразования популяций в разных условиях среды. Создается также возможность для выяснения вопроса о скорости эволюционных изменений отдельных признаков животных. С другой стороны, описанный метод может иметь важное значение и при решении некоторых практических вопросов. В частности, он дает возможность обнаружить самые первые морфо-физиологические сдвиги, происходящие у животных в процессе акклиматизации, еще до того, как изменятся средние показатели.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н. Закономерности индивидуальной и географической изменчивости полевок рода *Clethrionomys*. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1962.

Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 38.

Береговой В. Е. Закономерности географической изменчивости и внутривидовая систематика птиц (на примере трех видов рода *Motacilla*). (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1963.

Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1962.

Копеин К. И. Некоторые интерьерные особенности большой узкочерепной полевки и обского лемминга.— Тр. Уральского отд. МОИП, 1959, вып. 2.

Никольский Г. В., Пикулева В. А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 7.

Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно Micromammalia) к условиям существования в Субарктике.— Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1963, вып. 33.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 61 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

В. Н. ПАВЛИНИН

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИКИ ПОДВИДОВ БЕЛКИ ОБЫКНОВЕННОЙ

Белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris* L.) представляет интересный объект для экспериментального изучения. Этот вид полиморфен, причем полиморфизм у него географически четко так выражен, а отдельные подвиды настолько морфологически обособлены, что невольно возникает сомнение в правомерности выделения их в ранг подвидов, а не самостоятельных видов. Последнее зависит от точки зрения исследователя на то, что́ признать за критерий вида. Если считать, что нескрещиваемость не является обязательным признаком вида, а достаточны только два — морфологический хиатус и самостоятельный ареал,— то такие, к примеру, формы белок, как телеутка и курганская, могут вполне определяться как отдельные виды. Стоит подчеркнуть, что у отдельных рас белок и разные исторические судьбы.

Первыми экспериментально изучали белок разных подвидов М. П. Распопов и Ю. А. Исаков (1935), проводившие исследования в Московском зоопарке под руководством П. А. Мантейфеля. Но их, насколько можно судить по опубликованным материалам, морфологические признаки интересовали мало, в то время как в нашей работе их изучение занимает центральное место. Некоторые итоги наших исследований опубликованы (Павлинин, 1964, 1966). В настоящей статье мы сообщаем ряд новых данных и делаем попытку обобщить материалы, полученные на первом этапе исследований. Пользуясь случаем, благодарим за помощь в работе лаборантов Л. К. Яшкову и Л. К. Мокрушину, аспиранта М. В. Михалева и рабочую А. Е. Мокшину.

СКРЕЩИВАЕМОСТЬ РАЗНЫХ ПОДВИДОВ БЕЛОК

За два года работы, к началу весны 1965 г., в нашем виварии получено 11 метисных приплодов[1]. Из табл. 1 видно, что самки телеутки дали потомство от самцов всех трех имеющихся в виварии форм белок: среднеуральской, восточносибирской и курганской; восточносибирские белки дали потомство только от самцов среднеуральских; из двух самок курганских белок три приплода дала одна (Тайкая): два от одного и того же среднеуральского самца и последний от телеутки; среднеуральская самка принесла бельчат два раза (от курганского и метисного самцов); и, наконец, получено потомство от метисов (сестры и брата), родившихся от курганской и среднеуральской. Пока не удалось полу-

[1] Происхождение племенного материала: *Sciurus vulgaris exalbidus* Pallas — Казахстан, *S. v. baschkiricus* Ognev — из-под г. Свердловска, *S. v. golzmajeri* — Курганская область, *S. v. jenissejensis* Ognev — из-под г. Иркутска.

Таблица 1

Результаты скрещивания белок

Самка × самец	Дата спаривания	Дата щенения	Родилось молодых	
			самок	самцов
Sciurus vulgaris				
exalbidus (Неутомимая) × *baschkiricus* (Брат)	29/IV 1963 г.	7—8/VI	—	1
exalbidus (Неутомимая) × *jenissejensis* (Черный)	20/IV 1964 г.	4—5/VI	3	2
exalbidus (Южанка) × *golzmajeri* (Тоболяк)	2—3/II 1964 г.	12/III	2	—
golzmajeri (Тайкая) × *baschkiricus* (Брат)	Около 20/I 1964 г.	Около 29/II	1	2
golzmajeri (Тайкая) × *baschkiricus* (Брат)	Около 15/III 1964 г.	24/IV	2	4
jenissejensis (Каштанка) × *baschkiricus* (Брат)	25—26/IV 1964 г.	5—6/VI	1	4
jenissejensis (Иркутянка) × *baschkiricus* (Хитрый)*	12—14/V 1964 г.	24/VI	2	1
baschkiricus (Сестра) × *golzmajeri* (Тоболяк)	17—18/II 1964 г.	27/III	3	2
baschkiricus (Сестра) × метис *golzmajeri* (Белохвостый)**	27—28/I 1965 г.	8—9/III	5	1
golzmajeri (Тайкая) × *exalbidus* (Приветливый)	13—14/II 1965 г.	26—27/III	4	2
Венера (метис) × Апрель (метис) ***	24—25/II 1965 г.	6/VI	—	2

* Сын Сестры и Брата, родился в виварии.
** Сын Неутомимой и Брата, родился в виварии.
*** Сын и дочь Тайкой и Брата.

чить приплодов от следующих сочетаний пар: курганская × восточносибирская, восточносибирская × телеутка, восточносибирская × курганская, среднеуральская × телеутка и среднеуральская × восточносибирская[1]. Но едва ли это результат их биологической несовместимости.

Телеутки были отловлены в октябре 1962 г., стали спариваться между собой в первый же сезон размножения (в конце февраля 1963 г.). Правда, самец по кличке Приветливый не выявлял своих самцовых способностей очень долго: впервые потомство от него получено только в феврале 1965 г., т. е. спустя почти два года после прибытия в наш виварий. Быстро нашли «контакт» телеутка и среднеуральская белка по кличке Брат (он в неволе с июня 1959 г., был взят из гнезда совсем маленьким, к нам в виварий привезен 11 марта 1963 г.): успешный койтус произошел 29 апреля 1963 г., т. е. спустя всего около 50 дней после совместного существования. Несколько больше доместикационный период длился у восточносибирских белок: из г. Иркутска (отловлены у оз. Байкал в октябре 1963 г.) в виварий они привезены 25 декабря 1963 г., первое спаривание (с самкой телеуткой) произошло 20 апреля 1964 г., а два последующих (две самки со среднеуральскими самцами), соответственно, 25—26 апреля и 12—14 мая того же года. Восточносибирские белки «пропустили» январско-мартовский период размножения.

[1] В мае 1964 г. мы привезли в виварий четыре персидских белки (*S. percicus anomalus* Gmelin) из Закаталинского района Азербайджанской ССР. Подсадка к самцу этого вида самок обыкновенной белки в состоянии явной охоты и, наоборот,— к самкам самцов в период гона показала сексуальную индифферентность между ними.

Доместикационный период курганских белок длился очень долго — от 9 до 12 месяцев. Этот подвид белки завезен 18 февраля 1963 г., а первое спаривание (со среднеуральским самцом по кличке Брат) состоялось только 20 января 1964 г., второе (курганского самца с телеуткой) — 2—3 февраля 1964 г. и третье (того же самца со среднеуральской самкой) — 17—18 февраля 1964 г. К курганским белкам в период размножения неоднократно подсаживались белки других географических рас в состоянии течки, но длительное время безрезультатно. Белки из боров Курганской области отличаются от других форм и рядом иных особенностей, в частности, голосом и отношением к «беличьему» колесу.

Мы отмечали факт спаривания телеутки Неутомимой с ее сыном метисом Белохвостым, который вскоре после койтуса, в тот же день, был заменен самцом из района оз. Байкал по кличке Черный. Спаривания между последним и Неутомимой наблюдать не удалось, но после выяснилось, что оно состоялось: самка принесла бельчат, которые все имели явные признаки восточносибирской белки. Следовательно, такое близкородственное спаривание, как между матерью и сыном, у белок возможно. Правда, от них не получилось потомство, что можно объяснить разными причинами. Как принято считать, спаривание у белок происходит несколько раз в течение дня (Огнев, 1940). Аналогичное наблюдали и мы. Такие факты, как неудачное первое спаривание с Белохвостым и удачное последующее спаривание с Черным дают основание предполагать, что овуляция у белки провоцированная. Показателем того, что койтусы закончились оплодотворением яйцеклеток, может служить, по-видимому, образование вагинальной пробки. Так, после спаривания Неутомимой с Братом 29 апреля 1963 г. у самки тут же образовалась вагинальная пробка белого цвета, конец которой сильно выдавался наружу. Пробка была полужидкой консистенции и состояла из отдельных склеившихся капель — порций эякулята. Последующих спариваний уже не было, самец быстро перестал обращать внимание на самку. От этой пары, как показано в табл. 1, приплод был получен.

Неудачное спаривание матери с сыном можно объяснить и его бесплодием как результатом метизации (20 апреля 1964 г. Белохвостому было уже более 9 месяцев), которое если и было, то только временное, так как в возрасте 1 года 8 месяцев, в конце января 1965 г., он успешно спарился со среднеуральской белкой Сестрой — сестрой его отца (белки Брат и Сестра взяты из одного гнезда). Но мы склонны придерживаться первого объяснения

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ. ФЕНОМЕНАЛЬНЫЙ СЛУЧАЙ ОКРАСКИ МЕТИСНЫХ БЕЛЬЧАТ

Частичная характеристика метисного потомства нами была дана ранее (Павлинин, 1965). Поэтому здесь покажем только новые материалы, начиная с третьего приплода, так как новых данных по первому и второму приплодам нет. Белка от первой пары (телеутка × среднеуральская) по кличке Белохвостый по-прежнему живет в виварии, и, как мы отмечали выше, в начале 1965 г. самка, покрытая этим самцом, родила бельчат. Вес Белохвостого с возрастом изменялся следующим образом: в возрасте 29 дней 100 *г*, 61 дня 225, 90 дней 270, 149 дней 308 и 154 дней 373 *г* (это максимальный вес); таким образом, увеличение веса тела продолжалось до 5 месяцев. А второй приплод погиб вскоре после рождения.

Приплод третий: курганская × среднеуральская. Мать Тайкая, отец Брат. Шесть бельчат, две самки и четыре самца, родились 24 апреля 1964 г. Из табл. 2 видно, что их вес увеличивался до 5 месяцев; все ме-

Таблица 2

Изменение веса бельчат с возрастом
(вес матери 460, отца 280 *г*)

Возраст, дни	Самец	Самец	Самец	Самка	Самка
24	82	74	76	76	74
33	122	112	112	112	106
46	172	156	160	160	154
55	230	196	206	204	202
65	272	230	240	244	240
88	—	350*	—	—	—
164	366	—	302	316	298
198	334	—	292	288	280
277	350	—	—	290	290
283	420	—	—	318	304

* 23 июля 1964 г. забит для исследования. Другой бельчонок, забитый 25 мая, весил 98 *г* (в возрасте 24 дней его вес был 74 *г*).

тисные зверьки были крупнее отца, но мельче матери; размеров отца бельчата достигли в возрасте немногим более двух месяцев. Длина остевых волос у метисов была больше, чем у их родителей[1] (у последних — одинакова). По толщине остей бельчата занимали срединное положение

Таблица 3

Характеристика волосяного покрова метисных бельчат и их родителей

Показатель	Мать (Тайкая)	Отец (Брат)	Бельчата		
			Венера	Злюка	Апрель
Остевые волосы					
Длина, *мм*	24,3	24,2	29,5	24,7	27,0
Толщина, *мк*	—	—	—	—	—
в самой широкой части	23,0	22,6	21,6	22,5	21,8
в самой узкой части	16,7	15,9	15,4	15,3	15,6
Коэффициент мягкости	0,95	0,93	0,73	0,92	0,80
Пуховые волосы					
Естественная длина, *мм*	14,5	15,8	15,0	15,2	15,0
Истинная длина, *мм*	16,1	16,7	16,3	16,4	16,2
Толщина, *мк*	—	—	—	—	—
в середине	5,3	5,0	5,0	5,0	5,4
внизу	2,0	2,4	2,0	2,0	2,0
Коэффициент извитости	1,11	1,06	1,08	1,08	1,08
Разница в длине остевых и пуховых, *мм*	9,8	8,4	14,5	9,5	12,0

между матерью и отцом, но коэффициент мягкости, т. е. отношение толщины волос в микронах к их длине в миллиметрах, у двух зверьков был ниже, чем у родителей. По таким показателям, как естественная и истинная длина пуховых волос и коэффициент извитости, метисные зверьки также занимали промежуточное положение. Толщина пуховых волос практически такая же, как у родителей. По разнице в длине остевых и

[1] В пробе было по 25 волос каждой категории. Пробы взяты в декабре 1964 г. с задней части спины.

пуховых волос два бельчонка отличались более высокими показателями. Таким образом, положительным результатом метизации является более пышный волосяной покров у бельчат, образованный, правда, за счет рослой ости при той же высоте подпуши (табл. 3).

В возрасте около 20 дней бельчата уже покрыты светло-серыми волосами, рыжие тона развиты слабо, они имеются только пятнами на спине и на голове. Уже есть короткие ушные кисточки буроватого цвета. На носу — короткая темная полоска. Зверьки очень пугливые. Еще слепые. В месячном возрасте общая окраска очень светлая. Слабая горболысость выражена не у всех бельчат. Светло-рыжие волосы есть на лбу, затылке, около ушей, над глазами и на концах передних лап. Белое поле на череве большое. Светло-серое со спины переходит на основание хвоста (примерно 4 *см* в длину, длина хвоста 110—128 *мм*); далее за серым хвост рыже-серый, потом рыжина перемешивается с черным, к концу рыжее постепенно исчезает и самый кончик — черный. Форма конца хвоста клиновидная, длина волос здесь 25 *мм*; снизу хвост еще голый по всей своей длине, исключая основание, которое кругом покрыто светло-серыми волосами. Волосы блестящие, упругие, лежат плотно. Ушные кисточки высотой до 15 *мм*, темно-бурые, рыжее только на кончиках волос (этот признак — от отца). Наружный край задней ступни черный, чернота захватывает и значительную часть ступни. Нижняя поверхность задней ступни почти вся опушена, передней — голая. Когда их берут в руки, они молчат и еще не кусаются, но все время пытаются выбраться. В гнезде лежали сверху подстилки, но потревоженные вскоре все закопались в нее. Глаза уже открыты.

Бельчата в три месяца сохраняют серую окраску. Зверек, забитый в этом возрасте, имел окраску (она типична для всех остальных бельчат этого выводка, исключая рыжую полосу у описываемого), отличную от окраски родителей в соответствующем возрасте. Это случай беспрецедентный. Весь верх тела от ушей до основной части хвоста серого цвета средней интенсивности, по хребту очень слабая, едва заметная желтизна, интенсивно развитая у курганских белок летом. Граница между серыми боками и большим белым низом выражена четко. Серые тона есть на морде и голове, здесь же присутствуют светло-рыжие; последние есть также на наружной стороне передних лап и немного — на задних (около ступни и на пальцах), вокруг ушей и на самих ушах. Волосы пухлявые, детские. Ушные кисточки длиной 45 *мм*, темно-бурые с рыжеватыми, слабо заметными кончиками; волосы кисточек растут только на вершинной части уха. Кисточка на левом ухе короче и реже, а часть волос в ней депигментирована. Вибриссы на морде черные, а на передних лапах — светлые. Хвост по окраске, как у среднеуральской белки (отца), рыжие зоны развиты сильно. Мездра на спине шкурки черная. Зверек в состоянии линьки, но на том участке, где когда-то был вырван большой клок волос, мездра оказалась белой, здесь выросли темно-рыжие волосы.

В возрасте семи месяцев летняя серая окраска перешла в серую же зимнюю. Вот характеристика одной из молодых белок, забитой 23 ноября 1964 г. Общая окраска светло-серая с легкой рябью. Лапы и самая задняя часть туловища немного темнее, но далеко не темно-серые; так же окрашена и основная часть хвоста (включая и низ ее). На боках тела, к границе белого черева (оно занимает весь низ от губ до конца тела), серая окраска бледнеет. Горболысости нет и признаков. Концы передних лап — светло-желтые, ступни задних — темно-серые с легкой желтизной, края их черно-бурые. Незначительная желтизна есть на морде, лбу и в основании ушей, но меньше, чем на концах передних лап. На

Таблица 4

Характеристика метисных бельчат

Пол, дата вскрытия, возраст, дни	Длина, мм: тела	уха	хвоста	задней ступни	Вес тела, г	Относительный вес, ‰: сердца	печени	почек	надпочечников	селезенки	легких	Длина кишечника, мм	Упитанность	Витамин А, мг %	Hb, %	Эритроциты	Лейкоциты	Йодное число жира: подкожного	внутреннего
Тайкая × Брат																			
♂, 25/V 1964 г.;	32	152	220	107	47,6	98	4,1	26,5	3,4	0,10	1,53	13,7	89	Хорошая	6,3	69	4 570 000	4060	—
♂, 23/VII 1964 г.;	90	215	32	180	63	350	5,1	31,2	3,0	—	0,9	6,9	131	Очень жирный	8,0	54	5 120 000	4000	90,0	101,4
♂, 23/XI 1964 г.;	213	225	35	190	63	290	7,1	26,5	4,2	0,17	0,69	8,0	100	Хорошая	22,8	—	—	—	—	—
Сестра × Тоболяк																			
♀, 26/V 1964 г.;	61	185	31,4	170	59,5	185	7,0	32,9	3,2	0,19	0,54	8,1	108	Хорошая	5,0	71	8 080 000	5260	—	—
♂, 22/VII 1964 г.;	116	225	35	155	66,0	318	6,2	26,1	3,4	—	0,94	6,1	108	Хорошая	19,1	56	6 760 000	4900	—	91,4
♀, 4/IX 1964 г.;	160	230	37	180	63,0	253,5	8,5	22,5	4,34	0,43	0,59	8,3	110	Слабая	23,0	—	—	—	—	—
Южанка × Тоболяк																			
♀, 6/IV 1964 г.;	25	125	20	100	43,0	70,4	9,1	35,5	6,39	0,71	1,42	19,6	71	Очень жирная	7,5	—	—	—	—	—
♂, 6/IV 1964 г.;	25	125	20	102	42	74,0	6,4	56,7	5,81	0,94	1,62	17,8	76	Очень жирный	8,0	—	—	—	—	—
Неутомимая × Черный																			
♂, 24/VII 1964 г.;	50	172	30	149	57	134	8,2	35,8	4,4	—	1,49	11,9	94	Очень жирный	2,7	—	—	—	—	93,0
Каштанка × Брат																			
♂, 29/VII 1964 г.;	55	155	25	136	56	106,5	7,0	30,0	3,75	—	1,13	11,3	95	Средняя	3,8	54	5 120 000	4000	—	—
Иркутянка × Хитрый																			
♀, 1/VIII 1964 г.;	37	150	25	127	55	109,2	5,5	24,7	3,2	—	1,83	12,8	70	Жирная	3,7	58	4 470 000	4320	—	—

носу — короткая темная продольная полоска. Ушные кисточки большие, длина их 55 *мм*, окраска темно-бурая с желтоватыми кончиками. Хвост опушен слабо (заметно слабее пышного хвоста курганских белок) темно-бурыми волосами с рыжиной; длинные волосы хвоста имеют три зоны окраски: основание серое, следующая зона желто-ржавая (ширина ~15 *мм*) и вершинная — черно-бурая, а концевые волосы имеют четвертую зону: за черно-бурой (ширина ~30 *мм*) следует снова желто-ржавая (ширина ее ~10 *мм*). Это, собственно, хвост среднеуральской белки, хотя у отца он выглядит несколько по-иному (пример подвидового атавизма). И вся желтизна в окраске отдельных частей тела — тоже от среднеуральских (в том числе и от отца).

У курганских белок зимой желтых или желто-ржавых тонов в окраске нет; у них наружный край задней ступни значительно светлее, чем у метисов, у которых волосы здесь черно-бурые (признак отца). Метисы зимой имеют иную окраску, чем их родители: у курганских она светлая серо-пепельная, у среднеуральских — интенсивно серая с небольшой горболысостью (есть, конечно, разные вариации), а у их бельчат — голубоватая (дымчатая), на наш взгляд более красивая.

Мы хотели бы обратить внимание на два обстоятельства (табл. 4): на увеличение индекса сердца с возрастом — пример «эргонтических корреляций» (Шмальгаузен, 1942) и на увеличение содержания витамина А в печени бельчат с возрастом. Это может указывать или на то, что у совсем молодых зверьков еще не совершенны «механизмы», вырабатывающие витамин, или на высокую потребность растущего организма в витамине, или, наконец, здесь сказывается и первое и второе. Обращает на себя внимание сравнительно высокое содержание витамина А у бельчат месячного возраста, когда они еще кормятся молоком матери.

Таблица 5

Изменение веса бельчат с возрастом, *г*
(вес матери 270, отца 400 *г*)

Возраст, дни	Самец	Самец	Самка	Самка
23	74	68	72	68
38	116	110	120	112
72	290	242	294	270
83	322	276	322	286
102	336	274	324	284
114	390	318	360	318
116	—	318 *	—	—
170	—	—	253 **	—
204	366	—	—	376
238	330	—	—	324
267	327	—	—	332
321	362	—	—	360

* Забит 27 июля 1964 г.
** Забит 4 сентября 1964 г.

Приплод четвертый: среднеуральская × курганская. Мать Сестра, отец Тоболяк. Это вариант спаривания обратный предыдущему. 27 марта 1964 г. родилось пять бельчат (три самки и два самца). Вес зверьков, как показывают материалы табл. 5, увеличивался у самцов до четырех, у самок почти до семи месяцев; как и в предыдущем варианте спаривания (курганская × среднеуральская), метисные бельчата были крупнее среднеуральского родителя, но мельче курганского; размеров матери

П 54996
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

(представитель мелкого подвида) зверьки достигли в возрасте 2,5 месяца, как и в обратном варианте.

У метисов длина остевых волос больше, а толщина их меньше, чем у матери, длина же и толщина пуховых не отличаются, разница в длине между остями и пухом у метисов больше; коэффициент мягкости у бельчат значительно меньше, чем у родителей. У отца почти все показатели ниже, чем у бельчат (табл. 6).

Таблица 6

Характеристика зимнего волосяного покрова метисных бельчат и их родителей

Показатель	Мать (Сестра)	Отец (Тоболяк)	Бельчата	
			Пятница	Вторник
Остевые волосы				
Длина, *мм*	25,8	21,8	26,7	28,0
Толщина, *мк*				
в самой широкой части	27,7	20,6	23,0	21,8
в самой узкой части	17,6	16,4	16,6	15,6
Коэффициент мягкости	1,07	0,94	0,80	0,78
Пуховые волосы				
Естественная длина, *мм*	15,7	12,7	15,3	16,2
Истинная длина, *мм*	17,2	13,5	16,5	17,4
Толщина, *мк*				
в середине	5,7	4,4	5,3	6,0
внизу	2,0	2,0	2,0	2,0
Коэффициент извитости	1,09	1,06	1,08	1,07
Разница в длине остевых и пуховых, *мм*	10,1	9,1	11,4	11,8

Из табл. 4, в которой сведены материалы по всем метисным бельчатам, можно видеть, что индекс сердца у молодого самца ниже, чем у более взрослого, а количество витамина А в печени увеличивается с возрастом, т. е. наблюдается такая же зависимость, как и у зверьков от спаривания курганской белки со среднеуральской. Количество эритроцитов и лейкоцитов, а также йодное число внутреннего жира у метисов от Сестры×Тоболяк выше, чем от обратного сочетания родительских особей.

К 20-дневному возрасту бельчата покрылись волосами. У всех у них на носу темная продольная полоска разной длины и разной степени выраженности, а у части зверьков между лопатками — белая полоска. По окраске тела и головы они разделялись на две группы: темно-серые с рыжей горболысостью и светло-серые со слабым развитием рыжих тонов, среди последних особо выделялась одна самочка. У нее светло-ржавая окраска была только в центре спины (небольшое пятно), на лбу, над глазом, на затылке и около ушей, наружная поверхность передних лап желтая, задних — почти вся серая. Серое со спины переходит на основание хвоста (в длину 3—4 *см*). Волос детский, пухлявый. В возрасте 40 дней бельчата, взятые в руки, отчаянно верещали и вывертывались, но еще не кусались. В этом возрасте уже имелись ушные кисточки длиной 5—6 *мм*. У двухмесячных зверьков бурые ушные кисточки имели в длину более 30 *мм* (волосы растут с вершины уха), с желтизной у основания и на кончиках волос. Хвосты хорошо опушены со значительной рыжиной (ржаво-бурые, исключая основание хвоста, которое серое), больше подходят к хвостам телеуток летом и совсем иные, чем хвосты курганских белок.

В этом возрасте у бельчат, там, где от зубов матери (она не раз таскала их по клетке) были оголенные участки кожи на бедрах, росли охристо-желтые волосы, четко выделяющиеся среди соседних темно-серых. На неповрежденных участках кожи подроста новых волос еще не было.

Белки к 4-месячному возрасту уже полностью перелиняли, сменив первичный, детский волосяной покров на летний, свойственный в теплое время года взрослым особям.

Из сказанного видно, что потомство от среднеуральской самки и курганского самца имеет другие признаки, чем при обратном соотношении родителей.

Метисные четырехмесячные бельчата очень походили на обычных летних рыжих бельчат среднеуральской белки, с той лишь незначительной разницей, что у первых рыжина была смягчена (вместо ржаво-рыжей — ржаво-желтая), несколько больше серого на спине и боках, и серая с легким ржавчинным налетом передняя часть морды. На носу темная продольная полоска. Ушные кисточки темно-бурые, длиной 30 *мм*, редкие; волосы растут из вершины уха. Хвост с рыжиной, основание его покрыто такими же волосами, как и спина.

Общая окраска зимнего меха метисов светло-серая с рябью (курганские — светлее, среднеуральские — темнее), без следов рыжеватой горболысости, которая имеется у матери. Желтые волосы есть только на концах лап, у основания ушей и на их переднем крае и легкая желтизна — на морде. Ушные кисточки крупные, бурые с желтоватыми кончиками. Хвост средней опушенности, в окраске кроющих волос есть зоны рыжего (признак среднеуральских белок). Вообще, все желтые тона у метисов от матери.

Приплод пятый: телеутка×курганская. Мать Южанка (вес 340 *г*), отец Тоболяк (вес 400 *г*). Спаривание произошло 2—3 февраля, роды — 12 марта 1964 г. В помете — два бельчонка, самки. Затасканы матерью еще слепые (25-дневные). Вес их 6 апреля 70 и 74 *г*. Зверьки очень хорошо упитанные, в печени сравнительно высокое содержание витамина А (7,5 и 7,9 *мг*%). Вес их в возрасте 25 дней был больше веса среднеуральских бельчат (48—54 *г*).

Из данных табл. 4 обращает на себя внимание значительная разница в индексах сердца и печени у сестер-близнецов. Кстати, такой высокий индекс печени (56,7‰) больше не встречался.

По окраске зверьки значительно разнятся между собой: один светлый со слабо-светло-рыжей горболысостью, остальная часть верха и бока тела покрыта серо-пепельными волосами с охристыми концами. На затылке, около ушей, рыжее пятно, маленькое пятнышко такого же цвета и над глазом; наружные стороны передних лап — светло-рыжие. Морда серо-желтая, на носу темная продольная полоска. Уши и ушные кисточки (их длина 7 *мм*) рыжие. У второго бельчонка рыжина развита сильно, от затылка до конца тела, даже заходит на основание хвоста; морда и бока тела серо-желтые; наружные стороны передних лап светло-рыжие; на носу также имеется продольная темная полоска, ушные кисточки рыжие. Хвосты обоих бельчат светлые, желтовато-серые, концы темнее.

Приплод шестой: телеутка×восточносибирская. Мать Неутомимая, отец Черный. В 1963 г. эта самка принесла один приплод почти в те же сроки, что и в 1964 г. После лактации оба раза чувствовала себя очень плохо, особенно после второй, и пала. Молодые родились 4—5 июня 1964 г., их было пять штук. При осмотре бельчат, когда им было по 18 дней, в гнезде под подстилкой обнаружены две мертвые самочки, почему-то матерью не выброшенные прочь. О том, как шло изменение веса остальных бельчат, можно видеть из табл. 7. До взрослого состояния вырос один бельчонок, самец по кличке Наследник, вес которого не пре-

Таблица 7

Изменение веса бельчат с возрастом, *г*
(вес матери 350, отца 352 *г*)

Возраст, дни	Самец Наследник	Самец	Самка **
12	40	36	38
18	58	56	62
33	94	93	98
39	106	104	114
48	136	131	138
50	—	134 *	—
75	208	—	—
111	300	—	—
138	300	—	—

* Забит 27 июля 1964 г.
** Две другие самочки в возрасте 12 дней весили 24 и 40 *г*.

вышал 300 *г*. Таким образом, вес метиса меньше веса обоих родителей — явление исключительно редкое в наших опытах по гибридизации. Стоит, возможно, подчеркнуть тот момент, что вес родителей был одинаковый тогда как в предшествующих вариантах спаривания — разный.

Как видно из табл. 8, почти все показатели у метиса занимают срединное положение между показателями родителей. Такой же тип наследования наблюдался у метисов от спаривания той же Неутомимой со среднеуральским самцом Братом.

У бельчонка самца в возрасте 50 дней, забитого 24 июля 1964 г., обращает внимание низкое содержание витамина А в печени (см. табл. 4).

В возрасте 18 дней тело сверху покрыто короткими и блестящими темно-ржавыми волосами, снизу — слабо заметными и более короткими белыми. На морде «маска»: на носу темная полоса, с боков и книзу от нее — грязно-бело-желтая окраска, которая, захватывая нижнюю часть щек, сливается со светлой окраской низа морды. Низ морды, исключая темную полоску на носу, темно-серый. В общем, голова несколько светлее и пятнистее, чем туловище. На шее, у границы с белым, светлая желтая полоса. Верх темно-ржавый. Такая же окраска и на основании хвоста, примерно на $^1/_5$ его длины, затем, тоже примерно на $^1/_5$ — светлый пояс, остальные $^3/_5$ длины хвоста очень темные, иссиня-грязно-черные. Хвост толстый, круглый, снизу еще голый, как и вообще у бельчат в таком возрасте; отрастают концевые волосы. На подошвах задних лап

Таблица 8

Характеристика волосяного покрова метисного бельчонка (Наследника) и его родителей

Показатель	Мать (Неутомимая)	Отец (Черный)	Бельчонок (Наследник)
Остевые волосы			
Длина, *мм*	27,6	29,6	26,2
Толщина, *мк*			
в самой широкой части	27,8	21,8	23,8
в самой узкой части	17,5	16,5	65,5
Коэффициент мягкости	1,0	0,74	0,90
Пуховые волосы			
Естественная длина, *мм*	16,8	17,3	14,6
Истинная длина, *мм*	17,7	18,5	15,6
Толщина, *мк*			
в середине	4,9	5,2	4,9
внизу	2,8	2,0	2,0
Коэффициент извитости	1,05	1,07	1,07
Разница в длине остевых и пуховых, *мм*	10,8	12,3	11,5

есть черная полоса. Взятые в руки, бельчата пронзительно верещали, их крик очень похож на крик пустельги. Длина хвоста у бельчат в этом возрасте 72, 73 и 76 *мм*.

Глаза открылись в месячном возрасте. Волосяной покров у всех бельчат летний. У одного самца общая окраска верха красно-рыжая (темно-серое немного присутствует на морде и в области лопаток), у другого самца и у самки — ржаво-красная, которая переходит и на основную часть хвоста. У этих двух бельчат уши, пятно над глазами и лоб темно-ржавые; от ушей эта окраска спускается вниз и соединяется с чуть более светлой полосой, идущей по границе с брюхом. Темно-серая окраска имеется на морде, шее, в области лопаток и на наружной поверхности ступней задних лап. Площадь белого на животе у метисов меньше, чем у белок не из Восточной Сибири, в пахах окраска желтая. Хвост в основании рыжий, затем темно-серый — все это вместе составляет примерно $^1/_3$ его длины; $^2/_3$ хвоста — темные: сначала волосы имеют красивые желто-белые вершинки, в направлении к концу их число уменьшается и самый конец — черный. Конец хвоста умеренно заостренный. Снизу он еще голый по всей длине (в виде голой узкой полоски), исключая прикорневую часть, где растут рыжие волосы, как и на спине; длина 130—145 *мм*. На нижней поверхности задних ступней имеются большие черные пятна. Ушные кисточки длиной от 2 до 7 *мм*, рыжие. Бельчата очень дикие. В руках отчаянно верещали, продолжали кричать даже когда были отпущены обратно в свое гнездо.

В возрасте 50 дней сверху бельчонок двухцветный: от головы до середины спины окраска ржаво-бурая с рябью, задняя половина тела ржаво-рыжая. Наружная поверхность всех лап ржаво-рыжая, внутренняя — желто-красноватая. Есть желтоватые волосы по бокам шеи, на подбородке и в области паха. Между белым черевом и темными боками проходит желтоватая полоса. Ушные кисточки еще зачаточные, рыжие. Мездра еще белая. Доминирующее влияние восточносибирской белки бесспорно, молодые зверьки у телеутки окрашены по-иному.

Окраска зимнего меха у метиса — средняя между интенсивно темно-серой и светло-серой (последняя свойственна матери, телеутке); другими словами, окраска средней интенсивности, причем передняя часть тела несколько светлее, чем задняя (эта особенность в расцветке была заметна уже в возрасте 50 дней). Белая окраска низа в задней части брюха переходит в светло-серую (эта расцветка от отца, но интенсивность пигментации ослаблена). От матери метис унаследовал рыжие тона в окраске, которые имеются на лбу, на нижней стороне морды (ниже вибрисс), у основания ушей, за ушами, на вершинках концевых волос хвоста и на концах лап (на передних больше, на задних мало, только по краям ступней). Вообще же рыжего в окраске метисного бельчонка зимой несравненно меньше, чем у зимней телеутки. Рыжие или желтые тона в окраске Черного, отца метиса, вообще отсутствуют. У матери ушные кисточки были красно-рыжие, у ее сына они темно-бурые с рыжиной у основания (у отца они черные без следов иного цвета).

Приплод седьмой: восточносибирская×среднеуральская. Мать Каштанка, отец Брат. Пять бельчат (одна самка и четыре самца) родились 4—6 июня 1964 г. Зверьки росли медленно, что видно и из табл. 9. До взрослого состояния у нас не дожили, так как одни погибли, другие случайно были выпущены. Материалы вскрытий (см. табл. 4) особых отклонений не дают, только низко содержание витамина А в печени. В возрасте 16 дней бельчата опушены еще слабо, волосы не везде покрывают тело. Окраска темная, рыжеватая. На морде «маска». На носу темная продольная полоска. Между глазом и ухом участок темно-серых волос,

Таблица 9

Изменение веса бельчат с возрастом, *г*

(вес матери 320, отца 280 *г*)

Возраст, дни	Самец	Самец	Самец	Самец	Самка
13	35	34	33	34	36
16	42	42	43	42	42
23	54	54	52	54	54
33	57	56	58	58	58
53	—	—	134 *	—	—
94	136	122	—	—	134
123	174	—	—	—	145

* Забит 29 июля 1964 г.

такие же волосы и на конце морды. Окраска матери в это время (в летнем наряде) рыже-темно-бурая, такого же цвета и хвост. Длина хвоста у бельчат 64—66 *мм*. В руках сильно кричат, голос похож на крик пустельги. В возрасте 55 дней бельчата опушены уже хорошо и можно подметить детали в расцветке и окраске. Верх тела рыже-красного цвета, более интенсивного по хребту. Наружные поверхности передних лап красно-рыжие, задних — как спина. Внутренняя сторона всех лап, особенно задних, красновато-желтая, этот цвет есть и в пахах, но сплошной перемычки нет. Между рыже-красными боками и белым низом проходит разграничительная, сравнительно широкая полоса золотисто-желтых волос. Затылок окрашен, как и спина. Уши красно-рыжие с зачаточными кисточками. На носу темноватая полоска. Верхние губы серые. Лоб серо-рыжий. На задних ступнях вдоль наружного края темная полоса. Хвост в прикорневой части окрашен так же, как и спина, основной тон его рыжеватый: зоны такого цвета на концах и в середине направляющих волос.

Мы сравнили шкурки метисов со шкурками молодых летних белок из Слюдянского района Иркутской области, которые по нашей просьбе были любезно присланы научным сотрудником Восточно-Сибирского отделения ВНИИЖП Б. К. Павловым. Среди них одна рыже-красной окраской похожа (но не идентична) на метисов от Каштанки×Брата. Шкурка бельчонка из района оз. Байкал отличается тем, что у него нет серых волос на морде, отсутствует полоса золотисто-желтых волос по границе черева и боков, а белое поле низа небольшое и не доходит до губ и конца брюха. Все это дает основание полагать, что метисы унаследовали признаки обоих родителей.

Таблица 10

Изменение веса бельчат с возрастом, *г*

(вес матери 332, отца 327 *г*)

Возраст, дни	Самец Электрон	Самка	Самка Аврора
10	28	29	28
37	—	150 *	—
72	187	—	185
99	244	—	240
135	244	—	244
162	248	—	254
203	274	—	262

* Забита 1 августа 1964 г.

Приплод восьмой: восточносибирская × среднеуральская. Мать Иркутянка, отец Хитрый. Этот самец родился в виварии от Сестры и Брата, первое спаривание состоялось в возрасте 9,5 месяца. Три бельчонка (две самки и самец) родились 24 июня 1964 г. Зверьки выросли небольшими, мельче своих родителей (табл. 10). Из данных вскрытия (см. табл. 4) видно, что у бельчонка было низкое содержание витамина А в печени. Как видно из табл. 11, некоторые показатели, например, высота волосяного покрова, у метисных бельчат хорошие.

Таблица 11

Характеристика волосяного покрова метисных бельчат

(Авроры и Электрона) от Иркутянки×Брата

Показатель	Аврора	Электрон
Остевые волосы		
Длина, *мм*	27,6	27,1
Толщина, *мк*		
в самой широкой части	23,1	21,6
в самой узкой части	14,3	14,8
Коэффициент мягкости	0,84	0,80
Пуховые волосы		
Естественная длина, *мм*	16,7	16,5
Истинная длина, *мм*	17,7	17,5
Толщина, *мк*		
в середине	5,4	5,2
внизу	2,2	2,0
Коэффициент извитости	1,06	1,06
Разница в длине остевых и пуховых, *мм*	10,9	10,6

В возрасте 34 дней доминируют признаки матери, т. е. восточносибирской белки. Верх тела, начиная со лба и кончая началом хвоста, бурый с рябью. На носу слабо заметная темная полоска, конец морды и щеки — темно-серые. Рыжина есть на передних лапах (до середины их), меньше на задних, на ушах и снизу у корня хвоста; такого же цвета полоска по бокам тела, по границе белого и бурого, от задних конечностей до начала шеи. На задних конечностях рыжего на внутренней поверхности больше, чем на наружной. По желтоватому пятнышку есть на щеках, сразу же за вибриссами и на нижней губе. Вообще же рыжего мало, и преобладает бурый тон с рябью. Распределение рыжего у бельчат такое же, как у их матери, только у последней уши одноцветные. Ушные кисточки длиной до 14 *мм*, бурые, с легким налетом рыжего (у одной темной молодой белки из района оз. Байкал уши также рыжие). Хвост черный, исключая пятно в верхней части, где кончики волос желтоватые и сероватые. Снизу, где была голая полоска, выросли серые волосы. Хвост при внешнем осмотре кажется черным, однако волосы его двухцветные,— основание их серое. Но так как верхняя черная зона большая, то она покрывает серое. Конечная форма хвоста заостренная (такая же она и у бельчат других подвидов); в это время он больше напоминает хвост других зверей, например горностая. Длина хвоста 105—120 *мм*. Из трех бельчат, когда их брали в руки, два молчали и не кусались, но отчаянно пытались выбраться, а один (самка) вскрикнул лишь раз (крик как у мелкого соколка).

По окраске зимнего меха метисные бельчата занимают срединное положение между матерью и отцом: они светлее матери, но немного темнее отца, окраска их темно-серая, причем основание хвоста темнее спины. Рыжих тонов на туловище нет, желтые есть лишь на концах передних лапок, отдельные так окрашенные волоски имеются на конце хвоста; легкий налет желтизны присутствует у основания ушей, большие кис-

точки которых черные. Белое поле черева меньше, чем у среднеуральских белок, но не такое, как у восточносибирских: светло-серая окраска у метисов заходит на внутреннюю поверхность задних лап, но белое доходит до корня хвоста. Хвост черный, значительно темнее туловища, средней опушенности. Следовательно, у метисов имеются признаки обоих родителей, обычно в ослабленном виде.

Приплод девятый: среднеуральская×метис (телеутка×среднеуральская). Мать Сестра, отец Белохвостый (родился в виварии от Неутомимой и Брата). Шесть бельчат (пять самок и один самец) родились 8 марта 1965 г. Вес бельчат в возрасте 13 дней 24—30 *г*, в возрасте 23 дней 40—44 *г* (длина хвоста 65—75 *мм*).

В возрасте 23 дней верх тела покрылся короткими волосками, низ еще почти голый. Зверьки очень светлые, светло-серые, один немного темнее, другой, наоборот, белесый. У двух последних бельчат шея немного темнее, чем туловище. На спине, в центре, слабо заметные желтоватые пятна, между лопатками — узкая белесая полоска длиной 10 *мм*. Светло-рыжая окраска есть на лбу, над глазом, на ушах и у их основания, на передних лапках («перчатки») и около задних ступней (последние — темные). На носу — темная продольная полоска. Хвост у основания светло-серый (как и спина), затем идет потемнение и самый кончик темно-бурый. Перепонки исчезли на всех пальцах. В руках пронзительно кричали, крик и этих бельчат напоминает крик пустельги; еще не кусались.

Приплод десятый: курганская×телеутка. Мать Тайкая, отец Приветливый. 26 марта 1965 г. родилось шесть бельчат: четыре самки и два самца. В возрасте десяти дней их вес был 21—23 *г*, длина хвоста 40 *мм*. Еще голые, потемнение кожи было на конце морды, концах лап и хвоста (до половины его длины); просвечивали темные глаза. Взятые в руки, они жалобно пищали, не кусались.

Приплод одиннадцатый: метисы (курганская×среднеуральская). Мать Венера, отец Апрель. Эти белки родились в виварии от Тайкой и Брата. Спаривание между метисами произошло, когда им было по восемь месяцев, 6 апреля 1965 г. Венера родила двух бельчат (оба самца).

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СОСТАВЕ БЕЛКОВЫХ ФРАКЦИЙ СЫВОРОТКИ КРОВИ МЕТИСОВ

По нашей просьбе, аспирантом лаборатории зоологии М. В. Михалевым методом электрофореза на агар-агаре была исследована сыворотка крови у четырех белок — метисов разного происхождения (табл. 12). У всех исследованных зверьков отмечены шесть белковых фракций: альбумины и глобулины (альфа-1, альфа-2, альфа-3, бета и гамма). Исключение составляет метис телеутка×восточносибирская, у которого отсутствует фракция альфа-3-глобулин. Одновременно отмечено, что у этого метиса гамма-глобулиновая фракция имеет характер компактного пятна, в то время как у метисов иного происхождения она представлена вытянутой полосой. И еще одна особенность данного метиса: несколько неожиданным оказалось у него увеличение подвижности альфа-3-глобулиновой фракции, в то же время гамма-глобулиновая фракция этой белки имеет меньшую подвижность, чем у метисов среднеуральская×курганская, курганская×среднеуральская.

Тот факт, что все отмеченные особенности относятся только к метису, одним из родителей которого была белка из района оз. Байкал, дает основание их причину искать в подвидовых свойствах восточносибирских белок. Объяснить это сезонностью едва ли правомерно, так как забой

Таблица 12

Данные о подвижности отдельных фракций сыворотки (по отношению к альбуминам)

Родители метисов	Дата взятия крови	Глобулины				
		альфа-1	альфа-2	альфа-3	бета	гамма
Среднеуральская (Сестра)×курганская (Тоболяк)	22/VII 1964 г.	0,563	0,310	0,113	—0,141	—0,901
Курганская (Тайкая)× ×среднеуральская (Брат)	23/VII 1964 г.	0,597	0,306	0,128	—0,161	—0,806
Курганская (Тайкая)× ×среднеуральская (Брат)	23/XI 1964 г.	0,580	0,323	0,151	—0,180	—0,774
Телеутка (Неутомимая)× ×восточносибирская (Черный) . . .	24/VII 1964 г.	0,621	0,348	—	—0,129	—0,424

бельчат и электрофоретическое исследование сыворотки их крови проводились практически в одно и то же время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Было показано, что в экспериментальных условиях, где проводился желательный для исследователя подбор пар, за два года (до 10 апреля 1965 г.) удалось получить более десяти метисных приплодов белок. Но по опытам в неволе едва ли можно безаппеляционно судить о том, будет ли и в природе спаривание между разными расами белок происходить (или происходило бы) так же, как и в эксперименте. Условия неволи уже сами по себе должны разрушать изолирующие механизмы, препятствующие свободной и широкой панмиксии в естественной среде. Этот процесс ускоряется при нарушении закономерного течения естественных биоритмов, особенно при совместном содержании особей белок чужих подвидов, что не может не привести к сближению между ними.

В природе же должна наблюдаться иная картина, чем в неволе. Из изучаемых нами подвидов ареалы только уральской, а если строго подходить, то западносибирской и курганской белок местами соприкасаются и поэтому могут считаться симпатрическими формами; другие же — явно аллопатричны. Резко выраженная и длительная изоляция привела не к морфологической внутрипопуляционной дифференциации, а, наоборот, к удивительному фенотипическому однообразию популяций белок островных боров. Это особенно выражено у курганских белок, отличающихся стойкой мономорфностью на большей части ареала, и лишь на севере последнего, в пределах южной части Тюменской области, появляются некоторые новые морфологические черты, что можно объяснить или метизацией с западносибирскими белками, или проявлением клинальной изменчивости в условиях переходной подзоны от лесостепи к тайге.

Конечно, на стыке ареалов, где контакт между особями длительный и один из подвидов может быть представлен непропорционально меньшим числом особей, а тем более при резком нарушении соотношения полов, вполне реально наличие зоны гибридизации. Не исключено межподвидовое спаривание и в случаях интродукции телеуток в популяции белок других географических рас. В неволе телеутка спаривается, а, как показали наши наблюдения, половая аттракция наступает значительно

скорее, чем, к примеру, у курганских белок. Так как выпуски телеуток проводятся в популяции, как правило, среднеуральских белок (с разной выраженностью рыжей горболысости), то полезно отметить признаки метисов, полученных в неволе от спаривания белок этих двух подвидов. Такие метисы светлее среднеуральских, без горболысости. Ушные кисточки по структуре телеуточьего типа (большие, пышные), но не красные, как у телеутки, а темно-бурые; в окраске же самих ушей (в основании) красно-рыжего больше, чем у среднеуральских. По размерам тела и хвоста метисы занимают срединное положение между родителями. Хвост по окраске концевых волос более схож с хвостом телеутки.

В районах трансгрессии ареалов курганской и западносибирской рас белок их метисы — если метизация здесь имеет место — летом отличимы слабо.

Опыты по метизации рас белок показали, что единообразия первого поколения нет по всем сравниваемым парам признаков. Гетерозис по размерам тела и хвоста у метисов не отмечен; в ряде случаев потомки были крупнее одного из родителей — когда последний являлся представителем мелкой расы,— но ни один из них не был больше крупного родителя.

У метисов наблюдался видовой и подвидовой атавизм. В первом случае у бельчонка появился белый конец хвоста, который отсутствовал у обоих родителей, но который бывает у белок всех рас, во втором — у метисов в хвосте были признаки, отсутствующие у родителей, но типичные для особей некоторых других подвидов. У метиса телеутка×среднеуральская (он имеет белый конец хвоста) оригинален и сам хвост: примерно $^2/_3$ его покрыты волосами с черноватыми концами (как у курганских белок), а конец — с рыжеватыми (как у среднеуральских), граница между этими разноокрашенными частями хвоста выражена резко, и создается впечатление словно он составлен из двух отрезков. Прикорневая часть хвоста у всех белок опушена и окрашена так же, как и спина во все сезоны года; большая же часть его отличается от основной, в частности, тем, что она покрыта длинными направляющими волосами, придающими хвосту известную пышность и красоту в зимнее время. У разных частей хвоста и линька наступает в разные сроки. Хвост у молодых бельчат, только что одевающихся волосяным покровом, имеет такое же строение, как и у взрослых особей; зарастание волосами голой полоски вдоль низа хвоста начинается с основания хвоста. Любопытен такой факт: у одного самца полностью облез хвост, исключая его основную часть, которая, как мы указывали выше, покрыта такими же волосами, как и спина.

Объяснение этому факту — «двойному» строению хвоста (оно заметно и по скелету слепых зверьков) — надо искать, по-видимому, в филогении беличьих или тех групп животных, которые были их древними предками. В эксперименте наблюдался феноменальный случай: у метисных бельчат курганская×среднеуральская, родившихся 24 апреля 1964 г., и первичный (детский), и вторичный летний мех имели серую (зимнюю) окраску, в то время как у «чистых» бельчат этих подвидов белок она желто-серая у первых и рыжая — у вторых (среднеуральских). При обратном скрещивании (среднеуральская×курганская), от которого бельчата родились 27 марта 1964 г., подобного явления не было.

В ряде случаев наблюдалось матроклинное наследование. Имело место близкородственное спаривание: мать×сын (оказалось безрезультатным) и тетка×родной племянник (потомство получено). Овуляция у белок, по всей вероятности, провоцированная.

Рост молодых самок продолжается столько же, сколько и самцов,

а в некоторых случаях даже дольше. Это обстоятельство, возможно, является причиной того, что диморфизм по размерам (и весу) тела у белок выражен очень слабо, а половая зрелость наступает поздно, только в следующем сезоне размножения. Репродуктивная способность у белок, по наблюдениям в неволе, продолжается не менее шести лет: одна пара белок, родные брат и сестра, взяты маленькими из гнезда в июне 1959 г. и, выкормленные в неволе (мы подчеркиваем последнее обстоятельство), продолжают размножаться до сих пор.

Эксперименты показали большое генетическое разнообразие белок. Им, пожалуй, следует объяснять и высокий полиморфизм белок, и динамику фенотипической структуры их популяций на сплошном ареале, и сам факт значительной внутривидовой дифференциации.

ЛИТЕРАТУРА

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, т. IV. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Павлинин В. Н. О гибридизации белок разных географических рас в экспериментальных условиях.— Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тезисы докладов. Свердловск, 1964 (Ин-т биол. УФАН СССР).

Павлинин В. Н. Гибридизация белок разных географических рас в экспериментальных условиях.— Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюз. совещ. Свердловск, 1965 (Ин-т биологии УФАН СССР).

Распопов М. П., Исаков Ю. А. Биология белок.— Биология зайцев и белок и их болезни. М., КОИЗ, 1935.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. 2. М., Изд-во АН СССР, 1942.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

С. С. ШВАРЦ, А. В. ПОКРОВСКИЙ,
Н. А. ОВЧИННИКОВА

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРИНЦИПА ОСНОВАТЕЛЯ

ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

В современной эволюционной теории большое место занимает учение о генетическом дрейфе. Его сущность сводится к следующему. В небольших популяциях животных в результате колебаний численности, не связанных с действием отбирающего фактора, происходят случайные изменения генетического состава. Эти изменения генофонда популяции определяют ее дальнейшую судьбу, ее дальнейшие преобразования (эффект Райта, Wright, 1934). Другая постановка того же вопроса — «принцип основателя», сформулированный Майром (Мауг, 1954). Колонизация небольших изолированных участков арены жизни совершается случайными особями, генофонд новой популяции не представляет собой уменьшенной копии исходной, его специфика определяется случайным подбором особей-основателей. Теоретическое единство принципов Райта и Майра очевидно, несомненна и их логическая стройность. Однако принцип Райта безупречного фактического обоснования не имеет. Дело ограничивается аналогиями с мешком разноцветного гороха, из которого отсыпается небольшая доля, которая не является, конечно, адекватным представителем исходной совокупности. Однако популяции — это не мешок гороха и для того, чтобы показать эволюционное значение принципа Райта, надо было бы показать, что колебания численности животных действительно приводят к случайному изменению генофонда и что это изменение способно существенно повлиять на дальнейшую судьбу популяции. Таких работ до сих пор очень мало, а некоторые генетические (Sheppard, 1959) и экологические (Шварц, 1964) исследования заставляют сомневаться в его реальности.

Принцип Майра имеет более солидное обоснование. В его пользу говорят довольно многочисленные наблюдения, показывающие, что многие виды представлены на океанических островах формами, особенности которых трудно приписать действию отбора, но которые хорошо объясняются «принципом основателя». Несмотря на то, что в ряде работ было показано, что «случайные» особенности островных популяций в действительности имели приспособительное значение, принцип основателя все еще обосновывается достаточным арсеналом фактов. Это косвенным образом поддерживает и общее учение о генетическом дрейфе и, в частности, принцип Райта. Дискуссии по этому вопросу возникли сразу же после опубликования Райтом его основной работы, и не прекращаются и до сих пор.

Генетико-автоматическим процессам отводится столь большое место

в современной теории эволюции, что представляется важным проанализировать их на основе новых достижений теоретической генетики и подвергнуть экспериментальному изучению.

При постановке исследований мы исходили из следующих представлений. Принцип Майра основан на анализе мелких, бросающихся в глаза, отличий (детали рисунка и окраски, форма отдельных частей тела и т. п.) между материковыми и островными популяциями. Предполагается, что вскрытые при этом закономерности могут быть распространены

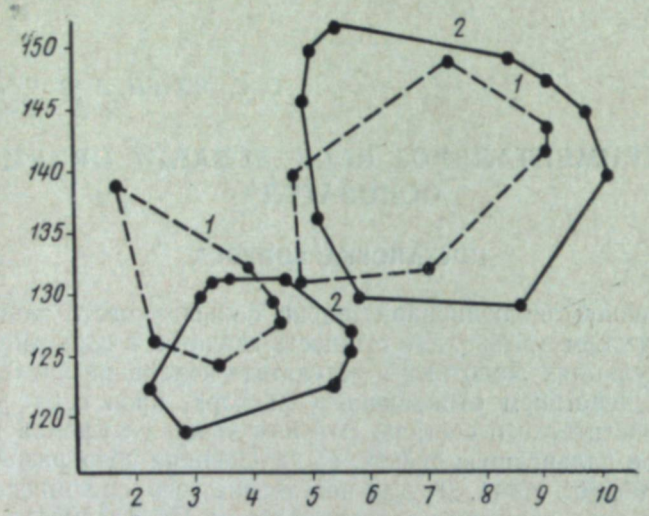


Рис. 1. Варьирование окраски в природных и лабораторных популяциях двух подвидов узкочерепной полевки.

Справа — M. g. major, слева — M. g. gregalis. Популяции: *1* — природная, *2* — лабораторная. Колориметрическая характеристика (средние данные): *M. g. major*. Природная популяция (n=25) — белизна 6,71±0,20; C_v 14,9; оттенок 138,1±0,94; C_v 3,4; лабораторная популяция (n=124) — белизна 7,0±0,13; C_v 16,4; оттенок 139,8±0,46; C_v 3,7. *M. g. gregalis*. Природная популяция (n=25) — белизна 3,3±0,13; C_v 19,7; оттенок 129,3±0,74; C_v 2,9; лабораторная популяция (n=97) — белизна 4,1±0,08; C_v 19,4; оттенок 125,9±±0,26; C_v 2,1.

на любые признаки организмов. Вот это-то важнейшее положение и не кажется нам бесспорным. Новейшие исследования в области генетики и физиологии развития сделали очевидным, что генетическая природа простейших, биологически второстепенных признаков и признаков, от которых зависит жизнь животного, различна. Первые чаще детерминированы моногенно, вторые — всегда полигенно (Шмальгаузен, 1964). Биологическое значение этих отличий понятно. Чем большее число генов (в том числе и вспомогательных, структурных, регуляторных) определяет развитие данного признака, тем в большей степени популяция застрахована от появления нежизнеспособных особей при случайном подборе пар. Многочисленные новейшие данные (многие из них удачно обобщены в недавно вышедшей в русском переводе книги Уоддингтона, 1964) делают совершенно очевидным, что существенное изменение в развитии важных, полигенно обусловленных признаков возможно лишь в результате направленного отбора. Влияние случайного подбора пар в этом отношении сведено к минимуму.

Тот же самый механизм, который страхует популяцию от появления индивидуумов пониженной жизнеспособности, должен страховать популяцию и при изменении ее численности (принцип Райта) или при колонизации островов (принцип Майра). Если это так, то роль генетического дрейфа должна в основном ограничиваться распределением в ареале вида второстепенных моногенно детерминированных признаков. Однако эволюция не может быть сведена к возникновению популяций, отличающихся бросающимися в глаза, но биологически несущественными особенностями. Эволюция «предусматривает» расширение адаптивной радиации и морфо-физиологический и биологический прогресс со всеми вытекающими последствиями, вплоть до образования новых классов и типов. Поэтому представляется исключительно важным определить, какую роль может играть генетический дрейф в дивергенции популяций по полигенно обусловленным признакам. Экспериментальному исследованию этого вопроса посвящена данная статья.

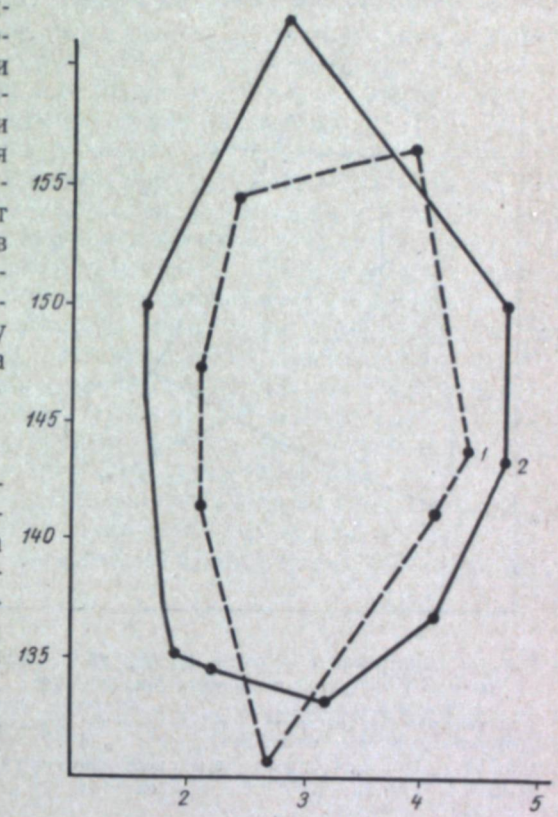


Рис. 2. Варьирование окраски в природной и лабораторной популяциях полевки- экономки.

Популяции: *1* — природная; *2* — лабораторная. Колориметрическая характеристика (средние данные): природная популяция (n=53) — белизна 3,02±0,07; C_v 16,89, оттенок 145,8±0,71; C_v 3,59; лабораторная популяция (n=92) — белизна 2,78±0,07; C_v 24,5; оттенок 149,57±0,71; C_v 4,75.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Решение поставленного вопроса возможно путем сравнительного изучения диапазона изменчивости полигенно обусловленного признака в модельных популяциях, основателями которых были немногочисленные особи. Нами изучалась окраска трех видов грызунов. Предварительные гибридизационные эксперименты показали, что особенности их окраски детерминированы полигенно (Шварц, Копеин, Покровский, 1960; Покровский, Смирнов, Шварц, 1962). Шкурки грызунов колориметрировались (методику см. в работе Покровского, Смирнова, Шварца, 1962). Это дало возможность определить различия в окраске сравниваемых форм в количественном выражении, что в рамках настоящей темы имеет особое значение.

Природный материал по полевке Миддендорфа, экономке и северному подвиду узкочерепной получен на Южном Ямале. Южная узкочерепная полевка была отловлена в Курганской области. Основателями экспериментальных колоний послужили: полевки Миддендорфа — три особи (2♂ и 1 ♀), экономки — десять (6♂, 4 ♀), северной узкочерепной полевки — десять (5 ♂, 5 ♀), южной (номинального подвида) — десять (4♂, 6 ♀). Полевки разводились в неволе в течение 2—4 лет, получено 4—6 поколений. Исходя из принципа основателя, можно было ожидать резкого изменения диапазона изменчивости окраски экспериментальных колоний полевок по сравнению с исходными природными популяциями.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Диапазон изменчивости окраски природных и экспериментальных популяций представлен нами в форме диаграмм (рис. 1, 2, 3). На абсциссе — белизна, характеризующая общую насыщенность окраски; на ординате — показатель оттенка. Число обследованных особей и результаты биометрической обработки материала приведены в подписях к рисункам. Анализ диаграмм позволяет сделать следующие выводы.

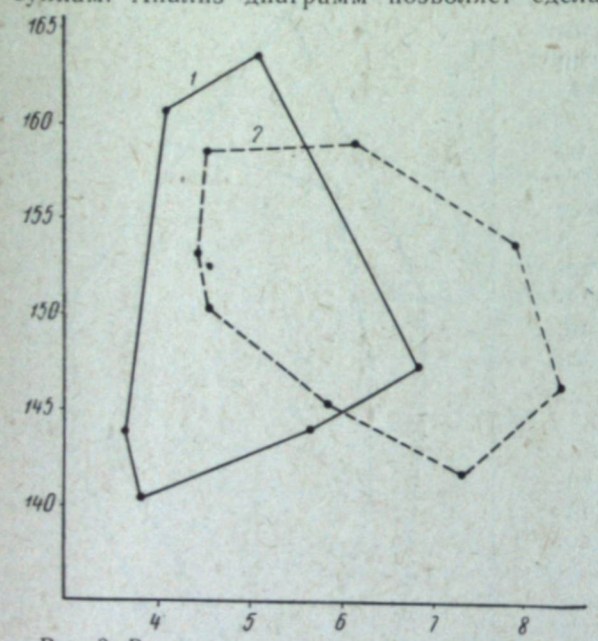


Рис. 3. Варьирование скраски в природной и лабораторной популяциях полевки Миддендорфа.

Популяции: *1* — природная, *2* — лабораторная. Колориметрическая характеристика (средние данные): природная популяция (n=23) — белизна 4,62±0,16; C_v 16,5; оттенок 151,1±1,4; C_v 4,4; лабораторная популяция (n=30) — белизна 6,35±0,23; C_v 18,7; оттенок 150,35±0,76; C_v 2,6.

Ни в одном из четырех случаев диапазон изменчивости экспериментальных популяций не уменьшился, несмотря на то что основателями популяций были случайные немногочисленные особи. Более того, изменчивость лабораторной популяции северного подвида узкочерепной полевки оказалась выше, чем у природной. В менее резко выраженной форме это проявляется и при сравнении исходной и лабораторной популяции полевки-экономки. Возможно, что увеличение изменчивости в лабораторной колонии связано с сохранением особей пониженной жизнеспособности, которые в естественных условиях погибают. Однако это предположение мы высказываем крайне осторожно, понимая возможность влияния иных факторов. Для нас важно подчеркнуть: ни в одном из четырех случаев сужения диапазона изменчивости не произошло. В двух случаях неизменной оказалась и средняя норма изменчивости, в двух других — она изменилась. Однако характер этих изменений говорит об их несомненной обратимости под влиянием отбора (Шварц, Покровский, 1966).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ И ВЫВОДЫ

Полученные результаты показывают, что, несмотря на то что лабораторные колонии полевок были основаны ничтожным числом особей, изменчивость популяции не уменьшилась, принцип основателя не проявился. Это показывает, что при полигенной детерминированности признака даже небольшая выборка из популяции представляет всю популяцию, по крайней мере в ее фенотипическом выражении. Трудно предположить, чтобы при этом не обеднялся генофонд. Однако в случаях, подобных разобранным, происходит своеобразная мобилизация резервов. Силы, страхующие популяцию от появления в ней нежизнеспособных

особей при случайных скрещиваниях, страхуют ее и от «ошибок пробы» (другое выражение принципа основателя), и новая популяция фенотипически оказывается столь же изменчивой, что и исходная. Возможно, что при этом степень застрахованности популяции от дальнейших нарушений структуры уменьшается, но не сходит на нет, и популяция в полной мере сохраняет способность к направленным изменениям под влиянием отбора. Об этом говорят специальные опыты, поставленные нами на узкочерепной полевке (Шварц, Покровский, 1966). Отбор в течение нескольких поколений не только изменил среднюю норму изменчивости модельной популяции, но и привел к направленному изменению диапазона изменчивости. Возникшие изменения по масштабам оказались соизмеримыми с различиями между хорошими подвидами.

Совокупность этих экспериментальных данных говорит о том, что колонизация новых территорий немногими случайными особями не обязательно должна вести к случайному изменению ее генетической структуры. Наоборот, когда речь идет о биологически существенных признаках, генетическая «забуференность» которых особенно велика, подобные изменения могут происходить лишь в исключительных случаях. Нам представляется, что об этом свидетельствуют и некоторые эксперименты, проведенные с дрозофилой (Carson, 1961). Было показано, что при высокой степени гетерозиготности популяции отдельные генотипы обладают столь высокой «генетической емкостью» (storage capacity), что потомки даже одной пары могут восстановить исходную популяцию, сохраняющую способность к дальнейшим превращениям.

Естественно, что сказанное не следует рассматривать как полное отрицание возможности проявления принципа основателя, но заставляет полагать, что его действие ограничивается биологически второстепенными признаками.

ЛИТЕРАТУРА

Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в связи с проблемой гибридных популяций.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 29.

Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. М., изд-во «Мир», 1964.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции.— Современные проблемы изучения динамики численности популяции животных. Мат-лы совещ. М., 1964 (Ин-т морфологии животных).

Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса.— Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюз. совещ. Свердловск, 1965 (Ин-т биол. УФАН СССР).

Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis, M. g. major* и их помесей.— Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.

Шварц С. С., Покровский А. В. Опыт сближения специфической подвидовой окраски двух резко дифференцированных видов путем отбора в лабораторной популяции. Зоол. ж., 1966, т. 45, вып. 1.

Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразовательных процессов в индивидуальном развитии. М., Изд-во «Наука», 1964.

Carson H. L. Relative fitness of genetically open and closed experimental populations of Drosophila robusta.— Genetics, 1961, v. 46, № 6.

Mayr E. Change of genetic environment and evolution; in Evolution as a process. London, 1954.

Wright S. Physiological and evolutinary theories of dominance. Am. Nat., 1934, vol. 68, № 1.

Sheppard P. Natural selection and heredity. London, 1959.

3 Заказ 419

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

П. В. ТЕРЕНТЬЕВ

ХАРАКТЕР ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ ПТИЦ

ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ

В конце первой трети прошлого века Глогер обратил внимание на то, что у птиц в направлении с севера на юг окраска становится более интенсивной. Через 7 лет после него Бергман сформулировал правило уменьшения абсолютных размеров тела теплокровных в более южных районах по сравнению с северными, а спустя еще несколько лет Аллен отметил изменение пропорций тела в связи с климатом. Так были заложены основания группы правил, описываемых как в курсах зоогеографии (Wallace, 1911; Гептнер, 1936; Бобринский и др., 1946), так и экологии (Кашкаров, 1944; Allee и др., 1949; Woodbury, 1954). Поэтому их правильнее называть эколого-географическими. У ряда авторов (Robson a. Richards, 1936; Лукин, 1940; Hesse и др., 1951) правила подробно изложены в сопровождении обширной библиографии.

Из всех эколого-географических правил наибольшее внимание привлекает «правило Бергмана». На него упорно ссылаются, хотя процент исключений из него колеблется для разных групп от 12 до 40. Интересно, что в одном справочнике (Schilder, 1952) имеется даже специальный раздел, озаглавленный «Против Бергмана». Уже давно мне удалось показать (Терентьев, 1946, 1947, 1951, 1957 а), что связь абсолютных размеров тела с климатической температурой реальна, но криволинейна. Такой подход снимает не только все исключения, но и противоречие между гомеотермными и пойкилотермными. К сожалению, большинство авторов продолжает повторять устарелую классическую формулировку правила Бергмана, хотя не перестают накапливаться противоречащие ему факты: например, Н. В. Башенина (1957) отметила, что размеры обыкновенной полевки увеличиваются с севера на юг, а Н. И. Ларина (1964) нашла аналогичное явление у лесных мышей. Единственная попытка критики моей трактовки правила Бергмана, как частного случая правила оптимума, была предпринята Успенским (1963), но с ней не приходится считаться, ибо, помимо набивших оскомину восклицаний об «абстрактном применении математического метода» (стр. 1394), приводимый им пример атлантических чистиков (стр. 1400 и рис. 2) явно демонстрирует нелинейность регрессии! . . Напротив, факты в пользу «правила оптимума» сообщают и другие исследователи. Не говоря уже об интересной работе Б. Ф. Церевитинова (1960), можно указать, например, на подчинение упомянутому правилу изменчивости жаб (Канеп, 1963). Более того, у меня мелькнула мысль, что и другие правила — Аллена, Глогера и т. п. — могут являться также лишь частными случаями правила оптимума (Терентьев, 1964).

Затронутый вопрос, кроме самостоятельного чисто теоретического инте-

реса, имеет и непосредственное отношение к практике таксономии. Правило оптимума чаще всего реализуется в виде клинальной изменчивости (Huxley, 1938), а последняя трудно совместима с привычным понятием «подвид» (Терентьев, 1957, 1961, 1962; Hagmeier, 1958). Клины устанавливаются сейчас все чаще и чаще (например, Пузанов, 1957; Канеп, 1963; Береговой и Данилов, 1964), причем иной раз из факта их существования делаются совершенно правильные выводы. Так, В. Н. Павлинин (1963, стр. 43) пишет, что « . . . подвидов можно описать сколько угодно, т. е. на самом деле они не существуют». Знаменитое «правило 75%» (Amadon, 1949; Майр, Линсли и Юзингер, 1956; Géry, 1962) представляет собой прием, искусственность которого не нуждается в доказательстве.

Мне приходилось иметь дело преимущественно с пойкилотермными. Поэтому я поставил себе задачу лично проработать несколько примеров гомеотермных, дабы еще раз проверить наличие у них клин, правильность правила оптимума и подойти к пониманию правила Аллена.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Поскольку детали таксономии особенно излюблены орнитологами, я решил в первую очередь исследовать несколько видов птиц. Для упрощения задачи были взяты оседлые виды. По совету А. И. Иванова, Л. А. Портенко и К. А. Юдина, которым пользуюсь случаем принести искреннюю благодарность, были выбраны сорока, ворон, домашний воробей и рябчик. Исследованию подверглись все взрослые особи этих видов, имеющиеся в коллекциях Зоологического института АН СССР, что составило свыше 1300 экземпляров. Промеры, по моему поручению, провел Б. А. Шепилов. Мой старый друг Б. К. Штегман, как и в прошлые годы, никогда не отказывал мне в советах и консультациях.

Штангенциркулем с точностью до 1 *мм* по общепринятой схеме (Терентьев, 1956) были сделаны замеры: длины крыла (A), длины хвоста (C), длины клюва (не по сгибу, а по прямой — R), длины цевки (T). Из них затем строили все мыслимые индексы: C/A, R/A, T/A, C/R, C/T, R/T.

При обработке по атласу устанавливали географические координаты места добычи каждого экземпляра, а затем определяли среднюю многолетнюю температуру воздуха на уровне земной поверхности для января (t_1) и июля (t_7), как это было сделано в свое время для змей (Терентьев, 1946).

В приводимых ниже биометрических данных употребляются следующие обозначения: M — среднее арифметическое (медия), σ — среднее квадратическое отклонение, m — средняя ошибка константы, t — разность констант, деленная на корень квадратный из суммы квадратов ошибок, N — число экземпляров (объем совокупности), f — число экземпляров в каком-либо классе (частота), η — корреляционное отношение. Ради краткости вместо термина «независимая переменная» употребляется термин «аргумент» (Мантуров и др., 1965). В проверке некоторых вычислений принимала участие Н. С. Ростова.

СОРОКА

Старые авторы (Мензбир, 1895; Холодковский и Силантьев, 1901; Reichenow, 1914) различали несколько самостоятельных видов сорок. Более новые (Stegmann, 1927; Портенко, 1954; Рустамов — см. Дементьев и Гладков, 1954), напротив, сливают все описанные разновидности в один большой политипический вид *Pica pica* (L). Правда, некоторые американцы (Blair и др., 1957) продолжают выделять калифорнийскую желтоклювую *Pica nutallii* (Aud.), хотя и оговариваются, что не уверены в ее видовой

самостоятельности. Я принял сорок за один вид и объединил для обработки: *Pica pica alashanica* Stegm., *P.p. amurensis* Stegm., *P.p. bottanensis* Del., *P.p. bactriana* Bonap., *P.p. fennorum* Lönn., *P.p. germanica* Brehm, *P.p. jankowskii* Stegm., *P.p. kamtschatica* Stegm., *P.p. leucoptera* Gould., *P.p. mauritanica* Malh., *P.p. melanotus* Brehm, *P.p. nuttallii* (Aud.), *P.p. pica* (L.), *P.p. stricea* Gould. Такое решение было принято, во-первых, потому, что мне хотелось изучить изменчивость вида в целом. Во-вторых, уже многие авторы подчеркивали ненадежность различаемых форм. Так,

Таблица 1

Средняя длина крыла (*A*) сороки, *см*

Пол	*M*	σ	*N*
Самцы . . .	20,8976±0,0874	1,3645±0,0618	244
Самки . . .	20,1027±0,0914	1,3522±0,0646	219
t	6,3	0,1	—

Таблица 2

Корреляция длины крыла сороки с географическими и климатическими аргументами

Аргумент	Пол	η
n. lat.	Самцы . .	0,2079±0,0612
	Самки . .	0,2977±0,0616
long	Самцы . .	0,7078±0,0319
	Самки . . .	0,7375±0,0308
t_1	Самцы .	0,5729±0,0430
	Самки . .	0,4737±0,0524
t_7	Самцы .	0,4698±0,0499
	Самки . . .	0,4752±0,0523

Таблица 3

Средняя длина крыла сороки (*см*) в зависимости от географической долготы

Долгота, *град*	Самцы		Самки	
	M	*f*	*M*	*f*
0	19,00	10	18,61	9
40	19,99	65	19,14	53
80	21,51	78	20,92	65
120	21,25	56	19,92	38
160e	21,47	30	20,65	47
160w	20,50	1	19,50	3
120	19,25	4	18,75	4

Мензбир (1895) писал: «На этом огромном протяжении сорока представляет несколько небольших местных отличий, и потому многократно описывались разные породы этой птицы, будто бы приуроченные к определенным стра-

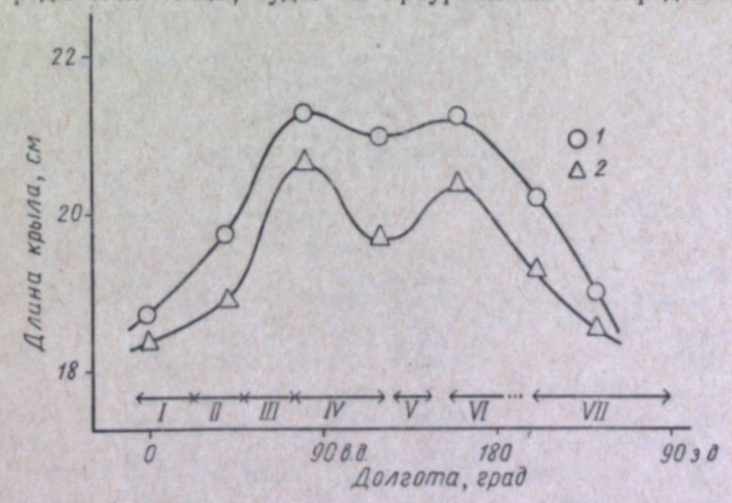


Рис. 1. Длина крыла сороки в зависимости от географической долготы.

1 — самцы; *2* — самки. *I—VII* — границы подвидов: *I* — *Pica pica pica* L., *II* — *P. p. fennorum* Lönn., *III* — *P.p. bactriana* Bonap., *IV* — *P.p. leucoptera* Gould., *V* — *P.p. jankowskii* Stegm., *VI* — *P.p. kamtschatica* Stejn., *VII* — *P.p. hudsonia* Sabine.

Таблица 4

Средняя длина крыла сороки (см) в зависимости от январской температуры

Температура	Самцы		Самки	
	M	n	M	n
−35	21,31	16	20,61	35
−25	21,78	25	20,44	17
−15	21,40	120	20,54	94
−5	19,91	49	19,37	45
5	19,74	29	19,00	26
15	19,50	5	18,50	2

нам. Однако признаки этих пород весьма непостоянны и вовсе не представляют строгого приурочивания к определенным географическим областям». Даже в наши дни широкого применения подвидов Рустамов (см. Дементьев и Гладков, 1954; стр. 54) вынужден признать, что «признаки, по которым выделялись некоторые подвиды, непостоянны и плохо улавливаются». Интересно, что если взглянуть на рис. 47 работы Л. Н. Портенко (1954, т. 3, стр. 74), то ясно видно, что белый цвет на конце сложенного крыла нарастает с запада на восток. Таким образом, имеется хорошо выраженная клинальная изменчивость окраски.

Хотя я обрабатывал только особи, отобранные орнитологами в качестве взрослых, мне было приятно знать, что еще раньше было отмечено отсутствие различий в длине крыла между молодыми и старыми (Stegmann, 1927).

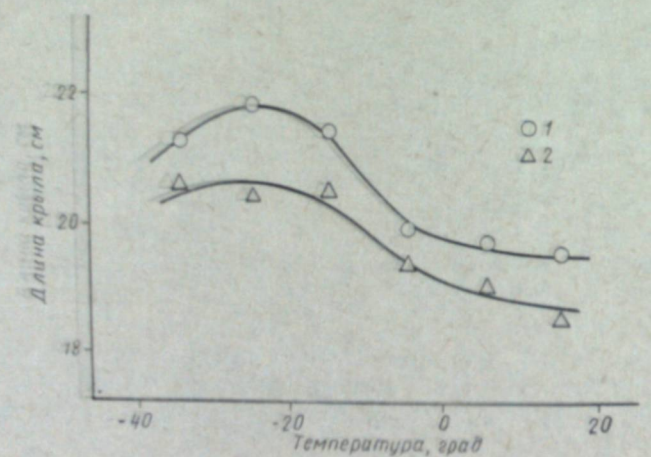


Рис. 2. Длина крыла сороки в зависимости от климатической температуры января.
1 — самцы, *2* — самки.

Таблица 5

Сравнение индексов сороки

Индекс	Пол	M	σ	t_M	t_σ
C/A	Самцы	1,3140±0,0064	0,1025±0,0045	3,4	0,6
	Самки	1,2824±0,0066	0,0987±0,0047		
R/A	Самцы	0,1255±0,0005	0,0088±0,0004	2,3	1,8
	Самки	0,1235±0,0007	0,0099±0,0005		
T/A	Самцы	0,2428±0,0009	0,0154±0,0007	2,2	2,7
	Самки	0,2400±0,0009	0,0130±0,0006		
C/R	Самцы	10,4806±0,0627	1,0056±0,0443	0,7	0,9
	Самки	10,4140±0,0639	0,9498±0,0453		
C/T	Самцы	5,4108±0,0336	0,5394±0,0237	3,2	2,6
	Самки	5,2634±0,0304	0,4568±0,0215		
R/T	Самцы	0,5219±0,0021	0,0342±0,0015	1,5	0,3
	Самки	0,5173±0,0023	0,0350±0,0016		

Поскольку индексы могут меняться при изменении абсолютных размеров, до начала обработки было необходимо проверить наличие полового диформизма. Изменчивость длины крыла у обоих полов одинакова (табл. 1). По абсолютным размерам крыло самок незначительно, но вполне реально короче. Любопытно отметить, что Л. А. Портенко (1954, т. 3, стр. 73) уловил это обстоятельство без помощи статистики. Наличие полового диморфизма в размерах заставляет далее обрабатывать данные по самцам и самкам раздельно.

Таблица 6

Корреляция относительных размеров сороки с январской температурой местообитания

Индекс	Пол	η
C/A	Самцы	0,1969±0,0615
	Самки	0,2678±0,0627
R/A	Самцы	0,3206±0,0574
	Самки	0,4570±0,0563
T/A	Самцы	0,5211±0,0466
	Самки	0,6255±0,0411
C/R	Самцы+самки	0,2287±0,0440
C/T	Самцы	0,3216±0,0573
	Самки	0,1772±0,0655
R/T	Самцы+самки	0,1019+0,0460

Поскольку есть основание думать об изогнутости линии регрессии, применение коэффициента Бравэ-Пирсона исключается. Влияние широты (табл. 2) ничтожно, но существует вполне определенная долготная географическая изменчивость, которую хорошо передают эмпирические линии регрессии длины крыла на долготу (табл. 3). Рассмотрение цифр и отвечающего им графика (рис. 1) показывает, по-видимому, непрерывный характер изменчивости, равно как и наличие двух максимумов — западносибирского и камчатского. Можно ли здесь говорить о клинальной изменчивости? Разумеется, можно, ибо ничто не обязывает нас представлять себе клину только

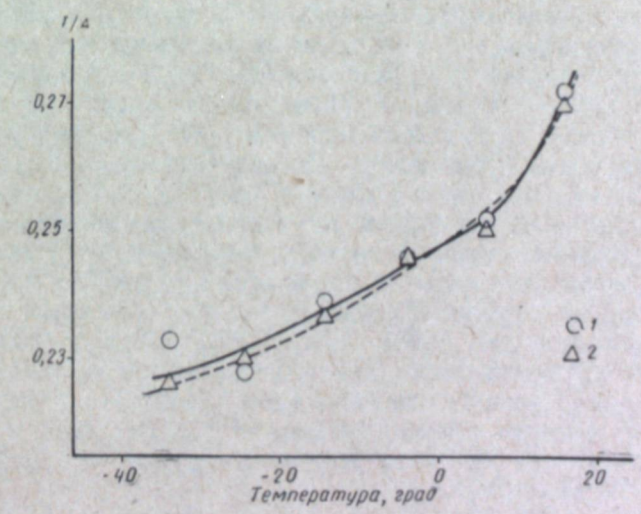


Рис. 3. Отношение длины цевки сороки к длине крыла в зависимости от климатической температуры января.
1 — самцы, *2* — самки.

в виде прямой или иной простейшей линии. Интересно отметить, что, по-видимому, причины, вызывающие уменьшение величины сороки в восточной половине Сибири, сильнее действуют на самок, нежели на самцов. Если нанести на график границы ареалов подвидов (Stegmann, 1927; Дементьев и Гладков, 1954), станет очевидным, что орнитологи отметили своим делением на подвиды отдельные участки клины. Достойно внимания, что Бе-

Таблица 7

Средние значения индекса *T/A* сороки в зависимости от январской температуры

$t_{янв}$, град	Самцы			Самки		
	M_M	f	σ_M	M	f	σ_M
—35	0,2381	16	44,29	0,2263	35	44,43
—25	0,2381	21	44,38	0,2300	117	44,35
—15	0,2391	104	44,19	0,2374	93	44,22
—5	0,2459	69	44,07	0,2460	46	44,07
5	0,2517	29	33,97	0,2507	27	44,00
15	0,2520	5	33,68	0,2700	2	39,70

Мне не удалось найти специальных исследований по изменчивости нашего ворона, но имеются упоминания (Allen, 1870), что у американского *Corvus brachyrhynchos* Br. общие размеры к югу уменьшаются, а клюв становится длиннее.

Таблица 8

Длина крыла (*A*) ворона, *см*

Пол	*M*	σ	*N*
Самцы	43,1454±0,2608	2,7357±0,1845	110
Самки	42,3000±0,2483	2,3558±0,1756	90
t	2,3	1,5	—

Как и следовало ожидать (Портенко, 1954), самцы оказались немного больше самок (табл. 8), хотя степень изменчивости их размеров одинакова. Обработку пришлось вести раздельно.

Таблица 9

Корреляция длины крыла (*A*) ворона с географическими и климатическими аргументами

Аргумент	Пол	η
n. lat.	Самцы	0,3975±0,0803
	Самки	0,4571±0,0883
long.	Самцы	0,4907±0,0731
	Самки	0,5150±0,0784
t_1	Самцы	0,3868±0,0811
	Самки	0,2401±0,0993
t_7	Самцы	0,3510±0,0837
	Самки	0,2865±0,0967

Таблица 10

Средняя длина крыла ворона (*см*) в зависимости от географической долготы

Долгота, *град*	Самцы		Самки	
	M	*f*	*M*	*f*
0	38,25	4	39,00	2
40	42,06	27	40,64	22
80	43,19	39	43,00	24
120	44,15	23	43,23	22
160	43,83	9	42,17	9

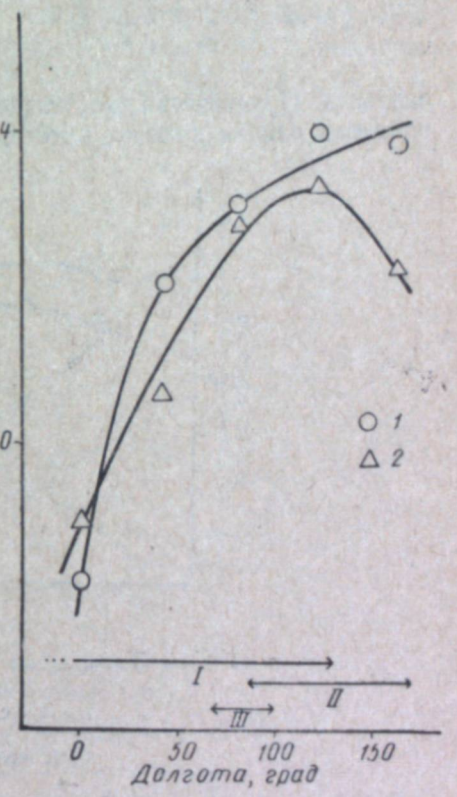


Рис. 4. Длина крыла ворона в зависимости от географической долготы.

1 — самцы, *2* — самки. *I—III* — границы подвидов: *I* — *Corvus corax corax* L., *II* — *C.c. kamtschaticus* Dyb., *III* — *C.c. tibetanus* Hodg.

Табл. 9 дает представление о влиянии на изучаемый вид разных факторов. Как и в случае сороки, значительнее всего связь с долготой. Влияние летней и зимней температуры одинаково, а разница между реакцией полов не доказана. Есть смысл рассмотреть реакцию на долготу (табл. 10 и рис. 4). Очевидно, имеется экстремум в районе 100—140° в. д. Интересно, что половой диморфизм этого признака на западе меньше, чем на востоке. Здесь нет такого тесного соответствия с делением на подвиды, принятым орнитологами, но связь с главными подвидами: *Corvus corax corax* L. и *C.c. kamtschaticus* Dyb.— совершенно очевидна. Влияние зимних и летних температур

Таблица 11

Средняя длина крыла ворона (см) в зависимости от январской температуры

t_1, град	Самцы		Самки	
	M	f	M	f
—35	43,50	10	42,00	10
—25	44,10	5	42,60	10
—15	43,69	63	42,54	44
— 5	42,07	21	42,09	17
5	42,00	8	42,00	8
15	37,50	2	37,50	1

на ворона одинаково, но, в целях единообразия, удобнее рассмотреть связь с январской температурой (табл. 11 и рис. 5). Криволинейность регрессии несомненна. Экстремум отмечает примерно —25° или —25° средней январской температуры. Ясно, что мороз сильнее действует на самок ворона, в отличие от сороки, и тем создает возрастание полового диморфизма в размерах в более холодных местностях.

Для установления полового диморфизма относительных размеров надо ознакомиться с табл. 12. Исключая изменчивость индекса R/T, все остальные различия между полами можно считать случайными. Практически это означает, что можно обрабатывать данные по индексам самцов и самок вместе.

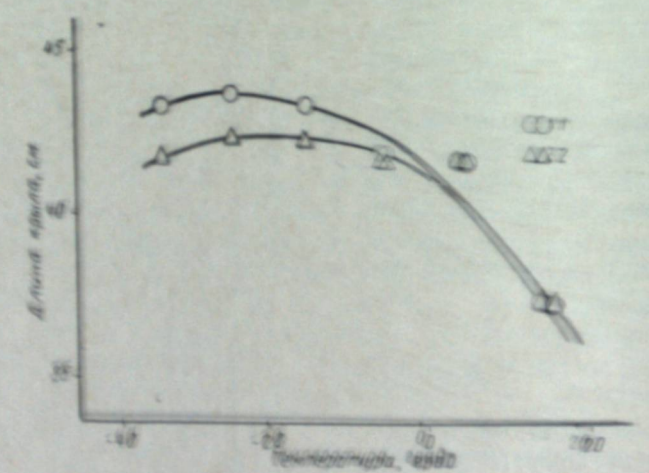


Рис. 5. Длина крыла ворона в зависимости от температуры января.
1 — самцы, 2 — самки.

Таблица 12

Сравнение индексов ворона

Индекс	Пол	M	σ	t_M	t_σ
C/A	Самцы	0,5086±0,0028	0,0298±0,0020	0,1	1,4
	Самки	0,5085±0,0027	0,0259±0,0019		
R/A	Самцы	0,1116±0,0005	0,0054±0,0004	1,2	0,9
	Самки	0,1106±0,0006	0,0059±0,0004		
T/A	Самцы	0,1338±0,0008	0,0089±0,0006	0,5	0,3
	Самки	0,1332±0,0010	0,0092±0,0007		
C/R	Самцы	3,4591±0,0279	0,2923±0,0197	1,3	<0,1
	Самки	3,3171±0,0308	0,2932±0,0218		
C/T	Самцы	3,7602±0,0222	0,2330±0,0157	0,3	0,8
	Самки	3,7776±0,0265	0,2518±0,0188		
R/T	Самцы	0,7303±0,0025	0,0363±0,0024	1,5	2,2
	Самки	0,7267±0,0048	0,0455±0,0034		

Таблица 13

Корреляция относительных размеров ворона (самцы+самки) с январской температурой местности

Индекс	r
C/A	0,1519±0,0691
R/A	0,1270±0,0696
/A	0,4105±0,0588
C/R	0,0889±0,0702
C/T	0,3726±0,0609
R/T	0,4052±0,0591

Таблица 14

Средние значения индексов ворона (самцы+самки) в зависимости от январской температуры

t_1, град	T/A	R/T	f
—35	0,1515	0,7500	20
—25	0,1507	0,7500	15
—15	0,1517	0,7388	107
— 5	0,1571	0,7132	38
5	0,1600	0,6938	16
15	0,1733	0,6500	3

Зависимость относительных размеров от январской температуры видна из табл. 13. Связь индексов T/A и R/T с температурой одинакова и является наибольшей. Если учесть, что связь индекса C/T больше, чем C/A, R/A и C/R, то становится вероятным, что на температуру у ворона реагирует длина цевки. Табл. 14 дает представление о реакции на январскую температу-

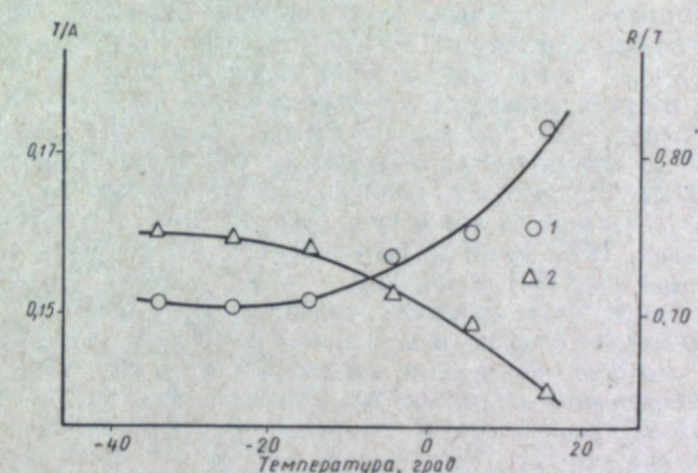


Рис. 6. Зависимость от январской температуры двух относительных размеров ворона (самцы+самки):
1 — отношение длины цевки к длине крыла (*шкала слева*), *2* — отношение длины клюва к длине цевки (*шкала справа*).

ру двух индексов. Как и следовало ожидать (помещая T то в числитель, то в знаменатель), ход линии регрессии обоих индексов противоположный (рис. 6). Сравнение их хорошо иллюстрирует общие положения, высказанные ранее по поводу индекса T/A сороки: максимум линии регрессии индекса R/T примерно отвечает минимуму линии индекса T/A. Полного соответствия ждать тут было, разумеется, нельзя, ибо два сравниваемых индекса имеют не только общий элемент T, но и различные — A и R.

ДОМОВЫЙ ВОРОБЕЙ

Старые авторы (Reichenow, 1914) насчитывали в роде, к которому он принадлежит, около 60 видов, а новые всего 10 (Blair и др., 1957) или 17 (Портенко, 1960). Интересно расселение воробья. Родиной вида был, по-видимому, Кавказ (Meise, 1936). В начале прошлого века домашний (или «домовый») воробей занимал только Европу (исключая север!), западную и

юго-западную Азию и Северную Африку. С тех пор его ареал необычайно расширился: завоз в 1950 г. в г. Бруклин восьми пар, и затем еще нескольких (Calhoun, 1947) привел к тому, что ареал вида захватывает почти всю Северную Америку. Начало «оккупации» Австралии было положено в 1862 г., а Южной Африки — в начале нашего века. На сегодня домашний воробей заселил также множество островов, а в самой Палеарктике движется на север, восток и юго-восток. Так он появился в Якутии и Северном Казахстане в середине прошлого века, достиг Александровска на Мурмане в 1918—1919 гг., а Семиречья — только в 1933 г. (Судиловская, 1957). Очевидно, перед нами весьма эвриадаптивный вид. Орнитологи различают в нем от 14 (Дементьев и Гладков, 1954) до 19 подвидов (Портенко, 1960). Особенно велик ареал номинальной формы, занимающей большую часть Палеарктики (от Англии и Пиренейского полуострова до Восточной Сибири), тогда как другие подвиды располагаются южнее. В моем распоряжении были экземпляры, отнесенные к следующим подвидам: *Passer domesticus domesticus* L., *P.d. bactrianus* Zar. et Kud., *P.d. hyrcanus* Zar. et Kud., *P.d. parkini* Whistler, *P.d. biblicus* Hartert, *P.d. niloticus* Nic. et Bon., *P.d. italiae* Vieillot, *P.d. persicus* Zar. et Kud., *P.d. caucasicus* Bogd., *P.d. indicus* Jord. et Selb., *P.d. semiretschensis* Zar. et Kud., *P.d. baicalicus* Keve, *P.d. tingitanus* Loche. Многие авторы изучили большие количества экземпляров домашнего воробья — до 20 000 (Piechocki, 1954), однако основное внимание они обращали на окраску, соотношение полов и т. п. В отношении размеров было установлено отсутствие заметной связи длины крыла с весом (Niethammer, 1953; Johnston and Selander, 1964), что вполне понятно биологически. Во многих книгах по эволюционной теории (например, Plate, 1908; Берг, 1922; Шмальгаузен, 1948) цитируются наблюдения над размерами воробьев, погибших во время бурь (Bumpus, 1898). Однако переисследование (Calhoun, 1947) оригинального материала не подтвердило первоначальных выводов: выжили не ближе к норме, а более крупные особи. Значительное число исследователей занялось сопоставлением домашних воробьев, акклиматизировавшихся в Северной Америке, с европейскими, но большинство зоологов получило отрицательный результат из-за фрагментарности материала или несовершенства метода его обработки (Lack, 1940). Некоторые заняли промежуточную позицию (Keve, 1960) и только биометрические методы (Calhoun, 1947; Johnston and Selander, 1964) окончательно показали обратное: с момента завоза (1933 г.) длина крыла воробьев в Северной Америке сначала уменьшилась (уменьшение коэффициента регрессии с переходом через ноль), но потом стабилизировалась.

Полный дифференцированный материал дан в табл. 15. Хотя изменчивость обоих полов одинакова, самцы заметно крупнее самок, поэтому дальнейшая обработка должна проводиться отдельно.

Влияние разных факторов на длину крыла оценено в табл. 16. Оказывается, что в пределах вида трудно выделить какой-нибудь фактор, разумеется, из числа обследованных, все коррелируют с длиной крыла. Для каждого из факторов рассчитано уравнение регрессии, причем для каждого пола отдельно. Разница между самцами и самками случайна.

Поскольку у воробьев связь с широтой и долготой одинакова, надо рассмотреть действие обоих аргументов. Влияние широты дано в табл. 17 и на рис. 7. Представляет интерес возможность сравнения

Таблица 16

Корреляция длины крыла воробья с географическими и климатическими аргументами

Аргумент	Пол	r_i
n. lat	Самцы . .	0,3714±0,0458
	Самки . . .	0,2826±0,0484
long.	Самцы . .	0,3234±0,0476
	Самки . .	0,2328±0,0730
t_1	Самцы . .	0,3982±0,0447
	Самки . . .	0,2720±0,0714
t_7	Самцы . .	0,3830±0,0454
	Самки . . .	0,2885±0,0708

Таблица 17

Средняя длина крыла воробья (*мм*) в зависимости от географической широты

Широта, *град*	Самцы		Самки	
	M	*f*	*M*	*f*
15	73,00	1	71,00	1
25	74,60	10	73,00	1
35	76,69	85	74,15	33
45	77,11	149	74,31	67
55	78,30	95	75,33	49
65	78,28	14	75,35	17

наших результатов с полученными Keve (1960, стр. 387). Он приводит данные собственных промеров в виде рядов распределения. Учитывая объем бывших у него совокупностей, я счел достаточным обработать его данные по самцам только для трех местностей (табл. 18). Кроме того, Keve приводит (стр. 378) еще данные ряда других авторов о пределах варьирования длины крыла в разных местностях. Он справедливо отмечает их ненадежность (разная манера измерения!). Некоторые из них базируются на ничтожных по объему совокупностях. Главное же — установить величину среднего арифметического из эмпирической широты вариации возможно только весьма приблизительно (опасность асимметрии распределения!). Однако я все же решился на эту операцию, дабы получить возможность проверить реальность полученной мной линии регрессии (рассматриваются только самцы, ибо по самкам материал Keve не заслуживает внимания). При этом за среднее арифметическое условно принималось среднее крайних значений (если нельзя было вычислить точнее!). Учитывая малую величину коэффициента корреляции, следовало ждать значительного разброса вокруг линии регрессии. Ошибка прогноза в данном случае равна $\pm 2{,}2064$ *мм* $\sqrt{1-0{,}3714^2} = \pm 2{,}05$ *мм*. Теоретические значения регрессии снимались прямо с графика. Результаты сравнения даны в табл. 19. Приятно видеть, что несмотря на все отягчающие условия, нигде отклонение не превышает даже полуторной ошибки. Интересно также, что экземпляры западного полушария не отличаются в этом отношении от восточного.

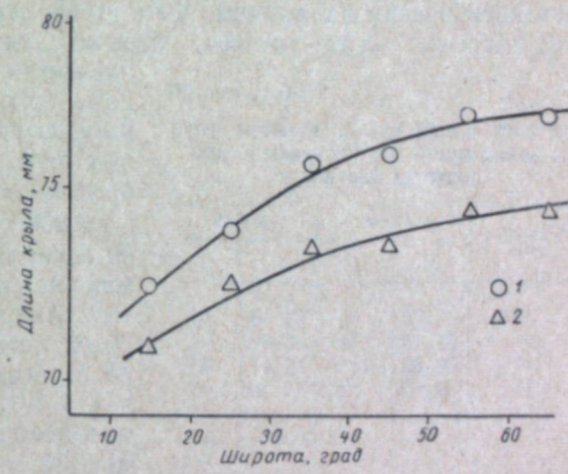


Рис. 7. Длина крыла воробья в зависимости от географической широты.
1 — самцы, *2* — самки.

Влияние долготы отражено в табл. 20 и на рис. 8. Материал недостаточен для окончательных выводов, но у меня получается впечатление, что имеются 2 мак-

Таблица 18

Длина крыла воробья (*мм*) по данным Keve (1960)

Местность	*M*
Ванкувер	78,54±0,41
Венгрия	79,55±0,18
Чикаго	79,08±0,36

Таблица 19

Сравнение эмпирической длины крыла (*мм*) самцов воробья с регрессией длины крыла на широту местности

Место	Широта, *град*	Число экз.	Пределы	Эмпирическое среднее	Теоретическое среднее	Разность	*t*
Томск	56	30	76—83	79,5	78,2	1,3	0,6
Англия	54	109	71—80	75,5	78,0	—2,5	1,2
ГДР и ФРГ	51	96	74—85	79,5	77,9	1,6	0,8
Ванкувер	50	11	77—82	78,5	77,1	1,4	0,7
Венгрия	47	74	76—83	79,6	77,5	2,1	1,0
Чикаго	42	13	77—81	79,1	77,0	2,1	1,0
США	38	154	73—82	77,5	76,8	0,7	0,3
Беркли	38	77	74—80	77,0	76,8	0,2	0,1
Нижняя Калифорния	27	67	74—81	77,5	75,0	2,5	1,2

симума — в европейской части СССР и в Восточной Сибири, разделенные западносибирским минимумом. Keve (1960, стр. 388) дает более осторожную формулировку: по его мнению, евроазиатская популяция воробьев мельчает клинально с востока на запад. Необходимо напомнить все оговорки, которые были сделаны по вопросу о качестве данных этого автора. Учитывая, что ошибка прогноза в данном случае равна $\pm 2{,}09$ *мм* ($\pm 2{,}2064$ *мм* $\sqrt{1-0{,}3234^2}$), приходится констатировать (табл. 21), что непримиримых противоречий между его и моими данными нет. Как и в случае с широтой, несколько настораживает, что почти во всех случаях мои данные меньше, чем у Keve. Очевидно, нужны дополнительные исследования для окончательного выбора между двумя предложенными гипотезами. Интересно, что имеются утверждения о разной длине крыла воробьев из разных районов Европы (Curtrim, 1959). Возможно, что здесь уловлен подъем к первому максимуму (рис. 8).

Таблица 20

Средняя длина крыла воробья (*мм*) в зависимости от географической долготы местности

Долгота, *град*	Самцы		Самки	
	M	*f*	*M*	*f*
0	76,78	18	73,40	10
40	77,18	157	75,02	90
80	76,65	156	74,17	63
120	79,42	24	74,60	5

В целях единообразия для воробья, как и для вороны, длина крыла рассматривается в зависимости от январской температуры (табл. 22, 23, рис. 9). Очевидно, оптимум приходится на температуру порядка 35—35 К. Кривизна линии регрессии не исключена. Меньшая плотность у самцов может быть обусловлена меньшим количеством экземпляров. Любопытно, что, как и у вороны, наблюдается некоторое сходство линий регрессии обоих полов в отрицательных температурах. Сходные данные многих зоологов (Johnston and Selander, 1964) показывают увеличение размеров к северу, но не дают возможности для обоснованного суждения о форме регрессии.

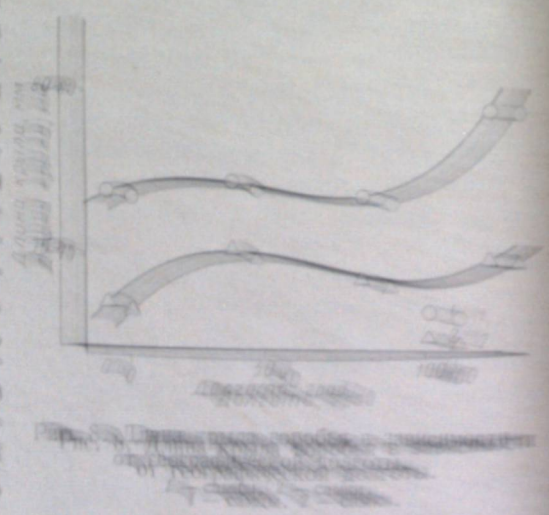


Таблица 21

Сравнение эмпирической длины крыла (*мм*) самцов воробья с регрессией длины крыла на долготу местности

Место	Долгота, *град.*	Число экземпляров	Пределы	Эмпирическое среднее	Теоретическое среднее	Разность	*t*
Англия	2w	109	71—80	75,5	76,8	—1,3	0,6
ГДР и ФРГ	11e	96	74—85	79,5	77,0	2,5	1,2
Венгрия	21	74	76—83	79,6	77,1	2,5	1,2
Томск	85	30	76—83	79,5	76,8	1,7	0,8
Байкал	108	8	79—83	81,0	78,3	2,7	1,3
Восточное Забайкалье	117	?	80—84	82,0	79,5	2,5	1,2

Половой диморфизм относительных размеров оценен в табл. 23. Оказывается, можно слить данные только по индексу R/T, а все остальные следует обрабатывать раздельно.

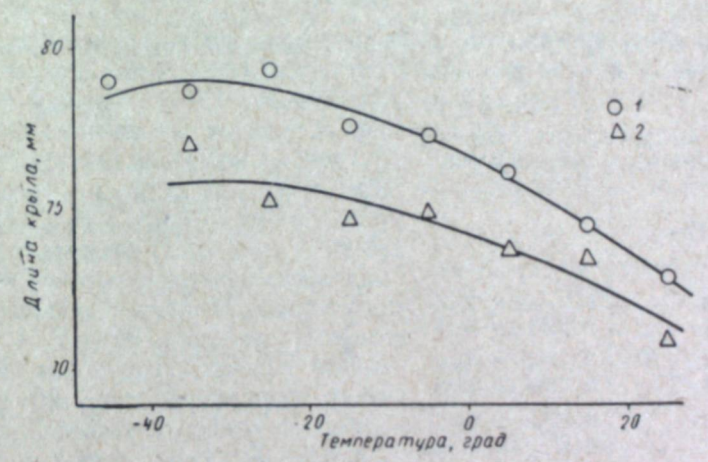


Рис. 9. Длина крыла воробья в зависимости от январской температуры.
1 — самцы, *2* — самки.

Зависимость относительных размеров от январской температуры дается в табл. 24. Все связи столь малы, что искать регрессии не имеет смысла. Пропорции тела воробья необычайно стойки по отношению к температуре, т. е. на него правило Аллена вообще не распространяется. Это хорошо согласуется с указанием Keve (1960, стр. 388) на отсутствие географической изменчивости длины клюва, равно как с мнением Laubmann'a (1930) об отсутствии отличий между европейскими воробьями и их акклиматизированными в Южной Америке потомками. Указания о реальности увеличения длины клюва американских воробьев (Lack, 1940; Johnston and Selander, 1964) я сейчас проверить не могу.

Таблица 22

Средняя длина крыла воробья (*мм*) в зависимости от январской температуры

t_1, *град*	Самцы		Самки	
	M	*f*	*M*	*f*
—45	79,00	1	—	—
—35	78,67	6	77,00	2
—25	79,40	15	75,40	5
—15	77,70	118	74,73	59
—5	77,41	135	74,92	71
5	76,20	68	73,77	26
15	74,60	10	73,50	4
25	73,00	1	71,00	1

Таблица 23

Сравнение индексов воробья

Индекс	Пол	M	σ	t_M	t_σ
C/A	Самцы	0,7829±0,0016	0,0307±0,0011	0,8	3,1
	Самки	0,7854±0,0029	0,0381±0,0021		
R/A	Самцы	0,1178±0,0003	0,0067±0,0002	4,6	25,0
	Самки	0,1201±0,0004	0,0058±0,0003		
T/A	Самцы	0,2527±0,0007	0,0126±0,0005	6,7	0,1
	Самки	0,2607±0,0010	0,0127±0,0007		
C/R	Самцы	6,6751±0,0292	0,5501±0,0207	3,1	2,1
	Самки	6,5298±0,0371	0,4808±0,0262		
C/T	Самцы	3,1568±0,0106	0,2002±0,0075	5,2	1,4
	Самки	3,0518±0,0170	0,2208±0,0120		
R/T	Самцы	0,4847±0,0016	0,0303±0,0011	1,0	0,2
	Самки	0,4821±0,0022	0,0300±0,0016		

РЯБЧИК

История систематики этого вида несколько сложнее, чем ранее рассмотренных. Старые авторы различали от трех (Leunis, 1883) до восьми видов (Reichenow, 1913), Мензбир (1895) говорит о двух видах рябчика на территории России. В наши дни Иванов (1951) признает всего два вида данного рода, в том числе у нас — всего один. Американцы (Blair и др., 1957) склонны считать свой вид представителем особого монотипического рода. Наконец Кириков (см. Дементьев и Гладков, 1952, т. 4, стр. 112) также считает, что у нас встречается всего один вид. Интересно, что он, подобно большинству авторов, называет его *Tetrastes bonasia* L., хотя в оглавлении книги (стр. 637) рябчик отнесен в род глухарей, т. е. *Tetrao*.

Что касается внутривидовой систематики, то Иванов (1951) различает семь подвидов рябчика, из коих пять обитают на территории СССР, Кириков же справедливо полагает, что «выделение большого числа подвидов рябчика, описанных рядом авторов, основано на явно недиагностических признаках: слабые отличия в окраске у большинства описанных форм перекрываются индивидуальными колебаниями». Просмотрев свыше 300 шкурок в Зоологическом музее Московского университета, он признает всего три отечественных подвида. Мной обработаны экземпляры, определенные орнитологами ЗИНа так: *Tetrastes bonasia bonasia* L., *T. b. amurensis* Riley, *T. b. griseiventris* Menzbier, *T. b. grassmani* Bedl., *T. b. kolymensis* Buturlin, *T. b. rupestris* Brehm., *T. b. sewerzowi* Przw., *T. b. sibiricus* Buturlin, *T. b. vicinitas* Riley.

Таблица 24

Корреляция относительных размеров воробья с январской температурой

Индекс	Пол	r_1
C/A	Самцы	0,1368±0,0522
	Самки	0,2367±0,7028
R/A	Самцы	0,2234±0,0505
	Самки	0,1760±0,0748
T/A	Самцы	0,3253±0,0475
	Самки	0,1737±0,0748
C/R	Самцы	0,2570±0,0496
	Самки	0,1280±0,0759
C/T	Самцы	0,2964±0,0485
	Самки	0,2808±0,0711
R/T	Самцы+самки	0,2322±0,0414

Таблица 25

Сравнение длины крыла (*мм*) рябчика

Пол	M	σ	N
Самцы	160,7731±0,4289	5,9716±0,3032	194
Самки	158,6486±0,4272	5,1971±0,3021	148
t	3,5	1,8	

Таблица 26

Корреляция длины крыла рябчика с географическими и климатическими аргументами

Аргумент	Пол	r_1
n. lat	Самцы	0,5561±0,0496
	Самки	0,5227±0,0597
long.	Самцы	0,5631±0,0491
	Самки	0,4080±0,0685
t_1	Самцы	0,2483±0,0672
	Самки	0,3892±0,0697
t_7	Самцы	0,2223±0,0683
	Самки	0,3974±0,0692

Таблица 27

Средняя длина крыла рябчика (*мм*) в зависимости от географической широты

Широта, *град*	Самцы		Самки	
	M	f	M	f
35	171,67	12	163,89	9
45	163,13	23	163,33	18
55	160,13	115	158,77	77
65	157,73	44	155,45	44

Табл. 25 дает представление о половом диморфизме абсолютных размеров. Хотя изменчивость обоих полов одинакова, самки реально меньше самцов. Поэтому придется рассматривать их отдельно.

Таблица 28

Средняя длина крыла рябчика (*мм*) в зависимости от географической долготы

Долгота, *град*	Самцы		Самки	
	M	f	M	f
15	160,00	18	165,00	8
45	158,00	50	157,56	39
75	156,58	19	155,00	19
105	166,49	47	161,55	29
135	159,58	59	158,79	58
165	155,00	1	—	—

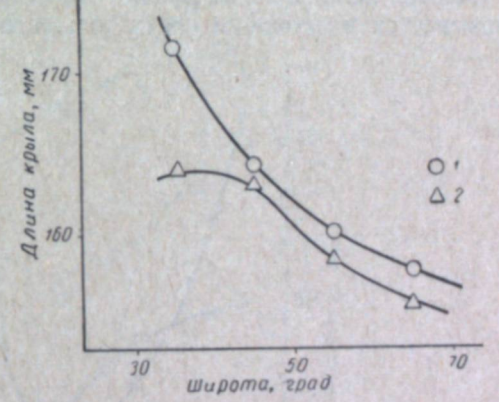


Рис. 10. Длина крыла рябчика в зависимости от географической широты (северной). *1* — самцы, *2* — самки.

Связь абсолютных размеров с различными аргументами показана в табл. 26. Влияние широты и долготы практически (табл. 26) одинаковое, тогда как связь с температурой столь мала, что не заслуживает рассмотрения.

Регрессия длины крыла на широту показана в табл. 27 и на рис. 10. Уменьшение размеров с продвижением на север и нелинейный характер этого процесса несомненны. Вызывает удивление разный вид линии регрессии самцов и самок. Возможно такое объяснение: норма реакции у самцов и самок этого вида различна и потому, если у самок оптимум достигается в районе около 35° широты, у самцов он располагается южнее — примерно около 30 или 25°. Другими словами, высказывается предположение, что линия регрессии самцов пойдет вниз южнее 35°. У меня сейчас нет материала для проверки этой гипотезы. Табл. 28 и рис. 11 дают регрессию на долготу. Ясно видно два максимума и минимум в Западной Сибири, как и на аналогичном графике для воробья. Превышение самками размеров самцов

Таблица 30

Корреляция относительных размеров рябчика с январской температурой

Индекс	Пол	r_1
C/A	Самцы . . .	$0,3592 \pm 0,0656$
	Самки . . .	$0,4588 \pm 0,0649$
R/A	Самцы + самки . .	$0,1158 \pm 0,0533$
T/A	Самцы . .	$0,1694 \pm 0,0731$
	Самки . . .	$0,3980 \pm 0,0692$
C/R	Самцы . .	$0,2332 \pm 0,0712$
	Самки . . .	$0,2638 \pm 0,0765$
C/T	Самцы . . .	$0,2455 \pm 0,0708$
	Самки . . .	$0,4165 \pm 0,0680$
R/T	Самцы + самки . .	$0,1729 \pm 0,0524$

Таблица 31

Средние значения индекса C/A для рябчика в зависимости от январской температуры

t_1, град	Самцы		Самки	
	M	f	M	f
—45	0,74	4	0,75	7
—35	0,78	38	0,72	33
—25	0,79	31	0,74	26
—15	0,80	87	0,75	61
—5	0,81	32	0,78	21
5	0,75	2	—	—

рессии каждого из полов. Видимо, норма реакции их на температуру различна. Это нельзя считать полной неожиданностью. Еще Тугаринов (1946) писал, что у самцов и самок птиц в направлении изменчивости замечаются различия. Самцы и самки рябчика различаются по своей экологии и потому именно у них менее удивительно отмеченное явление.

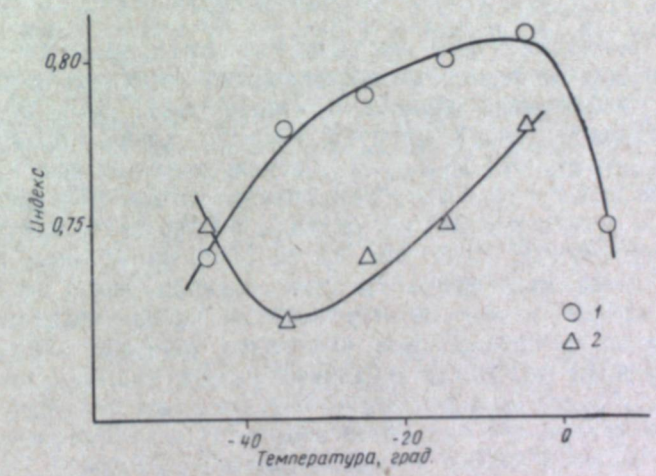


Рис. 12. Зависимость от январской температуры отношения длины хвоста рябчика к длине крыла.

ВЫВОДЫ

Пытаясь обобщить изложенное, надо, во-первых, отметить, что **изменчивость размеров птиц носит во многих случаях клинальный характер.** Это хорошо совпадает с выводами других исследователей (Stugren und Kohl, 1964; Johnston and Selander, 1964). Не следует думать, что с понятием «клина» должно быть обязательно связано представление о прямолинейной зависимости. Мне кажется, что «клинальной» следует считать непрерывную топографическую изменчивость любой формы. У воробья и рябчика удалось связать ее и с широтой, и с долготой места, а у сороки и ворона — только с долготой. При этом регрессия на широту имеет относительно простую

Последнее, что стоит отметить — это схождение в ряде случаев линий регрессий самцов и самок. Другими словами, устанавливается факт географической и климатической изменчивости полового диморфизма.

РЕЗЮМЕ

Биометрическая обработка промеров более чем 1300 птичьих шкурок (*Pica pica*, *Corvus corax*, *Passer domesticus*, *Tetrastes bonasia*) привела к следующим заключениям:

1. Изменчивость размеров птиц во многих случаях является клинальной.

2. Ряд подвидов являются только отдельными отрезками общей кривой клинальной изменчивости.

3. Реакция абсолютных размеров крыла сороки, ворона и воробья на климатическую температуру лучше описывается правилом оптимума, нежели правилом Бергмана. Для пропорций тела лучше понятие правила оптимума заменять понятием «правила экстремума», поскольку обращение индекса может превращать максимум в минимум и обратно.

4. Правило Аллена есть частный случай правила экстремума.

5. Степень полового диморфизма может меняться в зависимости от географических и климатических аргументов.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Некоторые особенности эколого-географической изменчивости обыкновенной полевки.— Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши. 1957 (Львовский гос. ун-т).

Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Спб., 1922.

Береговой В. Е. и Данилов Н. И. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография.— Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция (Тезисы совещания). Свердловск, 1964 (УФАН СССР).

Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. География животных. М., изд-во «Советская наука», 1946.

Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М., Биомедгиз, 1936.

Дементьев Г. П. и Гладков Н. А. Птицы Советского Союза, т. 5. М., изд-во «Советская наука», 1954.

Иванов А. И. «Птицы СССР», т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Канеп С. В. Географическая и возрастная изменчивость зеленой жабы. Вестн. Ленингр. ун-та, 1963, № 9.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Изд. 2. Л., Учпедгиз, 1944.

Кириков С. В. В кн. «Птицы СССР», т. 4. М., Изд-во «Советская наука», 1952.

Ларина Н. И. Географическая изменчивость некоторых эколого-физиологических признаков лесных и желтогорлых мышей. Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция (Тезисы докладов). Свердловск, 1964 (УФАН СССР).

Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М., Изд-во АН СССР, 1940.

Майр Э., Линсли Э. и Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., Изд-во иностр. лит., 1956.

Мантуров О. В., Солнцев Ю. Х., Сорокин Ю. И. и Федин Н. Г. Толковый словарь математических терминов. М., Изд-во «Просвещение», 1965.

Мензбир М. А. Птицы России, т. 1 и 2. 1895 (изд. Кушнерева).

Павлинин В. Н. Тобольский соболь.— Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1963, вып. 34.

Портенко Л. А. В кн. «Птицы СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР, т. 3, 1954; т. 4, 1960.

Пузанов И. И. О некоторых закономерностях распределения систематических признаков южных популяций крапчатого и малого сусликов.— Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши, 1957 (Львовский гос. ун-т).

Судиловская А. М. О расселении домашнего воробья.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1957, т. 57, № 5.

Терентьев П. В. Опыт применения математической статистики к зоогеографии. Вестн. Ленингр. ун-та, 1946, № 2.

Терентьев П. В. О применимости правила Бергмана к животным с постоянной температурой тела. Вестн. Ленингр. ун-та, 1947, № 12.
Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1951, т. 56, № 2.
Терентьев П. В. Практикум по зоологии позвоночных. Изд. 3. М., изд-во «Советская наука», 1956.
Терентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. Вестн. Ленингр. ун-та, 1957, № 21.
Терентьев П. В. О реальности правила Бергмана.— Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши. Львов, 1957 (Львовский ун-т).
Терентьев П. В. Микроклины, как форма адаптации.— Труды Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1961, т. 72, вып. 1.
Терентьев П. В. Характер географической изменчивости зеленых лягушек.— Труды Петергофского биол. ин-та Ленингр. ун-та, 1962, № 19.
Терентьев П. В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости.— Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция (Тезисы докладов). Свердловск, 1964 (УФАН СССР).
Тугаринов А. Я. К вопросу об изменчивости крыла у перелетных птиц.— Труды ЗИН АН СССР, 1946, т. 8.
Успенский С. М. О сущности географического изоморфизма у гомотермных животных.— Зоол. ж., 1963, т. 62, № 9.
Холодковский Н. А. и Силантьев А. А. Птицы Европы. СПб., 1901, (Изд. Девриена).
Церевитинов Б. Ф. Влияние климатической температуры на величину тела млекопитающих. Применение математических методов в биологии. 1960 (Ленингр. ун-т).
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1946.
Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th. and Schmidt K. P. Principles of Animal Ecology. Philadelphia, 1949 (Saunders).
Allen J. A. On the Mammals and Winter Birds of East Florida, with an Examination of certain assumed specific Characters in Birds, and a Sketch of the Bird-Faunae of Eastern North America.— Bull. Museum Comparative Zool., 1870/71, vol. 2, № 3.
Amadon D. The seventy-five per cent rule for subspecies. Condor, 1949, vol. 51.
Blair W. F., Blair A. P., Brodkorb P., Cagle F. R. and Moore G. A. Vertebrates of the United States. N. Y., McGraw-Hill, 1957.
Bumpus H. C. The Variations and Mutations of the Introduced Sparrow.— Biol. Lectures of Marine Biological Laboratory of Woods Hall, 1896/97, 1 (Fide auctorum! Non visu!), 1898.
Calhoum J. B. The role of temperature and natural selection in relation to variations in size of the English Sparrow in the United States.— The American Naturalist, 1947, vol. 81, № 798.
Géry J. Le problème de la sous-espèce et de la définition statistique.— Vie et Milieu, 1962, vol. 13, № 3.
Grimm H. Biometrische Bemerkungen über mitteldeutsche und westdeutsche Sperlings — populationen.— J. Ornithol., 1955, vol. 95.
Hagmeier E. M. The Inapplicability of the Subspecies concept in North American Marten.— Systematic Zool., 1958, vol. 7, N° 1.
Hesse R., Allee W. C. and Schmidt K. P. Ecological Animal Geography. N. Y., 1951 (Wiley).
Huxley J. Clines: an Auxillary Taxonomic Principle.— Nature, 1938, vol. 142, № 3587.
Huxley J. Evolution. London 1942 (Allen and Umwin).
Johnston R. F. and Selander R. K. House Sparrows: Rapid Evolution of Races in North America.— Sci., 1964, vol. 144, № 3618.
Keve A. Variations-Studien über die Populationen des Haussperlings.— Proceedings of XII International Ornithological Congress, Helsinki, 1960, vol. 1.
Lack D. Variation in the introduced english sparrow.— Condor, 1940, vol. 42.
Lack D. Ecological aspects of species formation in passerine birds.— Ibis, 1944, vol. 86.
Laubmann A. Vögel (Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutscher Gran Chaco-Expedition). Stuttgart, 1930.
Leunis J. Synopsis der Thierkunde, Bd. 1. Hannover, 1883.
Linsdale J. M. Variations in the Fox Sparrow (Paserella iliaca) with reference to natural history and osteology.— University of California Pubrications in Zoology, 1928, vol. 30, № 12.
Meise W. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidesperlings.— J. Ornithol., 1936, vol. 84, H. 4.
Niethammer. G. Gewicht und Flügellänge beim Haussperling.— J. Ornithol., 1953, vol. 94.

Piechocki R. Statistische Fetstellungen an 20000 Sperlingen.— J. Ornithol., 1954, vol. 95.
Plate L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig, 1908.
Reichenow A. Die Vögel, Stuttgart, Enke 1, 1913; Enke 2, 1914.
Robson G. C. and Richards O. W. The Variation of Animals in Nature. London, 1936 (Longmans).
Schilder F. A. Einführung in die Biotaxonomie. Jena, 1952 (Fischer).
Schoener Th. W. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of brids.— Evolution, 1965, vol. 19, № 2.
Stegmann B. Die ostpaläarktischen Elstern und ihre Verbreitung. Ежегодник Зоол. музея АН СССР, 1927, т. 28, № 3.
Stout J. D. Species, systematics and syntax.— New Zealand Sci. Rev., 1955, vol. 13, № 1/2.
Stugren B. und Kohl S. Variationsstatistische Untersuchungen an Haubenmeisen (*Parus cristatus* L.).— Acta Universitatis Lundensis, 1964, Sectio 11, № 14.
Wallace A. R. Island Life or the Phenomena and causes of Insular Faunas and Floras including a Revision and attempted solution of the problem of Geological Climates, ed. 3. London, 1911 (Macmillan).
Woodbury A. M. Principles of General Ecology. N. Y., 1954 (Blakiston).

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

В. Н. БОЛЬШАКОВ, А. В. ПОКРОВСКИЙ

ОСОБЕННОСТИ КРОВИ ГОРНЫХ ВИДОВ И ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ

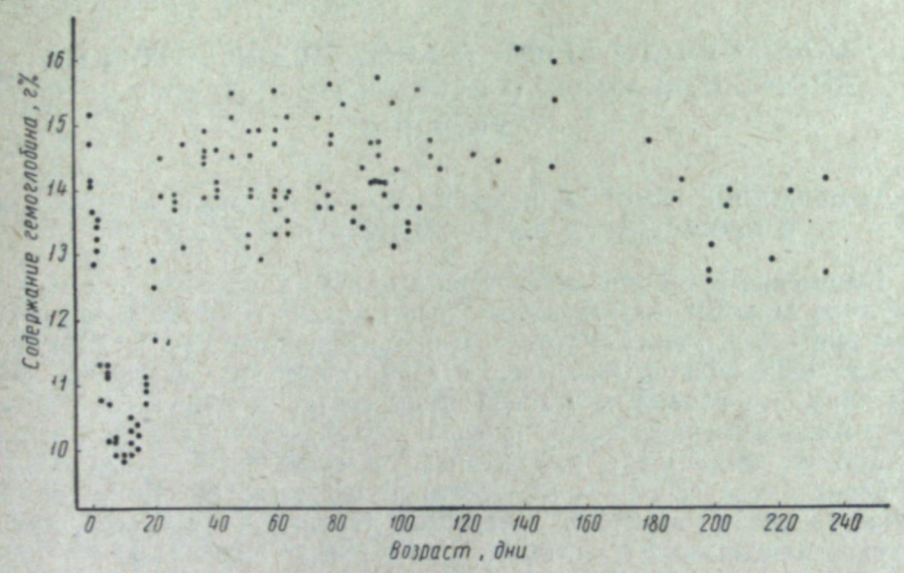
(СОДЕРЖАНИЕ ГЕМОГЛОБИНА В КРОВИ ТЯНЬ-ШАНЬСКОЙ ПОЛЕВКИ В ПРИРОДНЫХ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ)

Выяснение путей приспособления животных к условиям среды предполагает широкое изучение их экологических и морфо-физиологических признаков. Многими исследованиями (например, Hesse, 1921; Машковцев, 1935; Шварц, 1954, 1959; Шварц, Большаков, Пястолова, 1964) показано, что изменение условий среды обитания, требующее повышения уровня обмена веществ, приводит к увеличению размеров и массы отдельных органов и к интенсификации их функций. В частности, в условиях высокогорья у млекопитающих наблюдается увеличение размеров сердца и увеличение содержания гемоглобина в крови по сравнению с равнинными животными. В то же время у специализированных горных животных механизм приспособления к высотам, очевидно, несколько иной, чем у горных популяций широко распространенных видов: у ряда типичных горных видов повышенного содержания гемоглобина в крови не отмечено (Барбашова, Гинецинский, 1942; Ольнянская, 1949, и др.). Кроме того, имеются данные о том, что гемоглобин специализированных горных животных качественно отличен от гемоглобина равнинных животных (Hall, Dill, Barron, 1936; Антелидзе, Барбашова, 1938; Коржуев, 1959; Булатова, 1962). Не вдаваясь в подробности указанного вопроса, отметим только, что изучение приспособительных особенностей горных видов и горных популяций широко распространенных видов позволит подойти к решению вопроса о путях приспособления млекопитающих к специфическим (горным) условиям среды. Настоящая статья является одним из разделов работы, проводимой нами в этом направлении.

Тянь-шаньская полевка (*Clethrionomys frater* Thomas) — типичный горный вид, обитающий на высоте 1500—3000 *м* над ур. м. (Громов, 1963). Нами в 1963 и 1964 гг. при полевых работах в Заилийском Ала-Тау в районе оз. Иссык (1800—2300 *м* над ур. м.) и урочища Горельник (1960—2100 *м* над ур. м.) наряду с изучением других признаков было проведено определение содержания гемоглобина в крови тянь-шаньских полевок (по Сали). В июне 1963 г. полевки были привезены в виварий Института биологии Уральского филиала АН СССР, где к апрелю 1965 г. получено более 150 пометов. Зверьки содержались в течение всего периода исследования в помещении с постоянной положительной температурой (14—18° С) и естественным освещением. Рацион состоял с се-

редины сентября до середины мая из сена, овса и моркови, в остальное время — из овса и свежескошенной травы. Содержание гемоглобина определялось у родившихся и выросших в виварии полевок точно известного возраста, в один сезон, что позволило исключить случайные изменения признака, неизбежно проявляющиеся при работе с материалом разного возраста или собранным в различные сезоны года.

Содержание гемоглобина в крови самцов тянь-шаньских полевок, отловленных в мае 1964 г., составляло 15,8 *г*% (колебания 14,7—17,0 *г*%), самок — 15,4 *г*% (15,0—15,6 *г*%). Для сравнения укажем, что у трех самцов лесных мышей, отловленных на этих же высотах, оно было 16,2; 16,6 и 17,1 *г*%. У наиболее близкого к тянь-шаньской полевке



Возрастная изменчивость содержания гемоглобина в крови тянь-шаньских полевок.

вида — европейской рыжей полевки — содержание гемоглобина на Южном Урале колебалось от 14 до 19, в среднем 17,5 *г*%; у двух видов серых полевок из лесостепного Зауралья — обыкновенной полевки и полевки-экономки — составляло, по данным С. С. Шварца (1960) соответственно 66 и 80% (около 11 и 15 *г*%). Как видно из приведенных цифр, у типичного горного вида — тянь-шаньской полевки — показатели содержания гемоглобина равнозначны или даже несколько меньше, чем у других полевок. Исследования изменения содержания гемоглобина при переносе животных с гор на равнину и наоборот проводились неоднократно (Калабухов, 1935; Калабухов, Родионов, 1936), причем Н. И. Калабухов установил, что разница в концентрации гемоглобина у двух подвидов лесной мыши — равнинного (*Apodemus sylvaticus mosquensis* Ogn.) и горного (*A. s. ciscaucasicus* Ogn.) — при содержании их на равнине сохранялась в течение семи месяцев. В то же время при перемещении на равнину типичных горных животных (горных сурков) содержание гемоглобина у них снизилось за полтора месяца (Abderhalden и др., 1927).

Нами содержание гемоглобина изучалось уже у потомков перемещенных на равнину тянь-шаньских полевок. Необходимо отметить, что такое перемещение не вызвало у животных каких-либо заметных нарушений жизнедеятельности, наоборот, в условиях вивария у них

резко, по сравнению с природными условиями, увеличилось количество пометов на самку, участие сеголеток в размножении, стал круглогодичным сезон размножения.

Литературные данные свидетельствуют о значительных возрастных, половых, сезонных различиях содержания гемоглобина, поэтому первым этапом нашей работы было установление таких различий у тянь-шаньской полевки.

Содержание гемоглобина определялось у полевок различного возраста — от только что родившихся до 240-дневных. Как видно из рисунка, новорожденные полевки имеют высокое содержание гемоглобина, сходное с таковым у взрослых полевок, затем в течение трех-четырех дней показатели резко снижаются, держатся на низком уровне, после чего гемоглобин в крови снова нарастает. Необходимо отметить, что увеличение количества гемоглобина по времени точно совпадает с переходом тянь-шаньских полевок на самостоятельное питание и самостоятельный образ жизни. Таким образом, у тянь-шаньских полевок в виварии очень четко проявляется закономерность, выявленная Х. Ф. Кушнером (1940, стр. 71): «В отношении гемоглобина картина возрастной изменчивости, по-видимому, для всех млекопитающих более общая — у новорожденных содержание гемоглобина очень высокое, затем имеет место снижение до минимума, после чего содержание гемоглобина вновь поднимается, превышая у некоторых животных показатели новорожденных».

С 23—25-дневного возраста содержание гемоглобина в крови тянь-шаньских полевок становится стабильным (исследования, на основе которых построен график, проведены в один сезон года, поскольку при построении графика на материале, полученном в течение всего года, возможны сезонные колебания). Некоторое снижение показателей отмечается у очень старых особей (190—240 дней), однако до такого возраста доживает небольшое число полевок, и наш материал еще недостаточен для статистического подтверждения этого факта. Содержание гемоглобина у полевок (*г*%) в возрасте 45—120 дней (в виварии) приведено ниже:

	Самцы (n=26)	Самки (n=22)
$M \pm m$	14,28 ± 0,17	13,84 ± 0,13
Lim	12,3 — 15,5	13,0 — 15,4
C_v	6,21	4,9

Имеющееся различие между величинами для самцов и самок близко к достоверному (D=2,05). Необходимо отметить, что у тянь-шаньских полевок и в виварии, и в природных условиях у самок отмечено меньшее содержание гемоглобина, чем у самцов. По сравнению с природными условиями содержание гемоглобина в крови полевок, родившихся и выросших в условиях вивария, снизилось, хотя и не очень значительно. Обращает на себя внимание небольшой диапазон изменчивости признака как в природе (C_v=7,7 у самцов), так и в виварии (см. выше). Коэффициент вариации ряда интерьерных признаков у взрослых самцов тянь-шаньской полевки в Заилийском Ала-Тау оказался выше, чем коэффициент вариации гемоглобина. Так, коэффициенты вариации относительного веса сердца, печени и почки равны 8,6; 13,3; 12,5. Незначительная индивидуальная изменчивость содержания гемоглобина в крови тянь-шаньских полевок делает возможным использование этого признака для характеристики обследованных групп и отдельных популяций. Является ли небольшой диапазон индивидуальной изменчивости содержания гемоглобина в крови характерной чертой горных млекопитающих или

это — особенность отдельных видов, связанная с разнообразием условий существования, может быть установлено только при дальнейших исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

Ангелидзе Б. Ф., Барбашова З. И. Сравнительная характеристика дыхательных функций некоторых копытных животных.— Физиол. ж., 1938, т. 15, вып. 4.

Барбашова З. И., Гневешевский А. Г. Особенности приспособления к высоте у тебенских овец.— Изв. АН СССР, серия биол., 1942, № 5.

Будатова Н. М. Особенности крови высокогорных животных.— Тр. Ин-та морфологии животных, 1962, вып. 41.

Громов И. М. Грызуны.— Млекопитающие фауны СССР. Под ред. И. И. Соколова. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Калабухов Н. И. Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши (*Apodemus sylvaticus ciscaucasicus* Ogn. и *Apodemus sylvaticus magensis* Ogn.).— Докл. АН СССР, 1935, т. 2, № 1.

Калабухов Н. И., Родионов Н. В. Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови равнинных и горных предкавказских лесных мышей (*Apodemus sylvaticus ciscaucasicus*) и изменения этих показателей при перемене высоты обитания.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1936, т. 14, вып. 1.

Коржуев П. А. Гемоглобин как фактор приспособления к гипоксии. Усп. соврем. биол., 1959, т. 47, вып. 3.

Кушнер Х. Ф. Состав крови овец в связи с их продуктивностью.— Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1940, № 13.

Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих.— Тр. лабор. эволюционной морфологии АН СССР, 1935, т. 2, № 3.

Ольнянская Р. М. К физиологии длительной акклиматизации овец к пониженному атмосферному давлению. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1949.

Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных.— Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 3.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959, вып. 11.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 14.

Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о путях приспособления животных к изменению среды обитания.— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 4.

Abderhalden E., Kotsheff, London E., Loewy A. Die Wirkung des Hohenklimas auf den tierischen Organism.— Pflugers Arch., 1927.

Hall F., Dill D., Barron G. Comparative physiology in hign altitudes.— J. Cellular Compar. Physiol, 1936, vol. 8, № 3.

Hesse R. Das Herzgewicht d. Wierbeltiere.— Zool. Jb., 1921, Bd 38, H. 3.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

У Р А Л Ь С К И Й Ф И Л И А Л

ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

В. Н. БОЛЬШАКОВ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ КРАСНО-СЕРЫХ ПОЛЕВОК ЮЖНОГО УРАЛА ПО НАБЛЮДЕНИЯМ В ПРИРОДНЫХ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) встречается по хребтовой части Урала от 54—55° с. ш. до Полярного Урала включительно, но лишь на горных хребтах Южного Урала она выступает как типичная горная форма, не встречающаяся ниже границы каменистых россыпей. Красно-серые полевки Южного Урала отличаются от полевок Среднего, Северного и Полярного Урала, кроме хорошо выраженной стенотопности, рядом биологических особенностей, например, особенностями питания (Большаков, 1963, 1964). Уже предварительное изучение биологии размножения и сравнение полученных данных с материалами изучения красно-серых полевок на Среднем, Северном и Полярном Урале[1] показало, что полевки Южного Урала характеризуются меньшим количествм эмбрионов на одну беременную самку, чем особи из северных районов. Пониженная плодовитость свойственна многим горным видам грызунов, поэтому в плане работы по изучению путей приспособления грызунов к горным условиям исследование экологии размножения южноуральских красно-серых полевок имеет несомненный интерес.

Особенности размножения изучались как в природных, так и в экспериментальных (виварий) условиях. Природные наблюдения проводились в 1960—1964 гг. на хребтах Зигальга и Сулья, главным образом на горе Кукшик, на высотах около 800 *м* над ур. м. Красно-серая полевка встречается здесь исключительно в каменистых россыпях, покрывающих склоны гор и поросших кустарниками (малина, рябина, черемуха, шиповник) и древесными породами (береза, осина, лиственница). В мае 1963 г. в виварий Института биологии УФАН СССР было завезено пять пар красно-серых полевок, отловленных на горе Кукшик. За два года получено 29 пометов. Полевки содержались в течение всего периода исследования в помещении с постоянной положительной температурой (14—18° С) и естественным освещением. Рацион состоял с середины сентября по середину мая из сена, овса и моркови, а остальное время — из овса и свежескошенной травы. В природных условиях красно-серые полевки на каменистых россыпях горных хребтов Южного Урала в большом количестве употребляют в пищу кору кустарников — малины, черемухи, рябины, поэтому в рацион полевок в виварии постоянно включа-

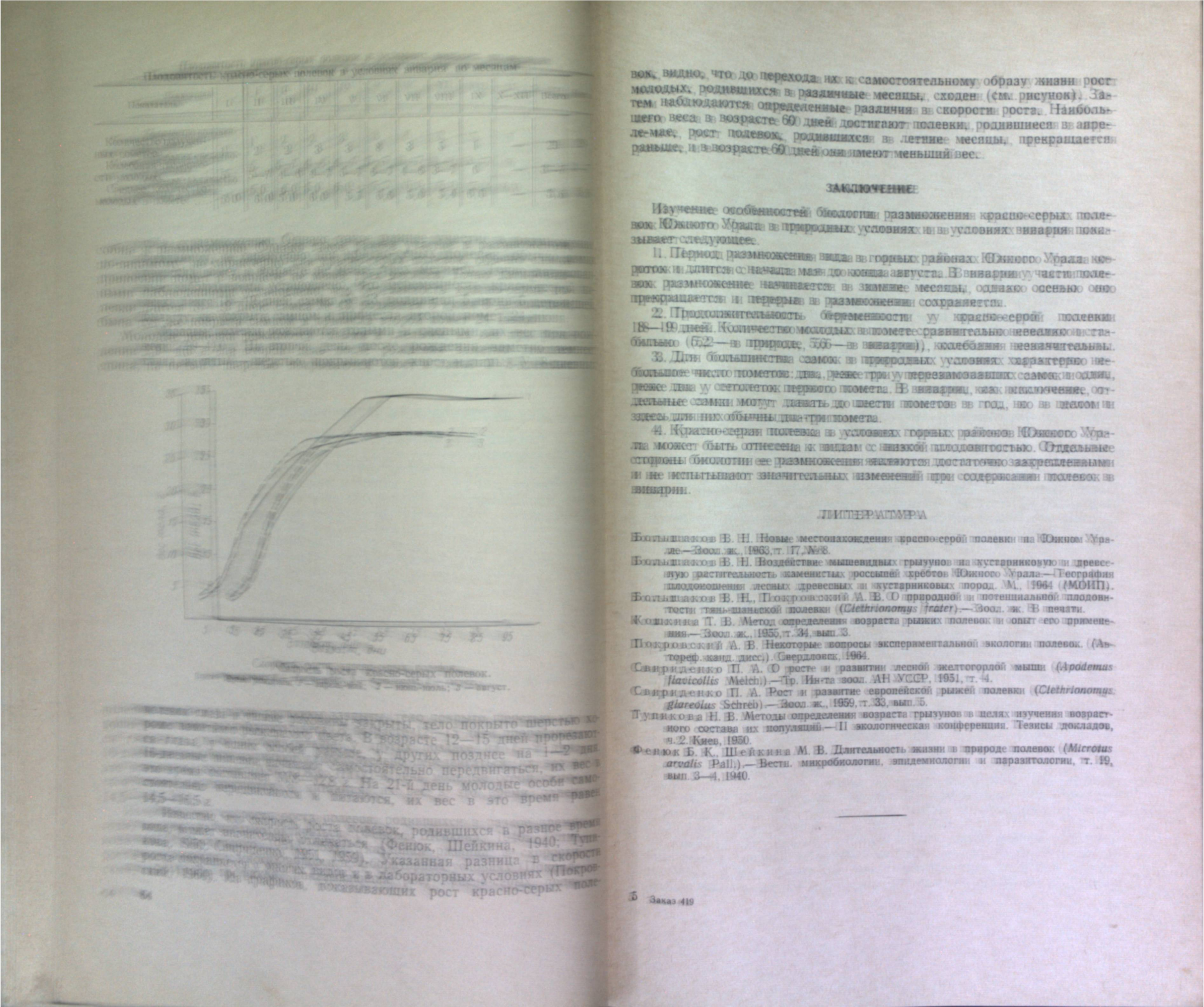
[1] На Полярном Урале материал собран экспедициями Института биологии УФАН СССР под руководством члена-корр. АН СССР С. С. Шварца.

ших особей, и, наконец, большого количества второго и третьего пометов старых самок и первого, частично второго пометов первых сеголеток. Последняя группа в этот период отличается по размеру и весу от первых двух групп, но внутри нее различить отдельные генерации практически невозможно.

В конце августа 1960 г. соотношение между указанными группами было следующее (изучено 24 полевки): старые особи 12,5, первые сеголетки около 16,5, молодые поздних пометов 71%. По-видимому, именно последняя группа играет основную роль в поддержании численности популяции следующей весной. Среди отловленных в феврале 1961 г. 17 особей красно-серых полевок не было ни одной, которую по развитию корней зубов, стертости коронки, развитию гребней черепа можно было бы отнести к группе старых особей. В то же время нужно отметить, что отдельные старые красно-серые полевки, по-видимому, переживают и вторую зиму: в мае нами пойманы две особи (самка и самец) с полностью стертыми коронками зубов: из альвеол нижней челюсти торчали лишь остатки корней. Маловероятно, чтобы у полевки могли так сильно стереться зубы за один сезон. Таким образом, плодовитость красно-серой полевки на Южном Урале сравнительно низка. Для нее характерны: короткий сезон размножения (май-август), незначительное количество выводков у перезимовавших самок и, особенно у сеголеток, небольшое число молодых в помете (в среднем 5,2).

ПЛОДОВИТОСТЬ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Наблюдения над размножением грызунов в виварии не только позволяют изучить некоторые вопросы, решение которых невозможно в природных условиях (например, продолжительность беременности, развитие молодняка и т. д.), но и выяснить стабильность различных сторон биологии размножения. В экспериментальных условиях, когда снимается влияние ряда факторов (колебания температуры, сезонность смены кормов, осадки и т. д.), у некоторых видов особенности размножения резко меняются. В качестве примера можно привести тянь-шаньскую полевку — горный вид, характеризующийся в природе низкой плодовитостью. В нашем виварии у нее стал круглогодичным период размножения, резко увеличилось количество пометов на одну самку и участие сеголеток в размножении (Большаков, Покровский, в печати). В то же время в тех же условиях в биологии размножения некоторых других видов (например, плоскочерепной полевки *Alticola strelzovi*) существенных сдвигов не произошло. Из таблицы видно, что у красно-серой полевки и в условиях вивария, когда искусственно снято влияние на размножение ряда природных факторов, наблюдается перерыв в размножении, хотя и несколько более короткий, чем в природе. Плодовитость в неволе колеблется от трех до семи детенышей на самку, в среднем она равна 5—6, т. е. также очень близка к природной. Большинство размножавшихся самок приносили в год один-три помета, однако удалось заметить и исключения, показывающие определенные потенциальные возможности размножения вида. Так, самка № 49, родившаяся 8 августа 1963 г., за период с 16 марта по 1 сентября 1964 г. принесла 6 пометов со следующими интервалами: 16 марта — 11 апреля — 14 мая — 8 июня — 5 июля — 1 сентября. Эксперимент позволил установить, что размножение у красно-серой полевки может начинаться рано. Так, например, самка № 28, родившаяся 13 июня, уже 23 июля, т. е. в возрасте 40 дней, принесла первый помет, состоящий из четырех молодых, следовательно, в возрасте около 21 дня она была уже спо-



вок, видно, что до перехода их к самостоятельному образу жизни рост молодых, родившихся в различные месяцы, сходен (см. рисунок). Затем наблюдаются определенные различия в скорости роста. Наибольшего веса в возрасте 60 дней достигают полевки, родившиеся в апреле-мае; рост полевок, родившихся в летние месяцы, прекращается раньше, и в возрасте 60 дней они имеют меньший вес.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение особенностей биологии размножения красно-серых полевок Южного Урала в природных условиях и в условиях вивария показывает следующее.

1. Период размножения вида в горных районах Южного Урала короток и длится с начала мая до конца августа. В виварии у части полевок размножение начинается в зимние месяцы, однако осенью оно прекращается и перерыв в размножении сохраняется.

2. Продолжительность беременности у красно-серой полевки 188—199 дней. Количество молодых в помете сравнительно невелико и стабильно (6,22 — в природе, 5,66 — в виварии), колебания незначительны.

3. Для большинства самок в природных условиях характерно небольшое число пометов: два, реже три у перезимовавших самок и один, реже два у сеголеток первого помета. В виварии, как исключение, отдельные самки могут давать до шести пометов в год, но в целом и здесь для них обычны два-три помета.

4. Красно-серая полевка в условиях горных районов Южного Урала может быть отнесена к видам с низкой плодовитостью. Отдельные стороны биологии ее размножения являются достаточно закрепленными и не испытывают значительных изменений при содержании полевок в виварии.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н. Новые местонахождения красно-серой полевки на Южном Урале.—Зоол. ж., 1963, т. 17, № 8.

Большаков В. Н. Воздействие мышевидных грызунов на кустарниковую и древесную растительность каменистых россыпей хребтов Южного Урала.—География плодоношения лесных древесных и кустарниковых пород. М., 1964 (МОИП).

Большаков В. Н., Покровский А. В. О природной и потенциальной плодовитости тянь-шаньской полевки (*Clethrionomys frater*).—Зоол. ж. В печати.

Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения.—Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3.

Покровский А. В. Некоторые вопросы экспериментальной экологии полевок. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1964.

Свириденко П. А. О росте и развитии лесной желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis* Melch.).—Тр. Ин-та зоол. АН УССР, 1951, т. 4.

Свириденко П. А. Рост и развитие европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb).—Зоол. ж., 1959, т. 33, вып. 5.

Тупикова Н. В. Методы определения возраста грызунов в целях изучения возрастного состава их популяций.—II экологическая конференция. Тезисы докладов, ч. 2. Киев, 1950.

Фенюк Б. К., Шейкина М. В. Длительность жизни в природе полевок (*Microtus arvalis* Pall.).—Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. 19, вып. 3—4, 1940.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

В. Г. ИЩЕНКО

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ УРАВНЕНИЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ)

Расширение ареала вида обычно сопровождается морфологической дифференциацией, в результате чего образуется ряд форм, достаточно хорошо отличающихся друг от друга, но вместе с тем потенциально или реально успешно скрещивающихся между собой. Нередко дифференциация вида затрагивает такие существенные признаки, как размеры животного и пропорции. Однако при изучении морфологической дифференциации не всегда удается выяснить, что первично подвергается отбору — общие размеры или пропорции, или же те и другие одновременно. В связи с этим картина формообразования развертывается перед нами недостаточно полно. Если две формы (подвиды) имеют одинаковые размеры и разные пропорции, то, несомненно, естественный отбор был направлен на изменение пропорций. Но когда мы имеем дело с двумя или большим количеством форм, различающихся по средним размерам и пропорциям, определить направление естественного отбора не всегда возможно. Большую помощь при этом оказывает изучение аллометрических зависимостей у исследуемых групп, поскольку аллометрическое уравнение выражает зависимость изменения пропорций от изменений общих размеров (Huxley, 1932).

К решению этого вопроса мы подошли при анализе двух подвидов узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis* и *M. gregalis major*), различающихся средними размерами тела, черепа и пропорциями. Был изучен относительный рост частей черепа и рост черепа по отношению к общим размерам с помощью аллометрического уравнения. Ранее мы убедились (Ищенко, 1964; Ищенко, в печати) в том, что в пределах популяции (в различные сезоны, годы) аллометрические зависимости могут меняться из-за различной скорости роста животных в разных условиях. Поэтому для сравнения подвидов был использован материал вивария Института биологии УФАН СССР, так как различия, проявляющиеся между подвидами в равных условиях, с большим основанием можно рассматривать как наследственные, а не модификационные. Просмотрено было 144 черепа *M. gregalis gregalis*, 228 черепов *M. g. major* и 68 черепов их гибридов (F_1). Кроме того, мы воспользовались промерами 587 черепов *M. g. major* от животных, добытых К. И. Копеиным на п-ове Ямал в 1956—1957 гг.

Сравнение роста отдельных частей черепа (длина зубного ряда, скуловая ширина, ширина межглазничного промежутка, высота черепа) по отношению к росту кондилобазальной длины черепа, а также относительного роста размеров черепа и длины тела показало, что изучаемые

Значения параметров аллометрических уравнений для двух подвидов узкочерепной полевки и их гибридов

Признак	*Microtus gregalis gregalis*		*Microtus gregalis major*		*M. g. gregalis*×*M. g. major*, F_1	
	b	*a*	*b*	*a*	*b*	*a*
Кондилобазальная длина черепа	3,990	0,394	3,500	0,431	2,500	0,501
Ширина межглазничного промежутка	6,140	—0,319	3,240	—0,041	4,470	—0,178
Скуловая ширина	0,249	1,200	0,244	1,216	0,167	1,320
Длина зубного ряда	1,014	0,522	0,587	0,698	1,053	0,520
Высота черепа	1,980	0,436	1,790	0,476	2,076	0,430

подвиды в условиях вивария характеризуются специфическими аллометрическими зависимостями (см. таблицу). Это еще раз подтверждает, что морфологические различия между данными подвидами наследственны, а не обусловлены действием внешних факторов (Шварц, Кокпенин, Покровский, 1960). Гибриды этих подвидов по абсолютным значениям признаков занимают промежуточное положение (Шварц, Кокпенин, Покровский, 1960). Однако, как видно из таблицы, это промежуточное положение достигается различными путями. Для величины межглазничного промежутка свойственно промежуточное значение *a* и *b*, следовательно, данный признак, как, впрочем, и все наследуемые промежуточно в F_1, является полигенным, а полигенность, как известно, — один из надежных способов защиты нормального формообразования (Шмальгаузен, 1964).

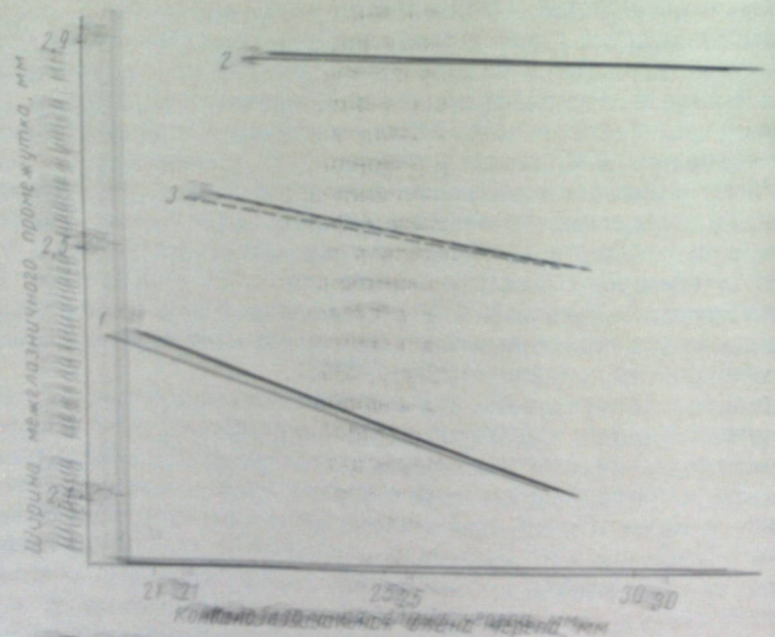


Рис. 1. Изменение величины межглазничного промежутка при изменении размеров черепа:
1 — *M. g. gregalis*, 2 — *M. g. major*, 3 — гибриды F_1.

В основном *M. g. gregalis* и *M. g. major* характеризуются близкими значениями *a*, но различными значениями параметра *b*. Это наблюдается при сравнении относительного роста кондилобазальной длины черепа, высоты и скуловой ширины его, т. е. тех частей, для которых характерна обычная аллометрия (положительная или отрицательная). Однако, что касается ширины межглазничного промежутка, то изучение его роста показало, что у *M. g. major* величина этой части при изменении размеров черепа почти не меняется ($a=-0{,}041$), а у *M. g. gregalis* для этого признака характерна энантиометрия ($a=-0{,}319$), т. е. с увеличением размеров черепа величина межглазничного промежутка убывает (рис. 1). В абсолютном выражении межглазничный промежуток у *M. g. major* значительно шире, чем у *M. g. gregalis*. Возникает вопрос: каким образом при дифференцировке вида *Microtus gregalis* и при образовании *M. g. major* изменилась аллометрическая зависимость — понадобилось ли при этом дополнительное мутирование, изменившее скорость роста, или для отбора было достаточно вариантов, имеющихся в популяции *M. g. gregalis*. Анализ нашего материала показал, что особи *M. g. gregalis*, обладающие наибольшим значением межглазничного промежутка для данного подвида (2,5—2,6 *мм*) и составляющие в лабораторной популяции 10,5%, характеризуются почти тем же аллометрическим показателем межглазничного промежутка, что и *M. g. major* ($a=-0{,}080$). Из этого можно предположить, что в процессе выделения подвида *M. g. major* для слома аллометрической зависимости достаточно было имеющегося в пределах *M. g. gregalis* многообразия, тем более, что по этому признаку между данными подвидами хиатуса нет.

Но главное внимание мы считаем необходимым обратить на следующее. Если бы при расселении *M. g. gregalis* на север отбор шел только в направлении увеличения размеров тела и черепа, без изменения аллометрической зависимости между межглазничным промежутком и кондилобазальной длиной черепа, то, в силу обратной корреляции между этими признаками у *M. g. gregalis*, абсолютное значение межглазничного промежутка у *M. g. major* оказалось бы настолько мало, что его явно не хватило бы для нормального функционирования черепа. Экстраполируя аллометрическое уравнение, мы получили, что при простом увеличении черепа *M. g. gregalis*, у крупных особей *M. g. major* ширина межглазничного промежутка должна бы составлять 1,8 *мм* и менее, т. е. череп был бы весьма подвержен механическим повреждениям. Следовательно, отбор по одному признаку (размеры черепа) невозможен и мог идти лишь в направлении одновременного изменения ряда признаков, в том числе и величины межглазничного промежутка, причем основным материалом для него, на наш взгляд, является внутрипопуляционная изменчивость *M. g. gregalis*.

Интересно, что в дикой популяции *M. g. major* обнаруживается значительная индивидуальная изменчивость ширины межглазничного промежутка (от 2,4 до 3,4 *мм*, особи со значением межглазничного промежутка более 3 *мм* составляют 21,6% ямальской популяции). Сравнивая аллометрические зависимости животных, добытых осенью 1956 г. и ранней весной 1957 г., мы получили различные аллометрические зависимости для этого признака. Для животных, добытых осенью 1956 г., зависимость между шириной межглазничного промежутка и кондилобазальной длиной черепа выражается уравнением

$$y=11{,}84x^{-0{,}430}\ (n=121),$$

а для животных, добытых весной 1957 г.,— уравнением

$$y=4{,}50x^{-0{,}144}\ (n=124).$$

Однако в состав животных, добытых весной, входят особи, родившиеся под снегом, развивающиеся в иных условиях, чем добытые осенью. Это и могло быть причиной изменения аллометрической зависимости. Однако если взять весной только перезимовавших особей ($n=32$), то эта зависимость будет иметь вид

$$y=6{,}78x^{-0{,}266},$$

т. е. тоже отличный от зависимости, характеризующей животных, добытых осенью. Особи, добытые осенью и перезимовавшие, развивались в равных условиях, и поэтому различия в аллометрических зависимостях в данном случае могут быть объяснены элиминацией животных в течение зимнего периода, сменой генотипического состава популяции (Ищенко, в печати). Аналогично можно предположить, что с продвижением на север *M. g. gregalis* крупные особи с наибольшим межглазничным промежутком сохранялись, обратные же варианты элиминировались, что в конце концов и привело к изменению аллометрической зависимости.

Если объединить особей *M. g. major*, добытых в природе в разные годы (а при обработке виварного материала использовались животные, забитые в разное время в течение трех лет), то зависимость между межглазничным промежутком и кондилобазальной длиной черепа выразится уравнением

$$y=10{,}18x^{-0{,}391},$$

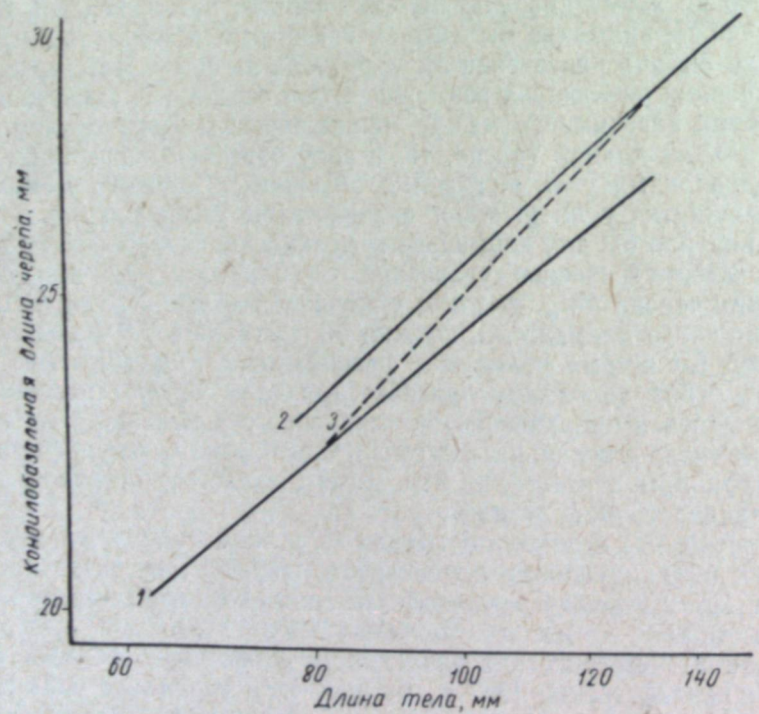


Рис. 2. Рост черепа по отношению к общим размерам:
1 — *M. gregalis gregalis*; 2 — *M. gregalis major*; 3 — гибриды, F_1.

т. е. величина a будет сходной с таковой у *M. g. gregalis*, а параметр b отличен ($P<0{,}001$). Это еще раз подтверждает, что отбор при выделении подвида *M. g. major* мог идти только в направлении одновременного изменения как размеров, так и пропорций за счет имеющегося в пределах *M. g. gregalis* многообразия. По-видимому, для форм, характеризующихся наличием «отрицательного роста» каких-либо частей, отбор в направлении изменения только размеров тела невозможен.

Изменение аллометрических зависимостей свидетельствует о далекозашедшей морфологической дифференциации, приведшей к генетической разнокачественности *M. g. gregalis* и *M. g. major*. Гибридизация этих подвидов также подтверждает генетическую разнокачественность их. Изучение аллометрического роста черепа по отношению к размерам тела показало, что для гибридов характерен иной тип аллометрической зависимости, не промежуточный и не имеющийся у родительских форм (рис. 2): мелкие гибридные особи имеют череп такой же величины, как мелкие *M. g. gregalis*, а крупные гибриды характеризуются индексом черепа, свойственным крупным *M. g. major*. Это представляет большой интерес и, по-видимому, связано с изменением скорости роста у гибридных особей. Во всяком случае, генетическая разнокачественность родительских форм обусловила то, что при смешении разных генотипов возникли новые, а это нашло фенотипическое отражение в изменении аллометрической зависимости.

ЛИТЕРАТУРА

Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба.— Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тезисы докладов. Свердловск, 1964 (УФАН СССР).

Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки. В печати.

Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *M. gregalis gregalis*, *M. g. major* и их помесей.— Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.

Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М., изд-во «Наука», 1964.

Huxley J. S. Problems of relative growth. London, 1932.

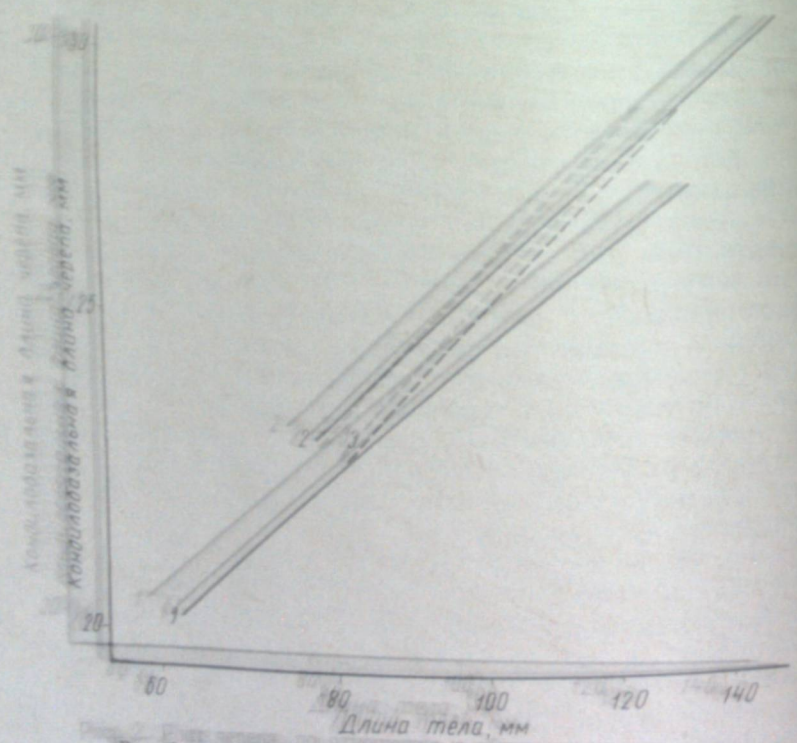


Рис. 2. Рост черепа по отношению к общим размерам:
1 — *M. gregalis gregalis*; 2 — *M. gregalis major*; 3 — гибриды, F_1.

т. е. величина a будет сходной с таковой у *M. g. gregalis*, а параметр b отличен ($P<0{,}001$). Это еще раз подтверждает, что отбор при выделении подвида *M. g. major* мог идти только в направлении одновременного изменения как размеров, так и пропорций за счет имеющегося в

пределах *M. g. gregalis* многообразия. По-видимому, для форм, характеризующихся наличием «отрицательного роста» каких-либо частей, отбор в направлении изменения только размеров тела невозможен.

Изменение аллометрических зависимостей свидетельствует о далеко зашедшей морфологической дифференциации, приведшей к генетической разнокачественности *M. g. gregalis* и *M. g. major*. Гибридизация этих подвидов также подтверждает генетическую разнокачественность их. Изучение аллометрического роста черепа по отношению к размерам тела показало, что для гибридов характерен иной тип аллометрической зависимости, не промежуточный и не имеющийся у родительских форм (рис. 2): мелкие гибридные особи имеют череп такой же величины, как мелкие *M. g. gregalis*, а крупные гибриды характеризуются индексом черепа, свойственным крупным *M. g. major*. Это представляет большой интерес и, по-видимому, связано с изменением скорости роста у гибридных особей. Во всяком случае, генетическая разнокачественность родительских форм обусловила то, что при смешении разных генотипов возникли новые, а это нашло фенотипическое отражение в изменении аллометрической зависимости.

ЛИТЕРАТУРА

Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба.— Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тезисы докладов. Свердловск, 1964 (УФАН СССР).

Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки. В печати.

Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *M. gregalis gregalis*, *M. g. major* и их помесей.— Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.

Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М., изд-во «Наука», 1964.

Huxley J. S. Problems of relative growth. London, 1932.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

Л. М. СЮЗЮМОВА

К ИЗУЧЕНИЮ АНТИГЕННЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ СЫВОРОТОЧНЫХ БЕЛКОВ ДВУХ ПОДВИДОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ МЕТОДОМ РЕАКЦИИ ПРЕЦИПИТАЦИИ В АГАРЕ

В настоящее время иммунологические методы исследования привлекаются для выяснения некоторых вопросов таксономии (Boyden, 1943, 1963; Stimpfling, Irwin, 1960; Mainardi, 1958 и др.). Антигенные особенности и отношения у представителей отряда грызунов изучались в основном на домовых и, особенно, на лабораторных мышах, серых и лабораторных крысах и золотистых хомячках (Adler, 1955, Moody, 1940; Hicks a. Little, 1931; и др.). Возможности применения серологических методов для межвидовой и внутривидовой дифференциации дикоживущих грызунов до сих пор выяснены недостаточно. Имеются работы по изменчивости антигенных свойств сывороточных белков крови лесных мышей (*Apodemus sylvaticus*) и близких к ним форм (Аврах, Калабухов, 1937; Ларина, Кулькова, 1958), по антигенному анализу сывороточных и тканевых белков оленьей мыши (*Peromyscus maniculatus*) и домовой мыши (Moody, 1948; Daugherty, 1961). В обстоятельном исследовании Даухарти (Daugherty, 1961) подчеркивается перспективность применения иммунологического анализа для изучения таксономии отряда грызунов.

В настоящей работе имелось в виду выяснить возможность использования антигенного анализа сывороточных белков с применением реакции преципитации в агаре для диагностики двух морфологически трудно различимых подвидов полевки-экономки: северного *Microtus oeconomus chachlovi* и южного *Microtus oeconomus oeconomus*, а также провести определение антигенной близости этих подвидов к ряду систематически близких (одного семейства) и более отдаленных форм (разных семейств). В частности, нам представлялась возможность исследовать сыворотки крови у водяных крыс (*Arvicola terrestris*), лабораторных мышей (*Mus musculus*) и белок (*Sciurus vulgaris*). Как известно, иммунологические отношения могут отражать степень филогенетического родства между систематически отдаленными таксонами (Boyden, 1963; Вязов, 1962; Аверкина, 1960).

Для выявления антигенных особенностей сывороточных белков двух подвидов полевки-экономки использовались кроличьи гетероиммунные антисыворотки. Сыворотка крови в разведении 1 : 20 от 10—12 зверьков каждого подвида вводилась четырем кроликам. Цикл иммунизации состоял из 12 внутривенных инъекций по 0,5 — 1,0 *мл* разведенной сыворотки полевок. Интервалы между введениями не превышали трех дней.

Три инъекции сочетались с подкожным введением сывороток с адъювантом.

Оба подвида полевки-экономки были взяты из вивария Института биологии УФАН СССР, где они разводятся от небольшого ядра привезенных производителей в течение ряда лет. Исследования проводились путем постановки реакции кольцепреципитации по обычной методике, реакции преципитации в агаре с истощенными и неистощенными антисыворотками. Реакция преципитации в агаре ставилась по методу Ухтерлони в чашках Петри. Объемные соотношения реагентов взяты с учетом методических указаний Зильбера и Абелева (1962). Титр антисывороток определялся в реакции кольцепреципитации. В опытах по выявлению подвидовых антигенных различий реакция проводилась с уравненным количеством белка в сыворотках обеих форм экономки. Содержание белка в сыворотках других видов не приравнивалось к количеству белка у экономок. Антисыворотки, использованные в реакции кольцепреципитации, имели титр содержания антител 1 : 50 000, а при реакции преципитации в агаре 1 : 5 000—1 : 10 000.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования антигенных свойств сывороточных белков экономок методом реакции кольцепреципитации не выявили заметных подвидовых различий. Они были отмечены только при реакции с сыворотками, в которых количество белка не было определено и выравнено. В этих

Таблица 1

Результаты реакции кольцепреципитации между сыворотками против двух подвидов экономки и сыворотками экономок и других видов грызунов

Антисыворотка, №	Антиген (нормальная сыворотка)	Разведение антигена							
		1 : 10	1 : 100	1 : 500	1 : 1000	1 : 5000	1 : 10 000	1 : 50 000	1 : 60 000
M. oeconomus oeconomus, 8	*M. o. oeconomus*	++++/++++	++++/++++	++++/++++	++++/++	++++/++++	++	+	—
	M. o. chachlovi	++++/+++	++++/++++	++++/+++	++++/++++	++++/++++	+	+	—
	M. musculus	+	++	+	+	—	—	—	—
M. oeconomus chachlovi, 6	*M. oeconomus chachlovi*	+++/+++	+++/++	+++/+++	++++/++++	++++/+++	+	+	—
	M. o. oeconomus	++++/++++	++++/++++	++++/+++	++++/+++	++++/++++	+	±	—
	M. musculus		++	+	±	—	—	—	—
M. oeconomus oeconomus, 7	*M. o. oeconomus*	++++/++++	++++/++++	++++/++	++++/++++	+	±	—	—
	A. terrestris	++++/+++	+++/++++	++++/++++	++++/++++	+	±	—	—
	S. vulgaris	—	—	—	—	—	—	—	—

опытах реакция проходила даже в более высоких разведениях с гетерологичным антигеном. При перекрестной преципитации, где содержание белка в сыворотках обоих подвидов было предварительно выравнено, антисыворотки обоих подвидов, как видно из табл. 1, реагировали

с сыворотками экономок в одних и тех же титрах. Не было отмечено различий и во времени образования преципитата. Сроки появления колец зависели от концентрации антигена, а не от подвидовых особенностей.

Антисыворотки четко дифференцировали белок сывороток белки и мыши. Реакция с белком водяной крысы проходила в том же титре, что и у полевок-экономок. Однако при этом были отмечены различия в активности антисывороток. Кольцо преципитации появлялось через 15—20 *мин* после образования его при контакте антисывороток с антигеном экономки.

Таким образом, реакция кольцепреципитации позволяла выявить четкие антигенные различия сывороточных белков на уровне семейств и давала менее выраженные отличия сывороток крови видов, относящихся к разным родам одного семейства. Межвидовые антигенные различия в этой реакции уловлены не были.

Таблица 2

Реакция преципитации в агаре между сыворотками против двух подвидов экономки и гомологичными и гетерологичными антигенами

Антиген (нормальная сыворотка)	Сыворотка против *M. oeconomus oeconomus*			Сыворотка против *M. oeconomus chachlovi*		
	Полосы					
	плотные	слабые	всего	плотные	слабые	всего
M. oeconomus oeconomus	3/1:16 2/1:64 1/1:128 0/1:256	2/1:16 1/1:64 0/1:128 0/1:256	5 3 1 0	3/1:8 2/1:16	2/1:8 3/1:16	5 5
M. oeconomus chachlovi	3/1:8 3/1:16 3/1:32	2/1:8 0/1:16 0/1:32	5 3 3	3/1:16 3/1:32 2/1:64 1/1:256	2/1:16 2/1:32 1/1:64 0/1:256	5 5 3 1

Примечание. Числитель — число полос, знаменатель — разведение антигена.

Реакцией преципитации в агаре у обоих подвидов полевок-экономок обнаружено не менее пяти антигенных компонентов. Количественное содержание их определялось путем постановки реакции с рядом разведений сывороток-антигенов. Наибольшая концентрация была выявлена у антигенов, образующих при взаимодействии с антителами плотные полосы преципитации. У обоих подвидов экономки, как видно из табл. 2, они представлены тремя антигенами. Титры этих антигенов различны. Так, у южного подвида три плотные полосы были выражены до разведения 1 : 32. В разведении 1 : 64 полосы становились менее плотными, кроме одной, расположенной ближе к центральной лунке с антисывороткой. Она исчезала только в разведении сыворотки 1 : 256. У северного подвида эта полоса сохранялась, что, видимо, свидетельствует о более высокой концентрации антигена у северной формы.

В перекрестных опытах преципитации между антисывороткой одного подвида и антигеном другого обнаруживались те же пять полос преципитации. Однако антигены, особенно содержащиеся в более низких концентрациях и обнаруживающиеся по слабым полосам преципитации, реагировали с сыворотками другого подвида в более низких разведениях. Особенно четко это заметно по результатам опытов с сывороткой северного подвида.

Таким образом, реакция преципитации в агаре позволила установить наличие общих антигенов у обоих подвидов экономки. Она установила и идентичность этих антигенов. Постановка реакции в трех и четырех лунках дала полное, хорошо выраженное слияние полос преципитации в системах антиген — антитело обоих подвидов.

Параллельно реакция проводилась с гетерологичными сыворотками — от белки и водяной крысы. В сыворотке белки общих с экономкой антигенов не было. Между реагентами в агаре не появлялось ни одной полосы преципитации. У водяной крысы было обнаружено три общих с экономкой антигена, появлялись три полосы преципитации, сливающиеся с полосами в гомологичных системах. Однако эти опыты не выявили полной идентичности антигенов водяной крысы и экономки. На месте слияния двух полос отмечалось образование шпор.

Для подтверждения идентичности обнаруженных сывороточных антигенов у двух подвидов экономок была поставлена серия опытов истощения антисыворотки одного подвида сывороткой другого. Реакция проводилась по общепринятой методике.

Таблица 3

Реакция преципитации в агаре между истощенными антисыворотками и сыворотками экономки двух подвидов (число полос)

Антисыворотка	Истощение сывороткой	Антиген (нормальная сыворотка)							
		M. o. oeconomus				*M. o. chachlovi*			
		1:2	1:4	1:8	1:16	1:2	1:4	1:8	1:16
M. oeconomus oeconomus	*M. o. chachlovi*	0	0	0	0	0	0	0	0
	A. terrestris	0	0	0	0	0	0	0	0
	M. musculus	2	2	2	0	2	2	2	0
	Контроль*					4	4	4	3
M. oeconomus chachlovi	*M. oeconomus*	0	0	0	0	0	0	0	0
	A. terrestris	0	0	0	0	0	0	0	0
	M. musculus	2	2	2	1	2	2	2	1
	Контроль*	4	4	4	2				

* Физиологический раствор, 1:1.

Как видно из табл. 3, антигены сыворотки экономки одного подвида полностью удаляли все реагирующие антитела из антисыворотки другого подвида. Это, в свою очередь, подтверждает антигенную идентичность выявленных в опытах с неразведенной сывороткой антигенов обоих подвидов экономки. Однако следует заметить, что полное истощение антисывороток произведено и сывороткой водяной крысы. Это указывает на высокое содержание у них общих с экономкой антигенов. Антигены сыворотки мыши не полностью адсорбировали антитела антисывороток. Исходя из данных этого опыта, можно считать, что сывороточный белок мыши содержит минимум два общих с полевкой-экономкой антигена. Таким образом, реакция с истощением дала четкую дифференциацию разных семейств.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ антигенных свойств белков сыворотки крови двух подвидов полевки-экономки с использованием реакций кольцепреципитации и преципитации в агаре позволяет говорить об идентичности всех выявленных этим методом антигенов у полевок. В сыворотке каждого подвида имеется не менее пяти антигенов, перекрестно реагирующих с аналогичными антигенами другого подвида. Различия между подвидами состоят, по результатам анализа этим методом, только в количественном содержании идентичных антигенов. Это определяется в опытах титрации антигена с антисыворотками обоих подвидов. Титр антигена с антисывороткой своего подвида обычно выше, чем с антисывороткой другого подвида. Таким образом, возможности этого метода позволяют лишь говорить о небольших отличиях в количественном содержании антигенов у двух форм экономок. Естественно, это не решает вопроса о правомочности выделения их в категории подвидов. Однако эти данные свидетельствуют об особенностях обменных процессов, возможно связанных с различиями в их экологии. Аналогичные результаты, полученные И. А. Балахниным (1964) в опытах с лещем, указывают на четкие различия в количественном содержании идентичных антигенов у особей разных районов одного водохранилища.

Полученные антисыворотки позволяют четко дифференцировать сывороточные белки грызунов на уровне разных семейств. Это подтверждается и работой Даухэрти (Daugherty, 1961). Антисыворотки обладают четкой гетерологичной активностью и реагируют в высоких титрах с белком сывороток видов, относящихся к разным родам одного семейства.

ЛИТЕРАТУРА

Аверкина Р. Ф. Сравнительное изучение антигенных свойств тканей сердца разных видов животных и человека.— Ж. общ. биол., 1960, т. 21, № 3.

Аврах В. В., Калабухов Н. И. Кровное родство горных и равнинных форм лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) и других близких видов мышей.— Зоол. ж., 1937, т. 16, вып. 16.

Балахнин И. А. Опыт применения реакции преципитации для установления родственных связей у рыб.— Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 3.

Вязов О. Е. Иммунология эмбриогенеза. М., Медгиз, 1962.

Зильбер Л. А., Абелев Г. И. Вирусология и иммунология рака. М., Медгиз, 1962.

Ларина Н. И., Кулькова А. В. К вопросу о кровном родстве близких видов и географически удаленных популяций.— Тезисы докладов Всесоюзного совещания по экологической физиологии. М., 1958.

Adler F. L. Strain specificity in tissue antigens of mice.— J. Immonol, 1955, vol. 74.

Boyden A. A. Serology and animal systematik.— Amer. natur., 1943, vol. 27.

Boyden A. A. Precipitin testing and classification.— System. Zool., 1963, vol. 12, № 1.

Daugherty P. A. A gel diffusion analysis of saline-solubile antigens of two species of mice. Peromyscus maniculatus and Mus musculus.— J. exper. Zool., 1961, vol. 148, № 2.

Hicks R. A. a. Little C. C. The blood relationship of fours strains of mise.— Genetics, 1931, vol. 16.

Mainardi D. Immunology and cromotography in taxonomic studies of gallinaeceous birds.— Nature, 1958, vol. 128.

Moody P. A. Delicacy of differentiation by Schulz-Dale test as revealed by endpoint determination on rodent sera.— J. Immunol., 1940, vol. 37.

Moody P. A. Cellular antigens in three stocks of Peromyscus maniculatus.— Contrib. lab. verrt. Biol. Univ. Mich., 1948, vol. 39.

Stimpfling J. H. a. Irwin M. P. Evolution of cellular antigens in columbidae.— Evolution, 1960, vol. 14, № 4.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
У Р А Л Ь С К И Й Ф И Л И А Л

ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

А. П. НИКУЛЬЦЕВ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

ИНТЕРЬЕРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ТЕТЕРЕВИНЫХ

Метод морфо-физиологических индикаторов (Шварц, 1958), позволяющий оценивать физиологическое состояние конкретных популяций с учетом возрастной, половой, сезонной специфики животных, не прибегая при этом к сложным лабораторным экспериментам, все больше и больше привлекает внимание не только зоологов, но и биологов-охотоведов, деятельность которых носит практически целенаправленный характер.

Настоящая работа является попыткой применить указанный метод при изучении экологии некоторых видов сем. Tetraonidae. В отдельных случаях мы считали возможным и оправданным включение в статью фактического материала без его биологической интерпретации, иначе говоря, материала для будущих размышлений.

В качестве индикаторов физиологического состояния животных обычно привлекаются такие признаки, как относительный вес сердца, почек, надпочечника, поджелудочной железы, головного мозга, гипофиза, тимуса, относительная длина кишечника и его отделов. В последнее время становится очевидной необходимость расширять указанный комплекс признаков. Учитывая это, мы дополнительно определяли индексы легких, селезенки и мускульного желудка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по тетереву собран А. П. Никульцевым в период с 1960 по 1965 гг. в семи районах Кировской области (всего обработано 62 тетерева). Данные по другим видам получены Л. Н. Добринским в южных районах Ямало-Ненецкого округа.

Органы препарировали по методике, предложенной С. С. Шварцем (1958). Индексы, кроме индексов кишечника и его слепого отдела, вычисляли как отношение веса органа в граммах к весу тела в килограммах (‰). Относительную длину кишечника и его слепого отдела определяли путем деления длины органов в сантиметрах на корень кубический из веса тела в граммах ($\sqrt[3]{P}$ — теоретическая длина тела). Учитывая довольно значительную асимметрию в развитии легких и почек, их индексы вычисляли по суммарному весу этих органов.

Так как у молодых тетеревов нет полового диморфизма по величине обследованных органов, то у птиц этой возрастной группы индексы вычисляли без разбивки на самок и самцов.

Таблица 1

Возрастные изменения индексов внутренних органов тетеревов*, ‰

Орган	Молодые (средний вес 660 г)		Молодые (средний вес 910 г)		Взрослые самцы (средний вес 1280 г)	
	n	M±m	n	M±m	n	M±m
Сердце	9	8,1±0,38	7	7,1±0,39	16	11,3±0,42
Легкие	—	—	16	11,9±0,41	16	14,6±0,63
Почки	9	9,9±0,35	7	8,5±0,22	16	6,3±0,15
Печень	—	—	16	27,7±0,8	14	20,2±0,86
Селезенка	9	2,3±0,35	7	3,4±0,37	16	1,1±0,09
Поджелудочная железа	3	3,1±0,18	6	2,5±0,10	3	1,6±0,06
Мускульный желудок	—	—	16	33,6±0,77	6	21,8±1,00
Кишечник	9	2940±30	7	2540±70	14	2650±55
Слепой отдел кишечника	9	1175±30	7	995±50	14	1080±25

* Индексы легких, печени и мускульного желудка вычисляли в целом для всей группы молодых птиц.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная и сезонная изменчивость индексов внутренних органов прослежена нами только у тетерева (табл. 1).

Как видно из таблицы, по мере роста птиц индекс сердца снижается. Переход же молодых птиц во взрослое состояние сопровождается значительным увеличением этого показателя ($t>5$). Такой ход возрастных изменений индекса сердца характерен не только для тетерева, но и для всех выводковых птиц. По исследованиям Л. Н. Добринского (1962), наивысшего значения сердечный индекс у зреловылупляющихся птиц достигает в первые дни после вылупления; затем он снижается, и в определенный период развития его величина бывает меньше, чем у взрослых. Описанная картина находит естественное объяснение, если учесть экологические особенности птенцов выводковых птиц: характерная для них ранняя самостоятельность требует развития всех физиологических систем в первые дни после вылупления.

Относительный вес почек у тетеревов с возрастом неуклонно снижается, что говорит о снижении уровня метаболизма и хорошо согласуется с аналогичными данными, полученными на других животных.

Наивысший индекс печени, как и следовало ожидать, принадлежит молодым птицам. Это объясняется ролью печени как энергетического депо (гликоген), значение которого особенно велико для молодняка.

Несмотря на сравнительно высокую индивидуальную изменчивость индекса селезенки, удается констатировать значительную разницу по величине этого показателя между молодыми птицами и взрослыми самцами. У последних он значительно ниже. Интересно, что в определенный период развития молодых птиц относительный вес селезенки возрастает одновременно с увеличением общего веса тела. По-видимому, кровяные депо, основным из которых является селезенка, в этот период особенно важны для организма.

Относительный вес поджелудочной железы у молодых тетеревов значительно выше, чем у взрослых птиц. Как известно, размеры ее связаны с уровнем обмена веществ (Шварц, 1960). Косвенным подтверждением этого взгляда является существование достоверного коэффициента корреляции между весом сердца и весом поджелудочной железы (Latimer, 1947). С другой стороны, можно считать доказанным снижение обмена

веществ с возрастом. Сопоставление приведенных данных позволяет считать, что ход возрастной изменчивости индекса поджелудочной железы определяется в известной степени возрастными изменениями уровня метаболизма.

Относительная величина мускульного желудка с возрастом снижается. У выводковых птиц величина всех органов, функционально связанных с пищеварением, достигает наивысшего развития в первые недели постэмбриогенеза. Например, абсолютная длина кишечника у молодых птиц некоторых видов бывает даже выше, чем у взрослых. Отсюда ясно, что увеличение веса тела с возрастом должно сопровождаться снижением индекса мускульного желудка. Из данных табл. 1 видно, что относительная длина кишечника молодых птиц со средним весом 660 г — самая высокая. Затем она быстро снижается, и тетеревята со средним весом 910 г по величине индекса кишечника уже не отличаются от взрослых. Эти данные ещё раз убеждают нас в том, что правило Ренша (Rensch, 1943) — относительная длина кишечника прямо пропорциональна размерам животных — не имеет той общезначимости, какую придает ей автор. Аналогична возрастная изменчивость индекса слепого отдела кишечника.

Относительный вес легких у молодых тетеревов ниже, чем у взрослых. В этом видна известная аналогия с возрастной изменчивостью индекса сердца, что позволяет предполагать прямую корреляцию между величинами этих индексов.

Переходя к рассмотрению сезонной изменчивости индексов внутренних органов тетерева, следует иметь в виду, что тетерев — не перелетная птица и не испытывает резких сезонных колебаний в обеспеченности кормами (Семенов-Тян-Шанский, 1960).

У перелетных птиц наблюдается отчетливая сезонная изменчивость индекса сердца (Добринский, 1962). Для птиц, не совершающих дальних миграций, эта закономерность не характерна (табл. 2).

Существенная разница между перелетными и оседлыми птицами наблюдается и в ходе сезонных изменений относительного веса печени.

Таблица 2

Сезонные изменения индексов внутренних органов тетеревов, ‰

Орган	Пол	Лето		Зима	
		n	M±m	n	M±m
Сердце	♂	16	11,3±0,42	6	11,1±0,21
	♀	16	12,3±0,80	8	12,8±0,60
Легкие	♂	16	14,6±0,63	6	10,9±0,46
	♀	14	13,1±0,56	8	13,2±0,64
Почки	♂	16	6,3±0,15	6	4,9±0,23
	♀	16	7,3±0,27	7	5,9±0,47
Печень	♂	14	20,2±0,86	6	12,0±0,41
	♀	16	23,3±0,84	8	17,5±1,68
Селезенка	♂	16	1,1±0,09	6	0,7±0,09
	♀	16	2,4±0,22	8	1,3±0,28
Мускульный желудок	♂	6	21,8±1,00	16	18,3±0,71
	♀	16	28,0±1,30	8	26,6±1,84
Кишечник	♂	14	2650±55	6	2440±30
	♀	9	2580±60	6	2530±95
Слепой отдел кишечника	♂	14	1080±25	6	1055±30
	♀	9	1045±35	6	1095±45

У перелетных птиц наивысшего значения этот показатель достигает в конце осени — начале зимы (Добринский, 1962). У тетерева же, напротив, к зиме размеры печени заметно снижаются, причем во все сезоны года сохраняется различие по этому показателю между самцами и самками (последние обладают повышенным индексом печени).

Относительный вес легких у самок тетеревов не изменяется по сезонам, у самцов же он летом повышен, зимой понижен. Возможно, что это явление связано с гиперфункцией легких во время токования, поскольку все самцы, включенные в группу летних, были добыты в период весеннего токования или осеннего ложного тока.

Судя по сезонной изменчивости индекса почек, можно считать, что в зимний период уровень обмена веществ у тетеревов существенно снижается. Индексы мускульного желудка и кишечника у самцов зимой снижаются, у самок практически не изменяются. Относительная длина слепого отдела кишечника не показывает сезонной изменчивости, селезенка достигает наивысшего значения в летний период.

Исследуя летные качества куриных птиц, Б. К. Штегман (1950) подробно разбирает вопрос о зависимости между весом сердца и характером полета. По его данным, относительный вес сердца фазана 4‰, а тетерева 10‰. Хотя у фазана взлет и полет требуют огромной затраты энергии, но благодаря их незначительной продолжительности, эта птица может существовать с относительно небольшим сердцем. Более же продолжительный и напряженный полет тетерева требует интенсификации кровообращения, в связи с чем и сердце его значительно крупнее, чем у фазана. Аналогично объясняет Б. К. Штегман и различие в сердечном индексе серой куропатки (10‰) и рябчика (5‰). Мы сопоставили величины интерьерных признаков пяти видов тетеревиных: тетерев, глухарь, рябчик, белая и тундряная куропатка (табл. 3).

Таблица 3

Индексы внутренних органов самцов некоторых видов птиц сем. Tetraonidae, ‰ (птицы добыты в летне-осенний период)

Вид	Сердце	Печень	Почки	Поджелудочная железа
Тетерев	11,3±0,42	20,2±0,86	6,3±0,15	1,6±0,06
Глухарь	8,0±0,53	18,3±0,7	7,8±0,15	2,2±0,12
Рябчик	4,6±0,13	18,3±0,7	9,8±0,2	2,3±0,2
Белая куропатка	12,4±0,3	21,0±0,5	9,6±0,02	2,7±0,1
Тундряная куропатка	18,2±0,9	18,0±0,5	9,4±0,4	2,7±0,3

Наши данные по тетереву и рябчику полностью подтверждают выводы Б. К. Штегмана, причем сопоставление этих видов еще более показательно. Тетерев гораздо крупнее рябчика, но индекс сердца у него выше (при обратной зависимости относительной величины органов и веса тела следовало бы ожидать обратного).

Работы ряда исследователей свидетельствуют о том, что виды из горных областей имеют более крупное сердце, чем родственные им формы из долин (Strohl, 1910; Шварц, 1949). Анализ нашего материала по белой и тундряной куропаткам позволяет сделать аналогичное заключение. Сильное развитие сердца у тундряной куропатки (относительный вес его 18,2, против 12,4‰ у белой[1] и абсолютный 9,4, против 8,7 г при весе тела на 100 г меньшем) объясняется особенностями ее образа жизни: повышенной двигательной активностью, специфическими условиями добывания корма в горах и т. п.

[1] По данным О. Н. Семенова-Тян-Шанского (1960) относительный вес сердца у *Lagopus lagopus* и *L. mutus*, соответственно, 14,4 и 20,5‰.

Все обследованные нами представители тетеревиных имеют очень низкие показатели относительного веса печени. У тундряной куропатки, например, величина индекса этого органа равна величине индекса сердца (подобного примера нельзя найти ни в одном другом семействе). Так как печень является энергетическим депо, роль которого особенно велика для птиц, вынужденных иметь частые перерывы в питании, небольшую величину индекса этого органа у куриных можно объяснить отсутствием у них резких изменений в обеспеченности кормами.

Среди всех обследованных видов тетерев выделяется пониженными индексами почек и поджелудочной железы. Мы констатируем это лишь как факт, не находя пока ему экологического объяснения.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Суммируя наши материалы по возрастной изменчивости индексов почек и сердца у тетерева и привлекая литературные данные по другим птицам этого семейства, можно считать, что наиболее напряженным периодом в развитии выводковых птиц является начальный период постэмбриогенеза. Именно в это время отмечается наивысший уровень метаболизма и наиболее вероятна гибель молодняка от неблагоприятных факторов внешней среды. Высказываемое положение кажется достаточно убедительным, так как мы пришли к нему двумя различными путями: прямыми наблюдениями в полевой обстановке и применяя метод морфофизиологических индикаторов. Обращаясь к литературным данным, мы находим подтверждение сказанному. Как указывают Эррингтон и Хамерстром (Errington, Hamerstrom, 1937), гибель птенцов выводковых птиц наблюдается особенно часто в первые дни после вылупления. По данным В. В. Кучерука (1948), у *Nyroca marila* в первые пятнадцать дней после вылупления погибает до 30% первоначального количества молодняка. В дальнейшем же, вплоть до момента разделения семей, число молодых в выводках не уменьшается. А. В. Михеев (1948) также отмечает, что наибольшее количество птенцов *Lagopus lagopus* погибает в раннем возрасте.

По мере роста птенцов относительный вес почек снижается. Однако даже у молодых птиц, достигших по размерам взрослых, он еще заметно повышен. Подобный ход возрастной изменчивости следует считать нормальным. Всякое же отклонение от этой нормы в большинстве случаев свидетельствует о неблагополучии в популяции.

Снижение относительного веса у тетеревов в зимний период (различие летних и зимних птиц по этому показателю настолько существенно, что не вызывает сомнения в реальности полученных данных) позволяет считать его наименее напряженным в энергетическом отношении для птиц рассматриваемого вида. Иное дело летом, когда размножение и линька требуют повышенных трат энергии, что немедленно сказывается на размерах почек и печени.

Птицы, зараженные эндопаразитами, отличаются в зимний период повышенными индексами почек и надпочечника, что следует рассматривать как результат чрезмерной напряженности их организма, выходящей за рамки обычной популяционной нормы. В этом случае возможно сокращение численности птиц.

Если уровень обмена веществ у тетеревов в зимний период снижается, то этого нельзя сказать о двигательной активности птиц. Известно, что зимний рацион тетерева состоит, главным образом, из побегов, почек

и цветочных сережек березы. Поиски этих кормов вынуждают тетеревов совершать регулярные дневные перелеты (Семенов-Тян-Шанский, 1960). Наши данные по сезонной изменчивости сердечного индекса (относительный вес сердца зимой не снижается) находятся в соответствии с этой экологической особенностью тетерева.

М. А. Аманова (неопубликованные данные) показывает, что для ряда видов птиц характерна очень четкая сезонная изменчивость относительного веса мускульного желудка, и видит причину увеличения этого индекса в определенные сезоны года в создании организмом птиц дополнительных белковых резервов. Иначе говоря, мускулатура желудка, помимо выполняемой ею основной функции, может служить белковым депо. В связи со сказанным приобретают интерес и наши данные о значительном статистически достоверном снижении индекса мускулатуры желудка у самцов тетеревов в зимний период.

Среди интерьерных особенностей обследованных нами пяти видов тетеревиных наибольшего внимания заслуживает одинаковый уровень развития печени. Причина этого заключается в сходстве характера их питания и энергетического обмена, а раз это так, то у всех видов выдерживается определенное соотношение массы печени и массы тела — незначительные различия в питании изученных нами видов не имеют решающего значения и не оказывают влияния на величину индекса печени.

ВЫВОДЫ

Между величиной интерьерных показателей куриных птиц и их образом жизни в большинстве случаев удается обнаружить четко выраженную зависимость, которая связана а) с типом полета (сердце), б) с характером питания (печень, кишечник и его слепой отдел), в) с уровнем обмена веществ (почки и отчасти поджелудочная железа).

Величина некоторых интерьерных показателей может быть использована как индикатор степени напряженности энергетического баланса популяции, что, в свою очередь, необходимо учитывать при составлении прогнозов численности животных.

ЛИТЕРАТУРА

Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд дисс. Свердловск, 1962 (Ин-т биол. УФАН СССР).

Кучерук В. В. Материалы по экологии водоплавающих птиц.— Тр. Ин-та географии АН СССР, 1948, вып. 16.

Михеев А. В. Белая куропатка. М., 1948 (Главное управление по заповедникам).

Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. М., 1960.

Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц.— Зоол. ж., 1949, т. 28, вып. 4.

Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 14.

Штегман Б. К. Исследования о полете птиц.— Сб. статей памяти академика П. П. Сушкина. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Errington P. L., Hamerstrom F. N. The evoluation of nesting losses and juvenile mortality of the Ring-necked Pheasant.— J. Wildlife Manag., 1937, № 1.

Latimer H. R. Correlations of organ weight with body length and with other organ weights in adult cat.— Growth, 1947, vol. 11, N° 1.

Rensch B. Organproportionen und Körpergrose bei Vögeln und Säugetieren.— Zool. Jb., Abt. Physiol., 1943, Bd 61.

Strohl J. Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge. I. Ein Vergleich zwischen Alpen- und Moorschneehühnern.— Zool. Jb., Abt. allg. Zool., 1910, Bd 30, H. I.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

В. В. ЖУКОВ

ИЗУЧЕНИЕ АНТИГЕННЫХ СВОЙСТВ ЭРИТРОЦИТОВ У ДВУХ ПОДВИДОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ

В последнее время вышло много работ, в которых путем исследования эритроцитарных антигенов определялась степень родства между видами различных родов и семейств (Stimpfling, Irvin, 1960; Mainardi, 1957, 1962; Лукьянченко, 1964, и др.) При изучении антигенных свойств эритроцитов удалось установить различия между филогенетически отдаленными и близкими формами животных. Исследование же эритроцитарных антигенов грызунов проводилось в основном на лабораторных животных. Из литературных данных нам не удалось установить, чтобы подобные исследования были выполнены на грызунах из подсемейства Microtinae.

Исследования эритроцитарных антигенов мы проводили с помощью гетероиммунных сывороток, полученных путем иммунизации кроликов отмытыми эритроцитами полевок-экономок с адювантом. Реакция гемагглютинации ставилась по общепринятой методике: в пробирках готовили ряд последовательных разведений антисыворотки 1 : 2; 1 : 4 и т. д. и к двум каплям каждого разведения прибавляли по одной капле 2-процентной суспензии эритроцитов, отмытых в физиологическом растворе. Результаты реакций учитывали макроскопически после центрифугирования при 1500 *об/мин* в течение 3 *мин* и встряхивания содержимого пробирок. Параллельно ставили контрольный опыт исследуемых эритроцитов с нормальной сывороткой кролика и физиологическим раствором.

Для выявления подвидовых эритроцитарных антигенов применяли следующий способ адсорбции антисывороток: равные объемы осадка отмытых эритроцитов и антисыворотки, разведенной 1 : 2, смешивали и помещали в холодильник при температуре 4° С на 18—20 *ч*, после чего центрифугировали. Обычно при этом способе полное удаление гетерогемагглютининов происходило после двух-четырех процедур. Нами исследовано по 11—12 грызунов каждого подвида, взятых из вивария.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Из таблицы видно, что антисыворотки *Microtus oeconomus oeconomus* и *M. oeconomus chahlovi* реагируют с гомологичными эритроцитами, соответственно, в разведениях 1 : 2048 и 1 : 4096. Титры этих же антисывороток с гетерологичными эритроцитами обычно немного ниже: 1 : 1024. Эритроциты обоих подвидов реагировали с антисыворотками в одинаковых титрах в разведении 1 : 1024 включительно, что указывает на большое сходство эритроцитарных антигенов этих двух форм.

Наличие для каждого подвида специфических эритроцитарных анти-

Титры антисывороток с гомологичными и гетерологичными эритроцитами

Сыворотка	Эритроциты исследуемых видов	Разведение														Контроль
		1/2	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64	1/128	1/256	1/512	1/1024	1/2048	1/4096	1/8192		
Анти-*Microtus oeconomus oeconomus*	*Microtus oeconomus oeconomus*	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++	+	+	—	—		—
	Microtus oeconomus chahlovi	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++	+	+	—	—		—
Анти-*Microtus oeconomus chahlovi*	*Microtus oeconomus chahlovi*	++	++	+++	+++	+++	+++	++	++	++	+	+	+	—		—
	Microtus oeconomus oeconomus	++	++	+++	+++	+++	+++	+++	++	++	+	+	—	—		—

генов устанавливалось реакцией гемагглютинации антисывороток (после адсорбции из них антител, общих для обоих подвидов) с гомологичными эритроцитами. Обычно реакция проходила в небольших разведениях 1:2, 1:4. Приводим результаты реакции гемагглютинации эритроцитов двух подвидов экономок с сывороткой анти- *M. oeconomus oeconomus*, адсорбированной эритроцитами *M. oeconomus chahlovi*, а также с сывороткой анти- *M. oeconomus chahlovi*, адсорбированной эритроцитами *M. oeconomus oeconomus* при следующих разведениях:

Эритроциты	1/2	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64	1/128	Контроль
Microtus oeconomus oeconomus	—	—	—	—	—	—	—	—
Microtus oeconomus chahlovi	+	+	—	—	—	—	—	—

Как видно из приведенных данных, различие эритроцитарных антигенов у исследованных подвидов полевки-экономки очень незначительное.

ВЫВОДЫ

При исследовании сывороток, полученных против эритроцитов двух подвидов полевок-экономок было выявлено наличие общих для этих подвидов эритроцитарных антигенов, обнаруживаемых в высоком титре разведений антисывороток (1:1024), и установлены специфические для каждого подвида эритроцитарные антигены, обнаруживаемые в очень небольших разведениях 1:2, 1:4.

ЛИТЕРАТУРА

Лукьяненко В. И. Иммунобиологическое родство трех видов осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 1964, т. 157, № 1.

Mainardi D. Sulla possibilita di ricavare una serie filetica da dati sull affinata serologica ricerche sui fringilidi.— Inst. Lombardo (Rend. Sc.), 1957, vol. 91.

Mainardi D. Immunological distances among some gallinaceous birds.— Nature, 1959, vol. 184, 913—914.

Mainardi D. Immunological data on the phylogenetic relationship and the taxonomyc of Phoenicopterus roseus.— Ibis, 1962, vol. 104, № 3.

Stimpfling J. H., Irvin M. R. Evolution of cellular anigens in columbidae.— Evolution, 1960, vol. 14, № 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

О. А. ПЯСТОЛОВА, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ, Н. А. ОВЧИННИКОВА

К ВОПРОСУ О СПЕЦИФИКЕ НАКОПЛЕНИЯ И РАСХОДОВАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ РЕЗЕРВОВ САМКАМИ И САМЦАМИ ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ И В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

Способность накопления энергетических резервов в различных формах (жир, гликоген) в той или иной степени присуща всем позвоночным животным на любых стадиях их онтогенеза. Это положение с предельной ясностью высказано еще в тридцатые годы физиологом Дж. Баркрофтом (1937), который писал, что сочетание постоянства внутренней среды и отсутствие непрерывного снабжения организма нужными веществами делает необходимым существование особых депо, из которых внутренняя среда может пополняться необходимыми инградиентами. Работы по изучению закономерностей депонирования питательных веществ организмом, по определению его энергоемкости в настоящее время не только не утратили своей актуальности, но, напротив, приобрели особое значение в связи с выдвижением на первый план эколого-физиологических исследований проблемы поддержания энергетического баланса животными в понимании Н. И. Калабухова (1946) как основы адаптации.

Мы ограничиваем свою задачу анализом некоторых видов животных с точки зрения их способности накапливать и расходовать резервные питательные вещества. Эта задача еще более суживается, если учесть, что нас интересовали лишь быстро мобилизуемые энергетические ресурсы организма в виде гликогена печени.

Затронутый нами вопрос уже нашел известное отражение в литературе (Шварц, 1953, 1960; Оленев, 1964). Однако накопление и биологическая интерпретация новых данных, указывающих на связь размеров печени самок, как энергетического депо, с состоянием их полового цикла, и в настоящее время представляет интерес, особенно в связи с последними работами по оогенезу (Равен, 1964).

Прежде чем приступить к анализу собственных данных, мы кратко охарактеризуем соответствующие литературные материалы. Как показано С. С. Шварцем (1953), относительный вес печени озерной лягушки в мае равен 33,2±0,5‰, а в июле 25,8±1,3‰. Сопоставление этих цифр свидетельствует о том, что после периода размножения относительный вес печени у самок рассматриваемого вида падает на 22%. Еще более показательные изменения относительного веса печени С. С. Шварц наблюдал у самок прыткой ящерицы. Для самок с неразвитыми фолликулами индекс печени 46,5±3,4‰ ($n=25$), для самок с диаметром яиц до 5 *мм* 71,5±2,4‰ ($n=25$) и, наконец, для самок с вполне сформировавшимися яйцами 39,5±3,9‰ ($n=21$). Сезонная изменчивость относительного веса

печени в этом случае исключалась, так как все особи были отловлены в одно время. Таким образом, констатируемое различие самок прыткой ящерицы по величине индекса печени связано с состоянием их полового цикла. Причем максимальное развитие печени совпадает с периодом, когда часть яиц начинает резко увеличиваться в размерах. О том, что это совпадение не случайно, могут свидетельствовать данные по вариабильности индекса печени на различных стадиях размножения. Известно, что чем важнее орган, тем меньше его изменчивость. С другой стороны, мы знаем, что наибольшая потребность в снабжении эмбриона гликогеном отмечается в период его интенсивного роста [1]. Учитывая сказанное, мы вправе ожидать снижение вариабильности относительного веса печени именно в начале этого периода. Литературные материалы подтверждают наше предположение. Коэффициент вариации индекса печени вне периода размножения — около 30%, а в период наибольшего развития печени всего 16,2% (Шварц, 1960).

Аналогичные данные получены исследователями, работавшими с птицами. Клаверт (Clavert, 1953) показал, что вес печени увеличивается в начале кладки яиц приблизительно на 60%, а затем, когда начинается быстрый рост ооцита, он внезапно падает. Им отмечаются в этот период и некоторые другие изменения печени: гипертрофируются печеночные клетки (их ядра и ядрышки увеличиваются в размерах), общее содержание липоидов в печени повышается, содержание гликогена к началу быстрого роста ооцита уменьшается. С. С. Шварц (1953) пришел к выводу, что до начала размножения и после откладки яиц печень самок птиц заметно не увеличена. Гипертрофия печени приходится на период образования яиц и их интенсивного увеличения в размерах.

Как отмечается В. Г. Оленевым (1964), размеры печени у полевых мышей, независимо от их генеративного состояния, больше у самок, чем у самцов. Этот факт автор склонен объяснить тем, что вынашивание и вскармливание детенышей требует повышенных запасов питательных веществ. Следовательно, способность самок к большему (по сравнению с самцами) накоплению запасных питательных веществ в печени является их физиологической особенностью. У рыжих полевок различия по индексу печени между самками и самцами сохраняются в течение всего периода размножения, после которого эта разница исчезает.

Поскольку мы касаемся вопроса об изменении относительного веса печени в зависимости от физиологического состояния животных, необходимо прежде всего установить, в результате чего происходят сдвиги в величине этого показателя. Экспериментальные работы свидетельствуют, что вес печени изменяется за счет накопления или расходования углеводов и жира (Ackermann, 1949; Hruza, Fabry, 1955; Fabry, Hruza, 1956). При непродолжительных неблагоприятных условиях расходуются, главным образом, запасы гликогена, при более длительном воздействии этих условий — и жировые резервы. Энергетических резервов печени в виде гликогена хватает на кратковременный период. Показано, что запасы гликогена у крыс при голодании резко снижаются в течение суток (Kerly, Ottang 1954); уже через 16 *ч* из печени крыс освобождается 510—518 *мг* гликогена (Fabry, 1955). Гликогена печени летучих мышей хватает только на 12 *ч* (Dodgen, 1955).

В печени может депонироваться до 35% общего количества углеводов организма (Топарская, 1962). Запасы гликогена собственно в печени у разных животных могут быть различными. Примеры, заимствованные нами из работы В. Г. Оленева (1964), говорят о том, что у американских зайцев запасы гликогена печени достигают 5,56% от ее сырого веса (Green, Larson, 1938), у крыс 7,6—10,8% (Fabry, 1955), а у северных полевок даже до 14,5—18,2% (Ливчак, 1960).

Исследования уже упомянутых чехословацких физиологов (Fabry, 1955; Fabry, Hruza, 1956) и работа С. С. Шварца (1956), показавшего, что энергетические резервы печени эмбрионов млекопитающих на последних стадиях развития создаются в основном за счет накопления гликогена, позволяют считать изменение размеров печени самок в интересующий нас период результатом изменения содержания в этом органе, главным образом, гликогена.

[1] В связи с этим представляют интерес исследования чехословацких физиологов, установивших, что на ранних этапах развития животные из всех возможных резервов питательных веществ способны использовать только гликоген (Fabry, 1955; Fabry, Hruza, 1956).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве индикатора уровня обеспеченности организма быстро мобилизуемым питательным веществом (гликогеном) мы использовали относительный вес печени (индекс этого органа вычислялся как отношение органа в граммах к весу тела в килограммах). Техника извлечения печени из полости тела не требует особых пояснений. Следует лишь учитывать, что у не сразу умерщвленных животных вес печени быстро падает (Павлинин, Шварц, 1951). Поэтому очень важно, чтобы животное, попавшее в ловушку, погибало в кратчайший срок.

Материал по северному подвиду полевки-экономки (*Microtus oeconomus chahlovi* Scalon) собирался в течение пяти лет (1958—1962 гг.) в районе фактории Хадыты (южный Ямал), на Полярном Урале (станция Красный Камень) и около пос. Туж-Вож; по зайцу-беляку — в районе станции Красный Камень и в долине р. Хадыты. Орнитологический материал собран в весенне-летний период 1963—1964 гг. на оз. Зверином (юг Тюменской области) и в Ямало-Ненецком национальном округе.

Интересующие нас данные по полевке-экономке, полученные при изучении природных популяций, мы имели возможность сопоставить с материалами экспериментальных наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ нашего материала по полевке-экономке (табл. 1) показывает, что относительный вес печени беременных самок значительно выше, чем у самцов тех же весовых групп (сравнить размножавшихся и неразмножавшихся самок по этому признаку не представилось возможным из-за отсутствия последних в летний период года). Разница по величине индекса печени между беременными самками и самцами обнаруживалась нами в течение ряда лет. Беременные самки весом от 20 до 40 *г* в 1959 г. имели относительный вес печени (в ‰) 68,4, а самцы 44,2 (р. Хадыта); в 1960 г., соответственно, 56,3 и 42,2 (станция Красный Камень); в 1961 г. 65,2 и 54,7 (станция Красный Камень) и 62,9 и 56,8 (пос. Туж-Вож); в 1962 г. 59,3 и 46,9 (о-ва на р. Оби). Аналогичная картина характерна и для следующей весовой группы полевки-экономики (40—60 *г*). Однако описанной закономерности не подчиняется развитие печени у северных полевок-экономок, отловленных в 1958 г. Существенной разницы в относительном весе печени беременных самок и самцов в этом году не обнаружено. Напротив, индекс печени самцов даже несколько выше, чем у самок (в весовой группе полевок 20—40 *г* у самок он равен 61,8, а у

Таблица 1

Относительный вес печени, ‰, у самцов и беременных самок *Microtus oeconomus chahlovi* Scalon различных весовых групп

Место и время добычи	Менее 20 г				20—40 г				40—60 г				Более 60 г			
	♀		♂		♀		♂		♀		♂		♀		♂	
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
Р. Хадыта, 1958 г. 15/VII—12/VIII	7	64,0	1	61,1	5	61,8	12	63,2	6	61,2	7	63,8	9	48,6	24	56,6
Р. Хадыта, 1959 г. 10/VII—12/VIII	—	—	3	35,3	2	68,4	3	44,2	5	62,5	9	56,1	2	62,8	7	53,7
Станция Красный Камень, 1960 г., 14/VIII—26/VIII	—	—	2	44,8	4	56,3	2	42,2	3	53,9	7	52,4	—	—	—	—
Станция Красный Камень, 1961 г. 23/VII—2/IX	5	53,4	8	51,4	7	65,2	10	54,7	8	62,2	11	61,0	—	—	4	62,8
Пос. Туж-Вож, 1961 г. 21/VII—29/VIII	—	—	—	—	2	62,9	7	56,8	6	63,6	5	50,2	5	65,0	6	48,7
Острова на р. Оби, 1962 г.	—	—	19	50,4	2	59,3	30	46,9	2	63,8	4	45,9	6	49,3	6	47,2

самцов 63,2‰; в весовой группе 40—60 *г*, соответственно, 61,2 и 63,8‰). Это явление отчасти может быть объяснено исключительно благоприятными условиями данного года (численность экономок в 1958 г. была очень высокой). Благодаря обилию кормов и теплому лету печень самцов достигла уровня развития этого органа у самок.

Особого внимания заслуживают данные по относительному весу печени у экономок весом более 60 *г*. В сборах 1958 г. самцы полевок имели относительный вес печени 56,6, а самки 48,6‰. Таким образом, в данном случае относительный вес печени самцов значительно выше, чем у самок. Отмеченный факт становится понятным, если учесть, что в эту группу входят старые, перезимовавшие особи, у которых понижена способность создавать резервы питательных веществ. Характерно и то, что самцы и самки этой весовой группы (свыше 60 *г*) не различаются по вариабильности индекса печени (у самок $C=18{,}5\pm4{,}24\%$; у самцов $C=19{,}1\pm\pm3{,}02\%$ при $t=0{,}462$), в то время как в других весовых группах особи разного пола четко отличаются по рассматриваемому показателю. Причем, у беременных самок он, как правило, ниже, чем у самцов (у самок $C=12{,}9\pm1{,}81\%$; у самцов $C=19{,}8\pm1{,}91\%$ при $t=3{,}09$).

Экспериментальные наблюдения за изменением величины индекса печени у самок и самцов южного подвида полевки-экономки (*Microtus oeconomus oeconomus* Pall.) свидетельствуют о том, что беременные самки существенно отличаются по величине этого показателя от самцов:

	Количество особей	Индекс печени, ‰
Самцы	114	$52{,}2\pm0{,}95$
Самки	112	$51{,}1\pm0{,}98$
Самки беременные	14	$55{,}5\pm3{,}19$

Как видно из приведенных данных, у неразмножавшихся самок и у самцов относительный вес печени практически одинаков. Принципиальное совпадение результатов полевых и лабораторных исследований позволяет считать, что увеличение размеров печени в период размножения — широко распространенное приспособление животных к бесперебойному снабжению зародыша питательными веществами. Эта точка зрения подтверждается нашими материалами по птицам и другим видам грызунов.

Данные по интерьеру полярных крачек убеждают нас в том, что после окончания яйцекладки самки и самцы не различаются величиной относительного веса печени. Напротив, в период интенсивного развития яиц птицы разного пола четко различаются по этому показателю, что хорошо иллюстрируется соответствующими данными по речной крачке (табл. 2).

Таблица 2

Общий вес тела и индекс печени у самцов и самок речных и полярных крачек

Место и время добычи	Пол	n	Вес, г	Индекс печени, ‰
Речная крачка				
Оз. Черное (56° с. ш.), 1963 г., конец мая	♂	55	$119{,}2\pm1{,}4$	$43{,}4\pm1{,}6$
	♀	45	$128{,}7\pm2{,}0$	$50{,}8\pm1{,}2$
Полярная крачка				
О-в Каменный (74° с. ш.), 1964 г., конец августа	♂	53	$111{,}0\pm1{,}0$	$51{,}9\pm0{,}63$
	♀	42	$109{,}7\pm1{,}1$	$52{,}9\pm0{,}8$
Южный Ямал (67° с. ш.) 1964 г., начало августа	♂	24	$94{,}0\pm2{,}0$	$44{,}6\pm1{,}6$
	♀	17	$94{,}0\pm1{,}6$	$44{,}0\pm1{,}3$

Параллельно с определением веса печени у самок крачек мы проводили измерение диаметра наибольшего яйца. Результаты показали, что по мере роста яиц относительный вес печени неуклонно возрастает [1]. Однако масса печени интенсивно нарастает лишь до начала периода яйцекладки. Самки с вполне сформировавшимся яйцом в яйцеводе имеют уже сравнительно небольшую печень. В достоверности полученных данных нас убеждает то обстоятельство, что констатируемое увеличение относительного веса печени по мере роста яиц идет на фоне возрастания общего веса птиц.

Наши данные по относительному весу печени у зайцев-беляков северных популяций показывают, что весной и осенью самки и самцы обладают одинаковым индексом печени. Летом же относительный вес этого органа у самок выше ($25{,}65\pm1{,}45$ против $21{,}51\pm0{,}84$‰).

Средний диаметр наибольшего яйца, мм	Средний вес тела, г	Средний индекс печени, ‰
4	122,0	47,8
8	130,0	50,7
15	144,3	57,9
40 (вполне сформировавшееся)	151,5	43,0

Этот пример лишний раз свидетельствует в пользу высказанного ранее предположения, что увеличение размеров печени в период размножения — характерная особенность самок многих животных. В этом отношении, по-видимому, не составляют исключения даже рыбы. Как показано Л. А. Добринской (1964), в летний период самки пыжьяна, ерша и ряпушки имеют более высокий индекс печени, чем самцы (табл. 3).

[1] Крачки были отстреляны в течение трех дней. Тем самым сезонная изменчивость относительного веса печени исключалась.

Таблица 3

Различия между полами по относительному весу печени у некоторых видов рыб (данные Л. А. Добринской, 1964)

Вид	Возраст			
	5+		6+	
	♂	♀	♂	♀
Река Обь				
Пыжьян	8,6±0,5	14,0±0,7	8,6±0,4	15,4±0,8
Ерш	24,3±0,4	27,2±0,5	23,7±0,7	27,4±0,5
Ряпушка	—	—	—	—
Река Щучья				
Пыжьян	8,4±0,5	18,2±0,9	10,7±1,9	16,8±1,0
Ерш	—	—	—	—
Ряпушка	9,7±0,37	13,4±0,29	—	—

ВЫВОДЫ

Сопоставление полученных нами данных с соответствующими литературными материалами позволяет высказать предположение, что в характере депонирования медленно мобилизуемых (жир) и быстро мобилизуемых (гликоген) питательных веществ имеются существенные различия. Если запасы жира создаются организмом к наиболее напряженным в энергетическом отношении периодам жизни животных заблаговременно, то резервы гликогена накапливаются непосредственно перед моментом их использования. Организм самок животных наиболее остро нуждается в гликогене в определенный период размножения. Естественно возникает вопрос, почему его резервы не создаются заранее? Очевидно, именно потому, что гликоген — быстро мобилизуемое питательное вещество. Любое непредвиденное ухудшение окружающих условий может резко сократить эти резервы, в связи с чем у самок животных, по всей вероятности, выработалась способность к депонированию гликогена не перед началом размножения, а в его процессе. Причем, в период роста эмбрионов эта способность самок создавать резервы гликогена повышается.

Таким образом, одним из приспособлений самок животных к бесперебойному снабжению зародыша питательными веществами является накопление в печени гликогена непосредственно в период размножения, что находит внешнее выражение в увеличении относительного веса этого органа. Для самцов отмеченное явление не характерно. В этом проявляется отличие особей разного пола в накоплении энергетических резервов.

ЛИТЕРАТУРА

Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.—Л., Биомедгиз, 1937.

Добринская Л. А. Органометрия некоторых видов рыб Обского бассейна. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1964.

Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма, как основа адаптации.— Ж. общ. биол., 1946, т. 7, вып. 6.

Ливчак Г. Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 14.

Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфо-физиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1964.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных.— Зоол. ж., 1951, т. 30, № 6.

Равен Х. Оогенез. М., изд-во «Мир», 1964.

Топарская В. Н. Физиология и патология углеводного, липоидного и белкового обмена. М., Медгиз, 1962.

Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфо-физиологических признаков наземных позвоночных. (Автореф. докторской дисс.), М., 1953.

Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных.— Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 6.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 14, 1960.

Ackermann J. The animal rhythm of the fathy metamorphosis of the liver in the frog Rana esculenta.— Bull. Int. d. l'and. polonaise, 1949, vol. 11, № 1-3.

Clavert J. La biochimie de l'ovogenese.— Arch. neerl. Zool., 1953, vol. 10, Suppl., № 1.

Dodgen Ch. L. Studies on the energy sources of the Bot. Dut. diss. Vanderbilthnir, 1955.

Fabry P. Studies on the adaptation of metabolism. 1. On the glycogen reserves in the liver of rats, accustomed to interrupted starvation.— Physiol. Bohemoslovenika, 1955, vol. 4.

Fabry P., Hruza Z. Studies on the adaptation of metabolism. 4. Adaptation of glycogenogenesis in animals accustomed to intermittent starvation.— Physiol. Bohemoslovenica, 1956, vol 5.

Green R. C. Larson C. L. A description of shock disease in the snowschoe hare.— Amer. J. Hyg., 1938, vol. 28.

Hruza Z., Fabry P. Studies in the adaptation of metabolism. 2. Adaptation of protein metabolism under varying conditions of nutrition.— Physiol. Bohemoslovenica, 1955, vol. 4.

Kerly M., Ottang J. H. The effect of diet on glycogen formation in rat liver.— J. Physiol., 1954, vol. 5.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

А. В. ПОКРОВСКИЙ

СЕЗОННЫЕ КОЛЕБАНИЯ ВЕСА ТЕЛА У ПОЛЕВОК

Современная зоология располагает огромными материалами по весовым характеристикам многих видов животных, на основании которых для отдельных групп млекопитающих показаны закономерные годовые циклы веса: для зимоспящих, затем для некоторых видов хищных, которых десятилетиями разводят на фермах. Сравнительно недавно, в основном за последние десять-пятнадцать лет, вышло в свет много работ, содержащих описание циклов изменения веса для некоторых видов землероек. В конце пятидесятых годов проведено исследование сезонных изменений веса у оленей. Так, широко известны факты значительного увеличения веса тела у зимоспящих форм с момента пробуждения до залегания в спячку, связанного с накоплением жира в течение деятельного периода. Приведем некоторые примеры.

По исследованиям Волканецкого и Турсаева (Wolcanezky, Turessajew, 1934), вес малого суслика при выходе из спячки в среднем около 250 *г*, при залегании — около 500 *г*; близкие по значению цифры приводятся Н. И. Калабуховым (1946). Им же, по данным Камюса и Глея, указывается на более чем двукратное увеличение веса тела взрослого ежа с начала апреля до начала июля, т. е. за 90—100 дней. Вес тарбагана с июня по сентябрь увеличивается на 25—30% (Дубинин, Лешкович, 1945); примерно в тех же пределах изменяется вес сурка Мензбира (Янушко, 1951). Большой земляной заяц при пробуждении имеет вес 200—300 *г*, осенью 350—400 *г* (Огнев, 1948).

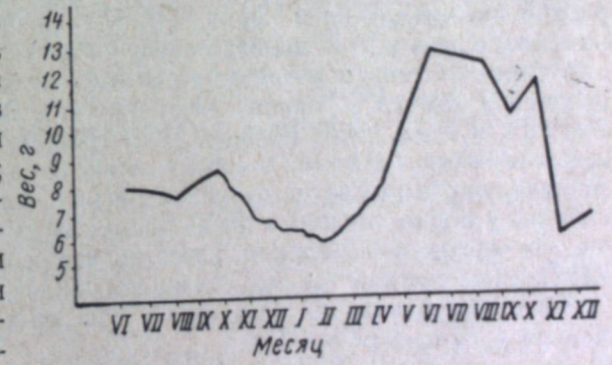


Рис. 1. Изменения веса у *Sorex araneus* (Schubarth, 1958).

Во многих работах (Stein, 1938; Dehnel, 1949, 1950, 1952; Borowski, Dehnel, 1952; Serafinski, 1955; Borowski, 1958; Schubarth, 1958; Buchalzyk T., 1960; Buchalzyk A., 1961) описаны сезонные изменения веса тела у нескольких родов землероек (*Sorex*, *Crocidura*, *Neomys*). Как известно, возрастная структура популяции у землероек весьма несложна, благодаря чему у них легко прослеживаются сезонные изменения веса в природных условиях. Все перечисленные авторы описы-

вают сходную в основных чертах картину проявления этой закономерности для всех исследованных видов землероек (рис. 1): молодые зверьки в первые месяцы жизни достигают примерно половины веса взрослых, после чего наступает длительный период относительной стабилизации веса, иногда с последующим снижением его в зимний период; весной начинается быстрое увеличение веса — «прыжок роста» (Borowski, Dehnel, 1952) — и за сравнительно короткий период (2—3 месяца) вес зверьков увеличивается вдвое, продолжая оставаться на этом уровне в течение всего последнего периода их жизни. Последующее резкое падение веса связано, по-видимому, с элиминацией старых (перезимовавших) особей.

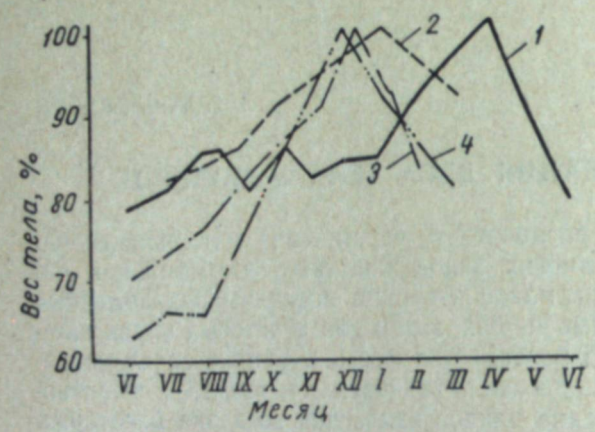


Рис. 2. Годовые циклы изменения веса у хищных: *1* — соболь, *2* — норка, *3* — черно-серебристая лисица, *4* — песец.

В настоящее время хорошо изучены сезонные изменения веса у некоторых видов хищников, разводимых на фермах — черно-серебристой лисицы, песца, норки и соболя (Мантейфель, 1934; Петряев, 1941; Ким, 1951; Вахрамеев, 1951; Ильина, 1952; Перельдик, Титова, 1954; Зайцев, 1961). Как видно из рис. 2, ход сезонных изменений веса у черно-серебристой лисицы, песца и норки почти одинаков. Кривые, показывающие изменение веса у этих видов, хорошо согласуются с данными об изменении типов обмена в различные сезоны и сезонных изменениях уровня основного обмена (Соколов, 1950; Фирстов, Вахрамеев, Сидоров, 1950; Перельдик, Ким, 1951; Ильина, 1952; Поздняков, 1954). Однако кривая сезонных изменений веса у соболя, близкая по форме к остальным трем, значительно отклоняется от них в проявлении во времени: максимальный вес у норки, лисицы и песца наблюдается в декабре-январе, у соболя — в апреле. Вместе с тем, известно, что основной обмен у соболя изменяется по сезонам так же, как и у этих видов.

Сезонные изменения веса тела у копытных описаны в работе Вуда, Ковена и Нордена (Wood, Cowan a. Nordan, 1962), посвященной изучению периодичности роста самцов трех подвидов оленей *Odocoileus hemionus*. Авторами показано, что на фоне обычной кривой аллометрического нарастания веса с возрастом со второго года жизни животного наблюдаются значительные сезонные колебания веса (животные находились под наблюдением до 4-летнего возраста). Размах этих колебаний настолько значителен, что авторы считают необходимым пользоваться тремя кривыми (рис. 3), отражающими, наряду с ходом изменений абсолютных значений веса, его нарастание с возрастом по периодам максимальных подъемов и спадов.

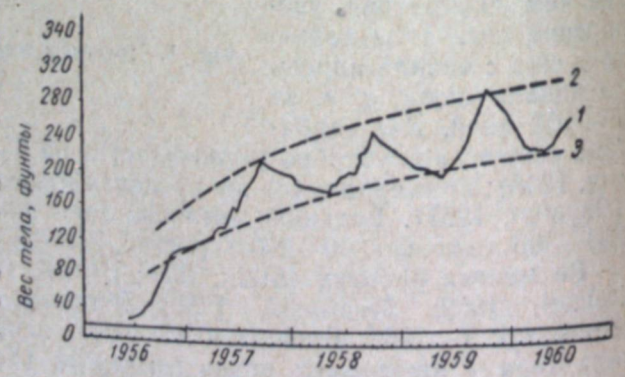


Рис. 3. Колебания веса тела у оленей *Odocoileus hemionus* (Wood, Cowan, Nordan, 1962):
1 — эмпирическая кривая; *2*, *3* — максимальный и минимальный пределы изменения веса в течение жизни.

Несмотря на то, что мелкие грызуны — одна из наиболее удобных для изучения групп благодаря многочисленности и простоте отлова и большинство работ по млекопитающим выполняется именно на них, до сих пор лишь в единичных работах содержатся сведения о сезонной цикличности изменений их веса. Это обусловлено, по-видимому, рядом объективных причин. У зимоспящих форм и землероек относительно короткий период размножения и малое число генераций ведут к тому, что популяции этих видов просты по возрастной структуре, молодняк легко отличим от взрослых и поэтому у них можно легко заметить изменение веса даже в течение сравнительно непродолжительного периода полевых наблюдений. Сезонные циклы веса у пушных хищников в связи с содержанием их в неволе в течение многих поколений, разведением и селекцией не могли пройти незамеченными. Наконец, исследование, показавшее существование циклов изменения веса у оленей, было проведено в неволе для выяснения особенностей их роста. У полевок и мышей наличие в течение весны и лета в популяции нескольких генераций, сложный возрастной состав популяции, вполне понятно, маскирует закономерность изменений веса и затрудняет ее выяснение.

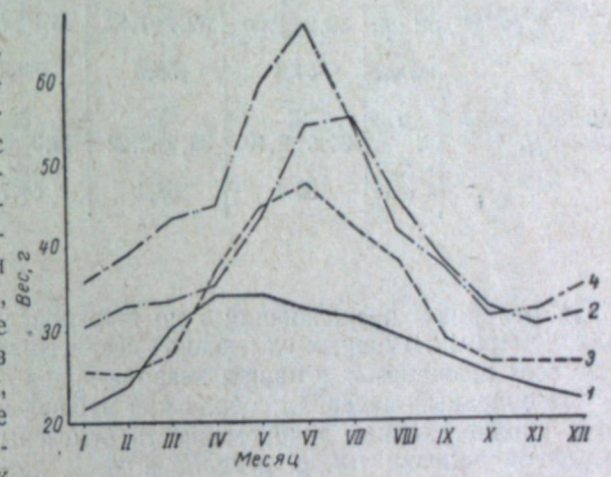


Рис. 4. Сезонные изменения среднего веса самцов полевок в виварии:
1 — *Lagurus lagurus*; *2* — *Microtus gregalis gregalis*; *3* — *M. g. major*; *4* — *M. middendorffi*.

Нам известно лишь несколько работ, в которых, в той или иной форме, говорится о сезонных изменениях веса у мелких грызунов. А. И. Крыльцов (1957) показал изменение веса тела степных пеструшек. Интересны данные, содержащиеся в работе Н. А. Мокриевича (1959), выполненной также на пеструшках. Автор, занимаясь вопросами экологической физиологии, проводил исследования в Уштаганском стационаре института «Микроб». Он дает таблицу среднего веса самцов за каждый месяц в продолжение всего периода наблюдений, из данных которой хорошо видна картина закономерного изменения веса. Рейхштейн (Reichstein, 1959), отмечая изменение среднего веса взрослых особей обыкновенной полевки в популяции, считает это явление следствием изменений возрастного состава популяции. В. А. Попов (1960) приводит график, показывающий закономерное изменение среднего веса тушки у того же вида, не обсуждая, однако, это явление. Наконец, в лаборатории зоологии УФАН СССР В. Г. Оленевым (см. Шварц и др., 1964) получены данные, свидетельствующие о закономерных изменениях среднего веса у рыжей полевки и полевой мыши в природных популяциях.

При многолетних наблюдениях в лабораторных условиях нами со-

7 Заказ 419

Изменения среднего веса самцов полевок в лабораторной популяции в течение года

Вид	Показатель	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
		Me					сящ						
Lagurus lagurus	*n*	51	47	57	51	33	27	28	38	39	39	42	48
	$M \pm m$	21,3±0,56	23,0±0,66	29,9±0,63	34,0±0,77	34,0±0,89	32,2±0,81	31,1±0,79	28,7±0,69	26,5±0,64	24,0±0,59	22,4±0,59	20,9±0,49
	% к *max*	62,6	67,6	87,9	100	100	94,7	91,5	84,4	77,9	70,6	65,9	61,5
Microtus gregalis gregalis	*n*	26	28	30	25	25	24	19	18	21	19	18	23
	$M \pm m$	24,9±1,91	24,7±1,84	27,1±1,39	37,1±1,68	4,8±2, 24	47,7±2,30	42,7±1,91	38,2±1,60	28,5±1,94	25,7±1,91	25,5±1,84	25,6±1,39
	% к *max*	52,2	51,8	56,8	77,8	93,9	100	89,5	80,1	59,7	53,9	53,5	53,7
Microtus gregalis major	*n*	28	28	28	22	25	24	20	22	17	17	20	19
	$M \pm m$	30,2±1,50	32,7±1,82	33,3±2,25	35,3±2,97	43,6±2,79	54,7±2,28	55,8±2,71	45,6±2,81	38,0±2,94	32,3±2,42	30,2±1,85	31,6±2,19
	% к *max*	54,1	58,6	59,7	63,3	78,1	98,0	100	81,7	68,1	57,9	54,1	56,6
Microtus middendorffi	*n*	31	32	32	15	12	12	22	27	34	31	38	33
	$M \pm m$	35,5±2,10	38,9±2,22	43,3±2,19	45,0±3,02	59,5±2,99	66,9±2,75	55,4±2,88	42,0±2,19	37,7±1,79	31,3±1,53	31,9±1,61	35,0±2,01
	% к *max*	53,1	58,1	64,7	67,3	88,9	100	82,8	62,8	56,4	46,8	47,7	52,3

бран материал, позволяющий с достаточной уверенностью говорить о закономерных сезонных изменениях среднего веса тела у взрослых самцов всех разводимых в нашем виварии видов полевок. Основной и наиболее обильный материал собран при наблюдениях за степной пеструшкой; вполне сходные закономерности отмечены у двух подвидов узкочерепной полевки (*M. g. gregalis* и *M. g. major*) и их межподвидовых помесей и у полевки Миддендорфа. Кроме того, экспериментальные исследования, проводимые в нашей лаборатории в настоящее время Н. А. Овчинниковой, показали совершенно сходные закономерности сезонного цикла веса у двух подвидов полевки-экономки (*M. o. oeconomus* и *M. o. chahlovi*). Наблюдения за сезонными изменениями веса проводились только над самцами перечисленных выше видов, так как у самок этому мешают резкие изменения веса в периоды беременности и лактации.

Данные, иллюстрирующие эту закономерность, представлены в таблице и на рис. 4, где сведены результаты наблюдений в течение 1956—1960 гг. При вычислении средних данных учитывался вес всех самцов

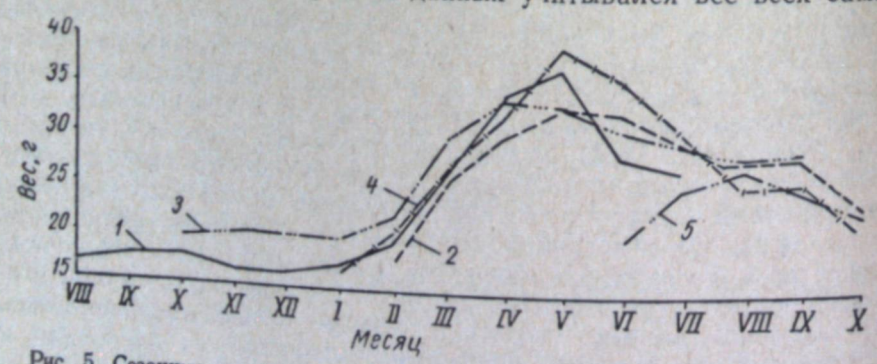


Рис. 5. Сезонные изменения веса у самцов степной пеструшки разного времени рождения:
1 — июнь-июль; 2 — январь; 3 — август; 4 — декабрь; 5 — май.

старше двух месяцев. В общих чертах эта закономерность сводится к следующему: средний вес зверьков достигает максимума в весенние или летние месяцы, затем постепенно снижается до глубокой осени, падая до минимума в осенне-зимний период. После этого обычно в течение некоторого времени (2—3 месяца) следует период относительной стабилизации веса на уровне, близком к минимальному. Затем снова начинается его подъем; причем скорость нарастания увеличивается в месяц, предшествующий периоду наибольшего веса, и, наконец, в тот же период, что и в предыдущем сезоне, средний вес достигает максимума.

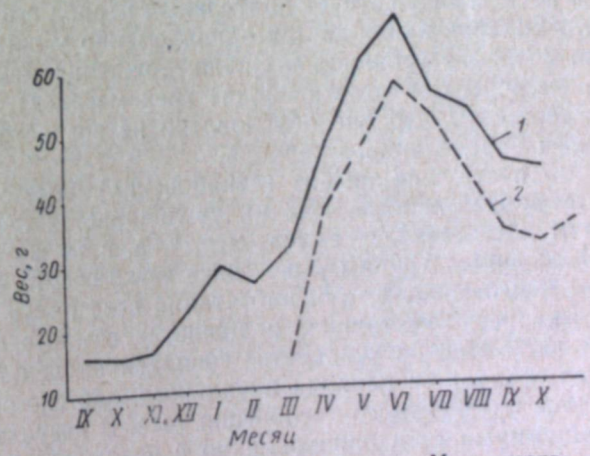


Рис. 6. Сезонные изменения веса самцов *M. g. gregalis* разного времени рождения:
1 — июль-август; 2 — февраль-март.

Нужно, однако, помнить, что речь идет об изменении среднего веса зверьков в популяции в течение года. Для отдельных особей в природных популяциях мелких мышевидных грызунов вряд ли правомерно говорить о сезонной цикличности изменений веса, поскольку продолжительность жизни даже наиболее «долговечных» осенних генераций, по-видимому, не достигает года, а для подавляющего большинства особей остальных генераций — не превышает трех-пяти месяцев. Вероятно, в данном случае точнее говорить о жизненных кривых изменения веса животных разных генераций, ибо время рождения для каждой особи

определяет и ход изменений ее веса, и продолжительность жизни. Таким образом, сезонную цикличность изменения среднего веса животных в популяции следует рассматривать как результат совокупности жизненных кривых изменений веса особей различных генераций.

Попытаемся проиллюстрировать сказанное на конкретных примерах. Из рис. 5 видно, что пеструшки, родившиеся в период с июня по сентябрь включительно, довольно быстро, примерно к полутора месяцам, достигают веса 15—20 г. Затем, иногда после небольшого снижения, наступает его относительная стабилизация. На таком уровне вес тела зверьков с небольшими колебаниями удерживается до января-февраля, после чего начинается его постепенное увеличение. В марте-апреле темп нарастания веса значительно ускоряется и в апреле-мае достигает максимума. После достижения «пика веса» происходит его постепенное снижение. Таким образом, у зверьков летне-осеннего рождения периодам нарастания и «пика веса» предшествует длительный период его стабилизации. Поскольку это явление наблюдается одновременно у животных, весьма различных по возрасту (разница в сроках рождения между животными июньских и октябрьских пометов более трех месяцев), мы имеем все основания утверждать, что оно обусловлено не возрастом животных, а наступлением определенного периода.

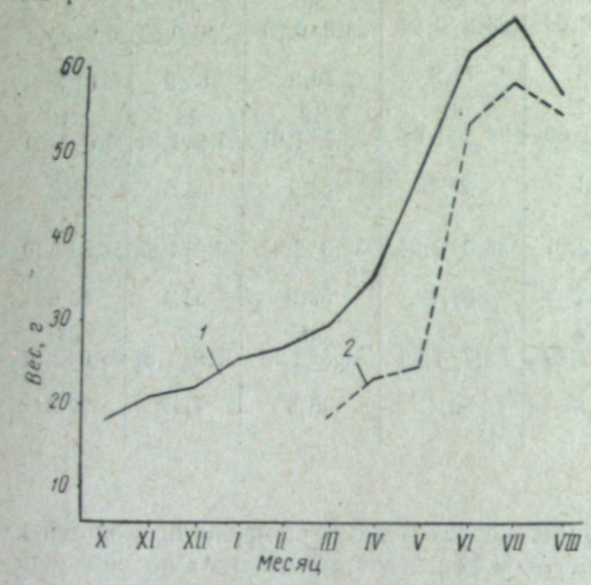


Рис. 7. Сезонные изменения веса самцов *M. g. major* разного времени рождения:
1 — август-сентябрь; *2* — январь-февраль.

У пеструшек зимних (декабрьских) пометов уже не бывает периода стабилизации веса. Вес их увеличивается непрерывно, причем максимум достигается в апреле-мае, т. е. в те же сроки, что и у животных предыдущей группы. Еще более четко отсутствие периода стабилизации и стремительный темп нарастания веса виден у животных, родившихся в январе. У пеструшек, родившихся в марте, нарастание веса в значительной степени ускоряется совпадением действия возрастного и сезонного факторов: периода начального, «детского», роста с периодом наиболее интенсивного увеличения веса. В результате эта группа достигает максимума веса одновременно с предыдущими.

Несколько особняком стоят пеструшки, родившиеся в мае, которые растут значительно быстрее других и, по-видимому, за счет высокой интенсивности роста достигают максимального веса несколько позже всех остальных. Однако в конце мая — начале июня у этого вида уже начинается спад веса, и дальнейший ход изменений веса тела у животных майской генерации, регулируемый уже не возрастными, а сезонными факторами, следует описанной выше закономерности. Из рис. 6—8 можно видеть, что в проявлении этой закономерности существенных различий между перечисленными видами и степной пеструшкой нет.

Однако, кроме хорошо объяснимой, на наш взгляд, разницы в проявлении во времени этой закономерности, выражающейся в различных периодах достижения «пика веса», следует отметить еще две особенности: во-первых, более резко выраженный «пик веса» и, во-вторых, менее четко выраженный и менее растянутый период торможения веса. Различия во времени достижения «пиков веса» связаны, по-видимому, с различиями в ареалах сравниваемых видов. Однако, на наш взгляд, все эти отличия не имеют принципиального характера.

Период торможения роста и относительная стабилизация веса прослеживаются и в природе, тем более что зимующие популяции состоят из зверьков более или менее одинакового возраста. Но и здесь, даже на основании небольшого числа известных нам работ, можно предположить, что эта стабилизация у разных видов и даже в разных частях ареала выражена по-разному. Во всяком случае, В. Василевский (Wasilewski, 1952) в отношении рыжих полевок в Беловеже отмечает, что зимой у них наступает замедление роста, которое выравнивается быстрым ростом весной. Т. В. Кошкина (1955) пишет, что рыжие полевки в течение длительного осенне-зимнего периода не только не размножаются, но и совершенно не растут. Самцы *Microtus pensylvanicus* не растут с августа по ноябрь и вес их падает (Barbenhenn, 1955). Наконец, у норвежского лемминга отмечается замедление, но не прекращение роста в течение зимы (Кошкина, Халанский, 1961).

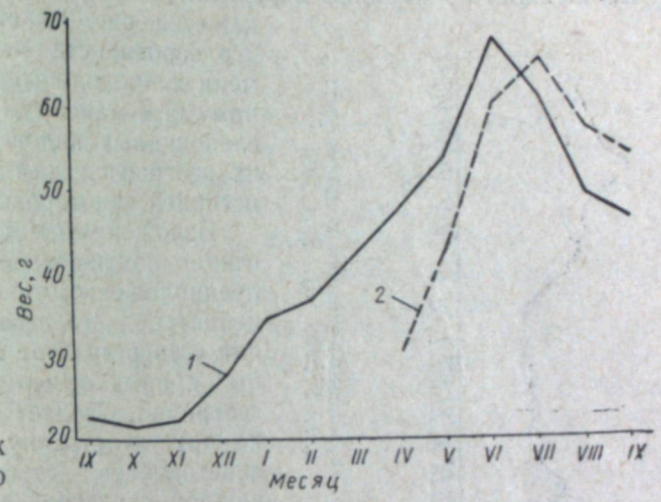


Рис. 8. Сезонные изменения веса самцов полевки Миддендорфа разного времени рождения:
1 — июль-август; *2* — февраль-март.

На рис. 9 графически показано время, на которое приходятся периоды минимума и максимума веса у самцов полевок разных видов. Чтобы показать это более четко, периоды минимума и максимума нанесены по 80% всех просмотренных индивидуальных графиков, с отбросом 10% крайних отклонений в ту и другую сторону. Некоторое несовпадение периодов подъема и спада, изображенных на рис. 9, с данными

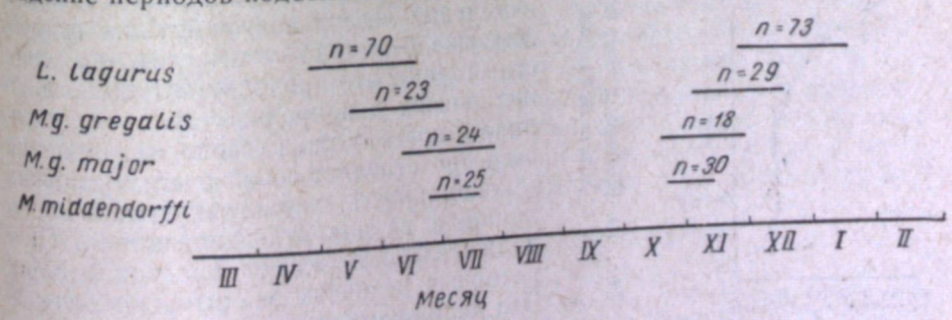


Рис. 9. Периоды максимального и минимального веса у разных видов полевок.

таблицы легко объяснимо. При составлении таблицы были использованы веса всех самцов старше двух месяцев. Естественно, что введение показателей, полученных от животных, еще не достигших полных размеров, но уже подчиняющихся общепопуляционной закономерности, снижает суммарный показатель, несколько искажая действительный ход изменений веса во времени. График же составлен по индивидуальным кривым изменений веса животных, проживших более длительный срок и прошедших по крайней мере один из описанных периодов. Как нам кажется, рис. 9 дает основание полагать, что особенности распределения во времени и продолжительности периодов минимума и максимума среднего веса у исследованных видов находятся в связи с их географическим распространением и историей формирования.

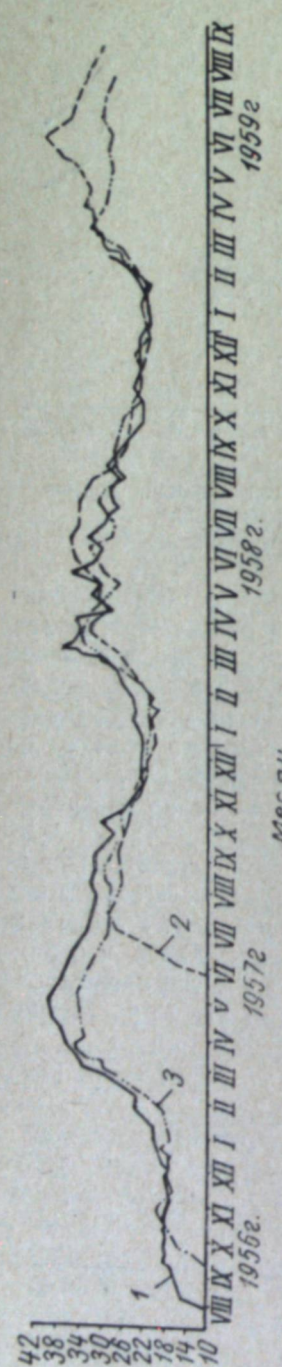


Рис. 10. Изменения веса в течение жизни у трех самцов степной пеструшки, проживших в виварии несколько лет: 1 — *L. lagurus* № 24, род. 31/VII 1956 г.; 2 — *L. l.* № 54, род. 3/IX 1956 г.; 3 — *L. l.* № 239, род. 25/V 1957 г.

Изложенный материал достаточно наглядно подтверждает высказанное нами предположение, что сезонный цикл изменения среднего веса зверьков в популяции есть результат совокупности жизненных кривых изменения веса отдельных генераций. Следует обратить внимание и на другую сторону этого явления: на «настойчивое стремление» животных каждой отдельной генерации влиться в этот общепопуляционный цикл. Действительно, на рассмотренном материале можно наблюдать, как сказывается воздействие сезонного фактора на каждую генерацию: рост летне-осенних генераций подавляется совпадением с периодом снижения веса, весенних — значительно ускоряется совпадением с периодом нарастания веса.

Казалось бы, что коль скоро годовой цикл изменений веса есть производное из циклов генерационных, то несовпадения таких генерационных циклов с общепопуляционными не может быть. Имеется, однако, одно обстоятельство, которое побуждает нас воздержаться от такого как будто вполне логичного решения вопроса. Это результат анализа сезонных изменений веса у долгоживущих особей. Мы уже отмечали тот достаточно известный факт, что продолжительность жизни полевок в природных условиях невелика и поэтому цикл сезонных изменений веса представляет собой в этих условиях закономерность, характерную для популяции, а не для отдельной особи. Продолжительность жизни полевок в лабораторных условиях значительно больше. Это дало возможность вести наблюдения за животными, прожившими более года,

а в некоторых случаях — до двух-трех лет. Из рис. 10 видно, что, во-первых, вес животных подвержен закономерным изменениям в течение года и, во-вторых, что эти изменения повторяются ежегодно в течение всей жизни животного, причем минимальный и максимальный вес приходятся ежегодно на близкие во времени периоды. Это еще раз подтверждает, что мы имеем дело с периодическим явлением, определяющимся не возрастом животных, а сезоном года.

Заслуживает внимания и другая сторона этого феномена: при сравнении «популяционной» кривой изменения среднего веса зверьков в течение года и годовых отрезков графиков, на которых показаны изменения веса долгоживущих особей, бросается в глаза их совпадение, понятно, не в абсолютных показателях, а в общем ходе изменений веса. Мы, таким образом, сталкиваемся с весьма примечательным фактом: жизненный цикл изменений веса «патриархов» представляет модель общепопуляционной закономерности. Но если годовой цикл сезонных изменений веса может быть прослежен на отдельной особи в течение нескольких лет, то трудно допустить, что в основе его лежат различия в жизненных циклах отдельных генераций. Ведь в данном случае животные разных генераций, прожившие столь долго, что существует лишь весьма ничтожная вероятность встретить зверька такого возраста в природной популяции, каждый год в течение всей жизни дают в общем одинаковую картину. Это приводит нас к убеждению, что определенный сезонный цикл веса — есть общая закономерность, присущая популяции и, вероятно, виду в целом. Однако эта общая закономерность может проявляться в природных условиях лишь через частные, т. е. через жизненные кривые изменений веса отдельных генераций, а в экспериментальных условиях может быть прослежена и на жизненном цикле отдельной особи, прожившей достаточно долгое время. Отсюда вытекает и следующее предположение: жизненные кривые генераций разнятся постольку, поскольку они проходят под влиянием определенного периода общепопуляционного цикла [1].

Попутно остановимся еще на одном факте. На графиках, показывающих ход сезонных изменений веса у долгоживущих особей, видны неожиданные падения веса весной 1958 г. Вызвано это тем, что животные, вследствие перебоя в кормах, в течение 5 дней в конце первой половины апреля не получали моркови. Даже при усиленной подкормке морковью в последующие дни нормальный цикл долго не восстанавливался. Кроме того, отсутствие в течение столь короткого срока моркови резко сказалось на размножении: в мае, когда обычно размножается подавляющее большинство самок, размножение шло исключительно вяло и лишь во второй половине июня приблизилось к нормальной интенсивности. Детеныши в пометах самок, родивших в конце апреля — начале мая, имели ненормально низкий вес (0,6—0,9 *г* против обычных 1,2—1,7 *г*) и были нежизнеспособны. Поскольку замена на этот период в рационе моркови свеклой не предотвратила нарушений нормального цикла, то, по-видимому, этот помимо нашей воли поставленный «эксперимент» указывает на чрезвычайно высокую потребность в данный период у животных именно в каротине. Факты, свидетельствующие об интенсивном расходовании весной, в период роста и созревания, запасов витамина А в печени у ондатры приводятся в работе В. С. Смирнова и С. С. Шварца (1959).

С чем связана сезонная цикличность изменения веса?

[1] Ясно становится и другое: нельзя свести объяснение изменения среднего веса животных в природной популяции только к изменению ее возрастной структуры, как это делает Рейхштейн (Reichstein, 1959).

Мы не пытались и не пытаемся выяснить, чем она обусловлена, т. е. объяснять биохимический и физиологический механизм этого явления. Тем не менее немалый интерес, как нам кажется, представляет попытка хотя бы выяснить его связь с другими биологическими функциями. У зимоспящих форм цикл изменения веса определяется накоплением жира перед спячкой и его расходованием в течение зимы.

Большинство авторов считает, что закономерность сезонного изменения веса тела у землероек обусловлена процессами, связанными с половым созреванием: задержка полового созревания вызывает стабилизацию веса в осенне-зимний период, созревание — весенний «прыжок роста».

Иной точки зрения придерживается Пуцк (Pucek, 1960). По его мнению, весенний рост не определяется половым созреванием: половое созревание и рост — два не связанных, совпадающих во времени процесса. Имеются, однако, весьма веские доводы в пользу первого мнения: исследование северных популяций землероек (Шварц, 1959, 1962) показало, что особи, созревающие в лето своего рождения (явление обычное, по-видимому, для северных популяций и весьма редкое в других районах), совпадают по размеру не с одновозрастными неполовозрелыми, а со взрослыми (перезимовавшими). Это позволяет полагать, что половое созревание и рост у землероек — по крайней мере сопряженные, обусловленные каким-то одним общим фактором процессы.

Сезонные изменения веса у хищников, на первый взгляд, хорошо согласуются с сезонными изменениями уровня основного обмена. Однако у соболя, как мы отмечали, этого совпадения нет. При более детальном анализе можно отметить, что у черно-серебристой лисицы, песца и норки, у которых, как уже говорилось, эта закономерность проявляется сходно во времени, близко совпадают и сроки гона — февраль-март. У соболя период гона — июнь. Если рассматривать все четыре кривые в аспекте их связи с половым циклом, то легко заметить общую для всех этих видов закономерность: максимум веса приходится на предгонный период, а последующее падение веса — на период гона.

О несомненной связи сезонных изменений веса с половым циклом свидетельствуют, на наш взгляд, и наблюдения некоторых авторов. Так, Мантейфель (1934), говоря о размножении соболей в неволе, пишет, что размножаются только те соболи, которые имеют совершенно определенную закономерную кривую веса. А. Г. Зайцевым (1961) показана связь между весовым индексом (отношение веса к длине тела) в различные периоды и плодовитостью самок у норки. Циклические колебания веса у оленя начинаются лишь со второго года жизни. Вместе с тем, известно, что у многих оленей (в том числе, по-видимому, у *Odocoileus*) половое созревание наступает в возрасте 15—17 месяцев (Соколов, 1959), хотя самцы и вступают в размножение, как правило, не ранее, чем в трехлетнем возрасте, когда они в состоянии выдержать конкурентные бои за самку. Таким образом, возраст, когда начинают проявляться сезонные колебания веса, совпадает с возрастом полового созревания. Как видно из рис. 3, максимальный вес тела у оленей приходится на сентябрь. Известно, что у оленей этого рода гон происходит в ноябре (Hamilton, 1943; Hall, 1946). Здесь так же, как и у хищников, выясняется связь периодических колебаний веса с половым циклом: максимальное нарастание веса к предгонному периоду, с последующим спадом к началу и во время гона, и новое нарастание к следующей осени.

Таким образом, за исключением зимоспящих форм, у всех рассматриваемых групп млекопитающих обнаруживается довольно ясная связь между ходом сезонных изменений веса и половым циклом. У землероек, максимальная продолжительность жизни которых лишь немногим более года, половое созревание и сезонное изменение веса совпадают в течение всей их недолгой жизни.

У мелких грызунов сильно растянутый репродуктивный период не дает оснований для того, чтобы столь же четко связать цикл изменения веса непосредственно с периодом размножения, которое в виварии идет в течение почти всего года. Однако, сопоставляя данные, полученные нами по сезонным изменениям плодовитости самок (Покровский, 1959), с таблицей, содержащей сведения о сезонном изменении веса самцов, можно видеть, что ход этих изменений (плодовитости самок и веса самцов) довольно близок во времени и по интенсивности. Поэтому мы склонны думать, что сезонный цикл изменений веса у мелких грызунов связан не просто с периодом размножения, как у остальных рассмотренных выше групп, а с интенсивностью размножения, в частности, с плодовитостью. Этот вывод не может считаться окончательным, однако есть достаточно оснований, говорящих в его пользу.

На основании изложенного мы считаем возможным заключить:

1) сезонная цикличность изменений веса у полевок есть реально существующая закономерность;

2) в экспериментальных условиях эта закономерность может быть прослежена на жизненном цикле отдельной особи, прожившей достаточно долгое время;

3) в силу недолговечности мелких грызунов в природных популяциях эта закономерность может проявляться лишь через частные, т. е. через жизненные кривые изменений веса животных отдельных генераций;

4) есть основания полагать, что сезонная цикличность веса у полевок связана с интенсивностью размножения, в частности с плодовитостью;

5) при описании близких форм, отличающихся размерами, следует учитывать время сбора анализируемых материалов.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев К. А. Наш опыт разведения песцов.— Каракулеводство и звероводство, 1951, № 5.

Дубинин В. Б., Лешкович Л. И. Жировые резервы тарбаганов и их зараженность аскаридами перед впадением в спячку.— Зоол. ж., 1945, т. 24, вып. 6.

Зайцев А. Г. Сезонные изменения живого веса и плодовитость американской норки (*Lutreola vison* Schreber) при клеточном разведении.— Сб. науч.-техн. информ., 1961, вып. 3 (6) (Киров, Центросоюз ВНИИЖП).

Ильина Е. Д. Звероводство. М., Заготиздат, 1952.

Калабухов Н. И. Спячка животных. М., изд-во «Сов. наука», 1946.

Ким М. М. Кормление серебристо-черных лисиц рыбой. Каракулеводство и звероводство, 1951, № 4.

Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3.

Кошкина Т. В., Халанский А. С. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции у этого вида.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, вып. 2.

Крыльцов А. И. Изменение веса степных пеструшек (*Lagurus lagurus* Pall.) в зависимости от их пола и возраста.— Зоол. ж., 1957, т. 36, вып. 8.

Мантейфель П. А. Соболь. М., КОИХ, 1934.

Мокриевич Н. А. Сезонные изменения особенностей реакции степной пеструшки на влияние температуры среды.— Грызуны и борьба с ними. Сборник «Микроб», вып. 6. Саратов, 1959.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, т. VI. М., Изд-во АН СССР, 1948.

Перельдик Н. Ш., Ким М. М. Белковое питание мехового молодняка серебристо-черных лисиц разного возраста.— Каракулеводство и звероводство, 1951, № 3.
Перельдик Н. Ш., Титова М. И. Передовой опыт кормления взрослых норок.— Каракулеводство и звероводство, 1954, № 2.
Петряев П. А. Биологические основы разведения соболей.— Кролиководство и звероводство, 1941, № 6.
Поздняков Е. В. Использование песцами питательных веществ корма по сезонам года.— Тр. Моск. пушно-мехового ин-та, 1954, т. 5.
Покровский А. В. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения.— Тр. Ур. отд. МОИП, 1959, вып. 2.
Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960 (Казанский фил. АН СССР).
Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959, вып. 18.
Соколов Г. В. Животный корм в питании нутрий при полувольной системе разведения.— Каракулеводство и звероводство, 1950, № 1.
Соколов И. И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla). Фауна СССР, н. сер. Млекопитающие, т. 1, вып. 3. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1959.
Фирстов А. А., Вахрамеев К. А., Сидоров В. М. Об уровне белкового питания мехового молодняка серебристо-черных лисиц.— Каракулеводство и звероводство, 1950, № 5.
Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки.— Мат-лы по фауне Приобского севера и ее использованию. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1.
Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 29.
Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов.— Ж. общ. биол., 1964, т. 25, № 6.
Янушко Ф. А. Заметки по биологии сурка Мензбира (*Marmota menzbieri* Kasch.).— Зоол. ж., 1951, т. 30, вып. 6.
Barbenhenn K. P. A field study of growh in *Microtus pennsilvanicus*.— J. Mamm., 1955, vol. 36 (4), 533—543.
Borowski S. Variations in density of coat during the live cycle of *Sorex araneus araneus*.— Acta Theriologica, 1958, vol. 2, № 4, 286—289.
Borowski S., Dehnel A. Materialy do biol. Sorieidae.— Ann. Univers. Mariae Curie-Sklodowska. Lublin-Polonia, 1952, vol. 6, № 6, sectio C.
Buchalzyk T. Variabilität der Feldspitzmans, Crocidura leucodon (Hermann, 1780) in Ost-Rolen.— Acta Theriologica, 1960, vol. 4, № 10.
Buchalzyk A. Pitymus subterraneus (de Selys-Longchamps, 1835) under laboratory contition.— Acta Theriologica, 1961, vol. 4, № 14.
Dehnel A. Badanic nad rodzajem *Sorex* L.— Ann. UMCS, Sect C., 1949, vol. 6.
Dehnel A. Studies at the genus Neomys Konpt.— Ann. UMCS, Sect C., 1950, vol. 5.
Dehnel A. Biologia rozmazanie ryjowki *S. araneus* L. w. warunkach laboratoryjnych.— Ann. UHCS, Sect C., 1952, vol. 6.
Hall E. R. Mammals of Nevada.— University of California Press, 1946.
Hamilton W. J. The mammals of Eastern United States.— Handbooks of American natural history, edited by Albert Hazen Wright, 1943, vol. 2.
Pucek Z. Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex* L.) in the first calendar year of live.— Acta Theriologica, 1960, vol. 3, № 12.
Reichstein N. Populations studien an Erdmäusen, *Microtus agrestis* L. (Markierungs-Versuche).— Zool. Jahrb., 1959, Abt. 3, Bd. 86, № 4-5, 367—382.
Schubarth N. Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus*. Polsca Ac. Nauk.— Acta Theriologica, 1958, vol. 2, № 9, Bialoweza.
Serafinski W. Badania morfologiczne ekologiszne nad polskimi gatunkami rodzaju *Sorex araneus*.— Acta Theriologica, 1955, vol. 1, № 3.
Stein G. Biologische Studien an deutschen Kleinsäugetieren.— Arch. Naturgesch., 1938, Bd 7, № 1.
Wolcanezky J., Turessajew A. Über die Ökologie van Citellus pygmaeus Poll. in postendemischen Gebiete des Westlichen Kasakstan.— Zs. Säugetiere. 1934, vol. 9.
Wasilewski W. Badania nad morfologia Clethrionomys glareolus gl. Schreb.— Ann. UMCS. sect C, 1952, P. 7, № 3.
Wood A. J., Cowan Mc. T. a. Nordan H. C.— Periodicity of growth in Ungulates as Shown by deer of the genus Odocoileus.— Canad. J. Zool., 1962, vol. 40, № 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

Л. Н. ДОБРИНСКИЙ, М. В. МИХАЛЕВ

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ

Важнейшей задачей экологических исследований является изучение взаимосвязей и приспособительных реакций популяций животных с условиями их существования (Шварц, 1960). Одной из реакций популяции на смену условий среды является изменение ее возрастной структуры. Отсюда становится понятным теоретическое значение работ по выяснению возрастного состава популяции в различные сезоны года, биологической специфики разновозрастных животных, динамики возрастной структуры популяции по годам и т. п. Однако детальные исследования в указанном плане возможны лишь при наличии достаточно точных и объективных методик определения возраста животных.

В самом первом приближении проблему определения возраста рыб и млекопитающих можно считать решенной. В качестве исходных показателей ихтиологи и териологи используют, главным образом, такие признаки, как слоистость чешуи, жаберных крышек и отолитов (у млекопитающих слоистость шлифов височной кости и когтевых чехликов), пропорции черепа и степень развития гребней на нем, стертость зубов, вес надпочечников и некоторые другие (Суворов, 1910; Арнольд, 1911; Клер, 1927; Наумов, 1934; Кирис, 1937; Парамонов, 1937; Строганов, 1937; Григорьев и Попов, 1940; Замахаев, 1941; Варшавский и Крылова, 1948; Чапский, 1950; Гептнер и Турова-Морозова, 1951, Чапский, 1952; Смирнов, 1954; Цыганков, 1955; Надеев, Тимофеев, 1955; Любимов, 1955; Кошкина, 1955; Смирнов и Шварц, 1959; Schäff, 1941; Ballauf, 1915; Martens, 1920; Eidmann, 1933; Harke, 1952; Dub, 1952; Blaupot, 1955; Stroh, 1959; Vogel, 1959; Habermehl, 1961).

Если в области интересующих нас исследований по рыбам и млекопитающим дело обстоит более или менее благополучно, то орнитологи до настоящего времени еще не имеют в своем арсенале достаточно точной и универсальной методики определения возраста птиц. Этот пробел лишь отчасти восполняют работы О. И. Семенова-Тян-Шанского (1938, 1960), А. Г. Банникова (1939), С. В. Кирикова (1939, 1944, 1952), Л. П. Познанина (1946), Е. В. Козловой (1946), В. П. Теплова (1947, А. В. Михеева (1948), А. П. Чвутовой (1948), К. А. Юдина (1950), М. Н. Денисовой (1958), А. С. Мальчевского (1959), А. П. Чмутовой и Л. М. Смирновой 1962), О. В. Митропольского (1962), В. Д. Ильичева (1962), Глогера (Gloger, 1860), Ниебела (Niebel, 1898), Энгельмана (Engelmann, 1928), Штро (Stroh, 1933), Портмана (Portmann, 1938), Келлера (Keller, 1954).

В последнее время для определения возраста как млекопитающих, так и птиц стали пользоваться весом хрусталика глаза. Впервые этот

метод был применен Лордом (Lord, 1959), который показал, что хрусталик глаза кролика (*Sylvilagus floridanus*) растет всю жизнь. Новая ткань хрусталика постоянно нарастает благодаря росту и увеличению эпителиальных клеток. Анализ кривой роста хрусталика позволяет определить месяц рождения молодых и год рождения взрослых кроликов. Лорд считает, что разработанный им метод можно применять для определения возраста других млекопитающих. Этот вывод был подтвержден исследованиями хрусталика глаза у *Antilocapra americana* (Kolenosky, Miller, 1962).

На возможность применения метода Лорда к птицам указывают Кемпбелл и Томлинсон (Campbell a. Tomlinson, 1962). Цель их работы заключалась в том, чтобы установить, может ли быть использован вес хрусталиков кекликов (*Alectoris graeca*) для определения возрастной структуры популяции этих птиц в конце осени — начале зимы. Были исследованы кеклики (подвида *Cypriotes*), полученные с птичьей фабрики в Нью-Мексико. Эти птицы являются потомками диких кекликов, отловленных в Турции в 1951—1952 гг. Авторы располагали довольно обширным материалом (60 сеголеток, 43 годовалых и 52 двухлетних кеклика). Выводы Кемпбелла и Томлинсона сводятся к следующему: а) хотя отдельные веса хрусталиков несколько трансгрессируют у juv и ad, все же существует хорошо выраженное различие между ними; б) вес хрусталиков у одно- и двухлетних кекликов, а также хрусталиков левого и правого глаза практически одинаков (различия статистически не достоверны); в) между весом хрусталиков самцов и самок существует значительная разница; г) в отличие от млекопитающих, у птиц по достижении зрелости хрусталик не увеличивается или увеличивается очень мало.

Таблица 1

Средний вес хрусталиков глаз у взрослых самцов полярной и речной крачек, *мг*

Вид	Глаз	*n*	*M*±*m*
St. hirundo L.	Левый	53	32,1±0,22
	Правый	39	33,1±0,3
St. paradisaea Pontopp.	Левый	81	36,5±0,23
	Правый	20	36,6±0,37

Нами сделана попытка использовать размеры и сухой вес хрусталика глаза речных и полярных крачек природных популяций для определения их возрастов. Кроме того, определялся вес хрусталика у двух видов полевок (*Microtus gregalis* и *M. oeconomus*), содержавшихся в виварии.

Исследование хрусталика глаза проведено у 176 взрослых самцов и 107 взрослых самок речных и полярных крачек. Помимо этого, хрусталики взвешивались у 46 молодых птиц. Материал по первому виду собран в районе оз. Черного (Тюменская область, 56° с. ш.), где обработана серия в 96 экземпляров, и в окрестностях пос. Лабытнанги

Таблица 2

Размеры хрусталиков глаз у взрослых самцов полярной и речной крачек, *мм*

Вид	Глаз	Диаметр		Высота	
		n	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*
St. hirundo L.	Левый	50	6,3±0,02	62	3,43±0,03
	Правый	47	6,3±0,02	46	3,43±0,03
St. paradisaea Pontopp.	Левый	96	6,22±0,035	91	3,72±0,04
	Правый	21	6,20±0,037	21	3,68±0,05

(Ямало-Ненецкий национальный округ, 67° с. ш.) — серия в 15 птиц. Полярных крачек отстреливали также в двух пунктах: 27 экземпляров — средний Ямал, 69° с. ш. и 145 экземпляров — о-в Каменный, 74° с. ш.

По интересующему нас показателю изучено 153 полевки (77 узкочерепных и 76 полевок-экономок).

Таблица 3

Средний вес хрусталиков глаз у взрослых крачек, *мг*

Вид	Самцы		Самки	
	n	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*
St. hirundo	53	33,1±0,22	43	32,0±0,4
St. paradisaea	81	36,5±0,23	64	35,5±0,3

Отпрепарированные глаза животных фиксировали в 10-процентном растворе формалина (продолжительность выдержки их в фиксаторе должна быть не менее одной недели, более длительная выдержка не вредит). После этого хрусталики извлекали из глазного яблока и помещали в сушильный шкаф на 20—24 *ч* (температура при этом поддерживалась на уровне 55—60° С; более высокая температура нежелательна, так как приводит к растрескиванию хрусталиков). Указанного времени вполне достаточно для полного высушивания хрусталиков (при дальнейшей выдержке в сушильном шкафу вес не изменяется). Каждый хрусталик состоит из центрального тела, окруженного кольцеобразной оболочкой, вес которой включали в общий вес хрусталика. Взвешивание производилось на торзионных весах с точностью до 0,1 *мг*. Кроме веса хрусталиков, определяли их размеры: диаметр и высоту измеряли при помощи окулярмикрометра с точностью до 0,1 *мм* немедленно после извлечения из глазного яблока.

С методической точки зрения было важно выяснить, есть ли различия в весе и размерах (высота в диаметре) хрусталиков левого и правого глаза у крачек и полевок. Наши данные показывают, что разница между хрусталиками глаз как у полярной, так и у речной крачек по

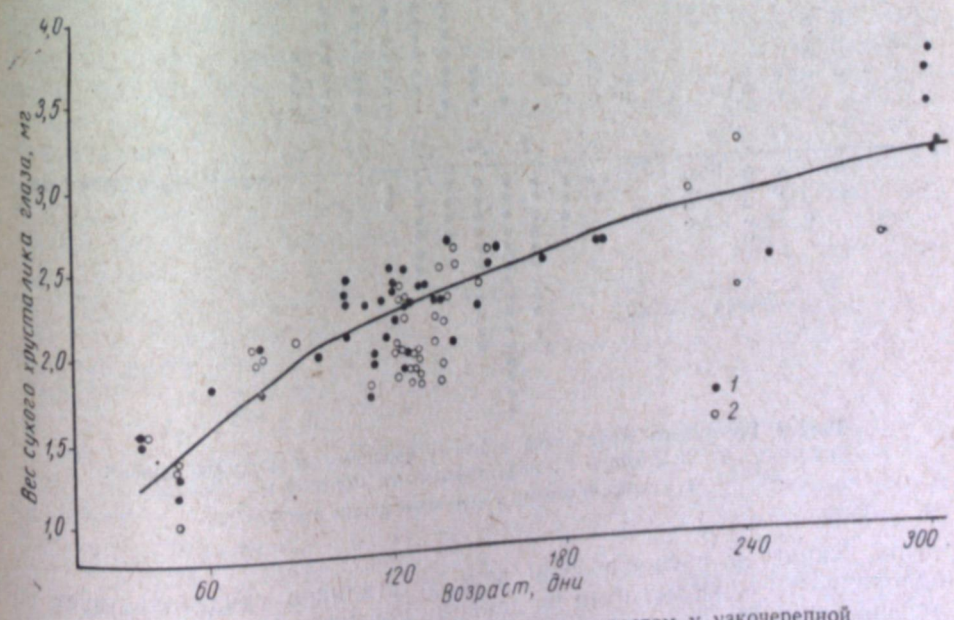


Рис. 1. Изменение веса хрусталика глаза с возрастом у узкочерепной полевки:

1 — самцы; *2* — самки.

этим показателям статистически не достоверна (табл. 1, 2). Хрусталики левого и правого глаза исследованных полевок также не отличаются по весу.

Учитывая, что у крачек разница в весе хрусталика самок и самцов близка к достоверной (табл. 3), при использовании этого признака в качестве показателя возраста птиц мы оперировали лишь данными по самцам. У изученных полевок указанная разница не обнаружена, поэтому в будущих исследованиях можно анализировать материал, не разделяя по полу (рис. 1).

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Сопоставление веса хрусталиков у разновозрастных речных крачек показывает, что молодые птицы (сеголетки) перед осенним отлетом четко отличаются по этому показателю от взрослых (*мг*):

	n	*M*±*m*
Взрослые	53	33,1±0,22
Молодые	19	25,0±0,6

Как видно из приведенных данных, разница в среднем весе хрусталиков между сравниваемыми возрастными группами достоверна на уровне 99,9%. Попытка же использовать вес хрусталиков для разделения взрослых птиц на возрастные группы не дала ожидаемых результатов. Характер распределения веса хрусталиков свидетельствует об однородности взрослых птиц по данному признаку (нормальное распределение, рис. 2). Все сказанное выше в равной степени справедливо и в отношении полярной крачки (*мг*):

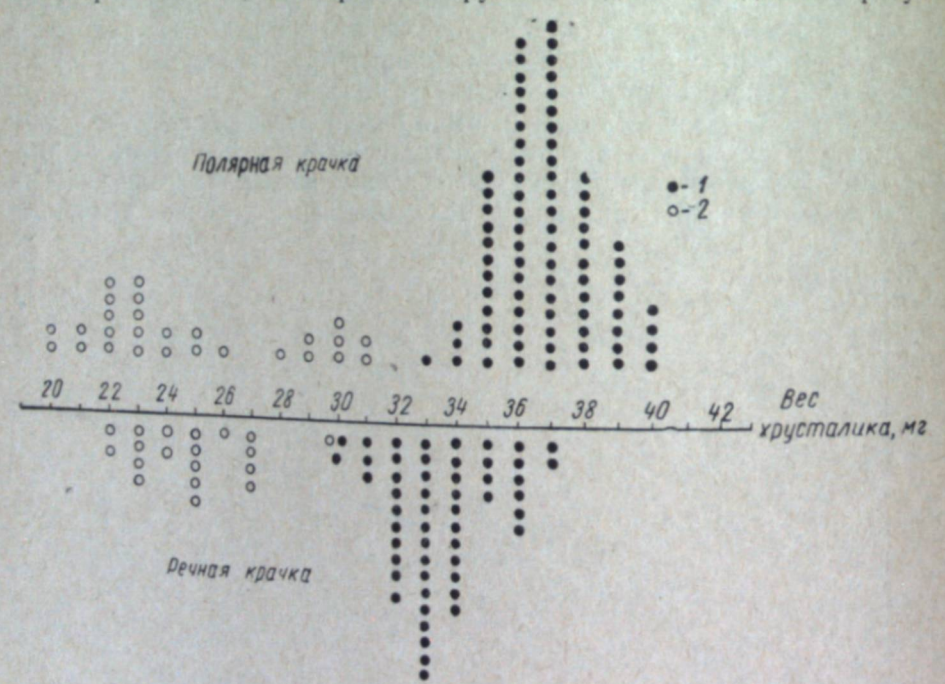


Рис. 2. Вес сухого хрусталика глаза у взрослых и молодых крачек (*St. hirundo* L. и *St. paradisaea* Pontopp.):
1 — взрослые самцы; *2* — молодые летные птицы.

	n	*M*±*m*
Взрослые	81	36,5±0,23
Молодые	27	25,0±0,65

Поскольку в нашем распоряжении был материал, полученный из разных, значительно удаленных друг от друга в широтном направлении участков ареала изученных видов, мы попытались выяснить вопрос о географической изменчивости полярных и речных крачек по весу хрусталика глаза. Результаты показали, что разница между средним весом хрусталиков птиц различных популяций не достоверна (*мг*):

	Место сбора материала	*n*	*M*±*m*
St. paradisaea	69° с. ш.	27	36,5±0,3
	74° с. ш.	81	36,5±0,23
St. hirundo	56° с. ш.	53	33,1±0,22
	66° с. ш.	15	34,0±0,37

Сравнение взрослых самцов полярных и речных крачек свидетельствует о статистически достоверном различии их по интересующему нас показателю. Причем у более мелких полярных крачек вес хрусталика выше (*мг*):

	n	*M*±*m*
St. paradisaea	81	36,5±0,23
St. hirundo	53	33,1±0,22

Так же, как и по весу хрусталика, молодые птицы отличаются от взрослых его размерами (диаметром и высотой). Но в данном случае уровень статистической достоверности этих различий несколько ниже (диаметр хрусталика взрослых речных крачек 6,28±0,02; молодых 5,72±0,05 *мм*; высота хрусталика взрослых речных крачек 3,42±0,03, молодых 3,07±0,06 *мм*; соответственно, у взрослых полярных крачек 6,22±0,03, молодых 5,77±0,05; взрослых 3,72±0,04, молодых 3,0±0,04 *мм*). Сказанное подтверждается также рис. 3, из которого видно, что размеры хрусталика у молодых и взрослых птиц обследованных видов трансгрессируют значительно больше, чем его весовой показатель.

Диаметр и высота хрусталиков крачек не изменяются в зависимости от широты места их обитания. Средний диаметр хрусталика полярных крачек, добытых на п-ове Ямал (р. Нурма-Яха) тот же, что и у крачек с о-ва Каменный (69° с. ш., 6,37±0,035; 74° с. ш., 6,37±0,031 *мм*). Высота хрусталика также не обнаруживает географической изменчивости (69° с. ш. 3,68±0,05; 74° с. ш., 3,57±0,032). Аналогичная картина наблюдается и у речных крачек при сравнении птиц с оз. Черного и п-ова Ямал (56° с. ш., диаметр 6,28±0,02; 66° с. ш., 6,35±0,03; 56° с. ш., высота 3,42±0,031; 66° с. ш., 3,5±0,057 *мм*).

При определении веса хрусталика глаза у двух видов полевок получены следующие данные. Вес хрусталика с возрастом увеличивается, но амплитуда разброса столь велика, что установить отличия по этому показателю у зверьков с разницей в возрасте менее трех месяцев (см. рис. 1) не представляется возможным.

Изучение узкочерепных полевок, имеющих одинаковый возраст (110—150 дней), но родившихся в разные сезоны, показало, что средний вес их хрусталика равен 1,9±0,119 *мг*. Исключение составляют лишь те особи, которые родились в мае. У них вес хрусталика равен

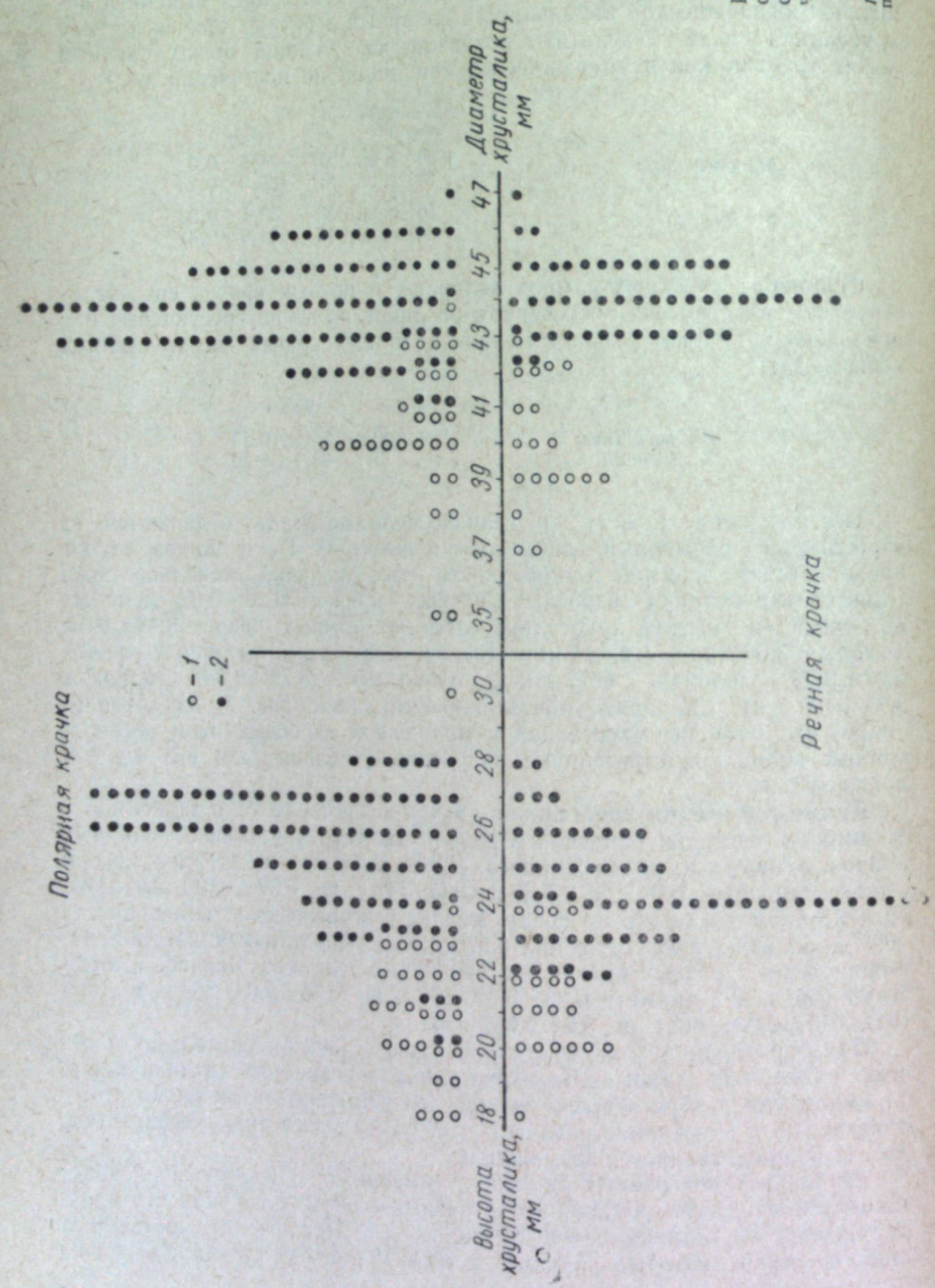


Рис. 3. Размеры хрусталика глаза у взрослых и молодых крачек (*St. hirundo* L. и *St. paradisaea* Pontopp.):
1 — молодые (летные) птицы; *2* — взрослые самцы.

2,4±0,098 *мг*. Достоверность различия между этими группами равна 4,54. Аналогичная картина характерна и для полевки-экономки. Вес сухого хрусталика у особей позднелетнего (июль) времени рождения в возрасте 90—110 дней не превышает 1,94±0,132 *мг*, в то время как у экономок того же возраста, но родившихся в марте, этот вес составляет 2,54±0,094 *мг* (при достоверности отличий 3,7). Приведенные материалы позволяют предполагать, что быстро растущие (весенние) генерации полевок отличаются от медленно растущих более высоким весом хрусталика глаза.

РЕЗЮМЕ

1. Молодые крачки перед осенним отлетом очень четко отличаются от взрослых птиц размерами хрусталиков и их весом. Учитывая значительную (статистически достоверную) разницу в сухом весе хрусталиков у молодых и взрослых крачек в сентябре, можно ожидать, что и на местах зимовок этот показатель может быть использован для анализа возрастного состава популяций (при определении соотношения сеголеток и взрослых). Подобный анализ особенно целесообразен для видов, у которых по экстерьерным признакам затруднительно разделять птиц на молодых и взрослых.

2. Вес хрусталика глаза крачек не зависит от размеров птиц, поскольку значительно более крупные речные крачки из окрестностей пос. Лабытнанги (вес 127,6±3,2) и полярные крачки с о-ва Каменный (вес 111,0+1,0) не отличаются по этому показателю от птиц из района оз. Черного (вес 119,2±1,4) и среднего Ямала (вес 100,9±1,2). Сказанное подтверждается также тем, что меньшие по размерам полярные крачки обладают более тяжелым хрусталиком, чем речные. Это различие, по нашему мнению, может быть связано с особенностями экологии сравниваемых видов.

3. Увеличение диаметра и высоты хрусталика идет более быстро, чем нарастание его веса. По-видимому, к двух-трехмесячному возрасту крачек размеры их хрусталиков сравниваются с размерами хрусталиков взрослых птиц.

4. Есть основания предполагать, что максимального значения вес хрусталика достигает уже у годовалых птиц и в дальнейшем масса его не увеличивается или увеличивается незначительно. Именно этим мы склонны объяснять тщетность попыток использовать вес хрусталика для определения возраста взрослых птиц (год и старше).

5. Вес хрусталика глаза узкочерепной полевки и полевки-экономки с возрастом увеличивается. Однако достоверные различия по нему устанавливаются лишь между группами зверьков, разница в возрасте которых составляет не менее трех месяцев.

При использовании веса хрусталика для определения возраста полевок, а возможно и некоторых других мышевидных грызунов, необходимо учитывать, что зверьки одного возраста, но разных генераций достоверно отличаются по этому показателю. Отмеченный факт представляет самостоятельный интерес, поскольку вес сухого хрусталика может быть привлечен в качестве маркера определенных генераций.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольд И. Н. К вопросу об определении возраста рыб.— Вестник рыбопромышленности, 1911, № 5, 6.

Банников А. Г. Материалы к постэмбриональному изменению веса некоторых представителей Passeriformes.— Зоол. ж., 1939, т. 18, вып. 1.

8 Заказ 419

Варшавский С. Н. и Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов.— Фауна и экология грызунов, 1948, вып. 3.
Гептнер В. Г. и Турова-Морозова Л. Г. Материалы к изучению волка с описанием нового метода установления возрастной изменчивости млекопитающих.— Тр. зоол. музея ЛГУ, 1951, т. 7.
Григорьев Н. Д. и Попов В. А. К методике определения возраста лисицы.— Труды о-ва естествоиспытателей при Казанском гос. ун-те, 1940, т. 56, вып. 34.
Денисова М. Н. Особенности постэмбрионального развития открыто- и закрытогнездящихся птиц и вопросы эволюции типов гнездостроения. (Автореф. канд. дисс.). М., 1958.
Замахаев Д. Ф. К методике расчисления роста трески по отолитам.— Зоол. ж., 1941, т. 20, вып. 2.
Ильичев В. Д. Некоторые особенности постэмбрионального изменения скелета воробьиных птиц.— Вестн. Моск. ун-та, 1962, № 1.
Кириков С. В. О возрастных изменениях глухарей и возрастном составе их на токах.— Науч.-метод. зап. комитета по заповедникам, 1939, вып. 2.
Кириков С. В. Возрастные изменения жевательной мускулатуры и черепа у глухарей.— Зоол. ж., 1944, т. 23, вып. 4.
Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., Изд-во АН СССР, 1952.
Кирис И. Д. Методика и техника определения возраста и анализ возрастного состава популяции белки.— Бюлл. МОИП, 1937, т. 46, вып. 3.
Клер В. О. К методике исследования периодики роста.— Русс. зоол. ж., 1927, т. 7, вып. 4.
Козлова Е. В. Связь между образом жизни птиц и направлением развития их летательного аппарата.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1946, № 4.
Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3.
Любимов М. П. Определение возраста марала по зубам.— Каракулеводство и звероводство, 1955, № 6.
Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР. Л., 1959 (ЛГУ).
Митропольский О. В. К вопросу определения возраста птиц по длине маховых перьев.— Орнитология, 1962, вып. 4.
Михеев А. В. Белая куропатка. М., 1948 (Глав. упр. заповедников).
Надеев В. Н., Тимофеев В. В. Соболь. М., Изд-во технической и экономической литературы по вопросам заготовок, 1955.
Наумов Н. П. Определение возраста белки. Уч. зап. МГУ, 1934, № 5.
Парамонов А. А. Материалы по возрастной краниологии млекопитающих. Сб. памяти акад. М. А. Мензбира. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1937.
Познанин Л. П. Постэмбриональный рост некоторых лесных птиц в связи с особенностями их экологии. Изв. АН СССР, нов. серия, 1946, т. 54, вып. 3.
Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология боровой дичи Лапландского заповедника.— Тр. Лапландского гос. заповедн., 1938, вып. 1.
Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. М. (Главное управление охотничьего х-ва и заповедников при совете Министров РСФСР), 1960.
Смирнов В. С. Белка-телеутка лесостепного Зауралья и возможности ее использования. (Автореф. канд. дисс.) Алма-Ата, 1954.
Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959, вып. 18.
Строганов С. У. Методика определения возраста и анализ возрастного состава популяции горностая. Зоол. ж., 1937, т. 16, вып. 1.
Суворов Е. К. О биологии и возрасте балтийской салаки и кильки.— Тр. Всероссийского съезда рыбопромышленников. 1910. Спб.
Теплов В. П. Глухарь в Печоро-Ылычском заповеднике.— Тр. Печоро-Ылычского гос. заповедника. 1947, вып. 4, ч. 1.
Цыганков Д. С. Методика определения возраста и продолжительность жизни ондатры.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3.
Чапский К. К. К методике определения возраста млекопитающих.— Тезисы докл. второй экологической конференции, ч. III. Киев, 1950.
Чапский К. К. Определение возраста некоторых млекопитающих по микроструктуре кости.— Изв. Естеств.-науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, 1952, т. 25.
Чмутова А. П. Возрастные признаки и группы у серой вороны.— Докл. АН СССР, 1948, т. 61, № 4.
Чмутова А. П. и Смирнова Л. М. Возрастные изменения клюва птиц.— Орнитология, 1962, вып. 4.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 14.
Юдин К. А. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами систематики.— Сб. статей памяти акад. П. П. Сушкина. Л., Изд-во АН СССР, 1950.
Ballauf A. Über den Aufbau und die Abnutzung des Rehgebisses in den verschiedenen Altersstufen. Diss. Greifswald, 1915.
Blaupot S. J. Altersbestimmung bei der Wildsau.— Schweiz. Jagdztg. Zürich, 1955, vol. 15.
Campbell H. a. Tomlinson R. Lens weights in chukar partridges.— J. of W. Manag., 1962, vol. 26, № 4.
Dub H. Bestimmung des Schwarzwildalters.— Wild u. Hund, 1952, Bd 55, N° 18.
Eidmann H. Alterserscheinungen am Gebis des Rothirsches als Grundlage zur exakten Bestimmung des Lebensalters. Hannover, 1933.
Engelmann F. Die Raubvögel Europas, 1928.
Gloger. Die grössere Länge der Schwung- und Schwanzfedern bei den jungen Adlern.— J. Ornithol., 1860, Bd 8, N° 3.
Harke W. Ein neuer Weg zur Altersbestimmung des Rothirsches.— Wild u. Hund, 1952, Bd 55, N° 12.
Habermehl K. Die Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild. Berlin S. W., 1961.
Keller H. Hornringe am Sporn der Hühnervögel zur Altersbestimmung.— Der Lebensmitteltierarzt, 1954, Bd 5, N° 11.
Kolenosky G. B., Miller R. S. Growth of the lens of the pronghorn antelope.— J. of W. Manag., 1962, vol. 26, N° 1.
Lord R. D. The lens as an indicator of age in cottontail rabbits.— J. of W. Manag., 1959, vol. 23, N° 3.
Martens B. Die Grundlagen der Altersbestimmung des Rehwildes nach den Backenzähnen. Jnaug.— Diss. Berlin, 1920.
Niebel W. Über Bestimmung des Alters vom Geflügel und Wild. Zs. Fleisch-Milchg., 1898, Bd 9, N° 2.
Portmann A. Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.— Tev. Suisse Zool., 1938, vol. 45.
Schäff E. Gebisstafeln zur Alterbestimmung des deutschen Schalenwildes. Berlin, 1914.
Stroh G. Die Altersmerkmale beim Rebhuhn (mit besonderer Berücksichtigung der ersten Handschwinge).— Bergl. Tierärztl., 1933, № 49.
Stroh G. Zur Altersbestimmung beim Hasen.— Wild u. Hund, 1959, Bd 59, № 16.
Vogel H. Rehaltersbestimmung bei unterschiedlicher Backenzahnabnutzung. Zs. Jagdwiss., 1959, Bd 5, № 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

М. В. МИХАЛЕВ

РАЗЛИЧИЯ В ПОДВИЖНОСТИ БЕЛКОВЫХ ФРАКЦИЙ У БЛИЗКИХ ФОРМ ГРЫЗУНОВ

В настоящее время не осталось сомнений в том, что количество гомогенных белков у животных зависит от степени их филогенетического родства. В отечественной и иностранной литературе имеется достаточно большое число работ, показывающих, что разные систематические группы различаются по степени подвижности белков в электрическом поле (электрофоретическим свойствам).

Сравнения проведены главным образом при анализе надвидовых форм. Вопросам внутривидовой систематики уделяется значительно меньше внимания. Среди исследований, посвященных последнему вопросу, наибольшей известностью пользуются работы американских зоологов Дессауэра и Фокса (Dessauer и др., 1962). Изучая два подвида ящериц — *Cnemidophorus tigris gracilis* и *Cn. t. marmoratus* в условиях соприкасающихся ареалов, они нашли, что в плазме крови этих животных содержится 16 белковых фракций, из которых 12 присущи обоим подвидам, а 4 — различны. У гибридов число фракций было больше. Зона гибридизации, определенная с помощью электрофореза, оказалась шире определенной по морфологическим признакам. В заключение авторы указывают на то, что тонкие генетические различия лучше изучать с помощью биохимической техники, чем анализируя морфологические особенности. Интересные данные приводят Салазар и Моррисон (Salazar, Morrison, 1962), которые обнаружили широкую вариабильность электрофоретической подвижности гемоглобина у некоторых подвидов перуанских грызунов. Н. И. Головко (1964) нашла различия между «крупной» и «мелкой» ставридами Черного моря при электрофоретическом изучении их сыворотки. Ж. Х. Абулкатаева (1962) установила разное количество типов гемоглобина у различных пород крупного рогатого скота. Однако количество исследований подобного рода пока невелико. Одной из причин этого, по нашему мнению, являются ограниченные возможности некоторых носителей. Как известно, разделение сывороточных белков при зональном электрофорезе зависит от характера поддерживающей среды («инертного носителя»), которая может быть или слаборазрешающего типа (бумага, агаровый гель), или высокоразрешающего типа (крахмальный или акриламидный гели). При электрофорезе на бумаге, имеющей относительно грубую, крупнопористую структуру, удается выделять до пяти фракций. Тонкие подвидовые отличия при этом вряд ли могут быть замечены. Большинство известных нам работ по сравнению белковых фракций у подвидов выполнены с помощью метода электрофореза на крахмальном геле по Смитису. При этом методе вместо классических пяти компонен-

тов получается до тридцати. Более высокая разрешающая способность этого метода определяется тем, что разделение идет одновременно по двум независимым признакам — поверхностной плотности заряда и молекулярным размерам (В. Д. Успенская, в печати). Недостатком метода является то, что на получаемые результаты значительно влияют способы приготовления геля, обуславливающие его структуру (в частности, степень гидролиза крахмала). Кроме того, в геле с высоким разрешением происходит взаимодействие отдельных белковых фракций. Например, присутствие альбумина изменяет pH, электропроводность, напряжение поля и даже ионный состав геля, а это ведет к изменению положения и яркости «малых» фракций, по крайней мере, вблизи альбумина (Samuel a. Masumi, 1962).

Ряд существенных достоинств имеет агар-агаровый гель, хотя и относится к типу слаборазрешающих носителей. Являясь гидрофильным коллоидом, агар-агар представляет комплекс мицелл, состоящих из цепеобразных молекул различной степени полимеризации. Он может образовывать устойчивые гели при концентрации всего лишь 1%. Благодаря столь высокому содержанию воды, электрофорез в нем идет как в жидкой среде. При этом четкость разделения на фракции весьма высока, что дает возможность совершенно точно определять границы каждой отдельной фракции и более точно измерить их подвижность.

Высказанные соображения привлекли наше внимание к электрофорезу на агаре. Мы решили выяснить, возможно ли с его помощью различать некоторые близкие подвиды грызунов. Для сравнения были взяты две пары подвидов. Первая из них — северный и южный подвиды узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis* и *M. g. major*) — пара наиболее четко дифференцированных подвидов млекопитающих (как известно, они различаются морфологически даже по отдельным особям). Вторая пара — северный и южный подвиды полевки-экономки (*Microtus oeconomus chahlovi* и *M. o. oeconomus*) — по морфологическим показателям различаются слабо. В опыте использовано 23 особи южной узкочерепной полевки, 15 — северной узкочерепной; 31 — южной полевки-экономки и 15 особей северной. Чтобы исключить влияние возрастной и половой изменчивости, мы исследовали сыворотку крови только взрослых самцов. В своей работе придерживались методики, детально описанной рядом авторов (Вайчювенас, 1963; Грабар, Буртэн, 1963; Шурыгин, 1964).

Остановимся только на некоторых деталях. Горячий агар заливали на стекла размером 13×18 или 18×24 *см*. Тотчас же после заливки перпендикулярно к поверхности и точно посередине ставили специальный «гребешок» из органического стекла толщиной 1 *мм*. Длина отдельного зубца 10 *мм*. В ряде случаев мы использовали гребешок с длиной зубца в 20 *мм*, так как увеличение ширины исходной полосы позволяет получить более четкое разделение. После застывания агара гребешок вынимали. В толще агара получались ровные лунки, куда и вносили образцы сыворотки. Анализ каждой сыворотки обязательно проводили минимум два раза. На первой пластинке величина разгона (т. е. расстояние альбуминовой, наиболее подвижной фракции от места старта) не должна превышать 4 *см*. При этом наиболее отчетливо разделяются быстродвижущиеся компоненты.

На второй пластинке длину разгонки увеличивали приблизительно в 1,5 раза. Быстродвижущиеся фракции становятся менее заметными, но зато улучшается разделение медленных фракций. Приведем пример. Бета-глобулиновая фракция у всех исследованных нами узкочерепных полевок представлена ярким пятном, которое движется в сторону, противоположную движению альбуминов, и находится вблизи от места нанесения сыворотки. При малой величине разгонки эта фракция казалась вполне однородной и компактной у обоих подвидов. Однако, когда мы «растянули» белковые фракции на большую длину, оказалось, что у южного подвида эта фракция делится на две подфракции. У северного подвида подобного деления не отмечается. То же можно сказать и о гамма-глобулиновой фракции, но деление здесь заметно не всегда, так как концентрация белка ниже. Чтобы иметь возможность исследовать подобные «слабые» фракции, мы иногда увеличивали количество сыворотки, вносимой в лунку.

Для характеристики отдельных фракций большинство авторов использует количественное соотношение белка в каждой из них. Нами же для этой цели избран показатель подвижности, т. е. относительное расстояние, пройденное каждой отдельной фракцией глобулинов к расстоянию, пройденному альбуминовой фракцией. Ранее мы уже показали, что это более точная и чувствительная величина, чем количественное соотношение отдельных белковых фракций (Михалев, Сидоркин, 1966). Для определения показателя подвижности мы замеряем расстояние от места старта до середины каждой фракции, а затем делим расстояние, пройденное каждой глобулиновой фракцией, на расстояние, пройденное альбумином. В тех случаях, когда границы отдельных фракций глобулинов определить было затруднительно, наблюдения не принимались во внимание. Этим и объясняется различное число наблюдений в наших таблицах. Приведем пример. Гамма-2-глобулиновая фракция замечена нами только у южного подвида узкочерепной полевки. Однако и в данном случае эту фракцию можно определить не всегда, так как границы ее расплывчаты, а концентрация невелика. Мы смогли произвести точные замеры только у семи особей. Остальные случаи, как сомнительные, были нами отброшены. В то же время альфа-3-глобулиновая фракция четко выражена у всех 28 исследованных полевок.

При количественном определении белков, когда каждая фракция выражается в процентах от общего количества белков в пробе, отбрасывать сомнительные фракции нельзя, так как за 100% принимается белок всех присутствующих в крови фракций.

Независимость относительной подвижности глобулиновых фракций друг от друга выгодно отличает этот метод измерения от предыдущего. В табл. 1 приведены данные об относительной подвижности белковых фракций у северного и южного подвидов узкочерепной полевки. У всех

Таблица 1

Относительная подвижность белковых фракций* у северного (*M. g. m.*) и южного (*M. g. g.*) подвидов узкочерепной полевки

Глобулины	*a*		*M*		±*m*		*t*	*C*		*n*	
	M. g. g.	*M. g. m*	*M. g. g.*	*M. g. m.*	*M. g. g.*	*M. g. m*		*M g. g.*	*M. g. m.*	*M. g. g.*	*M. g. m.*
Альфа-1 . .	0,044	0,037	0,710	0,691	0,0099	0,0116	1,31	6,2	5,3	20	10
Альфа-2 . .	0,044	0,035	0,523	0,555	0,0118	0,0157	1,63	8,4	6,3	14	5
Альфа-3 . .	0,042	0,040	0,242	0,225	0,0087	0,0112	1,19	17,2	17,9	23	13
Бета-1 . .	0,040	0,052	—0,283	—0,326	0,0087	0,0138	2,63	14,1	15,8	21	14
Бета-2 . .	0,053	—	0,364	—	0,0159	—	—	14,5	—	11	—
Гамма-1 . .	0,023	0,110	—0,742	—1,069	0,0064	0,0389	8,30	3,1	10,3	13	8
Гамма-2 . .	0,030	—	0,905	—	0,0112	—	—	3,3	—	7	—

* Статистические величины.

исследованных животных ясно видны три альфа-глобулиновые фракции, движущиеся вслед за альбумином (при электрофорезе на бумаге отчетливо заметны только две из них). Однако статистически достоверных отличий по этим фракциям не наблюдается. Различия же по бета-глобулинам вполне достоверны, а разное количество этих фракций еще более подчеркивает различие изучаемых подвидов. Концентрация гамма-глобулиновой фракции невелика, а границы ее довольно расплывчаты, чем и объясняется большая степень варьирования. Тем не менее, различия по этой фракции настолько велики, что мы можем отличать северный подвид узкочерепной полевки от южного даже по одному наблюдению.

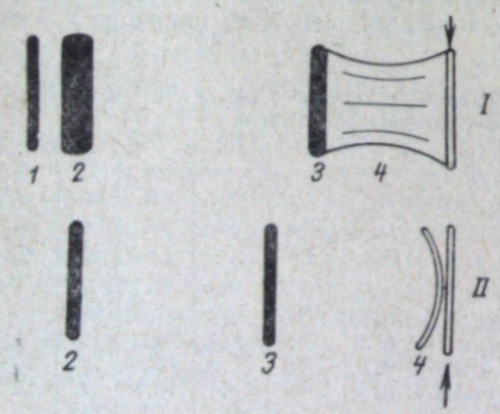
Таблица 2

Относительная подвижность белковых фракций у северного (*M. o. ch.*) и южного (*M. o. o.*) подвидов полевки-экономки

Глобулины	σ		M		±m		t	C		n	
	M. o. o.	*M. o. ch.*	*M. o. o.*	*M. o. ch.*	*M. o. o.*	*M. o. ch.*		*M. o. o.*	*M. o. ch.*	*M. o. o.*	*M. o. ch.*
Альфа-1 . .	0,0554	0,0242	0,694	0,658	0,0103	0,0081	2,75	7,9	3,7	29	9
Альфа-2 . .	0,0363	0,0367	0,357	0,313	0,0065	0,0095	3,82	10,2	11,7	31	15
Бета-1 . .	0,0328	0,0139	—0,129	—0,125	0,0068	0,0037	0,06	25,4	11,1	23	14
Бета-2 . .	0,0573	0,0217	—0,351	—0,389	0,0114	0,0058	2,96	16,3	5,6	25	14
Гамма . . .	0,0958	0,0838	—0,912	—0,851	0,0214	0,0296	1,66	10,5	9,8	20	8

Несколько иная картина наблюдается при сравнении двух подвидов полевки-экономки (табл. 2). Оба подвида имеют равное число фракций. Несмотря на это, мы можем их различать по относительной подвижности альфа- и бета-2-глобулинов. Кроме того, дополнительным источником информации может служить значительно большая концентрация белков в бета-2-глобулиновой фракции (здесь эти данные не приводятся).

Одновременно с электрофорезом нативных белков мы несколько раз проводили электрофорез сыворотки полевок-экономок, предварительно окрашенной суданом-черным В. При этом разделяются фракции липопротеидов (при обычном электрофорезе они остаются незамеченными). Методика исследования подробно изложена в работах Б. Н. Ушакова и С. Д. Положенцева (1961) или Л. Л. Делямуре (1964).



Схематическое изображение липопротеидограммы у *Microtus oeconomus oeconomus* (I) и *M. o. chahlovi* (II).

1 — Ро-липопротеид; *2* — липоальбумин; *3* — альфа-липопротеид; *4* — хиломикроны. (Стрелками указано место старта).

На рисунке приведено схематическое изображение липопротеидограмм северного и южного подвидов полевки-экономки.

Для каждого подвида получается специфическая, присущая только ему картина. Для *M. o. oeconomus* характерно наличие фракции, движущейся более быстро, чем липоальбумин (Ро-липопротеид). Кроме того, от альфа-липопротеидовой фракции до места старта тянется «хвост». Считается, что он состоит из хиломикронов, т. е. агломератов жировых глобул, не содержащих белка. У *M. o. chahlovi* Ро-липопротеиды отсутствуют; липоальбуминовая фракция значительно меньше, но зато концентрация альфа-липопротеидов значительно выше, чем у южного подвида. Хиломикроны образуют узкую полосу возле места нанесения. Напомним, что морфологические различия между подвидами полевки-экономки выражены значительно меньше, чем между исследованными подвидами узкочерепной полевки. Электрофоретические же различия достаточно ясно выражены как в том, так и в другом случае.

Таким образом, использование показателя подвижности фракций не менее целесообразно, чем измерение их количественного соотношения. Этот показатель может быть получен и при электрофорезе на бумаге, однако применение агарового геля, на наш взгляд, открывает более широкие возможности, так как число фракций при этом увеличивается, четкость их разделения улучшается и, как следствие, получается более высокая сопоставимость результатов. Последнее особенно важно в тех случаях, когда электрофорез на бумаге не дает статистически достоверных различий (например, при исследовании систематически близких групп животных).

ЛИТЕРАТУРА

Абулкатаева Ж. Х. Изучение типов гемоглобина у коров методом электрофореза на бумаге. Докл. науч. учреждений (М-во с. х. Казахской ССР), 1962, вып. 3.

Вайчювенас В. А. Агаромикроэлектрофоретический метод исследования белковых фракций и его особенности. Автореф. канд. дисс. Каунас, 1963.

Головко Н. И. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови «крупной» и «мелкой» ставрид Черного моря.— Тр. Азово-Черноморского науч.-исслед. ин-та морского рыбного х-ва и океанографии, 1964, вып. 22.

Грабар П., Буртэн П. Иммуноэлектрофоретический анализ. М., Изд-во иностр. лит., 1963.

Делямуре Л. Л. О диагностическом значении исследования липопротеидов сыворотки крови при болезни Боткина.— Лабор. дело, 1964, № 3.

Михалев М. В., Сидоркин В. И. Электрофоретическое обследование сывороточных белков двух видов серых полевок.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (Ин-т биол. УФАН СССР).

Успенская В. Д. Электрофорез белков в крахмальном геле. В кн. «Современные методы в биохимии», т. 2. В печати.

Ушаков Б. Н., Положенцев С. Д. Определение липопротеидов путем электрофореза на бумаге в сыворотке, предварительно окрашенной суданом-черным.— Лабор. дело, 1961, № 7.

Шурыгин А. Я. Модифицированный метод электрофореза на агар-агаре.— Лабор. дело, 1964, № 1.

Dessauer H. C., Fox W. H. and Pough F. H. Starch-gel Electrophoresis of Transferrins Esterases and other Plasma Proteins of Hybrids Between two Subspecies of Whiptail Lizard (genus *Cnemidophorus*). — Copeia, 1962, № 4.

Salazar H., Morrison P. Paper Electrophoresis and alkall denaturation of hemoglobins from some Peruvian rodents.— Compar. Biochem. and Physiol., 1962, vol. 6, № 4.

Samuel R. and Masumi N. Gel electrophoresis.— Clin. Chemistry 1962, № 8.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 51 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1966

Л. С. МАРИНИНА

ПРЕДВЕСЕННИЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖИХ ПОЛЕВОК (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SCHREB.) [1]

В ряде исследований (Шварц, 1959, 1962; Шварц, Ищенко и др., 1964; Adamczewska, 1961, и др.) показаны специфические особенности осеннего и весеннего поколений в популяции мышевидных грызунов. Известно, например, что у грызунов, родившихся в конце лета и осенью, в отличие от животных весенних генераций, замедлен темп роста и полового созревания, раньше прекращается рост внутренних органов, понижен уровень обмена веществ и т. д. Это является важным приспособительным свойством грызунов в условиях продолжительных снежных зим. Известно также, что наступление весеннего периода размножения вызывает общую перестройку жизнедеятельности организма животных.

Мы попытались, используя метод морфо-физиологических индикаторов, дать оценку физиологического состояния популяции в переходный период от зимы к весне на примере рыжей полевки. В работах лаборатории зоологии УФАН СССР, в частности В. Г. Оленевым (1964), показана сезонная динамика возрастной структуры популяции грызунов, в том числе и рыжей полевки, и, в связи с этим, сезонные изменения морфо-физиологических признаков. Однако зимние сборы в годы с низкой численностью рыжих полевок (1957—1962) оказались небольшими по сравнению с другими сезонами. Мы имели возможность дополнить имеющиеся сведения материалами, собранными нами в зимне-весенний период, и выявить некоторые особенности морфо-физиологического состояния популяции, связанные с конкретными условиями данного года.

Сборы проводились дважды в последние дни февраля и марта (разница 25 дней) в окрестностях г. Свердловска в пойме притока р. Чусовой. Отлов осуществлялся давилками «Геро» с обычной приманкой. Отработано 1600 ловушко-суток. Добыто всего 110 рыжих полевок.

Результат обработки материала показал, что проба из популяции рыжей полевки отличалась возрастной однородностью: попытка выделить разновозрастные группы методом нормального распределения по весу и длине тела, по соотношению длины коронки и корня зуба не дала двувершинной кривой. Добытые зверьки были, по всей вероятности, позднелетних и осенних пометов. Исключением явились только две самки: одна (отловлена в марте), судя по длине корня зуба и стертости

[1] Эта работа выполнена в лаборатории зоологии Института биологии УФАН СССР под руководством члена-корр. АН СССР С. С. Шварца. Всем сотрудникам лаборатории, оказавшим содействие в проведении работы, автор приносит искреннюю признательность.

коронки, была намного старше других, но без следов размножения, и одна с пятнами на рогах матки из молодых. Этот факт подтверждает данные В. Г. Оленева (1964) о том, что размножающиеся особи, за исключением единичных случаев, не доживают до установления снежного покрова. Однако, учтя варьирование их веса от 11 до 20 *г*, а также сравнив наши данные с данными В. Г. Оленева, мы условно выделили две весовые группы с интервалом в 5 *г* (первая — до 15, вторая от 15,1 до 20,0 *г*), по которым и проводили сравнительный анализ морфо-физиологических показателей.

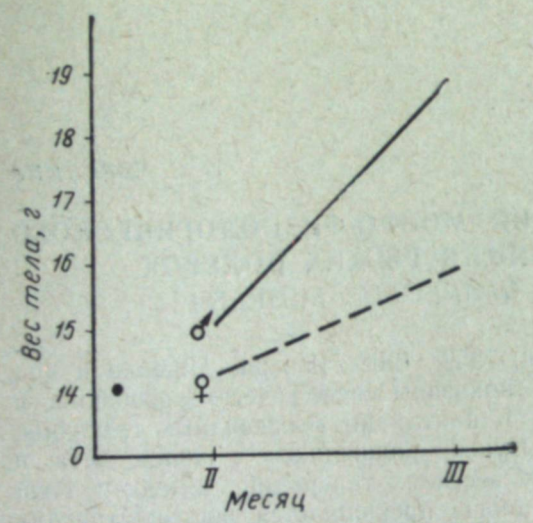


Рис. 1. Изменение веса тела у рыжих полевок.

Средний вес пробы из популяции может служить мерилом общего состояния ее с учетом сезона года и соотношения возрастных групп. В феврале 1965 г. средний вес зверьков, по нашим данным, составлял у самок 14,2, а у самцов 15,0 *г* и оказался наименьшим при сравнении со средними данными веса (17,4 *г*) за 1957—1962 гг., что отнюдь не говорит о неблагоприятном состоянии популяции, так как зимой, очевидно, выживут особи, сумевшие лучше приспособиться к экономному режиму питания. Кроме того, если в прежние годы средний вес популяции в течение зимнего периода держался на стабильном уровне (октябрь 17,2; декабрь 16,7; февраль 17,4; март 17,2 *г*), то в 1965 г. средний вес зверьков значительно возрос уже в марте (рис. 1), что свидетельствует о раннем начале роста зверьков.

Изменилось и соотношение весовых групп среди самок и самцов от февраля к марту. Из рис. 2 видно, что самки весом до 15 *г* составляли в февральской пробе 78%, а в мартовской — вдвое меньше. Самцы в феврале имели равное соотношение весовых групп (по 50%), а в марте все вошли в группу 15,1—20,0 *г*. Это показывает более интенсивный рост последних. Для самцов отмечено и интенсивное половое созревание. Как видно из табл. 1, в марте вес семенников увеличился в 5—10 раз по сравнению с февралем.

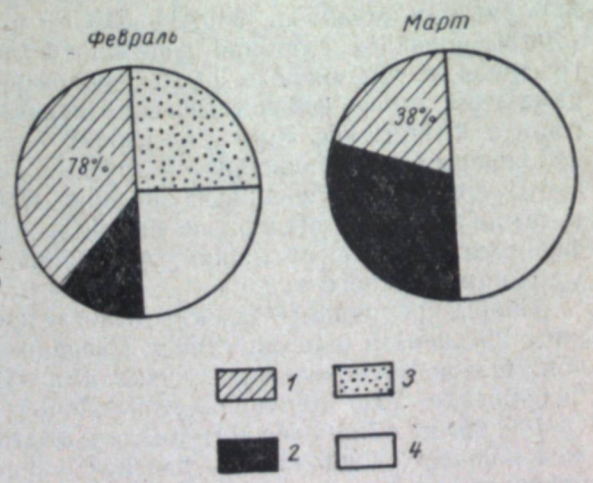


Рис. 2. Соотношение весовых групп в пробе из популяции рыжей полевки.

Самки: *1* — до 15, *2* — 15—20 *г*; самцы: *3* — до 15, *4* — 15—20 *г*.

В развитии генеративных органов самок также отмечен значительный сдвиг: в феврале только 6% самок имели увеличенную матку с

Таблица 1

Изменение веса семенников у рыжей полевки

Месяц	Весовая группа, *г*	*n*	Вес семенников, *мг*	
			M±m	*Lim*
Февраль . . .	До 15,0	17	20,0±2,26	9,0—40,0
	15,1—20,0	13	41,5±5,9	17,0—53,0
Март	15,1—20,0	25	207,0±11,5	100,0—350,0

шириной рога 1,3—1,8 *мм*, у остальных 0,2—0,5 *мм*; в марте уже 50% самок были с увеличенной маткой до 2—3 *мм*.

Одним из характерных показателей возросшей активности зверьков, связанной с интенсивным половым созреванием, служат данные отлова: в феврале попадание равнялось 5, а в марте — 25%. Соотношение полов в обоих сборах осталось почти одинаковым (1 : 1).

Переход особей популяции от зимнего покоя к наиболее напряженному периоду в их жизни — размножению — вызывает интенсивное повышение обмена веществ, что приводит к увеличению размеров внутренних органов тела и желез внутренней секреции (Шварц, 1962).

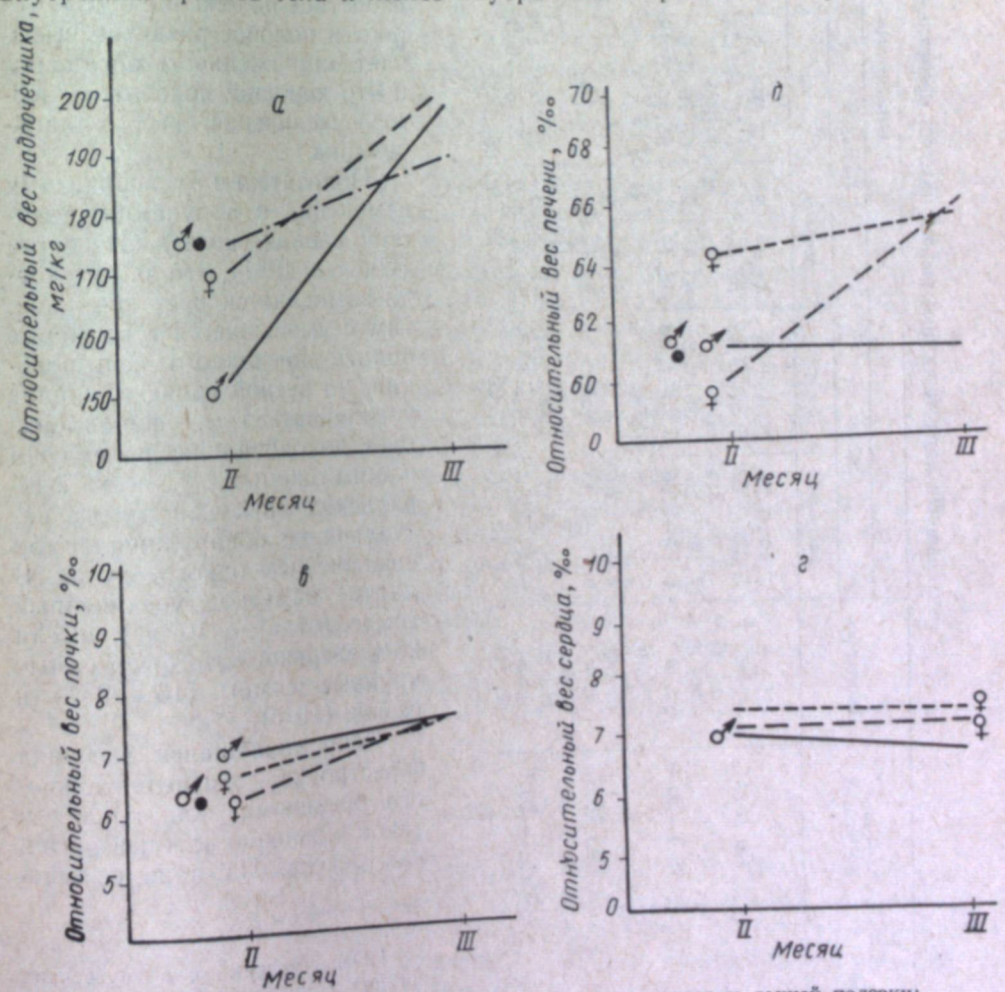


Рис. 3. Изменение относительного веса внутренних органов у рыжей полевки:

а — надпочечника, *б* — печени, *в* — почек, *г* — сердца.

Таблица 2

Интерьерная характеристика рыжей полевки (февраль—март 1965 г.)

Пол	Весовая группа, *г*	Показатель	Относительный вес органов, ‰							
			Сердце		Печень		Почки		Надпочечник, *мг/кг*	
			февраль	март	февраль	март	февраль	март	февраль	март
Самки	До 15,0	$M \pm m$	7,49±0,18	7,31±0,37	64,4±1,8	65,50±1,9	6,65±0,17	7,45±0,23	175±7,7	188,5±8,2
		Lim	5,37—8,98	6,34—9,42	52,5—82,7	55,70—71,74	5,58—8,28	6,62—8,55	128—232	159—213
		n, (t)	21 (0,44) 8		21 (0,46) 8		21 (2,8) 8		21 (1,20) 8	
	15,1—20,0	$M \pm m$	7,10±0,20	7,26±0,23	60,4±3,2	65,79±1,6	6,27±0,20	7,49±0,16	170±25,5	200±24,6
		Lim	6,19—8,06	6,25—9,48	48,7—75,1	55,4—75,16	5,42—6,87	6,80—8,47	101—297	113—457
		n, (t)	7 (0,53) 13		7 (1,5) 13		7 (4,7) 13		7 (0,85) 13	
Самцы	До 15,0	$M \pm m$	7,56±0,20	Нет	61,5±1,5	Нет	6,30±0,20	Нет	175±12,2	Нет
		Lim	6,31—9,43		51,4—73,3		5,29—7,70		70—230	
		n	15		15		15		15	
	15,1—20,0	$M \pm m$	7,0±0,17	6,64±0,17	61,2±2,0	61,06±1,4	6,94±0,23	7,36±0,14	153±8,9	198±9,4
		Lim	6,07—8,17	4,83—8,13	46,9—74,2	53,6—76,0	5,48—8,82	6,19—9,33	60—203	151—279
		n, (t)	15 (1,46) 25		15 (0,06) 25		15 (1,56) 25		15 (3,5) 25	

Для оценки физиологического состояния популяции были использованы показатели относительного веса сердца, печени, почки, надпочечника, полученные делением веса органа на вес тела.

Из табл. 2 и рис. 3, *а*, видно, что индекс надпочечника в марте увеличивается у всех весовых групп, хотя и в разной степени[1]. Разница в весе надпочечника наиболее значительна у самцов ($t=3{,}5$), менее — у самок ($t=0{,}7$) сопоставимой группы, что согласуется со сказанным ранее о более энергичном росте и созревании самцов. Этот факт подтверждает известное положение о том, что рост и половое развитие вызывает напряженность организма и что хороший показатель этого — увеличение веса надпочечника.

Показателем возрастных изменений в популяции является зобная железа. Известно (Оленев, 1961), что зимой, когда замедляется рост грызунов, тимус уменьшается в размерах вплоть до полного исчезновения, но весной снова начинает увеличиваться и функционирует до окончания роста. По нашим данным, у всех февральских грызунов тимус визуально не обнаруживался, за исключением одного случая. В марте заметно увеличенный тимус (от 5 до 10 *мг*) имели 26% зверьков. Это были самые крупные самцы (16—22 *г*) и самки (16 *г*).

Рано начавшаяся весенняя перестройка жизнедеятельности организма захватывает и такой жизненно важный орган, как печень. На нашем материале (см. табл. 2 и рис. 3, *б*) тенденция к увеличению веса печени особенно четко выражена у самок, главным образом, крупных, в большинстве своем половозрелых ($t=1{,}5$), а у самцов индекс печени остается на прежнем уровне (кажущееся снижение кривой малодостоверно). Эта интересная биологическая закономерность проявляется у млекопитающих, рептилий и птиц (Шварц, 1960). По мнению С. С. Шварца, увеличение веса печени у самок — не сезонное явление, а филогенетически выработавшаяся способность создавать запас питательных веществ для выкармливания потомства при неблагоприятных условиях. Из табл. 2 и рис. 3, *б* видно, что обе группы самок, несмотря на значительную разницу в весе их печени в феврале, достигают почти одинаковых показателей в марте, т. е. и меньшие по весу самки имеют вес печени на вполне достаточном уровне. Далее, из табл. 2 и рис. 3, *в* видно, что относительный вес почки во всех весовых группах статистически достоверно возрастает (хотя известна обратная зависимость между размерами тела и размерами почки). Это объясняется повышенным обменом веществ в период роста и полового созревания грызунов и подтверждает данные С. С. Шварца (1962) о существовании прямой зависимости между размерами почки и интенсивностью роста животного.

Относительный вес сердца (см. табл. 2 и рис. 3, *г*) остается почти неизменным или даже снижается у самцов ($t=1{,}46$). Ясно, что рост сердца не успевает за ростом тела, а так как вес тела у самцов увеличивался быстрее, чем у самок, то и индекс сердца у самцов, следовательно, ниже.

Кроме рассмотренных показателей, отражающих интенсификацию процессов жизнедеятельности у животных в переходный период, мы имеем некоторые данные по изменению других физиологических процессов. Так, возросла упитанность особей. В феврале в пробе популяции зверьки со средней упитанностью составляли 28,5, а в марте 87%. Повысилось содержание витамина А в печени у рыжих полевок: количество его в феврале у самок составляло 2, у самцов 2,4 *мг*% (n соответственно 26 и 27), а в марте в среднем в пробе ($n=12$) 5,6 *мг*%. Можно предполагать, что накопление витамина А в печени связано с подготовкой к процессу размножения.

О рано начавшихся сезонных изменениях в жизнедеятельности особей популяции говорят и данные по числу линявших зверьков. В феврале обнаруживались лишь единичные особи с первыми признаками линьки. В марте уже 93% особей линяли, хотя и с разной интенсивностью. Так, из 46 зверьков мартовского сбора у 17 (37%) линька только началась (слабое потемнение мездры на голове и боках), зато у 10 (22%) проходила очень интенсивно (темная, почти черная окраска всей спины и брюха) с хорошо заметным подростом новых волос у основания корней старых. В такой стадии линька наблюдалась чаще всего у более упитанных особей.

ВЫВОДЫ

1. Метод морфо-физиологических индикаторов позволяет дать оценку физиологического состояния популяции. Исследования показали, что популяция рыжей полевки в переходный период сезонной смены условий существования (февраль-март 1965 г.) находилась в благоприятном состоянии, о чем свидетельствуют:

а) увеличение надпочечника и печени, связанное с напряженностью организма перед началом размножения;

[1] Относительный вес внутренних органов у мелких самцов (до 15 *г*) показан на рисунках одной точкой из-за отсутствия сопоставимой группы в марте.

б) возрастание индекса почки в связи с повышенным обменом веществ в период роста и полового созревания;

в) накопление в печени витамина А.

2. В период полового созревания начинают проявляться четкие половые различия в размерах надпочечника и печени. У самцов в связи с более ранним половым созреванием индекс надпочечника выше; у самок, даже не готовых еще к размножению, выше индекс печени, что отражает их способность к накоплению резервных питательных веществ, необходимых во время размножения на случай неблагоприятных условий.

3. Раннее половое созревание особей дает возможность предполагать в условиях данного года (ранняя весна) приближение сроков размножения в пределах 15—20 дней.

4. При отсутствии губительно действующих факторов можно ожидать резкого увеличения численности рыжей полевки.

ЛИТЕРАТУРА

Оленев В. Г. Сезонные и возрастные изменения зобной железы у грызунов.— Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим. Тезисы докладов, т. 2. М., Изд-во МГУ, 1961.

Оленев В. Г. Сезонные изменения морфо-физиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1964.

Шварц С. С. О возрастной структуре популяций млекопитающих.— Тр. Уральского отд. МОИП, 1959, вып. 2.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 14.

Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 29.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов. Ж. общ. биол., 1964, т. 25, № 6.

Adamczewska K. A. Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) during the period 1954—1959 r. Acta theriol, 1961, vol. 5.

СОДЕРЖАНИЕ

С. С. Шварц, Л. Н. Добринский, В. Н. Большаков, Р. И. Бирлов. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных 3

В. Н. Павлинин. Экспериментальное изучение генетики подвидов белки обыкновенной 11

С. С. Шварц, А. В. Покровский, Н. А. Овчинникова. Экспериментальное исследование принципа основателя 29

П. В. Терентьев. Характер изменчивости размеров птиц 35

В. Н. Большаков, А. В. Покровский. Особенности крови горных видов и горных популяций широко распространенных видов грызунов (содержание гемоглобина в крови тянь-шаньской полевки в природных и экспериментальных условиях) 57

В. Н. Большаков. Некоторые особенности биологии размножения красно-серых полевок Южного Урала по наблюдениям в природных и экспериментальных условиях 61

В. Г. Ищенко. Использование аллометрических уравнений для изучения морфологической дифференциации (на примере узкочерепной полевки) . . . 67

Л. М. Сюзюмова. К изучению антигенных особенностей сывороточных белков двух подвидов полевки-экономки методом реакции преципитации в агаре 73

А. П. Никульцев, Л. Н. Добринский. Интерьерная характеристика некоторых видов семейства тетеревиных 79

В. В. Жуков. Изучение антигенных свойств эритроцитов у двух подвидов полевки-экономки 85

О. А. Пястолова, Л. Н. Добринский, Н. А. Овчинникова. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных популяциях и в условиях эксперимента 87

А. В. Покровский. Сезонные колебания веса тела у полевок 95

Л. Н. Добринский, М. В. Михалев. К методике определения возрастной структуры популяций животных 107

М. В. Михалев. Различия в подвижности белковых фракций у близких форм грызунов 117

Л. С. Маринина. Предвесенние изменения морфо-физиологического состояния популяции рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) . . . 123

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Редакторы изд-ва *И. А. Кучерова* и *Г. Е. Никитюк* Техн. редактор *Н. В. Семенова*
Корректор *П. В. Винокурова*

РИСО УФАН СССР № 47/1 (11)

НС 22234. Подписано к печати 4/X 1966 г. Печ. л. 8. Уч.-изд. л. 9.
Формат 70×108¹/₁₆. Заказ 419. Тираж 1050. Цена 63 к.

Типография издательства «Уральский рабочий», Свердловск, проспект Ленина, 49.

ЦЕНА 63 КОП.

П-161

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

СВЕРДЛОВСК

П-161

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

ИНТРОДУКЦИЯ И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА УРАЛЕ

III

СВЕРДЛОВСК

635.9:631.52

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета Уральского филиала АН СССР

п 47711
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

Ответственный редактор **П. Л. Горчаковский**

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1967

С. А. МАМАЕВ

ВАРИАЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ОКРАСКЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ И ИХ КОРРЕЛЯТИВНЫЕ СВЯЗИ С МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ ДЕРЕВЬЕВ

ВВЕДЕНИЕ

Большая изменчивость в окраске генеративных органов растений (цветков, семян и плодов), существующая в пределах одного и того же вида, известна достаточно хорошо. Еще Дарвин (1951) описывал большое разнообразие в окраске лепестков и стручков гороха, семян кукурузы, плодов сливы и других культурных растений, считая эти вариации наследственными. Всем известны также многочисленные сорта декоративных растений, различающиеся по окраске цветов. Де Фриз (De Vries, 1901, 1903) приводит много сведений о разнообразных по окраске плодов и цветков мутациях земляники, крыжовника, падуба, энотеры и др. Кюстер (Küster, 1929) в специальной монографии об окраске растений упоминает о пестрых плодах лимона и других вариациях. Данные об изменчивости окраски у плодовых и садовых растений имеются в ряде работ (Коржинский, 1899; Вольф, 1915; Мичурин, 1948; Колесников, 1958; Mayr, 1906; Bailey, 1925; Rehder, 1949 и др.).

Изменчивость культурных видов, однако, зачастую объясняется их полифилетическим происхождением. Кроме того, огромную роль сыграл искусственный отбор, особенно в создании многообразия цветового колера садовых декоративных видов.

Среди дикорастущей флоры мы не увидим столь значительной изменчивости, как у культурных растений, но, тем не менее, она также существует. Это подтверждают многие исследователи (De Vries, 1901—1903; Küster, 1929; Любименко и Бриллиант, 1924; Рыжков, 1933; «Флора СССР», 1934—1964).

Не останавливаясь на представителях травянистых и покрытосеменных древесных растений, рассмотрим более подробно группу хвойных видов семейства *Pinaceae*, широко распространенных в умеренном и континентальном климате и слагающих значительную часть растительных сообществ в пределах Урала. По изменчивости окраски генеративных органов можно выделить следующие вариации[1].

[1] Изменчивость по окраске с таксономической стороны различными авторами трактуется неодинаково. Применяются понятия «форма», «раса», «лузус», «вариация», «разновидность» и даже «подвид». Поскольку в нашу задачу не входит глубокое изучение таксономической стороны вопроса, мы избрали наиболее нейтральный термин «вариация».

а) по окраске зрелых женских шишек; ясно выражены только у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), у других пород различия в окраске шишек менее заметны;

б) семян; также ясно выражены только у сосны; в литературе имеется много работ, посвященных выяснению особенностей «цветносеменных рас»;

в) семенных крылаток; хорошо выделяются у сосны обыкновенной, слабее — у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.);

г) молодых женских шишек в период цветения; имеются, по-видимому, у всех наших хвойных, однако изучены хорошо только у ели обыкновенной (*Picea excelsa* Link.) и частично у ели сибирской (*P. obovata* Ldb.), а также лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.);

д) мужских шишек (пыльников); отмечены и изучены у сосны обыкновенной.

Итак, почти все основные типы изменчивости в окраске генеративных органов наиболее отчетливо выявляются у сосны обыкновенной. В связи с этим она — наиболее удобный объект для исследования динамики окраски органов и установления возможных взаимосвязей в этой системе признаков, а также корреляций с другими признаками дерева.

1. КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Отдельные группы окрасочных вариаций генеративных органов сосны обыкновенной исследованы неодинаково. Наиболее богата литература о так называемых цветносеменных «расах», достаточно много работ об изменчивости окраски зрелых шишек и пыльников сосны и очень мало данных о вариациях по окраске молодых женских шишечек и семенных крылаток сосны.

Рассмотрим имеющиеся литературные данные о корреляции окрасочных вариаций сосны обыкновенной с различными морфобиологическими признаками. При этом мы специально не касаемся большого числа отечественных и западноевропейских работ, в которых приводится специальное описание этих вариаций и меньше внимания уделено изучению корреляций (Курдиани, 1908; Кобранов, 1914; Кондратюк, 1960; Правдин, 1964; Schott, 1907; Zederbauer, 1908; Sylven, 1916; Dallimore a. Jackson, 1954; Schütt, 1958 и многие др.).

Окраска шишек. Изменчивость в окраске зрелых шишек привлекала внимание дендрологов и лесоводов еще со времен Гартига (Hartig, 1851). Высказывались различные, малодостоверные соображения о зависимости выхода семян от окраски шишек, о связи веса семян с окраской шишек и т. д. Бушмен (1902) в Воронежской области установил наличие трех типов шишек: а) черных, б) серых, в) светло-зеленых. Он пытался обосновать корреляцию между типами окраски шишек, цветом семян и их качеством. Однако позднее уже почти никто не выделял у сосны черных шишек. Обычно, по данным многих авторов, цветовой оттенок колеблется от песочного и зелено-серого до буроватого, реже коричневого. Отдельные исследователи (Князев, 1954; Старченко, 1957; Лигачев, 1957; «Проблемы повышения продуктивности лесов», 1960; Петров 1962) связывают окраску шишек с качеством находящихся в них семян, считая, что в коричневых шишках семян всегда больше и они тяжелее, а их всхожесть выше. В. П. Князев (1954) и Л. С. Василевская (1963) утверждают, что у коричневошишечной вариации обычно более острые апофизы. Е. Н. Кондратюк (1960) даже использует окраску шишек как дополнительный критерий к диагнозу выделенных им при раздроблении вида *Pinus silvestris* L. новых видов сосен. Так, красновато-серые шишки, по данным Е. Н. Кондратюка, имеет сосна Фомина (*Pinus Fominii* Kondr.).

Окраска семян. О ее варьировании имели хорошее представление еще русские и немецкие лесоводы прошлого столетия (Hartig, 1851; Арнольд 1891 и др.). Позднее Цедербауэр (Zederbauer, 1907) описал целую гамму разновидностей по окраске семян. Однако наибольшее внимание изучению окраски семян и ее значения начали уделять в нашей стране после известной дискуссии С. З. Курдиани и Н. П. Кобранова о «цветносеменных расах», выделенных одним из этих авторов (Курдиани, 1908). Семена сосны по окраске варьируют, как оказалось, от почти белых до черных. На одном дереве все семена обычно одного цвета, а в насаждении можно выделить следующие разновидности (по Литвинову, 1922); *v. melanosperma* — с черными, var. *leucosperma* — со светлыми, var. *phaeosperma* — бурыми (коричневыми) и var. *baliosperma* — пестрыми семенами. Пестрые семена некоторые признавали за гибриды между основными расами. В ряде случаев деревья сосны, помимо основной массы однотонных семян, приносят полнозернистые семена другого цвета. Это замечал еще и Кобранов, а также и некоторые другие исследователи. В частности, мы в отдельных случаях встречали у сосны семена иной окраски, чем основной цвет (Мамаев, 1956). Е. Н. Кондратюк (1960) также нашел на Украине деревья с разноцветными семенами. Но у сеянцев из этих семян автор в дальнейшем не обнаружил каких-либо различий.

Описанные выше четыре разновидности деревьев по окраске семян многие, вслед за Курдиани, считают расами, полагая, что с окраской семян связаны и другие особенности в росте, развитии и особенно в плодоношении деревьев. Большинство исследователей приходит к выводу, что черносеменная раса приносит более крупные и тяжелые семена (Кобранов, 1914; Тольский, 1921; Антипин, 1927; Егоров, 1934; Правдин, 1958; «Проблемы повышения продуктивности лесов», 1960; Некрасова, 1960; Петров, 1962; Василевская, 1963 и др.), что всхожесть семян выше, чем у других рас (Кобранов, 1914; Антипин, 1927; Тольский, 1921; Технерядов, 1959). В. М. Орлова (1956) получила большую грунтовую всхожесть, наоборот, при проращивании коричневых семян, а Л. Н. Грибанов (1959), на основании длительного изучения казахстанской сосны, пришел к выводу об отсутствии связи веса семян с их окраской. Аналогичные результаты получили В. И. Носков (1961) в лесах Воронежской области, И. Н. Лигачев (1957) в Бурятской АССР и Г. М. Козубов (1962б) на Кольском полуострове. Получены сведения (Василевская, 1963) о наличии связи окраски семян с величиной апофиз шишек. В литературе имеются данные о том, что черносеменная раса обладает лучшими полезными качествами: повышенной солеустойчивостью (Шахов, 1952), смолопродуктивностью (Проказин, 1958), выживаемостью («Проблемы повышения продуктивности лесов», 1960), потомство черносеменных деревьев несколько быстрее растет (Мамаев, 1959). Шотт (Schott, 1907) указывал на наличие черных семян у быстрорастущих форм сосны. В то же время А. П. Тольский (1921) установил лучший рост сеянцев из светлых семян.

В общем, работ, глубоко освещающих корреляцию между окраской семян и другими свойствами деревьев сосны обыкновенной, немного. В большинстве случаев исследователи лишь констатируют наличие в том или ином конкретном древостое вариаций по окраске семян. Что же касается лесов Урала, то таких работ почти нет. Имеются лишь данные о семенах сосны, произрастающей в Западной Сибири и Казахстанском мелкосопочнике.

Окраска крылаток. Одним из первых обратил внимание на ее изменчивость, по-видимому, Цедербауэр (Zederbauer, 1907). Изучением связей окраски крылаток с другими признаками деревьев занимались лишь отдельные авторы. В частности, Козубов (1962б), описывавший окраску крылаток, не нашел какой-либо корреляции ее с выделенными им морфологическими формами сосны.

Окраска женских шишек в период цветения. Данных о каких-либо корреляциях окраски молодых шишек сосны с другими признаками почти не встречается. Большинство авторов вообще не выделяет вариаций по окраске женских «соцветий», описывая обычно лишь их красновато-малиновый оттенок. Герц (Herz, 1906) показал, что в молодых женских шишках накапливается антоциан.

Окраска пыльников. Различают две вариации сосны по окраске созревших пыльников — желто-зеленопыльниковую и карминово-краснопыльниковую (*f. erythranthera San*). Имеются данные Т. П. Некрасовой (1959), что в северных районах европейской части СССР краснопыльниковая форма отличается более ранним цветением. По исследованиям Г. М. Козубова (1962а) на Кольском полуострове спелые женские шишки этой формы отличаются по окраске чешуй, а пыльца у краснопыльниковой вариации быстрее прорастает.

Подводя итог, отметим, что специальных исследований изменчивости окраски генеративных органов у сосны обыкновенной с охватом всех групп окрасочных вариаций не проводилось. Имеется в то же время довольно большое число работ, где описываются отдельные группы вариаций и рассматриваются связи системы окрасочных признаков с другими. Однако полученные данные весьма противоречивы. С одной стороны, это объясняется тем, что исследователи работали в различных почвенно-климатических районах. Не исключено, что окрасочные вариации связаны с изменениями климата или почвенно-гидрологических условий. В связи с этим, корреляции их с другими признаками растения должны трансформироваться в различных природных зонах. С другой стороны, многие авторы не учитывали и значения гетерогенного состава популяций, в которых велись исследования. Это также в ряде случаев привело их к ошибочным выводам.

Совершенно нет также данных об изменчивости окраски генеративных органов сосны обыкновенной на Урале, если не считать отдельных работ, касающихся прилегающих к Уралу районов.

Изучение окрасочных вариаций имеет двоякое значение. Прежде всего, при этом могут выявиться некоторые закономерности изменчивости окраски в зависимости от различных природных и генетических факторов. Кроме того, установление корреляции таких легко доступных даже невооруженному глазу признаков с другими, более важными в практическом отношении, особенностями дерева позволит применить их в лесной селекции при отборе растений с ценными хозяйственными свойствами.

Имея в виду необходимость исследования окрасочных вариаций в широком плане, мы провели их изучение в различных природно-климатических зонах Урала с целью установления взаимокорреляции в пределах системы признаков, характеризующих окраску генеративных органов, а также корреляции окраски с другими признаками.

2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

В пределах собственно горного Урала сосновые насаждения встречаются чаще лишь в его пониженной части. И только на Южном Урале

сосняки поднимаются высоко в горы. Поэтому для исследования, с целью охвата основных природно-климатических зон, мы заложили опытные участки по всей территории так называемого Большого Урала, который включает Пермскую, Свердловскую, Челябинскую, Оренбургскую и Курганскую области и Башкирскую АССР (Комар, 1959), а также и на территории, прилегающей к Западно-Сибирской низменности.

Рис. 1. Район исследования.

При закладке опытных участков мы стремились их разместить в наиболее крупных сосновых массивах (рис. 1). Ниже приводится краткий перечень основных опытных участков.

Северо-западный (Гайнинский район Пермской области) расположен на северо-западе Пермской области, в подзоне средней тайги, в сосновых борах Верхнего Прикамья. Климат района холодный, континентальный.

Западный (Фокинский район Пермской области) участок также располагается в прикамских борах, но уже в районе среднего течения Камы, в подзоне южной тайги. Климат умеренно-континентальный, с холодной снежной зимой и довольно теплым летом.

Южно-Уральский (Белорецкий район Башкирской АССР) находится в горах Южного Урала, в предгорьях хребта Урал-Тау [подзона сосново-березовых лесов по Б. П. Колесникову (1960) или район светлохвойных лесов хребта Урал-Тау, по И. М. Крашенинникову и С. Е. Кучеровской-Рожанец (1941)].

Северо-Уральский (Ивдельский и Лявдинский леспромхозы Свердловской области) — предгорная часть Урала с его восточной стороны по лесорастительному районированию Б. П. Колесникова (1960) находится на границе подзон северной и средней тайги. Участок делится на две части: I — боровой и II — болотный, расположенные неподалеку один от другого.

Северо-восточный (Верхотурский район Свердловской области) находится в подзоне среднетаежных лесов Зауралья.

Восточный (Талицкий район Свердловской области) расположен в переходном между таежной и лесостепной зонами Припышминском районе сосново-березовых лесов Зауралья. Участок состоит из трех частей: I, II и III, находящихся вблизи друг от друга, в пределах одного леспромхоза.

Зуральский (Курганский район Курганской области) лежит в пределах зауральской лесостепи.

Юго-восточный (Семиозерный район Кустанайской области) расположен в Аман-Карагайском бору. Этот участок представляет собой типичный островной сосновый массив, который находится в северо-западной части сухой Казахстанской степи.

Каждый участок выбирался таким образом, чтобы он отражал специфические особенности сосновых боров подзоны. Кроме описанных выше, было заложено еще несколько специальных проб для изучения окраски пыльников и женских шишек в период цветения сосны — в районе Перми и Свердловска. Все они расположены в подзоне южной тайги.

По климатическому районированию Б. П. Алисова (1956), Урал и прилегающие к нему районы относятся к умеренному широтному поясу. Северо-западный, Пермский, Западный, Южно-Уральский[1] участки расположены в атлантико-континентальной лесной области, причем два первых — в ее северо-восточной подобласти, а оба последних — в юго-восточной. Северо-Уральский, Северо-восточный, Восточный, Зауральский и Свердловский участки находятся в континентальной лесной западносибирской климатической области, в ее юго-западной подобласти. И, наконец, Юго-восточный участок расположен в континентальной степной западносибирской области. Это и определяет климатические особенности роста сосновых насаждений на том или другом участке.

В табл. 1 дается краткая характеристика некоторых показателей климата районов исследования. При их анализе легко заметить, что разнообразие природных условий в районе исследования весьма велико. Среднегодовая температура изменяется от —0,1° (Северо-Уральский участок) до 2,0° (Западно-Уральский участок). Продолжительность безморозного периода колеблется от 90 дней в горах Южного Урала до 120 дней в лесостепи Зауралья и на Западном Урале; продолжительность периода с температурой выше +10° и сумма эффективных температур[2], соответственно, от 100 дней и 1400° (Северный Урал) до 139 дней и 2287° (Аман-Карагайский бор в Казахстане). Так же велики раз-

[1] Согласно новым данным К. П. Филонова (1963), по Башкирскому заповеднику, климат Южно-Уральского участка правильнее отнести к континентальному типу со сглаженной континентальностью.

[2] Сумма температур всех дней, когда средняя температура достигает +10° и более.

личия и в степени увлажнения, что выражается в большой амплитуде колебания количества осадков (от 255 до 600 *мм* в год) и изменении гидротермического коэффициента[1] (от 1,1 до 1,7—2).

Наименее благоприятными климатическими условиями характеризуются северные участки: Северо-западный, Северо-Уральский и Северо-восточный. Среднегодовые температуры здесь от —0,1° до 0,4°, а безморозный период продолжается всего 94—100 дней. Зима продолжительная, суровая; лето короткое, холодное. Осадков выпадает обычно достаточно, хотя возможны периоды, когда их не хватает (Северо-восточный участок). Довольно суровые условия для произрастания сосны наблюдаются и в высокогорьях Южного Урала, где сильно сокращен безморозный период (до 90 дней) в связи с резкими перепадами температур в весенний и осенний периоды.

Наилучшая климатическая обстановка складывается на Западном, Восточном, Юго-восточном, а также на Пермском и Свердловском участках. Здесь, в подзонах южной тайги и лесостепи Зауралья, несколько более мягкая зима, лето

[1] Гидротермический коэффициент представляет собой частное от деления количества осадков, выпавших в дни со средней температурой +10° и выше, на сумму температур за это же время, уменьшенную в 10 раз.

Таблица 1

Краткая климатическая характеристика района исследования

Участок	Географические координаты		Высота над уровнем моря, *м*	Температура, °С			Продолжительность безморозного периода, дни	Продолжительность периода с $t > 10°$, дни	Сумма положительных температур выше 10° С	Среднегодовое количество осадков, *мм*	Гидротермический коэффициент
	широта	долгота		среднегодовая	максимальная	абсолютный минимум					
Северо-западный	60°17′	54°18′	158	0,4	35	—50	100	105	1575	500	1,6
Западный	56°50′	54°20′	130	2,0	38	—46	115	125	1975	450	1,2
Южно-Уральский	53°40′	58°15′	> 500	0,7	34	—41	90	—	1800	423	1,5—2,0
Северо-Уральский	60°41′	60°26′	101	—0,1	34	—53	94	100	1400	475	1,7
Северо-восточный	58°50′	62°	96	0,2	36	—51	99	112	1650	455	1,5
Восточный	57°3′	63°43′	96	1,4	38	—48	111	125	1875	375	1,2
Зауральский	55°28′	65°24′	72	1,4	39	—49	120	135	2150	350	1,1
Юго-восточный	52°28′	64°10′	145	1,6	40	—46	117	139	2287	255	—
Пермский	58°01′	56°16′	163	1,3	37	—45	120	120	1800	600	1,5
Свердловский	56°50′	60°38′	284	1,0	36	—47	110	115	1700	450	1,6

Примечание. Использованы: «Климатологический справочник СССР», вып. 9, Свердловск, Гидрометеоиздат, 1946; «Мировой агроклиматический справочник», Л. — М., Гидрометеоиздат, 1937; «Агроклиматический справочник по Свердловской области», Л., Гидрометеоиздат, 1962; «Агроклиматический справочник по Пермской области», Л., Гидрометеоиздат, 1959; «Агроклиматический справочник по Курганской области», Л., Гидрометеоиздат, 1959; «Климат СССР», вып. 4, Западная Сибирь, Л., Гидрометеоиздат, 1962.

продолжительнее и теплее (среднегодовые температуры 1—2°, безморозный период 110—120 дней, сумма положительных температур 1700—200°). Осадков большей частью достаточно. И, наконец, Юго-восточный, степной, участок отличается общим повышенным фоном солнечной радиации и резким недостатком влаги. Это, безусловно, сильно сказывается на росте и развитии сосны в степных борах. Почвенные условия в изученных сосновых насаждениях весьма разнообразны и определяются зональными особенностями того или иного района.

Для исследования брались насаждения преобладающих типов леса. Обычно это были сосняки из группы свежих боров на легких супесчаных почвах. Северо-западный и Юго-восточный участки характеризуются недостаточным почвенным увлажнением, а участок II — сильной заболоченностью. В каждом опытном участке срубали обычно не менее 100 модельных деревьев сосны, с которых собирали все шишки. Из них, с каждого дерева отдельно, извлекали семена, определяли основные морфологические показатели шишек, семян и крылаток. Полный учет плодоношения позволил получить достаточно точные результаты в отношении размерных признаков (веса, длины, количества семян и шишек). Результаты наблюдений обрабатывались методами вариационной статистики (Меркурьева, 1963). При этом за единицу вариационного ряда принимался средний показатель для всего дерева. Окраска генеративных органов определялась органолептически.

На дополнительных участках в районе Свердловска и Перми, а также в Аман-Карагайском бору модельные деревья не вырубались, и образцы взяты с нижних и средних ветвей кроны. На некоторых участках собирались мужские и женские шишки в период цветения, изучалась их окраска и биометрическая характеристика пыльцевых зерен. Во избежание перегрузки цифровым материалом в статье приводятся, в основном, лишь средние арифметические вариационных рядов (M). Другие показатели (ошибка средней арифметической m, среднее квадратическое отклонение σ, коэффициент вариации C, достоверность t и др.) даются в случае необходимости.

3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ В ОТДЕЛЬНЫЕ ГОДЫ

При оценке окрасочных вариаций необходимо знать константность той или иной окраски в течение жизни дерева. Как правило, все исследователи исходят из того, что окраска семян, пыльников и т. д. не меняется по мере прохождения растением жизненных этапов и от года к году. В противном случае потеряло бы всякий смысл выделение специальных мелких форм по окраске или установление корреляции окраски с прочими особенностями деревьев. Однако наблюдений за динамикой окраски у одного и того же дерева в разные годы мало. В нашей стране такие наблюдения за окраской семян проводились С. З. Курдиани (1908) в течение восьми лет и Т. П. Некрасовой (1960) — в течение четырех лет. Согласно С. З. Курдиани, окраска семян всегда сохранялась постоянной; по Т. П. Некрасовой, интенсивность окраски нередко изменялась в зависимости от погоды. Деревья, имевшие в сухое лето 1955 г. семена черной окраски, изменили ее в холодное дождливое лето 1958 г. на серую. Коричневые и бурые семена с сетью черных жилок стали чисто бурыми. У некоторых деревьев окраска не изменилась. Очень ценные данные приводит В. И. Носков (1961), установивший на опытных посевах, что окраска шишек и семян наследуется. Как видно, материалов по интересующему нас вопросу немного.

Мы провели наблюдения за изменчивостью окраски шишек, семян и крылаток в течение четырех лет на постоянном опытном участке под Свердловском (Уктусские горы). Деревья в опыте молодые: 20—30 лет, произрастают на опушке в различных частях соснового насаждения.

Изменение окраски спелых шишек

Характеристика окраски шишек по годам показана в табл. 2. Обычно шишки с одного дерева имеют специфический оттенок, который довольно трудно охарактеризовать, используя обычную цветовую шкалу. Принятая нами цветовая шкала условна. В основном она базируется на

Таблица 2

Окраска шишек сосны урожая 1959—1963 гг.

Группа по окраске	Количество образцов	1959 г.	1960 г.	1963 г.
1	3	Светло-серая с песочным оттенком	Светло-серая с песочным оттенком, но несколько светлее	Светло-серая с песочным оттенком
2	5	Зелено-серая, светлая	Зелено-серая светлая, многие с песочным оттенком	Зелено-серая светлая и зелено-серая
3	7	Зелено-серая	Зелено-серая, многие шишки зелено-серые светлые	Зелено-серая
4	2	Зелено-серая, темная	Зелено-серая	Зелено-серая
5	2	Серая	Серая, один образец с песочным оттенком	—
6	3	Зелено-серая и серая с красноватым оттенком	Зелено-серая с красноватым оттенком, некоторые образцы светлее	Зелено-серая с красновато-бурым оттенком
7	4	Зелено-серая с бурым оттенком	Зелено-серая с бурым оттенком, но светлее	Зелено-серая с буроватым оттенком
8	2	Коричневая	Коричневая, у одного образца несколько светлее	—

Примечание. Сбор урожая производился в апреле — мае следующего года.

шкале А. С. Бондарцева (1954), в которую внесен ряд существенных изменений. Наиболее ярко цветовые различия у шишек заметны лишь при их сборе. При хранении пигменты выцветают, окраска несколько выравнивается. Однако некоторые различия, характеризующиеся интенсивностью окраски, обычно сохраняются, хотя и неодинаково у различных деревьев. Наиболее яркие коричневые шишки становятся обычно светло-бурыми, зелено-серые — светло-серыми и т. д. Поэтому окраску необходимо определять сразу же после сбора шишек.

Мы объединили шишки в группы по окраске. Для Свердловского участка выделено 8 групп: от светло-серых с песочным оттенком до коричневых.

В разные годы основной окрасочный фон шишек сохраняется. Однако, по-видимому, под влиянием погодных условий оттенок может быть более светлым или более темным. Так, в 1960 г. собранные шишки отличались определенным посветлением по сравнению со сбором 1959 г. Напомним, что конец весны 1959 г. был более теплым и менее влажным, чем в 1960 г. В первом случае средняя температура мая составила 12,4°, а количество осадков 12 *мм*, во втором, соответственно, 6,8° и 98 *мм*. Летом же, наоборот, в 1959 г. выпало осадков на 108 *мм* больше.

Изменение окраски семян

Рассмотрим изменение окраски семян (рис. 2 и 3). При этом использована следующая условная шкала (табл. 3), основанная на глазомерной оценке окраски с учетом шкалы цветов, разработанной А. С. Бондарцевым (1954).

Рис. 2. Семена с крылатками, не имеющими полос (сплошь окрашенными):

а — семена серые: крылатки светло-коричневые; *б* — семена коричневые, крылатки светло-коричневые; *в* — семена серые, крылатки средне-коричневые; *г* — семена черные, крылатки густо-коричневые. ×2.

Выделено пять основных групп, из которых четыре соответствуют вариациям (расам) по окраске семян сосны, установленным С. З. Курдиани и Д. И. Литвиновым, и близки классам, предложенным Стевеном и Карлайлом (Steven, Carlisle, 1959) для Шотландии. В пределах каждой цветовой группы вводится дополнительное деление, что дает 15 типов окраски. Ими мы и пользуемся при характеристике цвета семян. В табл. 4 приводятся материалы, характеризующие изменение окраски семян в отдельные годы. Из 38 деревьев почти половина (17 экземпляров) совершенно не изменили окраски семян в течение периода

Таблица 3

Шкала окраски семян

Группа по окраске	Окраска
Светлые семена (var. *leucosperma* Litw.)	Беловатая Желтовато-белая Светло-серая Серая
Коричневые семена (var. *phaeosperma* Litw.)	Светло-коричневая Коричневая Темно-коричневая Палевая Ярко-коричневая Тускло-коричневая
Переходные от коричневой к черной	Серо-коричневая Черно-коричневая
Черные семена (var. *melanosperma* Litw.)	Темно-серая Черная
Пестрые семена (var. *baliosperma* Litw.)	Различные сочетания, дающие пестрый фон

Таблица 4

Изменение окраски семян сосны в 1959—1963 гг.

Тип изменения окраски	Количество образцов и их основная окраска	Общее количество образцов семян
Ослабление интенсивности (посветление)	1 — палевая 1 — темно-коричневая 2 — черная	4
Усиление интенсивности (потемнение)	2 — пестрая 1 — коричневая 1 — серо-коричневая 1 — тускло-коричневая 1 — темно-серая	6
Усиление интенсивности в 1960 г. и ослабление в 1963 г.	1 — черно-коричневая	1
Ослабление интенсивности в 1960 г. и усиление в 1963 г.	1 — серая	1
Ослабление яркости окраски	1 — ярко-коричневая 1 — светло-коричневая	2
Появление железок или точек	1 — черно-коричневая 2 — темно-коричневая	3
Изменение окраски: появление серого оттенка	1 — коричневая 2 — черно-коричневая	3
появление коричневого оттенка	1 — черная	1
Изменений не наблюдалось	1 — беловатая 1 — палевая 2 — пестрая 4 — серо-коричневая 1 — коричневая 1 — темно-коричневая 2 — черно-коричневая 1 — темно-серая 4 — черная	17
	Всего	38

наблюдений. Из 21 образца, у которых зафиксирована смена цветового оттенка, 14 характеризуются некоторым потемнением или посветлением при сохранении основного типа окраски. Лишь у семи образцов наблюдалось слабое появление дополнительного оттенка или точек и железок. Сразу же заметим, что резкого изменения окраски не было и в этом случае — она в основном оставалась той же. Таким образом, можно утверждать, что окраска сосновых семян является константным показа-

Рис. 3. Семена с полосатыми крылатками:
а — семена коричневые, крылатки светло-коричневые, средне полосатые; *б* — семена серые, крылатки средне-коричневые, средне полосатые; *в* — семена черные, крылатки средне-коричневые, средне полосатые, ×8.

телем, характеризующим тот или иной индивидуум. Изменение ее происходит, по-видимому, весьма редко и обычно не затрагивает основного пигментного фона. В то же время интенсивность пигментации, так же как и у шишек, довольно часто меняется в отдельные годы.

Изменение окраски крылаток

Крылатки изменяются от совершенно бледных, почти лишенных пигментации, до очень темных (см. рис. 2, 3). Тип окраски зависит от содержания коричневого пигмента, при увеличении которого постепенно усиливается густота расцветки. Очень часто пигмент распределяется по крылатке полосами различной интенсивности. Крылатка кажется как бы вытканной из тонких оранжевато-коричневых нитей, идущих в продольном направлении. Сочетания в количественном содержании и пространственном размещении пигмента образуют группы самого различного колера. Для более точной его характеристики мы применили двойное обозначение окраски. Отдельно указывается окраска фона крылатки: бледная (пигмента почти нет), светло-коричневая, средне-коричневая, густо-коричневая. Она дополняется характеристикой равномерности распределения пигмента: полосы отсутствуют, крылатка слабо полосатая, средне полосатая, сильно полосатая, сплошь окрашенная (полосы сливаются). Иногда еще, кроме того, отмечается яркость окраски.

Указанный способ описания крылаток относительно полно характеризует их широкую цветовую гамму. Безусловно, между всеми соседними градациями нашей шкалы нет резкой границы и существует масса переходных вариантов.

Изложенный в табл. 5 материал наблюдений свидетельствует о том, что больше чем у 40% деревьев (16 экземпляров) в годы наблюдений окраска крылаток не изменялась совершенно. У половины (18 экземпляров) происходили изменения, связанные с усилением или ослаблением пигментации основного фона или увеличением ее яркости. У небольшого количества деревьев (3 экземпляра, то есть меньше 1/10 всего количества) увеличилась или уменьшилась резкость рисунка полос. В общем, коренного превращения одного типа окраски крылаток в другой не происходило. Лишь в одном случае полосы на крылатках сменились сплошной окраской. Но изменение оттенка, вернее густоты окраски, наблюдалось часто и было выражено несколько ярче, чем у семян. Индивидуаль-

Таблица 5

Изменение окраски крылаток семян в 1959—1963 гг.

Тип изменения окраски	Количество образцов и их основная окраска	Общее количество образцов
Уменьшение интенсивности (посветление)	4 — средне-коричневая, сплошь окрашенная 1 — средне-коричневая, сильно полосатая 1 — средне-коричневая, слабо полосатая 1 — светло-коричневая, слабо полосатая	7
Усиление интенсивности (потемнение)	1 — густо-коричневая, сильно полосатая, яркая 1 — светло-коричневая, слабо полосатая 1 — светло-коричневая, сплошь окрашенная	3
Усиление интенсивности (потемнение) в 1960 г. и ослабление в 1963 г.	1 — светло-коричневая, сплошь окрашенная 1 — средне-коричневая, сильно полосатая	2
Ослабление резкости полос	1 — светло-коричневая, средне полосатая	1
Усиление резкости полос	1 — средне-коричневая, средне полосатая 1 — бледная, слабо полосатая	2
Изменение окраски	1 — средне-коричневая, средне полосатая	1
Увеличение яркости	3 — густо-коричневая, сплошь окрашенная 2 — средне-коричневая, сильно полосатая 1 — средне-коричневая, сплошь окрашенная 1 — светло-коричневая, слабо полосатая	6
Изменений не наблюдалось	3 — средне-коричневая, сплошь окрашенная 6 — средне-коричневая, средне полосатая 1 — бледная, средне полосатая 3 — густо-коричневая, сплошь окрашенная 2 — светло-коричневая, слабо полосатая 1 — густо-коричневая, сильно полосатая	16

ность растений в данном случае достаточно хорошо выражена, а рассматриваемый признак — окраска крылаток — является, по-видимому, также относительно постоянным в течение долгих лет жизни дерева.

Симак и Густафссон (Simak, Gustafsson, 1954) установили, что окраска крылаток становится интенсивнее в более благоприятных для роста сосны климатических условиях. Но, по нашим данным, в один и тот же год у разных деревьев может наступить и потемнение и посветление окраски. При сравнении изменения окраски шишек, семян и крылаток по годам ясного параллелизма в нем не обнаруживается. Как отмечалось, в 1960 г. у всех деревьев шишки несколько посветлели. В то же время ослабление интенсивности окраски семян и крылаток наблюдалось лишь у 15—20% особей. Несколько чаще совпадали изменения окраски семян и крылаток. Так, в 1960 г., по сравнению с предыдущим годом, направленность в изменении цветового оттенка по этим двум признакам совпадала в 10 случаях из 32, то есть около 30%, причем у растений, в основном усиливших интенсивность окраски. Большая же часть деревьев меняла окраску семян и крылаток в разных направлениях. Это происходит потому, что условия, необходимые для образования пигмента у шишек, семян и крылаток, не абсолютно одинаковы, и климатические факторы могут влиять по-разному на каждый из этих органов растения.

Изменение окраски молодых женских и мужских шишек

В течение 1960—1964 гг. мы определяли также окраску молодых женских и мужских шишек («соцветий» или колосков) сосны в период цветения.

У мужских шишек пыльники довольно резко различаются по окраске. В зеленоокрашенных пыльниках, по определению Г. М. Козубова (1962а), больше каротиноидов, чем в красных. В то же время, в последних в 10 раз выше содержание антоциана, чем и объясняется их красный цвет. При внимательном рассматривании мужских шишек можно найти более ярко окрашенные вариации, имеющие малиновый или пурпурный оттенки, и менее яркие, розоватые. По мере отцветания пыльники зелено- и красноцветной вариации теряют первоначальную окраску и становятся желтыми. Иногда лишь у краснопыльниковых деревьев сохраняются остатки красного пигмента на микроспорангиях.

Гораздо сложнее определить окраску женских шишечек. Как известно, молодая женская шишка хвойных растений состоит из кроющих и семенных чешуй, на которых расположены по две семяпочки. В период цветения у сосны семенные чешуи, по нашим наблюдениям, к моменту их готовности к принятию пыльцы приобретают красный цвет различного оттенка — более или менее яркого. По мере окончания цветения чешуи или буреют, становятся густо-вишневыми, а затем буро-красными, или, наоборот, приобретают ярко-зеленую окраску. Затем, разрастаясь, они на всех шишках деревенеют и приобретают зеленую окраску, которая и характерна для шишки первого года жизни. Кроющие чешуи имеют в период цветения в основном зеленую окраску и розоватый наружный край. Иногда ширина розовой полоски по краю увеличивается. В зависимости от интенсивности окраски кроющих и семенных чешуй, и женское «соцветие» сосны в первых числах июня (или в конце мая) имеет или ярко-красный, или розоватый общий оттенок, а иногда кажется зеленовато-розовым.

В конце июня молодые опылившиеся шишки можно разделить на три основные группы: а) темно-красные или темно-малиновые, б) ярко-зеленые, в) промежуточные, зелено-красные. Первые образуются из «соцветий», наиболее яркоокрашенных (обычно малиново-красных), вторые — из зеленовато-розовых. Указанные группы вариаций по окраске молодых шишек довольно легко различаются. Но проходят дни, и постепенно окраска начинает выравниваться. Здесь наблюдается аналогичная картина с изменением окраски у шишек ели. Однако благодаря величине своих шишек ель подверглась в этом отношении более детальному исследованию, чем сосна. Смена цветовых оттенков в период цветения, а также отсутствие резкой границы между окраской шишек различных вариаций создают затруднения при разделении сосны обыкновенной на какие-либо «расы» или формы по окраске молодых женских шишек. Поэтому и в литературе сведений о таком подразделении практически не имеется, за исключением некоторых упоминаний о его возможности. Вполне вероятно также, что некоторые авторы, говоря о наличии у сосны обыкновенной красно- и зеленошишечной вариаций, приняли за них экземпляры с шишками, находящимися на различных этапах цветения и потому неодинаково окрашенными.

При наблюдении в течение 1959—1963 гг. за окраской мужских колосков у 27 деревьев сосны, произраставших на Уктусских горах, мы получили следующие результаты: не изменили окраски за период наблюдения 18 экземпляров (16 зеленопыльниковых и 2 краснопыльниковых); изменили интенсивность окраски от ярко-красной до розоватой 8 краснопыльниковых экземпляров. Кроме того, одно дерево имело неопределенного цвета пыльники (промежуточные между основными вариантами). Следовательно, и окраска пыльников мужских колосков у сосны также является постоянным признаком. За изменением по годам окраски женских «соцветий» наблюдений не велось.

Подводя итоги изучения изменчивости окраски генеративных органов сосны обыкновенной, можно утверждать, что во всех случаях (у шишек, семян, крылаток и пыльников) она является константным показателем. Изменения окраски в разные годы сводились, главным образом, к ослаблению или усилению ее интенсивности, зависящей, по-видимому, от количества образующегося в тот или иной год пигмента. Содержание же пигмента, вероятно, связано с условиями погоды, неодинаковыми в различные периоды. Косвенным доказательством этой связи служит некоторое изменение окраски мужских колосков в зависимости от ориентации к свету. Часто сильнее освещенные участки колосков красно-пыльниковых деревьев имеют более яркий оттенок. Несколько видоизменяется в зависимости от освещенности и оттенок шишки. Роль света в образовании пигментов, в частности, антоциана, присутствующего в генеративных органах сосны, а также и других пигментов, хорошо известна (Любименко и Бриллиант, 1924 и др.). Однако способность образовывать тот или иной пигмент является наследственным признаком, и в ее основе лежат генетические механизмы.

4. КОРИЧНЕВОШИШЕЧНАЯ ВАРИАЦИЯ СОСНЫ, ЕЕ ХАРАКТЕРИСТИКА, КОРРЕЛЯЦИЯ С ДРУГИМИ ПРИЗНАКАМИ

Как отмечалось выше, окраска зрелых шишек изменяется в широких пределах — от песочной до коричневой. Наиболее ярко выделяются вариации с коричневыми шишками, что отмечали и многие другие исследователи. Между другими типами окраски существует масса переходов, стирающих грани и затрудняющих определение окраски, особенно при подсыхании шишек. В этом отношении коричневошишечная сосна наиболее удобна для изучения. Пигментация поверхности ее апофиз сохра-

2 Заказ № 462

П 47711
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

няется весьма долго и после сбора шишек. Встречается эта вариация редко. Обычно в популяции таких деревьев всего 3—5%. Иногда вообще не встречаются экземпляры с коричневыми шишками. Это не всегда позволяет иметь в достаточном количестве материал для статистической обработки и затрудняет анализ корреляционных связей.

Кроме экземпляров с густо-коричневоокрашенными шишками встречаются деревья с менее интенсивной коричневой окраской. Мы включили их в группу «коричневошишечной» вариации при расчетах средних показателей. При сравнении некоторых морфологических признаков, характеризующих вегетативные органы деревьев (ствол, кору, хвою), каких-либо существенных отклонений у экземпляров с коричневыми шишками не обнаружено (табл. 6). По величине (высота и диаметр)

Таблица 6

Сравнительная характеристика вегетативных органов коричневошишечной сосны

Участок	Высота дерева		Диаметр дерева		Протяженность грубой коры		Длина однолетней ростовой хвои	
	% *	разница	%	разница	%	разница	%	разница
Северо-западный	104	Нет	117	Н/д**	132	Есть	—	—
Западный	105	Нет	99	Нет	108	Н/д	101	Нет
Южно-Уральский	97	Нет	100	Нет	91	Н/д	107	Нет
Северо-Уральский I	103	Нет	105	Нет	112	Н/д	99	Нет
Восточный II	97	Нет	100	Нет	111	Н/д	105	Нет
Зауральский	104	Нет	106	Нет	—	Н/д	101	Нет

* Здесь и в остальных случаях дается величина показателя коричневошишечной сосны в сравнении со средней арифметической для всего участка. Последняя принята за 100%.

** Н/д — не достоверно.

деревья разных вариаций в большинстве случаев не различаются. Отклонения в сторону превышения или уменьшения не достигают более 6%. Лишь на Северо-западном участке коричневошишечная сосна имеет средний диаметр на 17% выше, чем деревья с иначе окрашенными шишками. Однако разница не достоверна: коэффициент $t<3$. Почти нет различия и в длине ростовой хвои. На всей территории Урала деревья с коричневыми шишками образуют хвою такого же размера, как и деревья с песочными, серо-зелеными и другого цвета шишками.

Несколько иное положение с таким наследственным признаком, как протяженность по стволу грубой коры. Известно, что этот показатель слабо связан с воздействием внешней среды (Гаврись, 1938; Мамаев, 1965). У коричневошишечной сосны наблюдается определенная, хотя и непонятная, тенденция корреляции с протяженностью грубой коры. Обычно у нее грубая кора занимает несколько большую часть длины ствола, чем у других окрасочных вариаций. На Южно-Уральском участке, наоборот, у коричневошишечной сосны протяженность грубой коры несколько меньше. Однако в большинстве случаев достоверность различий нами не доказана из-за редкой встречаемости коричневошишечных сосен, что, в связи с очень сильной изменчивостью длины грубой коры (Мамаев, 1965), затрудняет математико-статистический анализ.

При оценке показателей, характеризующих количественные признаки у генеративных органов (табл. 7), также не выявлено определенной закономерности. По длине шишки почти совершенно не различаются:

Таблица 7

Сравнительная характеристика генеративных органов коричневошишечной сосны

Участок	Длина шишек		Вес шишек		Величина апофиз		Количество полных семян в шишке		Вес семян	
	%	разница	%	разница	%	разница	%	разница	%	разница
Северо-западный	107	Нет	102	Нет	97	Нет	81	Н/д	103	Нет
Западный	100	Нет	103	Нет	114	Н/д	86	Н/д	95	Нет
Южно-Уральский	103	Нет	109	Н/д	93	Н/д	103	Нет	107	Нет
Северо-Уральский	100	Нет	97	Нет	123	Н/д	88	Н/д	95	Нет
Восточный	108	Н/д	119	Н/д	68	Н/д	117	Н/д	110	Н/д
Зауральский	98	Нет	92	Н/д	104	Нет	105	Нет	92	Н/д
Юго-восточный	103	Нет	112	Н/д	103	Нет	169	Н/д	111	Н/д

расхождения достигают всего 2—7%, что, конечно, несущественно. Большей частью невелико отличие коричневошишечной сосны и по весу шишек и семян. В ряде случаев оно, правда, достигает 10—12 и даже 19% в сторону повышения веса по сравнению с сосной, имеющей серо-зеленые шишки. Таким увеличением характеризуются коричневые шишки и семена из них в Восточном и Юго-восточном районах. Однако амплитуда колебания весов в пределах каждой окрасочной вариации довольно значительна. Это не позволяет считать степень различия достоверной. Еще более резко это сказывается при вычислении средней величины апофиз и количества полных семян, содержащихся в шишке. Величина апофиз колеблется во всех партиях очень сильно — обычно от 1 до 5 баллов[1]. В такой же и даже большей степени велика изменчивость деревьев по количеству семян в одной шишке. Так, для полнозернистости семян коэффициент вариации достигает 50—60% и более. Данное обстоятельство сказывается, безусловно, на сравнительных соотношениях показателей коричнево-шишечных и прочих деревьев. Эти показатели различаются иногда довольно значительно — на 30 и даже 70%. В то же время коэффициент t, характеризующий достоверность отклонений, меньше 3, что говорит о необходимости уточнения будто бы намечающейся связи между окраской шишек, с одной стороны, и количеством семян в ней и величиной апофиз, с другой. Лишь в одном случае коэффициент достоверности приближается к 3 ($t = 2{,}5$) — при установлении зависимости числа полных семян от окраски шишек на Юго-восточном участке. Во всех остальных случаях $t<2$.

При более внимательном рассмотрении данных табл. 6 бросается в глаза следующее обстоятельство. В северных и западных районах Урала у коричневошишечной сосны содержание полных семян (81—88%) меньше, а в южных и восточных — больше (103—169%), чем у деревьев, имеющих шишки других оттенков. При этом во второй группе (южные и восточные районы) увеличение количества семян в большинстве случаев совпадает с увеличением веса коричневых шишек, что вполне объ-

[1] Подразделение шишек сосны по величине апофиз на три типа (plana, gibba и reflexa), предложенное Энглером (Fngler, 1913), для наших исследований оказалось недостаточным. Поэтому мы использовали применявшуюся нами ранее пятибалльную шкалу (Мамаев, 1956). При этом шишки с плоскими апофизами характеризовались баллом 1, а шишки с острыми, максимально выступающими апофизами — баллом 5. Остальные, промежуточные, получали оценку 2, 3, 4, в зависимости от развития апофиз. Такая цифровая оценка величины апофиз позволяет производить математическую обработку данных.

яснимо. В то же время в северных и западных районах при сохранении веса коричневых шишек на том же уровне, что и у основной массы популяции, количество полных семян в них снижается. Следовательно, в более холодных и влажных районах Урала коричневошишечные особи несколько снижают способность к образованию полнозернистых семян, а в более сухих и теплых, наоборот, повышают. Это говорит о возможности некоторой климатической закономерности в плодоношении вариаций, различающихся по окраске шишек. Самое же главное заключается в том, что намечается, правда пока еще неясная, общность в генотипической основе коричневошишечной сосны. Однако нужны еще дополнительные исследования для окончательного доказательства этой общности.

5. ВАРИАЦИИ ПО ОКРАСКЕ СЕМЯН (ЦВЕТНОСЕМЕННЫЕ «РАСЫ»)[1]

В каждой популяции сосны наблюдается определенное соотношение деревьев различных цветносеменных «рас». Всегда имеются черносеменные, коричнево- или буросеменные, светло-, пестро-, серосеменные и другие экземпляры. Обычно первенство удерживают всегда деревья с черными семенами. Имея в виду, что оттенки основной окраски могут меняться в различные годы, мы для дальнейшей работы приняли за основу цветовую группу, объединяющую ряд более мелких подразделений. Изменения в окраске, как нами было показано выше, происходят, главным образом, в пределах группы. Почти не наблюдается случаев, когда бы семена переходили в разные годы из одной цветовой группы в другую. Кроме того, обработка по группам упрощает сам процесс анализа окрасочных вариаций.

Таким образом, мы оперируем в дальнейшем со следующими группами деревьев по окраске их семян: черносеменными, коричневосеменными и пестросеменными. Лишь иногда привлекаются подразделения внутригруппового характера.

Амплитуда изменчивости некоторых морфологических признаков в пределах цветносеменной «расы»

Чтобы глубже познать совокупность деревьев, которую можно назвать цветносеменной «расой», нужно оценить степень изменчивости признаков особей, входящих в эту группу. Представим это на примере одного из участков, расположенного в Восточном районе (Талицкий леспромхоз, Восточный участок II). При этом изменчивость оценивается по коэффициенту вариации *C* и по лимитам (табл. 8).

Каждая из цветносеменных «рас» представляет собой набор индивидуумов, характеризующийся чрезвычайно изменчивыми морфологическими признаками. Вариация по окраске семян не является монолитной группой, отличающейся совокупностью определенных морфологических показателей. Она сложена из массы неодинаковых по многим признакам особей. Во всяком случае признаки, которые послужили материалом для табл. 7, в пределах каждой цветносеменной группы сильно варьируют. Степень их изменчивости близка к изменчивости всей популяции. Некоторое исключение представляет светлосеменная «раса», да и то в связи с малым количеством взятых для изучения деревьев. Экземпляры

[1] Мы применяем предложенный еще С. З. Курдиани термин цветносеменная «раса», имея при этом в виду его условность.

Таблица 8

Изменчивость некоторых морфологических признаков у цветносеменных «рас» сосны обыкновенной на Восточном участке II

Цветносеменная «раса»	Протяженность грубой коры		Вес шишки		Величина апофиз		Количество полных семян в шишке		Вес семени	
	C	лимиты, %	*C*	лимиты, *г*	*C*	лимиты, балл	*C*	лимиты шт.	*C*	лимиты, *мг*
Черносеменная . . .	28,9	11,6—44,1	29,1	1,67—5,81	33,9	1—4,5	60,2	0,9—9,9	15,7	3,55—7,94
Коричневосеменная . .	30,6	13,4—45,6	22,2	1,55—4,16	23,4	2—5	68,7	0,8—9,1	10,3	3,82—6,54
Светлосеменная . . .	20,7	16,7—28,6	21,2	1,94—3,27	38,9	1,5—5	79,1	0,4—11,7	15,5	4,56—7,16
Вся популяция . . .	28,3	11,6—45,6	28,1	1,52—5,81	31,3	1—5	70,0	0,4—14,7	16,7	3,42—7,94

со светлыми семенами, как правило, на Урале встречаются очень редко.

Наибольшей изменчивостью характеризуется количество полнозернистых семян, содержащихся в шишке; оно колеблется от 0,4—0,9 до 9—15. Коэффициент вариации очень велик — до 70%. Это объясняется тем, что на образование семян влияет масса случайных факторов, воздействующих в момент опыления. Меньше всего изменчивость во всех «расах» у веса семени. Этот признак всегда обладает, по нашим данным, определенной устойчивостью.

Средний вес спелых шишек у различных цветносеменных «рас»

Различия в весе шишек по «расам» обычно невелики, и коэффициент достоверности редко достигает значения 3,0 (табл. 9). При этом в зависимости от географического района соотношение среднего веса шишек разных цветносеменных «рас» неодинаково. В одном районе наибольшим весом шишек отличаются черносеменные деревья, в другом — коричневосеменные, в третьем — светлосеменные, в четвертом — все «расы» имеют одинаковые шишки. Так, наиболее крупные шишки у светлосеменной «расы» собраны в Северо-Уральском районе (тяжелее на 1/3 по сравнению с черносеменными деревьями). В Северо-восточном районе шишки тяжелее у коричневосеменных экземпляров. На юго-востоке (три участка: Восточный, Зауральский, Юго-восточный) во всех случаях более крупные шишки у черносеменных деревьев. Однако различия в весе и здесь статистически мало достоверны. При наибольшей разнице в 20% (Зауральский участок) коэффициент *t* достигает значения 2,7.

Таблица 9

Относительный вес шишки (%) у различных по окраске семян деревьев

(черносеменная «раса» принята за 100%)

Участок	Раса		
	коричневосеменная	светлосеменная	пестросеменная
Северо-западный	101	—	—
Западный	100	100	88
Южно-Уральский	103	97	103
Северо-Уральский . . .	96	130	92
Северо-восточный . . .	113	91	—
Восточный	92	98	—
Зауральский	80	100	—
Юго-восточный	95	87	82

Следовательно, некоторое улучшение условий роста черносеменных деревьев на юго-востоке не вполне доказано. Попытаемся выяснить это

другим путем. На рис. 4 и 5 показано снижение веса шишек от максимального его значения, наблюдаемого в борах сухой степи (Юго-восточный участок), до минимального на севере. При этом включен и Северо-западный участок, отличающийся от других худшими почвенно-гидрологическими условиями. Оказывается, снижение веса шишек у деревьев, различных по окраске семян, происходит не вполне одинаково. У черно-

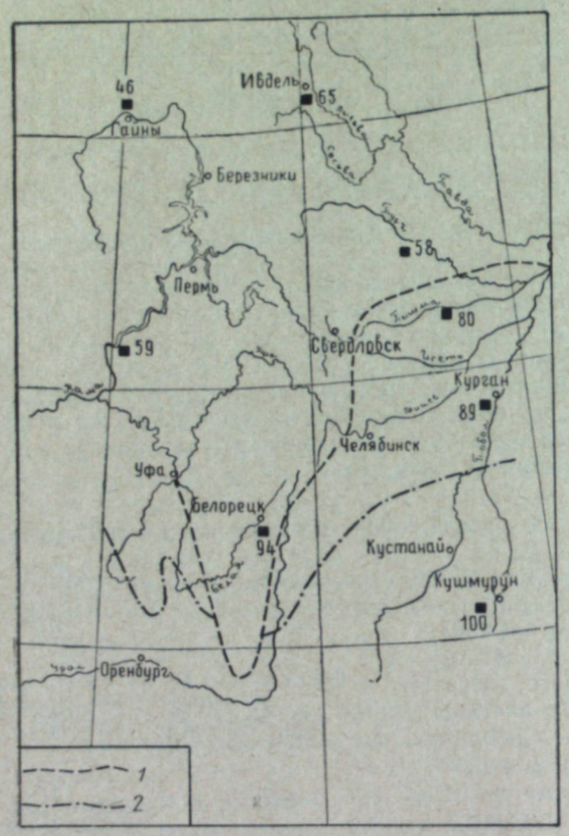


Рис. 4. Изменение среднего веса одной шишки у черносеменных деревьев в различных географических зонах. Цифры обозначают средний вес шишки (%) на опытных участках:

1 — граница между лесной зоной и лесостепью;
2 — граница между лесостепью и степной зоной (по Крашенинникову, 1951).

семенных экземпляров в лесостепной зоне (Восточный и Зауральский участки) снижение веса менее сильно выражено, чем у коричневосеменных, а в лесной (Северо-западный, Западный, Южно-Уральский, Северо-Уральский, Северо-восточный участки), наоборот, более сильно. Оптимум роста шишек черносеменной «расы» сосны как бы несколько смещен к юго-востоку по сравнению с коричневосеменной.

Что же касается светлосеменных и пестросеменных особей, то для них нет какой-либо определенной закономерности. Это объясняется отчасти и тем, что таких деревьев в насаждении мало, в связи с чем трудно получить достаточно представительный материал. Самое главное, по-видимому, заключается в том, что эта группа деревьев состоит из экземпляров, которые на самом деле относятся к различным окрасочным вариациям. Действительно, пестрыми мы называем и светлые семена с

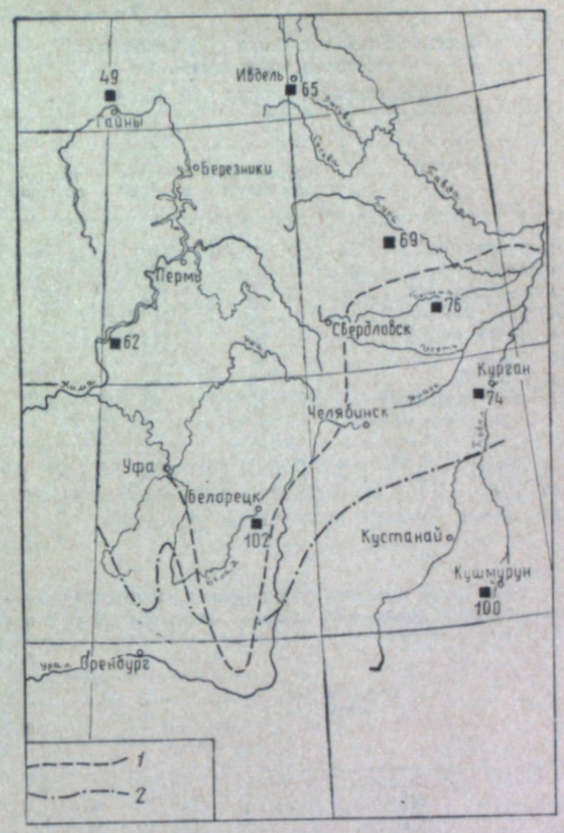


Рис. 5. Изменение среднего веса одной шишки у коричневосеменных деревьев в различных географических зонах. Обозначения см. рис. 4.

черными точками, и светло-коричневые с темными разводами, и желтоватые с темно-коричневыми пятнами. Также различны по своему генезису и светлые семена, о чем будет сказано особо.

Средний вес семян

Черносеменная и коричневосеменная «расы» в большинстве случаев не отличаются друг от друга по весу семян (табл. 10). Исключение представляют семена Зауральского участка (разница 16%, коэффициент достоверности $t=2{,}6$). Светлые семена могут быть и крупнее, и, наоборот, мельче черных или коричневых. То же самое можно сказать и о пестрых семенах. Таким образом, о зависимости веса генеративных образований от природной зоны, что было показано на примере шишек, в отношении семян говорить еще труднее. Однако изучение снижения веса семян с юго-востока на север и северо-запад подтверждает соображение

о том, что оптимальные условия плодоношения черносеменной сосны тяготеют к юго-востоку (точнее, к зоне степи и лесостепи) несколько больше, чем у коричневосеменной. Верно, по степени снижения веса

Таблица 10

Относительный вес семян (%) различных цветосеменных «рас»

(Черносеменная принята за 100%)

Участок	«Раса»		
	коричневосеменная	светлосеменная	пестросеменная
Северо-западный	98	—	—
Западный	100	121	95
Южно-Уральский	100	112	107
Северо-Уральский	103	131	113
Северо-восточный	97	81	—
Восточный	100	107	—
Зауральский	84	89	—
Юго-восточный	96	93	99

семян различия очень слабые — гораздо меньше, чем по степени снижения веса шишек (табл. 11). Иногда они вообще несущественны (Западный, Северо-западный, Северо-восточный участки).

Таблица 11

Изменение среднего веса семян и шишек (%) наиболее распространенных цветосеменных «рас» сосны в различных природно-географических зонах

«Раса»	Генеративный орган	Степь	Лесостепь		
		Участок			
		Юго-восточный	Восточный	Зауральский	Итого
Черносеменная	Шишки	100	80	89	85
	Семена	100	59	60	60
Коричневосеменная	Шишки	100	76	74	75
	Семена	100	60	53	57

«Раса»	Лесная зона					
	Участок					
	Северо-западный	Западный	Южно-Уральский	Северо-Уральский	Северо-восточный	Итого
Черносеменная	46	59	94	65	58	64
	36	49	54	48	62	50
Коричневосеменная	49	62	102	65	69	69
	37	52	57	52	63	52

Величина апофиз и количество полнозернистых семян в шишках

Определенной закономерности в изменении величины апофиз уловить не удалось (табл. 12). Изменчивость их в пределах каждой «расы» велика ($C = 20 \div 30\%$ и более). В одних случаях апофизы крупнее на шишках с черными семенами, в других — на шишках с коричневыми се-

Таблица 12

Величина апофиз (баллы) у шишек различных цветосеменных «рас»

«Раса»	Участок				
	Северо-западный	Западный	Южно-Уральский	Северо-Уральский	Восточный II
Черносеменная	3,21	3,02	2,84	2,47	3,16
Коричневосеменная	3,17	3,49	3,09	2,68	2,80
Светлосеменная	2,83	2,80	2,67	3,77	2,46

менами, в третьих — со светлыми. Достоверность различий обычно характеризуется коэффициентом $t<3$.

Обнаруженные нами различия в количестве полнозернистых семян, содержащихся в шишках различных цветосеменных «рас», не настолько велики, чтобы считать данные табл. 13 заслуживающими какого-либо

Таблица 13

Относительное количество полных семян в шишке, %

(Черносеменная «раса» принята за 100%)

Участок	«Раса»	
	коричневосеменная	светлосеменная
Северо-западный	127	100
Западный	110	106
Южно-Уральский	108	85
Северо-Уральский	95	—
Восточный	93	89
Зауральский	117	129
Юго-Восточный	97	109

обсуждения. Как отмечалось выше, варьирование этого признака очень велико, и различия в 5—10% и даже 27—29% (Северо-западный и Зауральский участки) при статистических расчетах дают очень небольшой коэффициент достоверности t.

Белые семена

Изредка попадаются деревья с семенами, не имеющими на своей оболочке пигментного слоя. По своей белой окраске они очень похожи на пустые партенокарпические семена, которые в небольшой примеси имеются почти в каждой шишке у обычных вариаций. При проращивании всхожесть таких белых («беловатых» — по нашей классификации) семян обычно не уступает всхожести темноокрашенных «рас». При анализе деревья с белыми семенами были отнесены к светлосеменной «расе». Однако они отличаются по своему происхождению от других светлосеменных деревьев, поскольку могли, по-видимому, образоваться из любой другой «расы» вследствие какого-то нарушения в обмене веществ, приведшего к потере способности синтезировать пигмент в оболочке. В этом отношении белые семена сходны с пустыми, у которых также нарушалась цепь реакций, ведущих к образованию пигмента (но уже по другой причине). Белоцветных деревьев нами было найдено всего 19. Они почти не отличаются от других по среднему весу шишек и по числу полных семян в шишке, но, как правило, имеют более тяжелые

Таблица 14

Изменчивость некоторых морфологических признаков у сосен с различной окраской крылаток (Северо-Уральский участок)

Окраска крылаток	Протяженность грубой коры		Вес шишки		Величина апофиз		Количество полных семян в шишке		Вес семени	
	C	лимиты, %	C	лимиты, г	C	лимиты, балл	C	лимиты	C	лимиты, мг
Бледная	27,3	16,2—45,6	25,8	1,90—4,45	38,2	1,5—4,5	51,2	0,5—12,2	25,0	3,02—6,31
Средняя	20,2	16,0—40,6	20,0	1,60—4,43	33,1	1—4,5	44,2	2,6—17,4	16,9	3,37—6,26
Темная	25,7	16,5—39,3	19,0	2,33—4,83	34,0	1—4,5	35,7	3,4—16,0	14,5	3,50—7,32
Вся популяция	26,8	13,8—45,6	21,6	1,60—4,83	38,0	1—4,5	47,5	0,5—17,4	17,4	3,02—7,32

семена. Из 19 деревьев повышение веса семян, по сравнению со средним, наблюдалось у 13 моделей, а снижение — только у трех.

Подводя итоги, можно отметить, что цветносеменные «расы» весьма близки между собой почти по всем изученным показателям. В пределах самой «расы» наблюдается большая индивидуальная изменчивость.

6. ВАРИАЦИИ ПО ОКРАСКЕ КРЫЛАТОК

Ввиду того, что вариации по окраске крылаток весьма разнообразны, причем между ними существует масса переходных расцветок, мы взяли для исследования три наиболее часто встречающихся типа: а) бледно- и светлоокрашенные, не имеющие полос крылатки (в дальнейшем именуются «бледные»); б) средне-коричневые, средне полосатые («средние»); в) густо-коричневые, сплошь окрашенные («темные»). Наиболее четко выделяются первый и третий варианты. Соотношение различных по окраске крылаток вариаций сосны неодинаково в разных популяциях, так же как и для цветносеменных «рас». Обычно встречается много деревьев со средне-коричневыми, а также и густо-коричневыми крылатками. В некоторых районах число последних падает. Много экземпляров имеет окраску промежуточного типа. Бледноокрашенные крылатки обычно встречаются несколько реже.

Амплитуда изменчивости некоторых морфологических признаков у различных по окраске крылаток вариации

Вариации по окраске крылаток, так же как и цветносеменные «расы», представляют собой сложные группы особей, сильно различающихся количественными показателями, которые характеризуют тот или иной признак. В табл. 14 показана изменчивость индивидуумов внутри группы (коэффициент вариации C и лимиты) для Северо-Уральского района. Как видно из таблицы, варьирование того или иного признака для всех окрасочных групп примерно одного порядка, хотя некоторые различия и существуют. Наибольшей амплитудой колебания характеризуется количество полных семян в одной шишке ($C=35\div51\%$). Велика изменчивость и по размерам апофиз ($C=33\div38\%$), а ниже всего — по среднему весу

семени ($C=14—25\%$). На Северо-Уральском участке по этому показателю, а также несколько слабее и по другим, наблюдается повышенная изменчивость деревьев с бледными крылатками.

Средний вес шишек и семян

Средний вес одной шишки и семени несколько колеблется у деревьев с различно окрашенными крылатками. При этом не обнаружено определенной закономерности. Чаще всего величина рассматриваемых признаков у деревьев с различными крылатками почти одинакова или отклонения несущественные (табл. 15).

Таблица 15

Относительный вес (%) шишек и семян у различных по окраске крылаток деревьев

(Вес шишек и семян у экземпляров с темными крылатками принят за 100%)

Участок	Окраска крылаток	
	средняя	бледная
Северо-западный	111/115	133/126
Западный	104/97	100/94
Южно-Уральский	93/103	99/114
Северо-Уральский	99/97	96/98
Восточный	109/100	115/101
Зауральский	107/97	—
Юго-восточный	82/86	89/96

Примечание. Числитель — вес шишек, знаменатель—вес семян.

По весу шишек заметные отклонения имеются лишь в трех случаях — для бледных крылаток на Северо-западном и Восточном участках (превышение по сравнению с темными крылатками на 15—33%) и для средних на Юго-восточном участке (уменьшение на 18%). Коэффициенты достоверности, однако, меньше 3,0 и колеблются от 1,9 до 2,7.

По весу семян большие отклонения наблюдаются в четырех случаях — для бледных крылаток на Северо-западном и Южно-Уральском участках (превышение на 14—26%) и для средних на участках Северо-западном (превышение на 15%) и Юго-восточном (уменьшение на 14%). И в этом случае коэффициенты достоверности $t<3{,}0$ (1,4—2,4).

Количество полнозернистых семян в шишке

Этот признак очень сильно варьирует. Поэтому наши данные не позволяют с достоверностью судить о его динамике (табл. 16). Различия в 3—10 и даже 15—17% не могут считаться существенными при большой амплитуде колебания признака. Заслуживают внимания поэтому лишь два случая — значительное возрастание (на 29%) количества семян у деревьев с бледно-окрашенными крылатками в Западном районе и очень сильное уменьшение (в 2 раза) у деревьев со средними и бледными крылатками в Юго-восточном районе. Коэффициент достоверности в первом случае 1,5, а во втором 1,7—2,3. На остальных участках колебания невелики и достоверность незначительна (обычно $t<1$, редко достигает 1,2).

Таблица 16

Относительное количество полнозернистых семян в шишке, %

(Количество семян у экземпляров с темными крылатками принято за 100%)

Участок	Окраска крылаток	
	средняя	бледная
Северо-западный	103	94
Западный	117	129
Южно-Уральский	105	95
Северо-Уральский	92	82
Восточный	83	110
Зауральский	95	89
Юго-восточный	48	57

Таким образом, зависимость между морфологическими особенностями шишек и семян, с одной стороны, и окраской крылаток — с другой, во

многих случаях мало достоверна. Закономерности этой связи пока трудно объяснимы.

7. ВЗАИМОСВЯЗЬ ОКРАСКИ ШИШЕК, СЕМЯН И КРЫЛАТОК. «ЧИСТЫЕ ЛИНИИ»

В природе часто встречается повышенное содержание пигмента одновременно во многих органах растения. Таковы, например, краснолистные формы некоторых видов. У них антоцианы накапливаются в повышенном количестве как в листьях, так, нередко, и в лепестках цветков, в плодах и т. д. С другой стороны, существуют альбиносные расы, в органах которых пигмента гораздо меньше, чем у обычной формы. Как показали исследования Корренса (Correns 1909, 1919), Баура (Baur, 1910), Любименко и Паламарчука (1916), Дальгрена (Dahlgren, 1921), Ноака (Noack, 1924) и других, проведенные главным образом с декоративными травянистыми растениями, тип окраски наследуется, хотя в потомстве и приходит расщепление. У сосны альбиносные мутации описали Эйхе (Eiche, 1955) и Густафссон (Gustafsson, 1960). Можно предположить, что у сосны существуют окрасочные вариации и расы, которые характеризуются повышенным содержанием пигмента во всех генеративных органах — шишках, семенах и крылатках. И, наоборот, могут быть окрасочные вариации с пониженным содержанием пигментов в этих органах.

Мы не включаем сюда вариации по женским и мужским колоскам, которые можно наблюдать лишь в период цветения сосны. Дело в том, что они представляют явление несколько иного порядка. Их окраска обусловливается, в основном, другими пигментами, притом существующими в растении короткое время. Как известно, в период цветения в мужских и женских шишках накапливается или хлорофилл (зеленошишечные и зеленопыльниковые формы), или красный антоциан (красношишечные и краснопыльниковые формы). В семенах же сосны присутствуют малоизученные черные и коричневые пигменты, а окраска крылаток обусловливается той или иной интенсивностью коричневого пигмента. Такого же типа окраску дает и пигмент коричневых шишек.

Итак, теоретически могут существовать вариации сосны с повышенной и ослабленной пигментацией генеративных органов. Назовем их условно «чистыми линиями». Однако для доказательства существования «чистых линий» необходимо установить наличие в природе корреляции между окраской шишек, семян и крылаток, если таковая имеется.

Вариации с повышенной пигментацией шишек, семян и крылаток

Рассмотрим изменчивость окраски семян и крылаток у коричневых шишек. В табл. 17 включены только шишки, имеющие яркую коричневую окраску. Образцы, у которых коричневый оттенок присутствует в виде пятен на основном фоне другого типа, здесь не учтены. Весь имеющийся материал (37 деревьев) представлен в табл. 18.

Процент сильно пигментированных экземпляров у коричневошишечной сосны значительно больше, чем у деревьев с обычной окраской шишек. Более ясно это выражено в отношении крылаток, чем семян. Процент деревьев, имеющих одновременно повышенную пигментацию семян и крылаток, то есть «чистых линий», у коричневошишечной сосны очень высок — более 50% всех экземпляров, тогда как у популяции в целом он не превышает 21, а обычно составляет около 10—12%. Таким образом, существует взаимосвязь между пигментацией шишек, семян и крылаток. Однако вследствие перекрестного опыления она часто нарушается. Возможно, влияют и другие причины, обусловливающие изменение окраски тех или иных органов. Так, на участке Восточном I совершенно нет настоящих коричневошишечных деревьев (имеются лишь экземпляры с шишками красноватого оттенка). Однако здесь наблюдается по-

Таблица 17

Окраска семян и крылаток у деревьев с коричневыми шишками

Участок	№ образца	Окраска семян	Окраска крылаток
Северо-западный	9	Черная	Густо-коричневая, сильно полосатая
	15	Черно-коричневая	Густо-коричневая, сплошная
	77	Черная	
	96	Коричневая	
	101	Черная	
Западный	34	Черно-коричневая	Густо-коричневая, сплошная
	43	Темно-коричневая	Светло-коричневая, средне полосатая
	96	Черная	Густо-коричневая, сплошная
	d	Темно-коричневая	Средне-коричневая, средне полосатая
Южно-Уральский	2, 13	Черная	Густо-коричневая, сплошная
	41	Черно-коричневая	
	51	Черная	Средне-коричневая, средне полосатая
	60	Черно-коричневая	Густо-коричневая, сплошная
	62	Черная	
Северо-Уральский	12-$Г_1$	Черная	Средне-коричневая, сплошная
	39-$Г_1$	Светло-коричневая	Светло-коричневая, сильно полосатая
	57-$Г_1$	Черная	Густо-коричневая, сплошная
	28-$Г_2$	Темно-серая	Светло-коричневая, средне полосатая
	36-$Г_2$	Черная	
	27-$Г_2$	Серо-коричневая	Светло-коричневая, сильно полосатая
Северо-восточный	50	Палевая	Густо-коричневая, сплошная
	60	Серая	
	75	Коричневая	Средне-коричневая, сплошная
	92	Черно-коричневая	
Восточный	87-$Е_2$	Черная	Густо-коричневая сплошная
	2-$Е_3$		Густо-коричневая, сильно полосатая
	23-$Е_3$		
	36-$Е_3$	Серая	Светло-коричневая, сплошная
	40-$Е_3$	Темно-серая	Густо-коричневая, сильно полосатая
Зауральский	23, 29	Черная	Густо-коричневая, сплошная
			Средне-коричневая, сплошная
Юго-восточный	42	Черная	Густо-коричневая, сильно полосатая
	45	Серая	Бледная, без полос
	92	Темно-коричневая	Густо-коричневая, сплошная
	94	Черная	
	95	Темно-серая	

Таблица 18

Распределение сильно пигментированных экземпляров у коричневошишечной вариации по сравнению с основной массой особей популяции сосны, %

Группы с повышенным содержанием черного и коричневого пигмента	Среди коричневошишечных особей	Среди всей массы популяции в различных географических районах Урала
А. В семенах	70,3	42—72
Б. В крылатках	64,8	9—34
В. Одновременно в семенах и крылатках	51,4	4—21

вышенное количество (21%) экземпляров с сильно пигментированными семенами и крылатками.

Что касается морфологических показателей «чистолинейных» деревьев, то имеющиеся в нашем распоряжении данные не позволяют более глубоко осветить этот вопрос. Можно лишь отметить, что средний вес одной шишки с «чистолинейного» экземпляра на юге и юго-востоке Урала обычно немного превышал средний вес шишек других деревьев. В более северных районах чаще наблюдалась противоположная картина. Та же самая закономерность установлена и для полнозернистых семян в шишке. Но эти данные пока носят предварительный характер.

Вариации с повышенной пигментацией семян и крылаток

Как известно, коричневошишечная сосна встречается очень редко, в то время как индивидуумы с темными крылатками и семенами попадаются повсюду. Проследим взаимозависимость окраски семян и крылаток, поскольку для изучения этой корреляции имеется более значительный материал. В табл. 19 показана доля участия в популяциях

Таблица 19

Деревья с сильно пигментированными крылатками в различных районах Урала

Участок	Количество деревьев с темными крылатками, %			Достоверность разницы долей t_d
	по всей популяции	в группе с сильно пигментированными семенами *	разница	
Северо-западный	34,3	36,1	+1,8	0,3
Западный	23,0	26,5	+3,5	0,5
Южно-Уральский	24,8	22,7	—2,1	0,3
Северо-Уральский				
I	20,2	16,1	—4,1	0,7
II	26,0	15,6	—10,4	1,2
Северо-восточный	18,8	14,0	—4,8	0,8
Восточный				
I	25,5	33,9	+8,4	1,2
II	13,9	9,5	—4,4	0,8
Зауральский	7,3	24,0	+16,7	1,7
Юго-восточный	8,6	8,9	+0,3	0,2

* Взяты деревья с черными, черно-коричневыми и темно-коричневыми семенами.

деревьев с темной окраской крылаток. Для того, чтобы установить корреляцию семян и крылаток, дается процент темнокрылых особей отдельно во всей популяции и только у деревьев с сильно пигментированными семенами. Сравнение этих двух величин позволяет уточнить взаимосвязь рассматриваемых двух признаков. Такой же прием был использован и в табл. 18.

Различия в соотношении темнокрылых особей во всей популяции и у пигментированных групп обычно невелики — до 5%. Они совершенно несущественны, о чем свидетельствует и очень низкое значение t_d (0,2—0,8), вычисленное для разностей долей по отдельным районам исследования. Метод расчета ошибки доли и ошибки разности долей производился по Е. К. Меркурьевой (1963).

В двух случаях различия несколько усиливаются: в Северо-восточном участке II у деревьев с сильно пигментированными семенами наблюдается пониженная доля темнокрылых экземпляров, а в Восточном I, наоборот, повышенная. Однако достоверность различий невелика

(t_d=1,2). Кроме того, в том же районе, но на другом участке (Восточный II) может наблюдаться противоположная корреляция между окраской семян и крылаток. Наконец, в Зауральском участке наблюдается еще более резкое повышение количества деревьев с сильно пигментированными крылатками в группе темноокрашенных семян. Коэффициент t_d здесь повышается до 1,7, но все еще остается меньше 3,0. Следовательно, корреляция между рассматриваемыми двумя признаками почти отсутствует, в противоположность предыдущему случаю с одновременной тройственной корреляцией. При включении в вариационные ряды, кроме коричневошишечных, также деревьев с шишками серо-зеленой, светлой и другой окраски, связь, установленная в отношении пигментации генеративных органов, теряется. В лесу можно встретить деревья с черными семенами и очень светлыми крылатками и, наоборот, с белыми или светло-серыми семенами и густо окрашенными темными крылатками. Сочетания бывают самые разнообразные.

Вариации с ослабленной пигментацией семян и крылаток

Наиболее светлые из этих вариаций — альбиносы, у которых по неизвестной причине не образуется пигмента в семенах или крылатках, или одновременно в тех и других. Встречаются они очень редко. Семена в этом случае беловатые, а крылатки — очень бледные. Гораздо чаще встречаются экземпляры с сильно ослабленной пигментацией (табл. 20).

Таблица 20

Доля участия деревьев с ослабленной пигментацией крылаток в различных районах Урала

Участок	Количество деревьев со светлыми крылатками, %			Достоверность разницы долей t_d
	во всей популяции	в группе светлосеменных деревьев	разница	
Северо-западный	3,0	33,3	+30,3	1,1
Западный	13,3	0	—13,3	4,1 *
Южно-Уральский	8,7	16,7	+8,0	0,7
Северо-Уральский:				
I	14,4	33,3	+18,9	0,7
II	3,9	0	—3,9	1,8 *
Северо-восточный	15,0	25,0	+10,0	0,5
Восточный:				
I	8,1	33,3	+25,2	0,9
II	14,8	0	—14,8	4,0 *
Зауральский	7,3	0	—7,3	2,0 *
Юго-восточный	21,5	42,9	+21,4	1,1

* Достоверность доли светлокрылых деревьев по всей популяции.

Семена у них — желтовато-белые, светло-серые и серые, крылатки — бледные. Рассматривая первую группу (то есть альбиносы) как ярко выраженную стадию второй группы, мы объединили их для анализа вместе. Корреляцию окрасок изучали так же, как и для темноокрашенных вариаций. Отчетливо выраженной закономерности в распределении светлокрылых деревьев не установлено. Светлые крылатки в одних географических популяциях могут чаще встречаться в совокупности со светлыми семенами, а в других — с темными, причем это возможно даже и в одном районе (Восточный I и II). Правда, светлая окраска

несколько чаще (в шести случаях из 10) связана со светлой окраской семян. И абсолютные величины различий соотношений особей популяции также велики (до 25—30%), что, казалось бы, говорит о наличии взаимосвязи между бледноокрашенными крылатками и светлыми семенами. Однако степень этой связи, устанавливаемая по достоверности разницы долей, очень слабая (t_d=0,5—1,1), что обусловлено в известной мере чрезвычайно редкой встречаемостью светлосеменных деревьев.

В тех районах или участках, где наблюдается противоположное соотношение светлокрылых деревьев (разница имеет знак минус), величина различий меньше (до 13—15%). При этом всегда отсутствуют случаи «сцепления» признаков светлой окраски семян и крылаток; в группе светлосеменных деревьев нет экземпляров со слабо пигментированными семенами. Данные табл. 20 противоречивы и свидетельствуют о возможности двух противоположных тенденций в сочетании типов пигментации семян и крылаток. С одной стороны, могут часто встречаться случаи соединения на одном дереве светлых крылаток со светлыми семенами (Северо-западный, Восточный, Юго-восточный участки), а с другой, наоборот,— случаи повышенной возможности сочетания светлых семян с темными и средними крылатками (Западный, Восточный I участки).

8. ВАРИАЦИИ ПО ОКРАСКЕ ПЫЛЬНИКОВ И МОЛОДЫХ ЖЕНСКИХ ШИШЕК. ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ С ДРУГИМИ ОКРАСОЧНЫМИ ВАРИАЦИЯМИ

Как уже отмечалось выше, по окраске микро- и макроспорангиев у сосны можно выделить две основные вариации — красноцветную и зеленоцветную, а для молодых женских шишек также промежуточную, приближающуюся иногда или к первой или ко второй. Эти вариации существуют короткое время, особенно пыльниковые шишки, которые уже в начале июня рассыпают свое содержимое.

В связи с довольно ярким расчленением молодых генеративных органов на параллельные вариации можно, казалось бы, ожидать совпадения типа окраски мужских и женских образований на одном дереве.

Результаты наблюдений за 32 деревьями на Уктусских горах, продуцировавшими одновременно как мужские, так и женские шишки, представлены в табл. 21. В районе работ более распространена зеленая окраска молодых шишек. Число совпадений, когда и мужские, и женские «цветки» имеют одинаковую окраску, составило всего 10 случаев из 32 (8 для зеленоцветных и 2 для красноцветных вариаций). Число

Таблица 21

Взаимосвязь окраски мужских и молодых женских шишек

	Окраска	♀			Всего
		Зеленая	Красная	Промежуточная	
♂	Зеленая	8	5	6	19
	Красная	2	2	8	12
	Промежуточная	—	—	1	1
Всего		10	7	15	32

явных несовпадений, когда красная окраска совмещается с зеленой у противоположного пола, составило 7 случаев (5 и 2, см. табл. 21).

И, наконец, наиболее часто (14 раз) встречаются случаи взаимосвязи зеленой или красной окраски одного пола с промежуточной — у другого. Все цифры достаточно достоверны (t равно 2,8; 3,8 и 5,0). Эти данные свидетельствуют о том, что вероятность встречаемости совпадений и несовпадений примерно одинакова. Действительно, вероятность совпадения окраски равна 0,31 (10 : 32), несовпадения 0,22 (7 : 32) и смешанных случаев 0,47 (15 : 32), что составляет величину, близкую к суммарной вероятности совпадений и несовпадений (0,53).

При более детальном анализе выясняется и другое обстоятельство. В группе зеленопыльниковых деревьев вероятность совпадения достигает 0,41 (достоверность доли 3,5), а в группе краснопыльниковых 0,17 (достоверность доли 1,6). Достоверность различия, однако, мала (t_d=1,5) в связи с недостаточным материалом по группе краснопыльниковых деревьев. Можно лишь отметить, что на Уктусском участке наблюдается некоторая тенденция «сцепления» признаков зеленой окраски: у зеленопыльниковых вариаций молодые женские шишки окрашены в зеленый цвет чаще, чем у краснопыльниковых — в красный. Красные пыльники чаще совмещаются с женскими шишками промежуточной окраски. На общем же фоне распределения в популяции окрасочных вариаций вероятность совпадения окраски мужских и женских органов сосны весьма незначительна. Можно почти с одинаковым шансом на успех встретить случаи совпадения окраски и, наоборот, резкого несовпадения или вариант, когда зеленые или красные шишки одного пола соединены на одном дереве с «цветками» противоположного пола, имеющими промежуточную окраску.

С тех же деревьев, на которых изучалась окраска «цветков», были собраны семена. Их сопоставление с вариациями по окраске пыльников и молодых шишек дало следующие результаты (табл. 22). Во всех цве-

Таблица 22

Распределение деревьев по окраске семян в зависимости от окраски пыльников и молодых шишек

Тип цветка	Окраска цветка	Количество деревьев с окраской семян:							Всего
		черной	черно-коричневой	темно-коричневой	коричневой	серо-коричневой	светлой	пестрой	
♂	Зеленая	3	2	2	6	4	2	2	21
	Красная	3	3	1	2	0	1	2	12
♀	Зеленая	2	2	0	1	0	0	1	6
	Красная	0	0	1	5	0	1	0	7

товых группах (кроме красноцветных ♀) имеются семена многих оттенков — от светлых до черных. Однако наблюдаются некоторые различия в преобладании деревьев с той или иной окраской семян. У красноцветных женских и зеленоцветных мужских шишек чаще всего встречаются коричневые семена. У зеленоцветных женских и красноцветных мужских шишек преобладают черные и черно-коричневые семена. Однако расчеты, произведенные по методу вычисления ошибок разности долей их сравнения, показали слабую достоверность этих различий. Коэффициент t_d колеблется от 0,8 до 1,5 для цветнопыльниковых вариаций и до 2,5 — для вариаций женских шишек.

Еще меньше различия для цветнопыльниковых вариаций по размерам пыльцы (табл. 23). Таким образом, корреляции в окраске органов весьма условны и для рассматриваемых вариаций сосны.

Таблица 23

Абсолютная величина размерных показателей у различных по окраске пыльников вариаций, *мк*

Окраска пыльников	Средние размеры пыльцевого зерна					Отношения			
	общая длина L	длина тела A	высота тела B	воздушный мешок: длина C	воздушный мешок: высота D	$\frac{A}{L}$	$\frac{B}{L}$	$\frac{A}{B}$	$\frac{C+D}{A+B}$
Зеленая	68,8	46,5	36,7	23,3	29,9	0,68	0,53	1,27	0,64
Красная	66,7	45,8	35,9	22,7	29,2	0,69	0,54	1,26	0,64

9. НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изменчивость окраски генеративных органов

Вопрос о константности такого признака, как окраска генеративных органов сосны, на основании приведенного материала решается положительно. Действительно, каждый индивидуум имеет свою характерную окраску пыльника, молодой шишки, зрелой шишки, семени или крылатки. Это положение соблюдается при наличии огромной множественности органов у древесного растения. Каждый из многих сотен пыльников, каждое из тысяч семян, имеющихся на дереве, имеет окраску, характерную для данного индивидуума. Отклонения бывают крайне редко. Такую индивидуальность дерево, в принципе, сохраняет в течение всей жизни из года в год. Правда, у всех генеративных органов, притом для каждого типа в различной степени, ежегодно может сменяться цветовой оттенок и яркость окраски при сохранении неизменного общего фона. Это выражено сильнее для окраски шишек, крылаток и пыльников и слабее в отношении окраски семян. В какой-то мере это коррелирует и с величиной изменчивости других морфологических показателей этих же органов. Так, у семени всегда наблюдается наименьшая амплитуда колебаний веса по сравнению с весом шишек. В связи с этим, при изучении внутривидовой изменчивости сосны наибольшее внимание следует уделять семенам, поскольку их признаки более постоянны.

Весьма интересно и следующее обстоятельство. Окраска молодых генеративных образований — мужских и женских шишек первого месяца жизни — носит альтернативный характер: она может быть или зеленой, или красноватой. Мы не считаем самостоятельной промежуточную вариацию, которая практически образована смешением альтернативных признаков. По окраске пыльников и молодых женских шишек изменчивость сосны обыкновенной соответствует изменчивости других хвойных видов из семейства *Pinaceae*. Как известно, зелено- и красноцветные весенние формы есть у видов *Picea* и *Larix*. В этом отношении можно говорить о распространении закона параллельной изменчивости, или «закона гомологических рядов» (Вавилов, 1933), на указанный признак. Что же касается семян и зрелых шишек, то их окраска относится к признакам полигенного характера. Действительно, существует весьма значительная гамма окрасок этих органов. Пока мы затрудняемся сопоставить варьирование этого признака у сосны обыкновенной с изменчивостью других видов. В частности, для семян сходные по окраске вариации встречаются у многих растений, далеких в систематическом отношении от хвойных покрытосеменных.

И, наконец, характерным и отличающимся от предыдущих признаков является окраска крылаток. Ее нельзя отнести ни к альтернативным, ни к полигенным признакам. Окраска крылаток определяется интенсивностью и мозаичностью распределения одного основного пигмента. Иногда лишь примешивается некоторая синеватость тона. В принципе к этому же типу окраски близка окраска крылаток пихты сибирской. Вообще же мозаичность и интенсивность определяют окраску многих других органов у растений из различных таксономических групп.

Таким образом, окраска генеративных органов весьма многообразна и с точки зрения ее генезиса. Поэтому и подход к оценке корреляций в системе окрасочных вариаций должен быть неодинаковым в зависимости от типа последних.

Другим важным выводом является существование одних и тех же окрасочных вариаций в самых различных природно-климатических зонах — степи, лесостепи и тайге. На пространстве, разделенном многими сотнями километров, встречается, в основном, лишь один и тот же набор вариаций в окраске семян, шишек, крылаток и пыльников. Конечно, есть известные нюансы в тонах, различно и процентное соотношение тех или иных вариаций, но основные типы их одни и те же в тайге на севере Пермской области, в сухой степи Казахстана, в горах Башкирии и предгорьях Северного Урала. С одной стороны, это говорит об ограниченности амплитуды изменения окраски, с другой — данное обстоятельство свидетельствует о достаточно прочной закрепленности признаков, определяющих окраску генеративных органов, в генотипе растения при отсутствии прямой непосредственной зависимости от воздействия внешней среды. Действительно, если бы отсутствовала возможность генотипической закрепленности, то при непосредственном воздействии факторов среды на генотип естественный отбор способствовал бы выработке географических рас, различающихся по окраске генеративных органов. Верно, осуществлению этого сильно препятствовало бы перекрестное опыление, непрерывно происходящее между особями различных групп не только в пределах популяции, но, возможно, и в более широком масштабе. Однако последнее утверждение пока еще нуждается в доказательстве, а насыщение местной популяции пыльцой из других районов чаще всего не может создать в потомстве численного превосходства пришельца.

Корреляция признаков

При детальном изучении вариаций по окраске генеративных органов в широком географическом плане выяснилось, что взаимосвязи признаков весьма неясны и не так просты, как их представляли многие исследователи. Мы не установили пока наличия отчетливой морфологической обособленности цветносеменных «рас». Между ними не оказалось существенных различий по изученным вегетативным и генеративным органам. Каждая из этих «рас», в свою очередь, представляет весьма сложную группу, изменчивость в пределах которой обычно не меньше, чем во всей популяции.

Одновременно нами обнаружена некоторая тенденция к ухудшению плодоношения черносеменной вариации по сравнению с коричневосеменной по мере удаления на северо-запад, или, точнее, от степной зоны к таежной. Дополнительные исследования помогут уточнить, является ли черносеменная сосна несколько более южной формой или получен-

ные нами данные представляют лишь отражение некоторой более сложной зависимости или даже результат случайного совпадения. Во всяком случае, мы не можем категорически утверждать, как многие авторы, что черносеменная «раса» резко отличается от других. Точно так же обстоит дело и с коричневошишечной сосной. В противоположность данным ряда исследований о больших отличиях этой вариации от других, мы нашли некоторые отклонения лишь по числу семян в шишках, что, кстати говоря, является весьма важной особенностью, играющей значительную роль в эволюции растений. Для выяснения положения коричневошишечной вариации сосны в системе вида необходимо иметь в виду ее редкую встречаемость в популяции. Еще более редко, единично, можно найти сильно пигментированную вариацию сосны («чистую линию») с коричневыми шишками, темными семенами и темными крылатками. Редко встречаются и экземпляры, в которых объединена повышенная пигментация по двум признакам — семенам и крылаткам. Если для «чистой линии» взаимосвязь признаков, определяющих более темную окраску, выражена хорошо, хотя эти особи и встречаются крайне редко, то для второго варианта (темные семена + темные крылатки) взаимосвязь признаков почти не обнаруживается. И это наблюдается на общем фоне широкого распространения темных семян и темных крылаток в популяции. Рассматриваемые признаки встречаются при этом так же часто раздельно, как и в совокупности на одном растении. Это наводит на мысль о том, что когда-то могла существовать (или в каком-либо географическом районе существует и теперь) коррелирующая система, объединяющая особенности повышенной пигментации в различных генеративных органах, а также и другие признаки. Затем эта система распалась, и признаки стали дефилировать в популяции зачастую вне корреляции друг с другом. Сохранились лишь обломки этой коррелирующей системы в виде «чистых линий». Соколовский (*Sokolowski*, 1931) фактически пришел к аналогичному выводу и считает, что некогда существовали две разновидности сосны: одна со светлыми, другая с темноокрашенными семенами и крылатками. То же самое, вероятно, могло происходить и с другими качественными особенностями сосны обыкновенной — окраской макро- и микроспорангиев, цветносеменными «расами» — черносеменной, пестросеменной, коричневосеменной и т. д. Исключение, по-видимому, представляет светлосеменная (вернее, белосеменная) «раса», являющаяся мутацией альбиносного типа, появляющейся в различных популяциях при соответствующих условиях.

Все вариации сосны по окраске генеративных органов характеризуются пониженной степенью достоверности связи между собой и с другими морфологическими признаками, что заставляет предполагать исчезновение коррелирующих систем.

Не вдаваясь далее в область предположений, заметим лишь еще раз, что окрасочные вариации не имеют обычно ясно выраженных морфологических особенностей, которые им приписываются. Установление последних нередко обусловлено методическими приемами при сборе материала.

Окрасочные вариации и структура популяций

Наши данные о вариациях сосны были получены в различных географических районах. Пробные площади отделены друг от друга сотнями километров, а расположены они в разных почвенно-климатических зонах, характеризующихся неодинаковыми условиями солнечной радиации, увлажнения, плодородия почв. Для сравнения заложены и участки

в пределах одной зоны и подзоны в непосредственной близости друг от друга.

При оценке корреляций, существующих между вариациями по окраске и другими морфологическими признаками, мы изучали эти связи отдельно на каждой пробной площади. Этот прием позволил более правильно оценить индивидуальную изменчивость с учетом ее географических закономерностей.

Рассматривая коррелятивные связи в каждом участке, мы установили, как уже отмечено выше, некоторый их сдвиг в направлении юго-восток — северо-запад, или степь — тайга. Однако этот сдвиг происходит на фоне очень резкой изменчивости в пределах района исследования и даже в пределах пробной площади. Здесь нужно отметить два обстоятельства. Во-первых, изменчивость по многим признакам настолько велика, что она стирает намечающуюся слабую географическую закономерность. При менее детальном подходе последнюю вообще бывает трудно заметить. По ряду же признаков географической (вернее, климатической) направленности не существует вообще.

Во-вторых, на каждой пробной площади по некоторым признакам, характеризующим окраску генеративных органов, наблюдается существование корреляций различной степени и неодинаковой направленности. Так, на участке Восточном I имеется некоторая связь в пигментации темноокрашенных семян и крылаток, а на расположенном вблизи участке Восточном II этой связи уже не наблюдается. В отдельных районах существует связь между темноокрашенными семенами и средним весом семян или шишек. Среди черносеменной «расы» в этом случае чаще встречаются экземпляры с более тяжелыми шишками или семенами. В других районах, или в том же районе, но на другом участке, наоборот, тяжелосеменные индивидуумы обычно присутствуют в составе коричневосеменной или светлосеменной «расы». На Северо-Уральском I участке связаны признаки, определяющие слабую пигментацию семян и крылаток, а на соседнем Северо-Уральском II участке такой связи нет. Эти примеры наводят на мысль о том, что в каждом участке, в местной популяции существует своя коррелирующая система признаков по линии окрасочных вариаций. Если это так, то и исследование взаимосвязи признаков можно осуществлять лишь на основе изучения каждой конкретной популяции, а затем синтеза этих данных. Следовательно, основа исследования индивидуальной изменчивости и вариаций, связанных с окраской генеративных органов,— анализ структуры местной популяции. Забвение этого принципа влечет за собою ряд существенных промахов в оценке особенностей окрасочных вариаций как со стороны их морфологии, так, возможно, и со стороны некоторых биологических свойств.

В связи с этим большое значение приобретает применение методов исследования популяций, успешно разрабатываемых в нашей стране Е. Н. Синской (Синская, 1961, 1962), К. М. Завадским (Завадский и др., 1962) и их учениками на травянистых растениях. Изучение многолетних древесных растений, тем более перекрестноопыляющихся, какими являются большинство наших пород-лесообразователей, требует создания новых методов исследования и новых подходов к проблеме популяции.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П. Климат СССР. М., Изд-во МГУ, 1956.

Антипин П. В. Опыты с посевами семян сосны в питомнике.— Сб. статей Казанского ин-та с. х-ва и лесоводства, 1927, вып. 7.

Арнольд Ф. К. Русский лес, ч. II. Спб., Изд. А. Ф. Маркса, 1891.

Бондарцев А. С. Шкала цветов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.

Бушмен. Еще из Яманского леса.— Лесопром. вестн., 1902, № 21.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.—Л., Сельхозгиз, 1933.

Василевская Л. С. Изменчивость морфологических признаков шишек и семян у сосны обыкновенной.— Ботаника, вып. V. Минск, Изд-во АН БССР, 1963.

Вольф Л. А. Декоративные кустарники и деревья для садов и парков. Пг., Изд. А. Ф. Девриена, 1915.

Гаврись В. П. Многоформенность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.— Лесное хоз., 1938, № 1.

Грибанов Л. Н. Семена сосны из ленточных бортов Обь-Иртышского междуречья.— Тр. Казахского науч-исслед. ин-та лесного хоз., 1959, т. 2.

Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.

Егоров Н. Н. К вопросу о семяношении сосны в ленточных борах.— Тр. Лебяженской ЗЛОС, вып. 1. Свердловск — М., Гослестехиздат, 1934.

Завадский К. М., А. М. Горобец, Л. Е. Ходьков, Л. Н. Хахина. Некоторые результаты изучения популяций высших растений.— Вопр. эксперим. биологии. Тр. Петергофского биол. ин-та [illegible], 1962, № 19.

Князев В. П. Изменчивость морфологических признаков шишек и семян деревьев сосны обыкновенной, выросших в однородных природных условиях в связи с посевными качествами семян. Автореф. дисс., Архангельск, 1964.

Кобранов Н. П. О цветосеменных расах обыкновенной сосны.— Лесопром. вестн., 1914, № 25.

Козубов Г. М. О краснолыльниковой форме сосны обыкновенной.— Бот. ж., 1962а, № 2.

Козубов Г. М. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове. Автореф. канд. дисс. Л., 1962 б (Бот. ин-т АН СССР).

Колесников А. И. Декоративные формы древесных пород. М., Изд. М.-ва коммун. х-ва РСФСР, 1958.

Колесников Б. П. Естественноисторическое районирование лесов (на примере Урала).— Вопр. лесоведения и лесоводства. Докл. на V мировом лесном конгрессе. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Комар И. В. Урал. Экономико-географическая характеристика. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Кондратюк Е. Н. Дикоростучі хвойні України. Киев, изд-во АН УССР, 1960.

Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов.— Зап. АН по физ.-матем. отдел., 1899, т. 9, № 2.

Крашенинников И. М. и С. Е. Кучеровская-Рожанец. Растительность Башкирской АССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Крашенинников И. М. Физико-географические районы Южного Урала. Географические работы. М., Гос. изд-во географ. лит., 1951.

Курдиани С. З. Деление *Pinus silvestris* L. на расы.— Леспром. вестн., 1908, № 26.

Лигачев И. Н. Изменчивость морфологических признаков и некоторых биоэкологических свойств сосны обыкновенной в пределах Бурят-Монгольской АССР. М., Изд-во Ин-та леса АН СССР, 1957.

Литвинов Д. И. Список растений гербария русской флоры.— Бот. музей Росс. Акад. наук. 1922, кн. VIII.

Любименко В. Н. и А. И. Паламарчук. Количество хлорофилла как наследственный признак.— Тр. Бюро по прикладной ботанике, 1916, № 9.

Любименко В. Н. и В. А. Бриллиант. Окраска растений.— Растительные пигменты. Л., Госиздат, 1924.

Мамаев С. А. Исследование роста и развития сосны в связи с задачами лесного семеноводства. Дисс. Моск. с.-х. Акад. им. К. А. Тимирязева, 1956.

Мамаев С. А. Формовое разнообразие сосны по семенам и шишкам в лесах Мещерской низменности.— Докл. ТСХА, 1959, вып. 40.

Мамаев С. А. Грубокорая сосна в лесах Пермской области.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 43.

Меркурьева Е. К. Основы биометрии. М., Изд-во МГУ, 1963.

Мичурин И. В. Собрание сочинений, т. I—IV. М., Сельхозгиз, 1948.

Некрасова Т. П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus*.— Бот. ж. 1959, т. 44, № 7.

Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960.

Носков В. И. Изменчивость потомств отдельных деревьев сосны и возможности использования ее в целях повышения продуктивности лесокультур.— Тезисы докл. науч. конф. ВЛТИ по итогам науч.-исслед. работы за 1960 г. Воронеж, 1961.

Орлова В. М. Посевные качества семян сосны обыкновенной в зависимости от условий местопроизрастания и индивидуальных особенностей материнских деревьев.— Реферативно-тезисный сборник научно-технической конференции Брянского лесохозяйственного института за 1955 г. Брянск, 1956.

Петров С. А. Биологические основы организации лесосеменного хозяйства в степных борах Северного Казахстана. Автореф. дисс. Алма-Ата, 1962 (Казахский с.-х. ин-т).

Правдин Л. Ф. Сосна ленточных боров Западной Сибири.— Работы по лесоведению. Тр. Ин-та леса АН СССР, 1958, т. 36.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., Изд-во «Наука», 1964.

Проблемы повышения продуктивности лесов, т. 3. Введение в леса быстрорастущих и хозяйственно-ценных древесных пород. Под ред. Л. Ф. Правдина. М.—Л., Гослесбумиздат, 1960.

Проказин Е. П. Смолопродуктивные формы сосны обыкновенной.— Лесное хоз., 1958, № 4.

Рыжков В. Л. Мутации и болезни хлорофиллового зерна. М.—Л., Сельхозгиз, 1933.

Синская Е. Н. Проблема популяций у высших растений.— Тр. ВИР, 1961, вып. 1; 1963, вып. 2.

Старченко И. И. Сортировка сосновых шишек — важное мероприятие.— Лесное хоз., 1957, № 12.

Технерядов А. В. Естественное возобновление сосны в Нарузумском бору Кустанайской области.— Тр. Казахского научно-исслед. ин-та лесного хоз., 1959, т. 2.

Тольский А. П. Выращивание сосны в питомниках степной полосы России. М., Госиздат, 1921.

Филонов К. П. Очерк сезонного развития природы Башкирского заповедника.— Тр. Башк. гос. заповедника, 1963, вып. 2.

Флора СССР, т. I—XXX. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1934—1964.

Шахов А. А. О типах развития растений в процессе исторического приспособления к засушливым условиям.— Растение и среда, т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.

Bailey L. H. The Standard Cyclopedia of Horticulture, v. I, II, III. N. Y. Ld., 1925.

Baur E. Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antrirrhinum* und *Aquilegia*.— Zs. ind. Abst. Vererb.-Lehre, 1910, Bd. 3.

Correns C. Vererbungsversuche mit blass — (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis jalappa*, *Urtica pillilifera* und *Lunaria annua*.—Zs. ind. Abst. Vererb.— Lehre, 1909, Bd. 1.

Correns C. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen.— Sitzungsberichte Preuss. Akad. Wissensch., I, 1919.

Dahlgren K. Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. Hereditas, 1921, Bd. 2.

Dallimore W., Jackson A. Handbook of the coniferal, Ld., 1954.

De Vries H. Die Mutationstheorie, Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich, Bd. 1, 2. Leipzig, 1901, 1903.

Eiche V. Spontaneous Chlorophyll Mutations in Scots Pine (*Pinus silvestris* L.).— Medd. fran Statens Skogsforskningsinstitut, 1955, Bd. 45, № 13.

Engler A. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse.— Mitt. Schweiz. Centralanst. forst versuchswesen. 1913, Bd. 10, H. 3.

Gustafsson A. Polyploidy and Mutagenesis in Forest-Tree Breeding. Fifth World Forestry Congress. Seattle — Washington, 1960.

Hartig T. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflänzen Deutschlands. Berlin, 1851.

Herz. Studies of Anthocyan.— Bot. Not., Lund., 1906.

Küster E. Beitrage zur Kenntnis des panaschierten Geholze.— Mitt. Deutsch. Dendrol. Gesellsch., 1929, H. 23, 24, 26 u. 27.

Mayr H. Fremdländsiche Wald- und Parkbäume für Europa. Berlin, 1906.

Noack K. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien.— Verh. Physik. Med. Gesellsch. zu Wurzburg. 1924, Bd. 49.

Render A. Manual of Cultivated Trees and Schrubs Hardy in North America. N. Y., 1949.

Schott P. Rassen der gemeinen Kiefer. Forstw. Zbl. ges. Fortwesen, 29, 1907.

Schütt P. Züchtung mit Kiefern, Bd. I. Individualunterschiede und Provenienzversuche.— Mitt. der Bundesforschungsinst. Forst- und Holzw. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, № 40, Hamburg, 1958.

Simak M., Gustafsson A. Fröbeskaffenheten hos moderträd och ymper av tall.— Medd. fran Statens Skogsforskningsinst., 1954, Bd. 44, № 2.
Sokolowski S. Prace biomeryczne nad rasami sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris*) na ziemiach Polski. Polska Acad. Umie jetnosci. Krakow, 1931.
Steven H. M., Carlisle A. The native pinewoods of Scotland. Edinburg — Ld., 1959.
Sylven N. Den nordsvenska tallen.— Medd. fran Statens Skogsförsöksanst., 1916, Bd. 13, № 9.
Zederbauer E. Variationsrichtungen der Nadelhölzer.— Sitzungsberichte matematisch-naturwissensch. Klasse Keiserlichen Akad. Wissensch. 1907, Bd. 116, Abt. I, Wien.
Zederbauer E. Die Farbe des Weissföhrensamens als systematisches Merkmal.— Zbl. ges. Forstwesen, 1908, 34.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

А. К. МАХНЕВ

ФОРМЫ БЕРЕЗЫ В ЛЕСАХ ПРИПЫШМИНСКОГО ЗАУРАЛЬЯ И ИХ ТАКСАЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Береза в лесах Припышминского Зауралья, как и сосна, является главной лесообразующей породой. На территории Камышловского леспромхоза, расположенного в западной части Припышминских боров, насаждения с преобладанием березы занимают 65% покрытой лесом площади, а в лесах Талицкого леспромхоза 48%. Береза представлена здесь двумя совместно произрастающими видами — березой бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.) и березой пушистой (*B. pubescens* Ehrh.), а также встречаются их естественные гибриды.

Изучение внутривидовой изменчивости березы проводилось в период с 1961 по 1963 г. в лесах Камышловского и, частично, Талицкого леспромхозов. В процессе работы, помимо массовых наблюдений, в насаждениях I—VII классов возраста заложено 14 пробных площадей; на них отобрано и описано 650 модельных деревьев, из которых 173 экземпляра использовано для анализа хода роста и 54 — для испытаний физико-механических свойств древесины. За исключением деревьев, взятых для анализа хода роста, остальные модельные деревья выбирались из числа наиболее характерных разностей с определенным строением коры.

При описании каждого модельного дерева детально изучалось макроскопическое строение наружной поверхности коры, отражалась его таксационная характеристика, а также особенности строения ствола, кроны, сучьев, листьев и т. д. Работа на пробных площадях проводилась по общепринятой в лесоводственной практике методике применительно к специфике исследования. Собранный экспериментальный материал позволяет выделить девять форм березы, различающихся строением коры, и одну ценную техническую форму. При названии различных форм березы учитывались ранее произведенные работы по селекции березы в лесах европейской части СССР П. Н. Мегалинским (1950), Н. Б. Гроздовой (1957). П. Н. Мегалинский у березы бородавчатой и пушистой выделил и описал четыре формы, отличающиеся строением коры: грубокорую, белокорую, серокорую и желтокорую. Н. Б. Гроздова описала у березы бородавчатой шесть форм: ромбовиднотрещиноватую, продольнотрещиноватую, неяснотрещиноватую, слоистокорую, шероховатокорую, грубокорую и две формы у березы пушистой — белокорую и бронзовокорую. Такие формы, как грубокорая, ромбовиднотрещиноватая, слоистокорая и белокорая, по Н. Б. Гроздовой, а также желтокорая, по П. Н. Мегалинскому (бронзовокорая, по

Н. Б. Гроздовой), по описанию близки или соответствуют нашим, поэтому их название сохранено.

Несколько раньше наличие некоторых из описанных ниже форм на Среднем Урале отмечено профессором Н. А. Коноваловым (1963) по нашим и другим материалам лаборатории селекции Уральского лесотехнического института.

ФОРМЫ БЕРЕЗЫ БОРОДАВЧАТОЙ

Грубокорая. Ее характерная особенность (рис. 1 и 2) — наличие грубой корки. По характеру грубой корки деревья этой формы можно отнести к одному из двух типов:

I тип — деревья, у которых грубая корка имеется только в комлевой части и распространяется по стволу на высоту 1—1,5 *м*, а затем резко переходит в обыкновенную, разорванную неглубокими трещинами кору; в месте перехода ствол заметно утончается. Трещины в зоне грубой корки глубокие с довольно ровным темно-серым краем; более узкие поперечные трещины имеют темный фон. Доли грубой корки, обычно прямоугольные, расположены горизонтально или наклонно к оси дерева. Трещины вне зоны грубой корки поднимаются высоко в крону, береста по краю трещин слегка отслаивается, придавая им неопределенную форму; фон трещин серый, деревья этого типа встречаются в средне- и высокополнотных насаждениях.

Рис. 1. Квартал 2 Пышминского лесничества. Грубокорая форма березы бородавчатой, I тип

II тип — деревья, у которых грубая корка поднимается высоко по стволу, резкого перехода в комлевой части нет. Трещины неправильной формы, с неровным рваным краем, дно трещин прикрывается верхней частью долей корки, видно плохо. Доли корки неправильной формы с неровным, чаще отгибающимся краем, который возвышается в виде гребня, отчего ствол приобретает неровный, шероховатый вид. Фон окраски трещин темно-коричневый, палевый. Деревья этого типа встречаются в низкополнотных насаждениях и рединах.

Стволы грубокорой березы сбежисты, слабо очищены от мертвых сучьев, часто сильно изогнуты. Крона редкая, вытянутая, неправильной формы. Сучья средней толщины, форма листьев и семян типичная для березы бородавчатой. Древесина на тангентальном и радиальном срезах имеет красивый рисунок, колется плохо.

Ромбовиднотрещиноватая. Хорошо выделяется среди других форм по наличию на стволе отчетливо выраженных, крупного размера трещин в виде ромбов (рис. 3), поднимающихся по стволу на значительную высоту; края трещин ровные, не расслаивающиеся, фон их окраски темновато-серый, дно трещин неширокое, видна его интенсивная ярко-коричневая окраска. Края трещин чуть отстоят, что придает

долям коры несколько желобообразный вид. Грубая кора в комлевой части развита слабее, чем у грубокорой березы и постепенно переходит в обычную кору. Доли коры в комлевой части нередко расположены

Рис. 2. Квартал 2 Пышминского лесничества. Общий вид грубокорой березы бородавчатой, II тип.

Рис. 3. Квартал 74 Пышминского лесничества. Ромбовиднотрещиноватая форма березы бородавчатой.

Рис. 4. Квартал 74 Пышминского лесничества. Слоистокорая форма березы бородавчатой.

под углом друг к другу, «накрест». Береста матово-белого цвета с хорошо видимыми темновато-серыми чечевичками. Стволы хорошо очищены от мертвых сучьев, прямые, иногда округлоребристые. Сучья толстые, длинные, покрыты белой берестой, крона средней протяжен-

ности, мощная, шарообразная. Форма листовых пластинок, семян — типичная для березы бородавчатой. Древесина имеет красивый, но слабо выраженный рисунок, на тангентальном срезе хорошо колется. В насаждении деревья ромбовиднотрещиноватой формы обычно занимают господствующее положение.

Слоистокорая. Впервые на Среднем Урале эту форму (рис. 4) отметил М. Е. Ткаченко (1943). Выделяется своеобразными неправильноромбовидной формы широкими трещинами с сильно расслаивающимся краем, при этом обнажаются нижележащие белесоватые слои. Дно трещин неровное, темного цвета с белесоватым оттенком. Общий фон окраски трещин серовато-желтый, трещины поднимаются по стволу до начала кроны. В комлевой части края трещин неровные, доли коры неправильной формы, расположены «накрест». Ствол ровный, хорошо очищен от мертвых сучьев, сучья средней толщины и длины, покрыты берестой, крона компактная, яйцевидновытянутая. Береста серовато-белого цвета с хорошо видимыми чечевичками. Форма семян и листовых пластинок соответствует видовым признакам березы бородавчатой. Древесина прямослойная, хорошо колется.

Рис. 5. Квартал 2 Пышминского лесничества. Серокоротрещиноватая форма березы бородавчатой.

Серокоротрещиноватая. По строению коры деревья, отнесенные к этой форме (рис. 5), довольно разнообразны. Трещины неглубокие, поверхностные, многочисленные, в виде узких вытянутых ромбиков. Края трещин обычно не расслаиваются, а наружный слой бересты имеет по краю трещины темную кайму. Иногда береста по краю трещин отслаивается и края ее отгибаются, при этом трещины расширяются и ствол приобретает сильно неровный вид, но общий фон окраски трещин в том и другом случае темновато-серый, а береста пепельно-серого цвета со слабо заметными чечевичками. Трещины поднимаются высоко в крону. В комлевой части корка развита сильнее, чем у слоистокорой березы, трещины здесь с ровным краем темно-серого цвета, иногда очень мелкие, продольные и поперечные. Доли коры неправильной формы с остатками грязно-серой бересты.

Стволы неровные, слабо очищены от мертвых сучьев, сбежистые, нередко ребристые. Сучья тонкие, недлинные с темно-серой берестой, крона высоко приподнятая неправильной формы. Листья и семена имеют характерные для березы бородавчатой признаки, но среди деревьев этой формы можно встретить экземпляры с промежуточными между березой бородавчатой и пушистой признаками. Древесина не имеет красивого рисунка, плохо колется.

ФОРМЫ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ

Белокорая. Некрупные деревья с гладкой берестой (рис. 6), покрывающей весь ствол. На фоне матово-белой бересты хорошо видны

темные чечевички. При шелушении верхних слоев бересты тонкими пленками нижележащие, более интенсивно окрашенные слои, не обнажаются. Прямые стволы хорошо очищены от мертвых сучьев. Крона развита слабо, заметно вытянутая, заостренная; сучья тонкие, восходящие, фон темно-серый. Форма листьев, почек, семян типичная для березы пушистой. Древесина прямослойная, хорошо колется.

Желтокорая. Небольшие деревья с нерастрескивающейся бронзово-желтой берестой (рис. 7). Береста сильно шелушится пленками различной толщины. Иногда береста отслаивается толстым слоем, края ее закручиваются и ствол приобретает лохматый вид. Ствол прямой,

Рис. 6. Квартал 2 Пышминского лесничества. Белокорая форма березы пушистой.

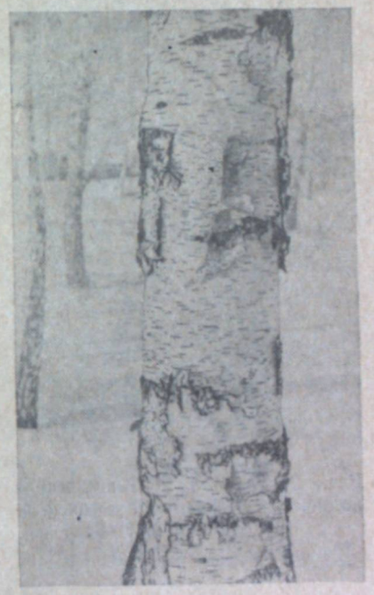


Рис. 7. Квартал 2 Пышминского лесничества. Желтокорая форма березы пушистой.

слабо очищен от мертвых сучьев. Сучья темно-серые, тонкие, крона вытянутая, не компактная.

Шероховатокорая. В отличие от белокорых, деревья этой формы (рис. 8) покрыты берестой, разрывающейся поверхностными, довольно многочисленными мелкими трещинами с заметно отслаивающимся краем, отчего ствол приобретает шероховатый вид. Фон трещин темно-серый. Береста в комлевой части на доли трещинами не разрывается. Ствол слабо очищен от мертвых сучьев. Крона неправильной формы. Сучья тонкие, с темной берестой, частично усыхают. Первые живые сучья в виде тонких веточек низко опущены. Цвет бересты — от серовато-белого до грязно-серого. Древесина колется хуже, чем у белокорой березы.

Волнистокорая. Отличается от других форм березы наличием на поверхности бересты густо расположенных многочисленных, извилистых бороздчатых трещин, которые придают коре волнистую форму (рис. 9). На краях трещин заметно выделяются многочисленные тонкие

слои бересты. Фон окраски бересты грязно-серый. Чечевички разорваны трещинами и слабо заметны. Стволы плохо очищены от мертвых сучьев, неровные. Крона низко опущена, форма ее неправильная. Сучья темные, длинные, горизонтально расположенные, часто усыхающие. Древесина непрочная с желтоватым оттенком.

Рис. 8. Квартал 2 Пышминского лесничества. Шероховатокорая форма березы пушистой.

Рис. 9. Квартал 74 Пышминского лесничества. Волнистокорая форма березы пушистой.

ГИБРИДНАЯ МАЛОТРЕЩИНОВАТАЯ БЕРЕЗА

Гибрид березы бородавчатой и пушистой — деревья с ровным прямым стволом, покрытым матово-белой берестой, которая в комлевой части до высоты 1—3 м разрывается редкими, правильной формы неглубокими трещинами в виде небольших ромбов. Дно трещин хорошо видно, ярко-коричневого цвета, края трещин темно-серые, не расслаиваются. Ствол хорошо очищен от сучьев, крона средней длины, яйцевидная, довольно компактная. Сучья средней толщины покрыты белой берестой. Древесина прямослойная, хорошо колется. По форме листьев, семян и строению коры деревья малотрещиноватой формы занимают промежуточное положение между березой бородавчатой и пушистой.

БЕРЕЗА КАПОКОРЕШКОВАЯ

Является ценной технической формой, отличается наличием на дереве особых каповых наплывов (рис. 10), в комлевой части и зоне корневых лап образуется капокорень со светло-коричневой или темной корой; выше по стволу образуется более ценный стволовой кап. Характер каповых наплывов описан Н. О. Соколовым (1939) и другими авторами. В лесах Припышминского Зауралья капокорешковую березу

можно найти, главным образом, вдоль лесных речек, в низкополнотных осоково-травяных березняках и березняках, расположенных около поселков, так называемых «поскотинах». Капокорень и стволовой кап встречается, как правило, на деревьях березы пушистой шероховатокорой и реже, белокорой форм.

Рис. 10. Квартал 73 Печеркинского лесничества. Каповая шероховатокорая форма березы пушистой.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ БЕРЕЗЫ

Распространение различных видов и форм березы рассматривается в зависимости от типа леса. При выделении типов березовых лесов использовались работы Н. А. Коновалова (1950) и Р. С. Зубаревой (1960) применительно к особенностям района исследования.

В условиях Припышминского Зауралья в большинстве типов леса преимущественное распространение имеет береза пушистая. Береза бородавчатая преобладает лишь в типах леса, отличающихся сравнительно бедными хорошо дренированными почвами, приуроченными к повышенным местоположениям.

По мере увеличения влажности и ухудшения условий аэрации береза бородавчатая все более уступает место березе пушистой (табл. 1). В таблице показано, что на характер распространения различных форм березы влияет ряд факторов: богатство почвы, условия увлажнения и аэрации.

Грубокорая и серокоротрещиноватая. Чаще встречаются по повышенным местоположениям или склонам с бедными хорошо дренированными свежими почвами, характерными для таких типов леса, как березняк-брусничник, березняк бруснично-черничный и частично березняк орляково-разнотравный.

Ромбовиднотрещиноватая и слоистокорая. Также более распространены в насаждениях с легкими супесчано-суглинистыми свежими хорошо дренированными бедными почвами, но успешно произрастают и на богатых сильно гумусированных дренированных почвах, характерных для березняков орляково-разнотравных и березняков разнотравных. Более высокие требования к почве предъявляет малотрещиноватая форма березы. Она преимущественно распространена на сильно гумусированных с хорошим дренажем свежих легко супесчаных почвах (тип леса — березняк разнотравый); по мере ухудшения условий аэрации и увеличения бедности почвы процент ее в насаждениях все более сокращается.

Белокорая. Подобно малотрещиноватой, предпочитает более богатые почвы, с удовлетворительными условиями аэрации, характерными для высших бонитетов.

Шероховатокорая. Встречается в насаждениях самых различных типов леса независимо от условий увлажнения и аэрации, чем

существенно отличается от остальных форм березы пушистой и бородавчатой. Белокорая и шероховатокорая — наиболее распространенные формы березы в Припышминских борах.

Волнистокорая. Более всего распространена на почвах низших бонитетов, сильно увлажненных и с плохими условиями аэрации.

Деревья березы пушистой желтокорой формы встречаются в насаждениях единично и поэтому хозяйственного значения не имеют.

ХОД РОСТА

Исследование хода роста описанных форм березы бородавчатой и пушистой произведено на двух пробных площадях с различными условиями местопроизрастания.

Пробная площадь 6, квартал 74 Пышминского лесничества Камышловского леспромхоза. Размер 0,64 *га*, состав насаждений 9Б1С, средний возраст 64 года, средняя высота березы 23,2 *м*, средний диаметр 20 *см*, класс бонитета Iа, число деревьев на 1 *га* — 920, запас 300 $м^3$, полнота 0,8. Происхождение насаждения смешанное — преимущественно порослевое. Подлесок — рябина, черемуха, смородина черная. Подрост — сосна обыкновенная до 1 тыс. экземпляров на 1 *га*.

Основные представители живого напочвенного покрова: вейник лесной soc (обилие по шкале Друде), сныть обыкновенная cop_3, клевер лесной cop_1, седмичник cop_1, земляника cop_1, костяника sp, мышиный горошек sp, грушанка sp. Местонахождение пробы возвышенное, уклон 4°, экспозиция южная. Микрорельеф не выражен, следов хозяйственной деятельности человека нет.

Почва свежая, дерново-слабоподзолистая, суглинистая на покровных глинах.

Почвенный разрез следующий:

A_0 0— 3 *см*. Лесная подстилка из листьев, трав, разложившихся веточек, рыхлая, темно-коричневого цвета.

A_1 3—20 *см*. Черно-бурый легкий свежий суглинок с непрочной зернистой структурой.

A_2 20—28 *см*. Свежий темновато-серый средний суглинок.

B 28—40 *см*. Свежий серо-коричневый средний суглинок.

C 40 *см*. Материнская порода — глина.

Тип леса — березняк разнотравный.

Пробная площадь 10, квартал 57 Пышминского лесничества Камышловского леспромхоза. Размер 1,6 *га*. Состав насаждения 8Б20с ед. С. Средние показатели березы — возраст 58 лет, высота 20,5 *м*, диаметр 18,8 *см*; класс бонитета II, число деревьев на 1 *га* 740. Запас 220 $м^3$, полнота 0,8. Происхождение насаждения — порослевое. Подлесок — рябина и можжевельник обыкновенный. Подрост — сосна, встречается единично, осина до 1 тыс. экземпляров на 1 *га*. Основные представители живого напочвенного покрова: черника cop_2, вейник лесной cop_2, папоротник-орляк cop_1, брусника sp, сныть обыкновенная cop_1, костяника sp, герань лесная sp и др. Местонахождение пробы слабовозвышенное, рельеф ровный, без уклона. Микрорельеф не выражен. Насаждение пройдено санитарными рубками в 1958 г. с выборкой осины до 5% от запаса. Почва свежая, дерново-слабооподзоленная, супесчаная на покровных глинах.

Почвенный разрез следующий:

A_0 0— 3 *см*. Лесная подстилка из листьев, трав, разложившихся веточек, рыхлая, темно-коричневого цвета.

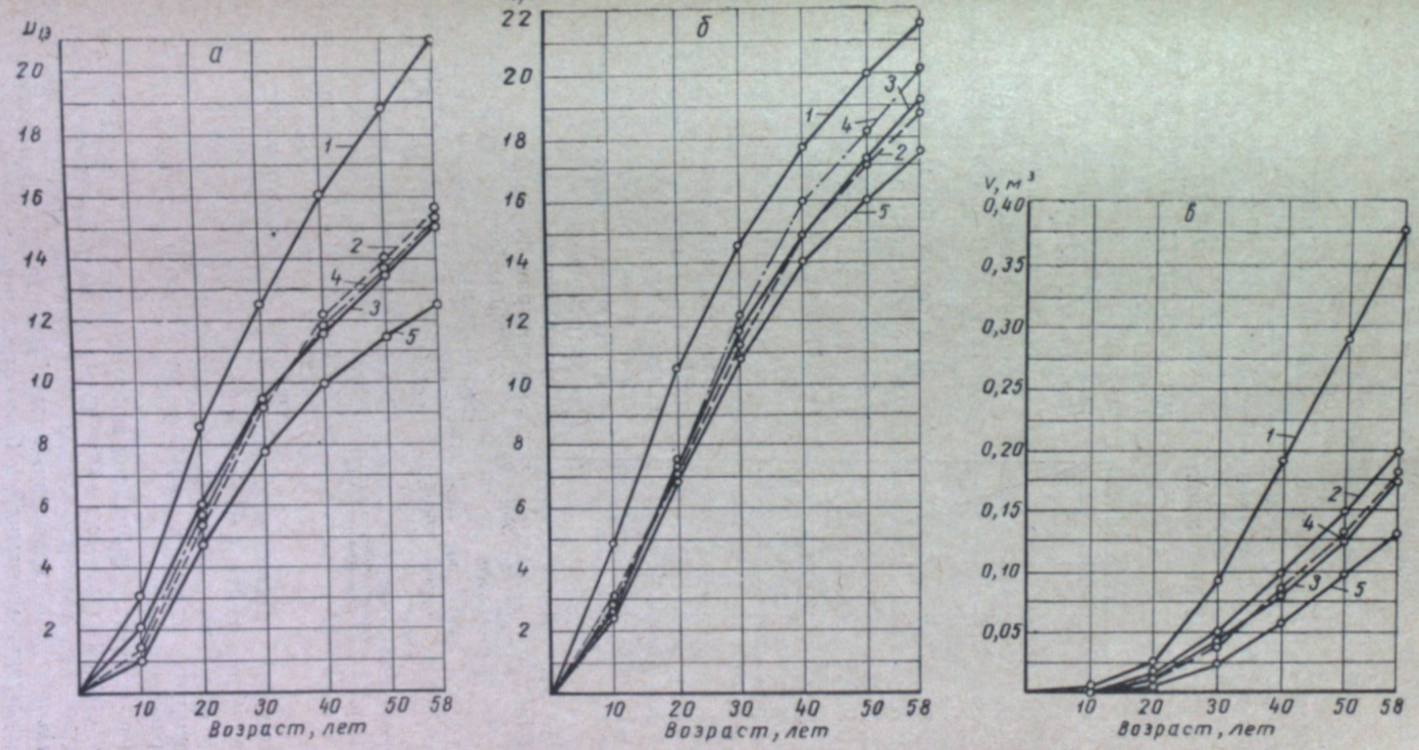


Рис. 12. Ход роста по диаметру *а*, высоте *б* и объему *в* различных форм березы пушистой и гибридной:

1 — малотрещиноватой; *2* — шероховатокорой; *3* — белокорой; *4* — волнистокорой; *5* — желтокорой. Тип леса: березняк чернично-орляковый II бонитета.

A_1 3— 8 *см*. Гумусовый горизонт темно-серого цвета, супесчаный, рыхлый, мелкозернистой структуры, свежий.

B 8—30 *см*. Свежая желто-серая средняя бесструктурная супесь с включением гальки.

C 30 *см*. Материнская порода — глина.

Тип леса — березняк чернично-орляковый.

Деревья для анализа хода роста выбирались методом механического отбора, причем отбор производился отдельно в пределах каждой совокупности деревьев, представляющей ту или другую форму.

Таким образом, взятая для анализа выборочная совокупность с некоторой степенью погрешности характеризует общую для каждой формы совокупность. При определении величины выборки учтены коэффициенты вариации, обобщенные для некоторых лесоводственных явлений А. В. Тюриным (1961).

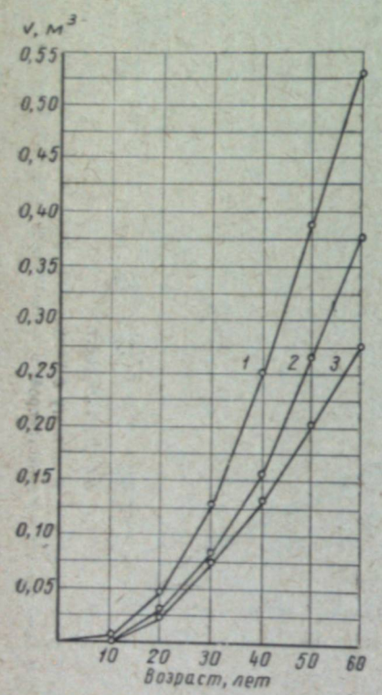


Рис. 13. Ход роста по объему различных форм березы бородавчатой:

1 — ромбовиднотрещиноватой; *2* — слоистокорой; *3* — серокоротрещиноватой. Тип леса: березняк разнотравный Iа бонитета

Работы выполнены в соответствии с общепринятой методикой, изложенной В. К. Захаровым (1961) и другими авторами.

Для сравнения ход роста отдельных форм березы по высоте, диаметру и запасу изображен графически (рис. 11—14). При рассмотрении указанных графиков необходимо отметить следующее.

1. По таким важным показателям, как ход роста по высоте, диаметру и запасу, формы березы бородавчатой дифференцированы и занимают определенное место. Наиболее быстрорастущая и производительная ромбовиднотрещиноватая форма, наименее — серокоротрещиноватая и грубокорая, промежуточное положение занимает слоистокорая форма.

2. Формы березы пушистой дифференцированы между собой значительно хуже. Только желтокорая форма на пробной площади № 10 занимает вполне определенное положение — это самая медленнорастущая форма. Остальные формы березы пушистой по быстроте роста и производительности практически не отличаются.

3. Хорошей производительностью отличается гибридная малотрещиноватая форма, по темпам роста она значительно опережает все формы березы пушистой, а также серокоротрещиноватую и грубокорую березу бородавчатую, близка к слоистокорой форме и уступает только ромбовиднотрещиноватой.

4. Быстрый рост гибридной малотрещиноватой формы соответствует результатам, которые были получены в опытах Эйфлера (*Eifler*, 1956). Последний при скрещивании *Betula verrucosa*, имеющей 28 хромосом, с *Betula urticifolia*, разновидностью *Betula pubescens*, имеющей 56 хромосом, получил чрезвычайно быстрорастущие гибриды, у которых насчитывалось 42 хромосомы, и таким образом показал возможность получения подобных гибридов и наличие у них гетерезиса.

5. Те формы березы, которые имеют в возрасте спелости наибольшие средний диаметр, высоту и запас, отличаются от других форм соответствующими лучшими показателями и в молодом возрасте. Определенное соотношение между формами березы по производительности, наблюдаемое в типе леса березняк разнотравный Iа бонитета (пробная площадь 6), в основных чертах соответствует подобному же соотношению в типе леса березняк чернично-орляковый II бонитета (пробная площадь 10). Таким образом, можно утверждать, что производительность той или другой формы березы зависит не только от условий местопроизрастания, но и определенным образом связана с наследственными особенностями каждой формы (табл. 2).

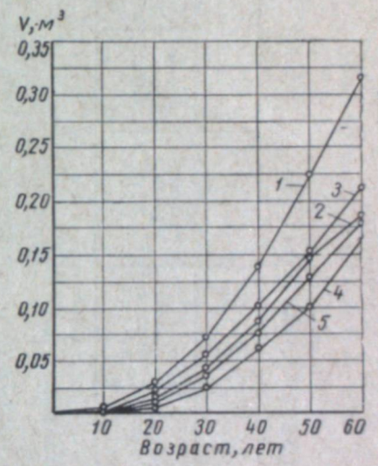


Рис. 14. Ход роста по объему различных форм березы пушистой и гибридной:

1 — малотрещиноватой; *2* — шероховатокорой; *3* — белокорой; *4* — волнистокорой *5*—желтокорой. Тип леса: березняк разнотравный Iа бонитета

Диаметр кроны дерева и его высота — основные объективные показатели, характеризующие положение дерева в насаждении. Как видно из табл. 2, при совместном произрастании ряда форм наиболее развита крона у ромбовиднотрещиноватой и слоистокорой форм березы бородавчатой, а также у гибридной малотрещиноватой формы. Средняя высота у деревьев перечисленных форм также выше, чем у остальных. Следовательно, деревья малотрещиноватой, ромбовиднотрещиноватой и слоистокорой форм занимают в насаждении господствующее положение.

Степень очищенности ствола от сучьев наравне с другими факторами характеризует его товарную ценность, причем особенно отрицательно сказывается на последней наличие мертвых сучьев. В табл. 2 показано, что у березы бородавчатой лучше очищены от мертвых сучьев стволы ромбовиднотрещиноватой и слоистокорой форм, а у березы пушистой — стволы белокорой формы; хорошо очищены от сучьев стволы деревьев малотрещиноватой формы и плохо — стволы волнистокорой формы березы пушистой. По степени очищенности от живых сучьев выделяются деревья серокоротрещиноватой формы березы бородавчатой, стволы которых имеют довольно компактную высокоприподнятую крону.

Приведенная в табл. 2 толщина бересты для деревьев березы различных форм представляет среднеарифметические величины, полученные в результате измерений на высотах 3,6; 5,6 и 7,6 *м* от уровня корневой шейки. Данные измерений позволяют отметить, что толщина бересты у отдельных форм даже в пределах вида неодинаковая. Наименьшая толщина бересты у деревьев желтокорой формы березы пушистой, что соответствует ее внешним особенностям (сильное шелушение верхних слоев бересты и обнажение нижележащих, более интенсивно окрашенных). Наибольшая толщина бересты у деревьев волнистокорой формы. Эта особенность наравне со своеобразным бороздчатым характером строения коры резко отличает ее от остальных форм березы пушистой. Сбе-

Таблица 2

Основные таксационные показатели различных форм березы

Средние таксационные показатели	Бородавчатая				Малотрещиноватая	Пушистая			
	грубокорая	серотрещиноватая	слоистокорая	ромбовидно-трещиноватая		белокорая	шероховатокорая	желтокорая	волнистокорая
Березняк чернично-орляковый II бонитета									
Число модельных деревьев	14	14	14	14	14	13	14	10	12
Высота, *м*	20,2	21,1	22,2	24,2	21,5	18,8	18,7	16,6	19,6
Диаметр на высоте 1,3 *м* в коре, *см*	17,4	18,7	20,8	27,3	22,4	15,4	17,1	13,0	16,5
Объем в коре, $м^3$	0,25	0,29	0,38	0,67	0,44	0,18	0,24	0,13	0,21
Диаметр кроны, *м*	2,7	2,9	3,5	5,5	4,5	2,6	2,8	2,5	2,3
Расстояние до первого мертвого сучка, *м*	7,6	8,1	8,5	9,4	8,6	7,6	5,9	7,1	5,8
Расстояние до первого живого сучка, *м*	10,8	12,4	10,3	11,7	9,8	8,4	9,1	6,8	10,3
Коэффициент формы	0,636	0,640	0,683	0,693	0,727	0,668	0,658	0,661	0,661
Толщина бересты, *см*	0,25	0,19	0,22	0,25	0,18	0,16	0,18	0,13	0,28
Толщина бересты, % к грубокорой форме	100	76	86	100	72	64	72	52	112
Березняк разнотравный I бонитета									
Число модельных деревьев	4	7	6	7	5	6	9	3	6
Высота, *м*	24,1	24,1	25,1	25,5	24,7	22,3	22,4	21,9	21,8
Диаметр на высоте 1,3 *м* в коре, *см*	18,9	21,6	23,5	27,3	20,9	15,8	16,0	16,6	17,3
Объем в коре, $м^3$	0,33	0,39	0,52	0,69	0,44	0,22	0,22	0,24	0,25
Диаметр кроны, *м*	4,0	4,1	5,2	6,7	4,4	2,6	2,6	2,8	3,0
Расстояние до первого мертвого сучка, *м*	10,8	9,5	11,2	11,2	13,0	11,6	9,9	7,3	6,6
Расстояние до первого живого сучка, *м*	15,4	16,3	15,5	13,8	15,2	14,6	13,2	12,0	12,3
Коэффициент формы	0,665	0,662	0,705	0,695	0,715	0,690	0,693	0,678	0,667

Таблица 3

Результаты статистической обработки показателей видовых чисел для стволов березы различных форм

Показатели	Бородавчатая				Пушистая				Бородавчатая	Гибридная малотрещиноватая	Пушистая	Все формы
	грубокорая	серотрещиноватая	ромбовидно-трещиноватая	слоистокорая	белокорая	волнистокорая	шероховатокорая	желтокорая				
Березняк чернично-орляковый II бонитета												
n	14	14	14	14	13	12	13	10	55	14	48	117
M	0,435	0,453	0,454	0,481	0,463	0,469	0,470	0,493	0,453	0,499	0,472	0,466
M, %	100	104	104	111	100	101	101	106	100	110	104	—
σ	0,0274	0,0344	0,0352	0,0318	0,0239	0,0230	0,0264	0,0426	0,0354	0,0380	0,0295	0,0315
m	0,0073	0,0092	0,0092	0,0085	0,0066	0,0067	0,0073	0,0134	0,0048	0,0102	0,0043	0,0029
C	6,3	7,7	7,3	4,1	5,2	4,9	5,6	8,6	7,8	7,6	6,4	6,8
P	1,7	2,0	2,0	1,8	1,4	1,0	1,6	2,7	1,0	2,0	0,9	0,6
t смежных форм	1,5	0,1	2,2		0,6	0,1	1,5		4,1	2,5		
t крайних форм	4,1 (Грубокорая — слоистокорая)				2,0 (Белокорая — желтокорая)				2,9 (Пушистая — бородавчатая)			
Березняк разнотравный Iа бонитета												
n	3	7	7	6	6	6	9	3	23	5	24	52
M	0,444	0,447	0,458	0,474	0,499	0,484	0,483	0,510	0,457	0,520	0,491	0,479
M, %	100	101	103	107	100	97	97	102	100	114	107	—
σ	0,0124	0,0448	0,0169	0,0391	0,0243	0,0270	0,0218	0,0336	0,0338	0,0339	0,0255	0,0284
m	0,0106	0,0169	0,0064	0,0159	0,0099	0,0110	0,0073	0,00194	0,0071	0,0147	0,0052	0,0039
C	2,8	10,0	3,7	8,3	4,9	5,6	4,5	6,6	7,4	6,7	5,2	5,9
P	2,4	3,8	1,4	3,3	2,0	2,3	1,5	3,8	1,6	2,8	1,1	0,8
t смежных форм	0,1	0,6	0,9		1,0	0,7	1,3		3,9	1,9		
t крайних форм	1,6 (Грубокорая — слоистокорая)				1,3 (Шероховатокорая — желтокорая)				3,9 (Бородавчатая — пушистая)			

Примечание. M — средняя арифметическая величина; M, % — средняя арифметическая величина в процентах (отдельно для каждого вида); σ — среднее квадратическое отклонение; m — средняя ошибка; C — коэффициент изменчивости, %; P — точность опыта, %; t — достоверность различия полнодревесности древесных стволов отдельных форм березы.

жистость древесных стволов является одним из основных показателей, характеризующих различные формы березы.

В табл. 2 сбежистость древесных стволов описываемых форм березы выражена через коэффициент формы q_2. Наименьшей сбежистостью стволов отличаются деревья слоистокорой, ромбовиднотрещиноватой форм березы бородавчатой, гибридной малотрещиноватой формы; у березы пушистой разница между абсолютными значениями коэффициента формы q_2 разных форм незначительна, а в целом для вида значения коэффициента формы довольно высокие (табл. 3).

В табл. 3 приводится характеристика полнодревесности ствола. Полученные результаты позволяют отметить, что различие показателей видовых чисел между отдельными формами березы в пределах вида, как правило, не достоверно.

Наибольшей полнодревесностью отличаются стволы малотрещиноватой формы; различие между средним видовым числом деревьев березы бородавчатой и малотрещиноватой формы достоверно, однако подобное же различие между березами пушистой и малотрещиноватой формы не достоверно и значительно меньше в абсолютном отношении, что указывает на большее биологическое родство деревьев малотрещиноватой формы и березы пушистой. При совместном произрастании березы пушистой и бородавчатой деревья первой отличаются более высокой полнодревесностью, различие средних видовых чисел этих берез в насаждении типа леса березняк чернично-орляковый очень близко к достоверному, а в насаждении типа леса березняк разнотравный достоверно. Достоверность различия видовых чисел для разных типов леса достигает величины 2,7.

Выход наиболее ценных сортиментов в определенном возрасте — один из основных критериев, характеризующих любую форму березы. Для отдельных форм березы в табл. 4 приводится выход основных сортиментов, которые в настоящее время получаются из березы в Припышминских борах.

Нужно заметить, что выход фанеры фактически будет несколько больше, если учесть фанеру III сорта, так как она может быть получена за счет других деловых сортиментов и из деревьев тех форм, для которых в таблице выход фанеры не указан.

Из табл. 4 видно, что наибольший выход фанеры и в целом деловой древесины дают деревья слоистокорой, ромбовиднотрещиноватой форм березы бородавчатой и гибридной малотрещиноватой формы березы. Деревья серокоротрещиноватой формы березы бородавчатой и белокорой формы березы пушистой также дают высокий выход деловой древесины, но у первой это преимущественно низкосортные сортименты, а у второй — высокосортные, но не крупные. Наименьший выход деловых сортиментов — из деревьев грубокорой, шероховатокорой, желтокорой и волнистокорой форм березы.

Древесина ложного ядра имеет пониженные физико-механические свойства. Так, С. И. Ванин (1949) установил, что при наличии ложного ядра ценность сортиментов снижается в зависимости от его диаметра. В табл. 4 показано, что наибольший объем ложного ядра у серокоротрещиноватой, а также у грубокорой и ромбовиднотрещиноватой форм березы бородавчатой, наименьший — у белокорой и желтокорой форм березы пушистой. В целом, ложное ядро у деревьев березы пушистой развито значительно меньше, чем у деревьев березы бородавчатой.

Н. Б. Гроздова и П. Н. Мегалинский не изучали ход роста у форм березы, которые они выделили, но вычисленные ими на пробных площадях в приспевающих и спелых насаждениях средние объемы хлыстов-

Таблица 4

Выход сортиментов в зависимости от формы березы

Название формы березы	Деловые сортименты, %				Дровяная древесина, %	Отходы, %	Древесина ложного ядра, % от общего объема без коры
	фанера I и II сорта	пиловочник I—III сорта	прочая деловая	итого деловой			
Березняк чернично-орляковый II бонитета							
Грубокорая	—	30	25	55	37	8	4,5
Серокоротрещиноватая	—	21	43	64	27	9	8,0
Слоистокорая	23	17	31	71	20	9	3,3
Ромбовиднотрещиноватая	31	27	11	69	23	8	3,4
Малотрещиноватая	25	24	21	70	22	8	1,7
Белокорая	2	17	47	66	24	10	1,0
Шероховатокорая	—	27	18	45	46	9	1,6
Желтокорая	—	18	42	60	30	10	1,0
Волнистокорая	—	—	60	60	30	10	2,0
Березняк разнотравный Iа бонитета							
Грубокорая	—	50	10	60	27	13	—
Серокоротрещиноватая	—	38	34	72	16	12	—
Слоистокорая	30	37	14	81	7	12	—
Ромбовиднотрещиноватая	34	42	2	78	9	13	—
Малотрещиноватая	34	30	15	79	11	10	—
Белокорая	—	20	50	70	90	10	—
Шероховатокорая	—	7	46	53	38	9	—
Желтокорая	—	—	35	35	59	6	—
Волнистокорая	—	13	21	34	59	7	—

и выход сортиментов отдельно для каждой формы характеризует быстроту их роста и накопление запасов древесины. Наибольшим выходом спецсортиментов деловой древесины и лучшим ростом, по П. Н. Мегалинскому (1950), обладают деревья грубокорой формы, а наименьший выход спецсортиментов и худший рост — у желтокорой березы пушистой. Если учесть, что к грубокорой форме П. Н. Мегалинский относит преимущественно березу бородавчатую вообще, то подобные результаты соответствуют нашим.

Н. Б. Гроздова (1957) показала, что наиболее производительной, с точки зрения накопления массы и выхода деловых сортиментов, является береза ромбовиднотрещиноватой формы, что также соответствует нашим данным. Однако выход сортиментов определялся Н. Б. Гроздовой по сортиментным таблицам, при этом, естественно, не могли быть учтены такие особенности древесных стволов различных форм, как сбежистость, очищенность от сучьев и диаметр ложного ядра, которые в значительной степени влияют на фактический выход ведущих сортиментов.

ВЫВОДЫ

1. По строению коры в лесах Припышминского лесостепного Зауралья выделяется девять форм березы, в том числе у березы бородавчатой — грубокорая, ромбовиднотрещиноватая, слоистокорая и серокоротрещиноватая; у березы пушистой — белокорая, шероховатокорая, желтокорая и волнистокорая и гибрид пушистой и бородавчатой березы — малотрещиноватая.

2. Основные особенности названных форм березы, характеризующие их хозяйственное значение, следующие:

а) грубокорая — красивая текстура древесины, замедленный рост, низкая полнодревесность стволов и невысокий выход деловой древесины;

б) ромбовиднотрещиноватая и слоистокорая — быстрый рост, высокий выход деловой древесины и ценных сортиментов, значительная распространенность в насаждениях высших бонитетов;

в) серокоротрещиноватая — замедленный рост, большой процент древесины ложного ядра, выход деловых сортиментов преимущественно низких сортов;

г) малотрещиноватая — хороший рост, большая полнодревесность стволов, высокий выход ценных деловых сортиментов, широкое распространение в насаждениях высших бонитетов;

д) белокорая и шероховатокорая — наиболее распространенные формы, деревья которых дают некрупные деловые сортименты и нередко являются носителями ценных каповых наплывов;

е) волнистокорая — замедленный рост, небольшой выход деловых сортиментов и их низкая сортность, толстая бороздчатая береста, значительная распространенность в насаждениях низших бонитетов;

ж) желтокорая — слабый рост, редкая встречаемость, незначительный выход деловых сортиментов.

ЛИТЕРАТУРА

Ванин С. И. Физико-механические свойства древесины с красниной.— Тр. ЛЛТА, 1949, вып. 65.

Гроздова Н. Б. Пособие для таксаторов, лесоводов и студентов при определении различных форм березы в смешанных лесах лесной зоны европейской части СССР. Брянск, Изд. Брянского лесотехн. ин-та, 1957.

Гроздова Н. Б. О формовом разнообразии березы в насаждениях Карачижско-Крыловского учебно-опытного лесничества.— Тр. Брянского лесотех. ин-та, 1960, т. 9.

Захаров В. К. Лесная таксация. М., Госиздат «Высшая школа», 1961.

Зубарева Р. С. Лесная растительность Припышминских боров Зауралья.— Природные условия и леса лесостепного Зауралья.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 19.

Коновалов Н. А. Очерк типов леса Уральского учебно-опытного лесхоза.— Сб. статей Ур. учебно-опытного лесхоза. Свердловск, Свердлгиз, 1950.

Коновалов Н. А. Селекция быстрорастущих пород на Среднем Урале.— Лесное хоз., 1963, № 7.

Мегалинский П. Н. Выращивание фанерной березы. Дисс. Л., Изд. ЛЛТА, 1950.

Соколов Н. О. Капокорешковая береза.— Лесное хоз., 1939, № 11.

Ткаченко М. Е. Рационализация лесного хозяйства на Урале в связи с обороной страны. Свердловск, 1943.

Тюрин А. В. Основы вариационной статистики в применении к лесоводству. М.—Л., Гослесбумиздат, 1961.

Eifler I. Artkreuzungen bei Birken.— Der Züchter, 1956, Jg. 26, H. 11.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

Н. А. КОНОВАЛОВ, Б. С. КОНЯХИН, Ф. Р. СОЛОВЬЕВА

О ПАРАЛЛЕЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В РОДЕ *POPULUS* L.

Род тополей насчитывает, по данным С. Я. Соколова (1951), около 100 видов. Исследования лаборатории лесной селекции Уральского лесотехнического института затронули только два его вида: осину (*Populus tremula* L.) и тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.).

Понятие о параллельной изменчивости было сформулировано Ч. Дарвиным. Дальнейшее развитие оно получило в работе Н. И. Вавилова (1935) в «законе гомологических рядов». На примере сельскохозяйственных растений он широко показал параллельную изменчивость.

Эта изменчивость выражена и у древесных пород. Например, пирамидальное и плакучее строение кроны встречается у березы и ивы, пестролистность — у кленов, ясеней и т. п. Таких примеров можно привести много. Однако надо отметить, что параллельная изменчивость лучше изучена с декоративной, а не с лесоводственной точки зрения. Нами сделана попытка показать одновременное значение параллельной изменчивости не только для зеленого строительства, но и для лесного хозяйства.

Осина широко распространена на западном склоне Среднего Урала и в Предуралье. Она приходит на смену елово-пихтовым лесам в результате сплошных рубок, быстро заселяя вырубки. Размножается осина, как правило, корневыми отпрысками. Незначительная ее примесь в составе древостоя обеспечивает сплошное возобновление вырубаемых площадей. Корнеотпрысковое размножение приводит к размещению ее по площади клонами.

Быстрый рост и ценные свойства осины давно привлекли внимание исследователей, хотя до середины первой половины XX столетия она считалась сорной породой. Однако еще в конце XIX столетия Н. С. Нестеров (1887) указал на ее хозяйственное значение. Нет нужды перечислять все работы о значении осины в народном хозяйстве. Это сделано в монографии А. С. Яблокова (1949). Здесь же приводится отчасти и литература о внутривидовой изменчивости осины. Наши исследования главное внимание уделили выявлению наиболее быстрорастущих и наименее подверженных гнилям форм этой древесной породы. Е. Г. Орленко (1958) для Белорусской ССР установил наличие четырех форм осины по строению коры: серокорой, зеленокорой, темнокорой и белокорой; они неравноценны как по накоплению древесной массы, так и по загниванию.

На Среднем Урале таких работ не проводилось до 1962 г., когда они были поставлены на его западном склоне в Свердловской области. В 1963 г. исследованиями были охвачены осинники Предуралья, распо-

Различия в приростах по диаметрам и высотам у рассматриваемых форм тополя бальзамического оказались существенными — показатель существенности различия средних значений во всех случаях больше трех.

Таблица показывает неодинаковое значение изученных форм как для озеленения, так и особенно для лесного хозяйства, поскольку они отличаются по быстроте роста. Наиболее перспективной оказывается зеленокорая форма тополя бальзамического. Она, по предварительным наблюдениям, меньше поражается гнилями по сравнению с другими формами. Это хорошо видно на примере городских посадок.

Цвет коры различается в довольно раннем, восьми-десятилетнем, возрасте. Поэтому резку черенков можно проводить и с молодых деревьев, что даст более качественный посадочный материал. Было бы желательно заложить специальную плантацию для резки черенков, использовав в качестве маточных экземпляров деревья с зеленой корой.

При сравнении изученных форм осины и тополя бальзамического, выделенных по цвету коры, можно видеть их сходство не только по морфологическим признакам, но и по быстроте роста. У обоих видов зеленокорые формы являются более ценными по сравнению с желтокорыми. Проведенное небольшое исследование по выявлению различных форм осины и тополя бальзамического показало весьма интересное явление параллельной изменчивости, имеющей как чисто теоретическое, так и практическое значение. Нет сомнения, что изучение форм других видов тополей по строению коры должно дать аналогичные результаты.

ВЫВОДЫ

1. На Среднем Урале у осины выделено четыре формы по строению коры: зеленокорая, светлокорая, серокорая, желтокорая. Наиболее быстрым ростом при меньшей зараженности гнилями обладает зеленокорая форма, а потому в лесном хозяйстве при проведении рубок ухода за лесом следует ориентироваться на ее осветление и вырубать в первую очередь деревья осины с желтой корой.

2. Широко распространенный в городах Урала тополь бальзамический также имеет три формы по строению коры: зеленокорую, серокорую и желтокорую. Более ценной является первая форма, как обладающая сравнительно быстрым ростом и менее подверженная гнилям. Поэтому как при выращивании посадочного материала для озеленительных посадок, так и при заложении культур тополей в лесном хозяйстве следует в первую очередь ориентироваться на эту форму. Надо считать целесообразным закладку специальных плантаций для резки черенков с использованием в качестве маточных деревьев зеленокорой формы.

3. Изученная параллельная изменчивость осины и тополя бальзамического позволила установить одинаковую коррелятивную зависимость этих двух видов строения коры и биологических свойств — быстроты роста.

4. Обнаруженная параллельная изменчивость у двух видов рода тополей, имеющая хозяйственное значение, дает основание предположить наличие таковой же и у других видов этого рода, произрастающих в пределах СССР как естественно, так и в культуре, для чего необходимо поставить соответствующие исследования.

ложенные в Пермской области. Обследование осинников проводилось в типе леса осинник разнотравный, который приурочен к чуть заметным понижениям. Древостои, как правило, с примесью березы. Состав 70с3Б ед. Е, возраст 40 лет, полнота 0,9, бонитет II, средняя высота 22,6 *м*, средний диаметр 20 *см*, запас на гектаре 266 $м^3$. Почвы достаточно гумусированные. Подлесок из единичных кустарников боярышника, шиповника, жимолости. Живой напочвенный покров представлен медуницей, купеной лекарственной, костяникой, пыреем ползучим, чистецом и др.

Обследование проводилось во всех классах возраста. Всего учтено и описано 6205 деревьев осины. В результате этих работ выделено четыре формы осины: зеленокорая, серокорая, светлокорая и желтокорая, отличающиеся быстротой роста, что видно из табл. 1. Наиболее ценной

Таблица 1

Средний прирост по высоте и диаметру различных форм осины

Форма	$M \pm m$	
	по высоте, *м*	по диаметру на высоте груди, *см*
Зеленокорая	0,76 ± 0,02	0,57 ± 0,01
Светлокорая	0,69 ± 0,04	0,51 ± 0,02
Серокорая .	0,61 ± 0,01	0,42 ± 0,012
Желтокорая	0,57 ± 0,03	0,40 ± 0,01

Таблица 2

Средний прирост по высоте и диаметру различных форм тополя бальзамического

Форма	$M \pm m$	
	по высоте, *м*	по диаметру на высоте груди, *см*
Зеленокорая	1,1 ± 0,020	1,6 ∓ 0,002
Серокорая .	0,8 ± 0,024	1,5 ± 0,002
Желтокорая	0,6 ± 0,028	0,9 ± 0,001

формой является зеленокорая осина, которая стоит на первом месте по быстроте роста и наименее подвержена загниванию. Страйн, Джонсон (Strain, Johnson, 1963) установили наличие фотосинтеза в коре американской осины (*Populus tremuloides*), что, по их мнению, может оказывать существенное влияние на рост дерева. Возможно, лучший рост выделенной нами зеленокорой формы осины можно объяснить также фотосинтезом, протекающим в коре.

Тополь бальзамический широко распространен в городских посадках Среднего Урала (Коновалов, 1950). Нет сомнения, что его черенки неоднократно завозились на Урал, а поэтому можно ожидать культивирование различных клонов. М. Л. Стельмахович (1937) на основании наблюдений С. Д. Георгиевского упоминает о газоустойчивой форме тополя бальзамического под названием «тагильский», но никакой морфологической характеристики она не приводит. Позже внутривидовая изменчивость этого вида на Урале не изучалась. Лишь в 1962 г. лаборатория селекции Уральского лесотехнического института начала изучение тополя бальзамического с целью выявления наиболее быстрорастущих его форм. Уже первые исследования показали его неоднородность. Тогда была сделана попытка найти морфологические признаки, связанные с быстротой роста. К этому времени у осины, произрастающей на Среднем Урале, были намечены названные выше формы. Исходя из «закона гомологических рядов» Н. И. Вавилова, у тополя бальзамического оживилось наличие разновидностей, отличающихся по цвету коры. Действительно, тщательное изучение свыше 700 экземпляров этого типа, культивируемого в городских посадках Свердловска и Нижнего Тагила, позволило выделить три формы: зеленокорую, серокорую и желтокорую. Эти формы, насколько можно судить по литературным источникам, для СССР выделены впервые. Они отличаются по среднему приросту, что можно видеть из табл. 2.

Различия в приростах по диаметрам и высотам у рассматриваемых форм тополя бальзамического оказались существенными — показатель существенности различия средних значений во всех случаях больше трех.

Таблица показывает неодинаковое значение изученных форм как для озеленения, так и особенно для лесного хозяйства, поскольку они отличаются по быстроте роста. Наиболее перспективной оказывается зеленокорая форма тополя бальзамического. Она, по предварительным наблюдениям, меньше поражается гнилями по сравнению с другими формами. Это хорошо видно на примере городских посадок.

Цвет коры различается в довольно раннем, восьми-десятилетнем, возрасте. Поэтому резку черенков можно проводить и с молодых деревьев, что даст более качественный посадочный материал. Было бы желательно заложить специальную плантацию для резки черенков, использовав в качестве маточных экземпляров деревья с зеленой корой.

При сравнении изученных форм осины и тополя бальзамического, выделенных по цвету коры, можно видеть их сходство не только по морфологическим признакам, но и по быстроте роста. У обоих видов зеленокорые формы являются более ценными по сравнению с желтокорыми. Проведенное небольшое исследование по выявлению различных форм осины и тополя бальзамического показало весьма интересное явление параллельной изменчивости, имеющей как чисто теоретическое, так и практическое значение. Нет сомнения, что изучение форм других видов тополей по строению коры должно дать аналогичные результаты.

ВЫВОДЫ

1. На Среднем Урале у осины выделено четыре формы по строению коры: зеленокорая, светлокорая, серокорая, желтокорая. Наиболее быстрым ростом при меньшей зараженности гнилями обладает зеленокорая форма, а потому в лесном хозяйстве при проведении рубок ухода за лесом следует ориентироваться на ее осветление и вырубать в первую очередь деревья осины с желтой корой.

2. Широко распространенный в городах Урала тополь бальзамический также имеет три формы по строению коры: зеленокорую, серокорую и желтокорую. Более ценной является первая форма, как обладающая сравнительно быстрым ростом и менее подверженная гнилям. Поэтому как при выращивании посадочного материала для озеленительных посадок, так и при заложении культур тополей в лесном хозяйстве следует в первую очередь ориентироваться на эту форму. Надо считать целесообразным закладку специальных плантаций для резки черенков с использованием в качестве маточных деревьев зеленокорой формы.

3. Изученная параллельная изменчивость осины и тополя бальзамического позволила установить одинаковую коррелятивную зависимость этих двух видов строения коры и биологических свойств — быстроты роста.

4. Обнаруженная параллельная изменчивость у двух видов рода тополей, имеющая хозяйственное значение, дает основание предположить наличие таковой же и у других видов этого рода, произрастающих в пределах СССР как естественно, так и в культуре, для чего необходимо поставить соответствующие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.— Теоретические основы селекции, т. 1. М.—Л., Сельхозгиз, 1935.

Коновалов Н. А. Деревья и кустарники Урала. Свердловск, Свердлгиз, 1950.

Нестеров Н. С. Значение осины в русском лесоводстве.— Изв. Петровской земледельческой и лесной акад., 1887, вып. 1.

Орленко Е. Г. Формовое разнообразие осины в лесах Белорусской ССР и возможность его использования в селекции.— Быстрорастущие и хозяйственно-ценные древесные породы. М., Изд-во М-ва с. х-ва СССР, 1958.

Соколов С. Я. Род *Populus*. I.— Деревья и кустарники СССР. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Стельмахович М. Л. Порайонный ассортимент деревьев и кустарников для зеленого строительства Свердловской области. Свердловск, 1937.

Яблоков А. С. Воспитание и разведение здоровой осины. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949.

Strain B. R., P. L. Johnson. Contricular Photosyntes and growth in Populus tremuloides.— Ecology, 1963, v. 44, № 3.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

С. А. МАМАЕВ, В. М. ЯЦЕНКО

РАЗРАБОТКА МЕТОДОВ УЧЕТА УРОЖАЙНОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ ДЕРЕВЬЕВ ПО ДИАМЕТРУ И ВЕЛИЧИНЕ ПЛОДОНОШЕНИЯ

При изучении плодоношения лесных сообществ необходимо применять метод учета, позволяющий производить оценку количества плодов, шишек или семян без вырубки большого числа отдельных деревьев. Однако исследователь, как правило, встречается в лесу с огромной индивидуальной изменчивостью деревьев по величине их плодоношения. В одновозрастном насаждении количество продуцируемых шишек или семян, кроме почвенно-гидрологических и климатических факторов, зависит от высоты дерева, степени его развития, условий микросреды в кронах тех или иных деревьев, условий опыления и других причин. Большое значение имеют наследственные особенности индивидуумов.

При изучении плодоношения сосновых насаждений в Припышминских борах Свердловской области (подзона сосново-березовых лесов лесостепной части Зауралья[1]) изменчивость этого признака характеризовалась показателями, приведенными в табл. 1. Столь значительная изменчивость чрезвычайно осложняет исследование и затрудняет создание точных методов изучения величины плодоношения.

Таблица 1

Изменчивость плодоношения деревьев сосны в спелых насаждениях Талицкого леспромхоза

Краткая характеристика насаждения					Изменчивость плодоношения		
пробная площадь	состав	класс возраста	высота $H_{ср}$, *м*	диаметр $D_{ср}$, *см*	среднее количество шишек на 1 дереве	лимиты, шт.	коэффициент вариации *C*, %
№ 1, кв. 130	8С2Б	VI	30	37	182	11—696	73,0
№ 2, кв. 153	10С+Б	VI	30	37	180	2—896	82,0
№ 3, кв. 197	8С2Б	VI	28	39	256	22—840	80,6
№ 4, кв. 197	8С2Б	VII	29	45	319	86—940	63,9
№ 5, кв. 97	10С+Б	VI	27	45	390	49—1204	59,3

Мы попытались разработать подобный метод для спелых сосновых насаждений Зауралья на основе материалов сплошного учета плодоношения в пробных площадях, описанных в табл. 1. Учет плодоношения производился путем сбора всех шишек со срубленных деревьев. Для

[1] Характеристику климата см. в статье С. А. Мамаева в настоящем сборнике.

удобства математической обработки материала число подсчитанных на дереве шишек переводилось в условные баллы. Каждый балл равен 50 единицам (шишкам). Всего было взято около 210 моделей I—III классов роста, на которых собрано 40 000 шишек.

При разработке метода оценки величины плодоношения мы исходили из данных ряда авторов (Огиевский, 1904; Третьяков, 1927; Соболев и Фомичев; 1908; Правдин, 1936 и др.), установивших наличие коррелятивной связи между диаметром дерева и величиной его плодоношения в условиях европейской части СССР. Действительно, и по нашим данным некоторая связь между этими показателями имеется (табл. 2). Однако теснота ее весьма колеблется от различных привходящих факторов. Ошибки коэффициента корреляции и корреляционного отношения также велики, в результате чего связь иногда недостоверна. Вычисление зависимости по формулам прямолинейной и криволинейной связи дали примерно одинаковые результаты. Небольшое превышение величины корреляционного отношения над коэффициентом корреляции легко объяснимо. Как известно, величина корреляционного отношения всегда больше по абсолютному значению, чем коэффициент корреляции (Леонтьев, 1961).

Таблица 2

Корреляционная связь между величиной плодоношения и диаметром дерева

Пробная площадь	Коэффициент корреляции			Корреляционное отношение		
	r	m_r	r/m_r	η	m_η	η/m_η
1	0,57	0,146	3,93	0,61	0,137	4,46
2	0,55	0,072	7,67	0,61	0,065	9,43
3	0,40	0,120	3,35	0,44	0,115	3,83
4	0,22	0,275	0,79	0,36	0,251	1,44
5	0,30	0,150	2,00	0,39	0,140	2,78

Примечание. r — коэффициент корреляции; m_r — его ошибка; η — корреляционное отношение; m_η — его ошибка.

Таким образом, представилась возможность дать математическое выражение величины плодоношения на каждой пробной площади в зависимости от среднего диаметра насаждения. Были выведены на основании линейного корреляционного уравнения $Y=M_y+r\frac{\sigma_x}{\sigma_y}(X-M_x)$ соответствующие формулы. В данном уравнении: Y — величина плодоношения среднего дерева в насаждении в баллах; X — средний диаметр насаждения; M_x и M_y — средние арифметические значения для диаметра и величины плодоношения (в баллах) изученного насаждения; σ_x и σ_y — средние квадратические отклонения и r — коэффициент корреляции.

В табл. 3 показаны полученные для всех участков формулы и результаты расчетов, проведенных по каждой из них. Расчет произведен на среднее по плодоношению дерево. При расчете все формулы дали большую ошибку в оценке величины плодоношения (до 57%). Наиболее подходящей оказалась средняя $Y_{ср_{1-4}}=0{,}25X-4{,}9$ (вычислена как среднее из первых четырех формул). В данном случае расхождение с фактической величиной плодоношения не превышало 16% в одну сторону. Но нельзя забывать, что возможная ошибка всех формул гораздо выше, чем она получилась в наших расчетах для изученных насаждений. Об этом

свидетельствует средняя вероятная ошибка уравнения $m_{Y_{ср}}$. Она достигает 3 баллов. Следовательно, расчетная оценка плодоношения может отклоняться в обе стороны от средней $Y_{ср}$ очень значительно. Это заставляет относиться к данным, полученным на основе подобных расчетов, с большой осторожностью.

Таблица 3

Расчет плодоношения среднего дерева на пробных площадях по различным формулам

Пробная площадь	Фактическое плодоношение, балл	Формула величины плодоношения, $Y_{ср}$	Величина плодоношения, рассчитанная по формулам на пробных площадях										Средняя расчетная ошибка формулы $m_{Y_{ср}}$, балл
			1		2		3		4		5		
			балл	%	балл	%	балл	%	балл	%	балл	%	
1	3,7	$Y_{ср}=0{,}20X-3{,}7$	3,7	100	3,7	88	4,2	79	5,3	77	5,3	78	±2,1
2	4,2	$Y_{ср}=0{,}25X-5{,}0$	4,2	114	4,2	100	4,8	90	6,2	90	6,3	93	±2,9
3	5,3	$Y_{ср}=0{,}26X-4{,}9$	4,7	127	4,7	112	5,3	100	6,8	99	6,8	100	±3,3
4	6,9	$Y_{ср}=0{,}29X-6{,}1$	4,6	124	4,6	110	5,3	100	6,9	100	7,0	103	±4,3
5	6,8	$Y_{ср}=0{,}12X+1{,}4$	5,8	157	5,8	138	6,1	115	6,8	99	6,8	100	±3,1
Среднее		$Y_{ср_{1-4}}=0{,}25X-4{,}9$	4,3	116	4,4	105	4,9	92	6,3	91	6,4	94	±3,2

Учитывая это, мы применили для оценки величины плодоношения сосны эмпирический метод с использованием шести модельных деревьев — двух из числа наиболее тонких экземпляров, двух — средних по диаметру и двух — наиболее толстых. При этом не включаются угнетенные деревья IV—V классов роста.

Средний урожай рассчитывается как среднее арифметическое величины плодоношения шести указанных моделей. Этот метод, на наш взгляд, имеет достоинство. При его использовании изменчивость деревьев по плодоношению учитывается более полно, чем при выборке пяти моделей, которая обычно предлагается для оценки урожайности (Нестеров, 1954). В последнем случае на самом деле учитывается плодоношение деревьев III класса и частично II класса роста, то есть средних по диаметру экземпляров. В табл. 4 приведены сравнительные данные о величине плодоношения на изученных пробных площадях, рассчитанные различными способами. Как видно, наиболее точный результат дает для изученных насаждений расчет по формуле. Меньше всего точность в случае с пятью модельными деревьями (отклонение достигает 43%). Метод шести моделей занимает промежуточное положение (максимальная ошибка достигает 26%).

Таблица 4

Величина плодоношения среднего дерева, рассчитанная различными методами

Пробная площадь	Оценка плодоношения									
	фактическое		по нашей формуле		по 5 модельным деревьям		по 6 модельным деревьям		комбинированный метод	
	балл	%	балл	%	балл	%	балл	%	балл	%
1	3,7	100	4,3	116	2,6	70	4,0	108	4,1	111
2	4,2	100	4,4	105	2,4	57	4,0	95	4,2	100
3	5,3	100	4,9	92	5,0	94	6,7	126	5,8	109
4	6,9	100	6,3	91	5,8	84	5,3	77	5,8	84
5	6,8	100	6,4	94	7,4	109	7,3	107	6,8	100

ВЫВОДЫ

1. Учитывая соответствующую коррелятивную связь между диаметром дерева и величиной плодоношения, при оценке урожайности насаждения можно взять за основу данные, характеризующие толщину деревьев.

2. Для спелых сосновых насаждений Зауралья целесообразно применение предложенной нами формулы. Однако необходимо учитывать, что ее действие пока что распространяется на древостои со средней и хорошей урожайностью, оцениваемой в 3—7 условных баллов предложенной нами шкалы плодоношения, то есть 125—325 шишек на одно дерево. Вероятно, при слабой (ниже 3 баллов) и очень высокой (выше 7 баллов) урожайности формула имеет другой вид. Поэтому для ее использования необходимо иметь представление об урожайности сосны в текущем году. Кроме того, формула может дать в ряде случаев большую ошибку при расчете в связи со значительной индивидуальной изменчивостью деревьев по величине плодоношения.

3. Возможно также и применение метода шести моделей, который основан на учете изменчивости урожайности деревьев. Целесообразно также использование и комбинированного способа оценки плодоношения — расчета по шести моделям с корректировкой с помощью формулы (см. табл. 4).

4. Предложенные методы в связи с большой изменчивостью деревьев по плодоношению дают приблизительные результаты и нуждаются в дальнейшей разработке.

ЛИТЕРАТУРА

Леонтьев Н. Л. Техника статистических вычислений. М.—Л., Гослесбумиздат, 1961.
Нестеров В. Г. Общее лесоводство. М.—Л., Гослесбумиздат, 1954.
Огиевский В. Д. О ходе плодоношения сосны.— Лесной ж., 1904, вып. 4.
Правдин Л. Ф. Закономерность в плодоношении древостоев.— Исследования по лесоводству. Л., Гостехиздат, 1936.
Соболев А. Н. и А. В. Фомичев. Плодоношение лесных насаждений. Приложение к вып. XVIII.— Изв. Лесного ин-та, Спб., 1908.
Третьяков Н. В. Закон единства в строении насаждений. М., Изд-во «Новая деревня», 1927.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

В. М. ЯЦЕНКО

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ В АНАТОМИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Анатомические и морфологические признаки хвои являются весьма важными в систематике всех видов рода *Pinus*. Систематики уже давно начали изучать анатомическое строение хвои различных видов сосен, а также и сосны обыкновенной в связи с подразделением вида на более мелкие таксономические единицы. Разграничение отдельных видов по анатомическим признакам хвои не представляет особенных трудностей (Василевская, 1946; Джапаридзе и Василевская, 1934; Нестерович и Пономарева, 1961). Этого нельзя сказать о разновидностях, экологических и физиологических формах. В последнем случае приходится устанавливать особенности, пользуясь количественно-анатомическим методом, при котором нужны измерения на большом материале с дальнейшей статистической обработкой. Работы по изучению особенностей в анатомическом строении существующих эколого-физиологических и морфологических форм в пределах вида проводились А. Н. Шатерниковой (1929), М. Моисеевой (1937), Г. М. Козубовым (1962) и др. При использовании количественно-анатомического метода очень важно учитывать различия, обусловливающиеся возрастом хвои, ее местонахождением в кроне, типом цветения ветви и т. д.

В своей работе мы ставили целью проследить особенности в анатомическом строении хвои сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), на Северном Урале, сформировавшиеся в зависимости от полового типа побегов, на которых растет хвоя, и в зависимости от возраста последней.

Приводимые ниже материалы были получены в связи с выполнением темы «Внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной на Урале», разрабатываемой лабораторией Ботанического сада Института биологии УФАН СССР. Работа проводилась под непосредственным руководством старшего научного сотрудника С. А. Мамаева.

Место взятия образцов хвои — Ивдельское лесничество Свердловской области, квартал 183, выдел 23. Насаждение входит в район хвойных лесов Северного Урала. Краткая характеристика насаждения:

I ярус 8С2Лц, VIII класс возраста; II ярус 10Е; сосна — $H_{ср}$=25 *м*, $D_{ср}$=36 *см*, бонитет III, полнота 0,7, запас — 320 *м*³/*га*; лиственница — $H_{ср}$=28 *м*, $D_{ср}$=36 *см*; тип леса — сосняк бруснично-мшистый; подрост — кедр (редко), сосна (местами очень густо); подлесок — редкий: можжевельник обыкновенный, шиповник иглистый, жимолость синяя. Напочвенный покров: брусника, зеленые мхи. Все модельные деревья взяты на опушке или вблизи нее, рядом с вырубкой прошлых лет. Образцы хвои исследовали с концов веток средней части кроны с учетом типа побегов и возраста хвои. Время взятия образцов — декабрь 1960 г.

Материал, подлежащий анатомированию, хранился в пробирках с глицерином в течение года.

В связи с тем, что глицерин при длительном хранении обезвоживает растительные ткани, хвоя стала очень твердой и хрупкой. Приготовление срезов из такой хвои невозможно, так как крошится лезвие бритвы. Поэтому перед приготовлением срезов хвоинки подвергали кипячению в дистиллированной воде в течение 15—20 *мин*, после чего готовились срезы обычной бритвой.

Для исследования брали образцы с 12 деревьев. Образец хвои каждого дерева подразделялся на хвою с женских, мужских и ростовых побегов. По возрасту хвоя бралась 1, 2, 3 и 4-летняя. Из побегов каждого типа брали по пять пар хвоинок (укороченных побегов) разного возраста. Из одной хвоинки каждой пары готовили три среза со средней части. Измеряемые срезы помещали на предметное стекло в каплю глицерина.

Для измерения анатомических элементов хвои использовали окулярмикрометр. На каждом срезе измеряли следующие элементы: ширину и толщину хвоинки, ширину и толщину центрального проводящего цилиндра, толщину эпидермиса вместе с кутикулой и гиподермой в трех местах, два угловых смоляных и два мелких смоляных хода на периферической стороне хвоинки в двух взаимно перпендикулярных направлениях, а также подсчитывали общее число смоляных ходов. Измерения проведены на 520 срезах.

Кроме того, на части срезов у хвоинок различного возраста измеряли толщину флоэмы и ксилемы в сосудисто-проводящих пучках. Изучение флоэмы и ксилемы в сосудисто-проводящих пучках вызвано тем, что разные авторы по-разному трактуют вопрос о росте пучков. Одни утверждают, что флоэма (особенно) и ксилема с возрастом хвоинки увеличиваются в толщину за счет деятельности пучкового камбия (Палладин, 1924; Иванов, 1931). Как показано ниже, наши данные совпадают с таким утверждением. Другие считают, что деятельность камбия заканчивается в первом году жизни, а величина ксилемной части превышает флоэму (Раздорский, 1949). По В. Л. Комарову (1941), размеры флоэмы и ксилемы почти не различаются. При этом он не указывает на какие-либо изменения в соотношении проводящих элементов в зависимости от возраста хвои.

При определении площади поперечного сечения хвоинки и центрального проводящего цилиндра мы столкнулись с фактом, что нет единого мнения о том, каким способом или по какой формуле измерять площади указанных выше величин. Так, П. Я. Соколов (1928) применял способ поперечников и для площади поперечного сечения хвоинки, и для центрального проводящего цилиндра. Этот способ есть не что иное, как определение площади по формуле эллипса. Н. Д. Нестерович и А. В. Пономарева (1961) использовали для этой цели рисовальный аппарат и планиметр. Такой способ является очень трудоемким и не очень точным, так как оба прибора имеют свои погрешности. Существует также указание В. И. Палладина (1924) и Л. А. Иванова (1931), что на поперечном срезе хвоинка имеет форму почти правильного полукруга.

Мы вычислили площадь поперечного сечения хвоинок и центрального проводящего цилиндра с трех деревьев по формуле эллипса (способ поперечников) и по формуле круга с использованием величины среднего радиуса. Результаты сравнивали с площадью, полученной путем измерения миллиметровкой рисунка среза хвоинки, зафиксированного с помощью рисового аппарата. Величину площади, измеренную миллиметровкой, проверяли весовым способом и принимали за истинную. В результате выяснилось, что для площади поперечного сечения хвоинки наиболее точной оказалась величина, вычисленная по формуле круга со средним радиусом $\left(S_{хв}=\frac{\pi \cdot r^2_{ср}}{2}\right)$, так как расхождение с истинной площадью во всех случаях было незначительное и меньше, чем по формуле эллипса. Для площади поперечного сечения центрального проводящего цилиндра точнее оказалась формула эллипса ($S_ц=\pi\, ав$), где $а$ — ширина и $в$ — толщина центрального цилиндра. Площадь смоляных ходов вычислялась по формуле эллипса.

Ниже приводятся таблицы с результатами измерений элементов хвои на поперечном срезе. Из табл. 1 видно следующее:

а) размеры у хвои побегов женского типа несколько больше, чем у хвои побегов мужского и ростового типа (то же самое мы видим и в размерах центрального проводящего цилиндра); б) в величине покровных тканей и среднем количестве смоляных ходов в хвоинке резких различий нет; в) смоляные ходы, расположенные на периферической части хвоинки, у хвои побегов женского типа, крупнее, чем у хвои побегов мужского и ростового типа, тогда как угловые смоляные ходы у хвои женского типа побегов несколько меньше; г) отношения толщины хвоинки к ее ширине и толщины центрального цилиндра к его ширине подтверждают правильность определения площади сечения хвоинки по формуле круга со средним радиусом, а площади сечения центрального цилиндра по формуле эллипса.

Изменение флоэмы и ксилемы сосудисто-проводящего пучка с возрастом хвои показано в табл. 2.

Из данной таблицы видно, что толщина флоэмы сосудисто-проводящего пучка на 4-й год увеличивается в полтора — два с лишним раза, в то время как ксилема увеличивается на 10—20%. Из этого вытекает, что деятельность пучкового комбия продолжается и в последующие годы, а не прекращается в первом году жизни, как утверждает В. Ф. Раздорский (1949).

Таблица 1

Размеры и отношения элементов хвои первого года жизни на поперечном разрезе в зависимости от типа побегов

Тип побега	L, *мм*	A	B	a	b	$э$	n	S	$S_ц$	S_1	$S_э$	$\frac{B}{A}$	$\frac{b}{a}$	$\frac{э}{B}$	$\frac{S_ц}{S}$	$\frac{\Sigma S_1+\Sigma S_э}{S}$	$\frac{S_1}{S_э}$
		мк						*мм²*		*мк²*							
Р	39,5	1332	651	780	316	33	9,2	0,6831	0,1938	5142	2358	0,49	0,41	0,05	0,28	0,04	0,47
♀	44,6	1454	692	869	336	32	10,0	0,7910	0,2298	5042	2826	0,48	0,39	0,04	0,29	0,04	0,57
♂	40,1	1328	667	773	319	34	9,6	0,6954	0,1928	5392	2534	0,50	0,41	0,05	0,28	0,04	0,47

Примечание. *Р* — ростовой тип побега; ♀ — побег с женскими генеративными органами; ♂ — побег с мужскими генеративными органами; L — длина хвои; A — ширина хвои; B — толщина хвои; a — ширина центрального цилиндра; b — толщина центрального цилиндра; $э$ — толщина кутикулы, эпидермиса и гиподермы вместе взятых; n — среднее количество смоляных ходов в хвоинке; S — площадь поперечного сечения хвои; $S_ц$ — площадь поперечного сечения центрального проводящего цилиндра; S_1 — площадь сечения углового смоляного хода; $S_э$ — площадь сечения смоляного хода, расположенного на периферической или диаметральной части хвоинки.

Таблица 2

Изменения размеров сосудисто-проводящего пучка

№ дерева	Хвоя 1-го года			Хвоя 4-го года		
	толщина хвоинок, *мк*	флоэма	ксилема	толщина хвоинок, *мк*	флоэма	ксилема
1	773	48/100	50/100	767	74/154	56/112
2	869	49/100	51/100	784	116/237	62/122

Примечание. Числитель — *мк*; знаменатель — %.

ВЫВОДЫ

1. Больших различий в абсолютных и относительных размерах анато-
нических элементов у хвои с побегов разных половых типов не имеется.
Однако хвоя побегов с женскими генеративными органами, как прави-
о, крупнее.

2. Смоляные ходы у хвои побегов с женскими генеративными орга-
ами более выравнены, так как угловые смоляные ходы несколько мель-
е, а периферические крупнее.

3. Флоэма и ксилема в сосудисто-проводящих пучках увеличивается
размерах по мере старения хвои. При этом флоэмная часть сосудисто-
роводящего пучка прирастает в 4—6 раз быстрее, чем ксилемная.

ЛИТЕРАТУРА

асилевская Л. М. Анатомическое строение хвои сосен Черноморского побережья.— Тр. Тбилисского бот. ин-та, 1964, т. 10.

жапаридзе Л. И. и Л. М. Василевская. К анатомической характеристике кавказских сосен. Тр. Тбилисского бот. ин-та, 1934, т. 1.

ранов Л. А. Анатомия растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1931.

омаров В. Л. Практический курс анатомии растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.

зубов Г. М. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове. Автореф. канд. дисс. Л., 1962 (Ботан. ин-т. АН СССР).

оисеева М. Применение количественно-анатомического метода при подразделении рода Pinus на более мелкие таксономические единицы.— Докл. АН СССР, 1937, т. XVII, № 5.

естерович Н. Д. и А. В. Пономарева. О некоторых анатомических особенностях хвои древесных пород.— Бюлл. Ин-та биологии за 1960 г., вып. VI. Минск, Изд-во АН БССР, 1961.

алладин В. И. Анатомия растений. М.—Л., Госиздат, 1924.

здорский В. Ф. Анатомия растений. М., Изд-во «Советская наука», 1949.

колов П. Я. К вопросу о географических расах *Pinus silvestris* L.— Изв. Глав. бот. сада, 1928, № 27

терникова А. Н. О влиянии различного стояния грунтовых вод на анатомическое строение сосны.— Тр. по лесному опытному делу, 1929, т. LXXVI, вып. 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 47 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1965

Т. Р. РИЛЬ

ДЕКОРАТИВНЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ КУСТАРНИКОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

Кустарники играют важную роль в озеленении городов. Они используются во всех типах зеленых насаждений. Однако местные виды кустарников в озеленении городов Среднего Урала незаслуженно остаются без достаточного внимания, их формовое разнообразие почти не изучено.

Нами был проведен отбор декоративных форм некоторых кустарников, широко распространенных в лесах Среднего Урала: жимолости костяной и синей, ракитника Цингера и розы иглистой (Говорухин, 1937; Кречетович, 1940; Коновалов, 1950; Горчаковский, 1958; Соколов и Шипчинский, 1958). Формовое разнообразие этих кустарников изучалось в лесах окрестностей городов Свердловска, Нижнего Тагила, Верхне-Пышминского и Сысертского районов Свердловской области.

Метод исследования — глазомерно-маршрутный. В процессе отбора по возможности описывались 10 особей каждой выделенной формы. Общее описание жимолости костяной и синей, а также розы иглистой дается по А. И. Колесникову (1960), ракитника Цингера — по С. Я. Соколову и Н. В. Шипчинскому (1958).

ЖИМОЛОСТЬ ОБЫКНОВЕННАЯ (КОСТЯНАЯ)
LONICERA XYLOSTEUM L.

Кустарник до 2 *м* высотой. Довольно часто встречается в лиственных, сосновых и осветленных еловых лесах (Говорухин, 1937). На освещенных местах образует густую шаровидную крону. Цветы желтовато-белые. Ягоды красные. Теневынослива. К почве нетребовательна, но лучше растет на плодородных свежих почвах. Живет до 20—25 лет. Менее чем жимолость татарская повреждается вредителями и вирусными болезнями.

А. И. Колесников (1960), Г. Н. Зайцев и В. В. Шульгина (1962) описали следующие формы жимолости костяной: f. *mollis* Rgl. с сильно опушенными листьями; f. *glabrescens* Zabel с голыми листьями; f. *lutea* Loisel с желтыми плодами; f. *brevipedunculata* Rgl. с цветоносами почти одной длины с черешками; f. *longipedunculata* Zabel с цветоносами длиннее черешка, до 2,5 *см*. Все эти формы описаны для европейской части СССР.

Нами на Среднем Урале выявлены следующие декоративные формы жимолости обыкновенной. Жимолость обыкновенная в ь ю щ а я с я — представляет собой кустарник высотой около 1 *м* с оригинальными длинными (1,5—2 *м*) поникающими и горизонтально простирающимися на высоте

0,2—0,6 *м* от поверхности почвы ветвями. Был найден экземпляр этой формы, у которого одна из ветвей даже цепляется за ствол близстоящей сосенки, находящейся на расстоянии 2,6 *м*. Опушение на листьях выражено слабо. Плоды красные. Диаметр: главных ветвей 10—12 *мм*, окончаний побегов — до 1—2 *мм*. Последние имеют тенденцию к изогнутости для улавливания точки опоры. Размер куста 2,0×2,1 *м*. Общий вид растения раскидистый, закругленный, поникающий. Степень выраженности признака варьирует. Приведенное выше описание дано для экземпляра с наиболее выраженной «ползучей» способностью ветвей. Встречается эта форма в свежих разнотравных сосняках.

Жимолость обыкновенная крупноплодная — куст около 2 *м* высотой. Бо́льшая часть ветвей растет вертикально вверх. Ягоды красные, в 1,5 раза крупнее, чем у типичной формы, чаще — одиночные, реже — сидящие по две на одном черешке. Эта форма особенно декоративна осенью своими крупными красными блестящими ягодами. Встречается там же, где и предыдущая форма.

Жимолость обыкновенная мутовчатоплодная — оригинальна расположением плодов на побеге. Они сидят как бы «мутовками» на совершенно безлистном или с незначительным количеством листьев побеге. От стеблевых узлов в разные стороны отходят 4—6 коротких (0,5 *см*) черешков с двумя красными ягодами на концах. На общем фоне листьев такие побеги очень нарядны.

ЖИМОЛОСТЬ СИНЯЯ *LONICERA COERULEA* L.

Пряморастущий или раскидистый густоветвистый кустарник до 1,5—2 *м* высотой. Цветки бледно-желтые, размером до 1,2 *см*. Ягоды от темно-голубых до черновато-синих с сизым налетом. Теневынослива, совершенно морозостойка, успешно растет на самых разнообразных, но достаточно влажных почвах. Хорошо переносит стрижку. А. И. Колесников (1960) дает описание трех декоративных форм жимолости синей: f. *altaica* (Pall) Sweet.— алтайской; f. *edulus* Regel — съедобной и f. *graciliflora* — изящноцветной.

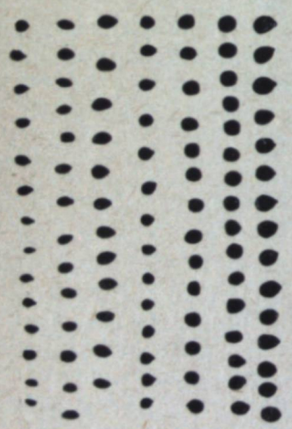


Рис. 1. Изменение величины плодов жимолости синей.

При обследовании зарослей жимолости синей на Среднем Урале нами выявлены следующие декоративные формы.

Жимолость синяя крупноплодная до 2 *м* высотой (рис. 1). Ветви слабо поникают. Плоды продолговатые, черно-синие с сизым налетом, ягоды горькие длиной 15 *мм*, шириной 10 *мм*, в то время как у типичной — соответственно 10 и 7 *мм*. Крупноплодной форме свойственны и более крупные листья: 13 *см*² против 9,5 *см*². Куст средней плотности. Общее очертание кроны — округлое.

Жимолость синяя узколистная до 1,5 *м* высотой с узкими ланцетными листьями, заостренными или закругленными к вершине, у которых длина в 3—4 раза превышает ширину (46÷58)×(12÷17) *мм*. Ягода черная, почти шаровидная, размером 9×8 *мм*. Общий вид куста изящный, сквозистый.

На рис. 2 показано соотношение длины и ширины листьев у узколистной и типичной форм. Как видно из графика, в среднем оно составляет

для узколистной формы 3,05; для типичной — 2,24. Коэффициент достоверности различия t между этими формами 26,5.

Жимолость синяя мелколистная — образует изящную листовую мозаику из мелких заостренных листочков площадью 3—7 (8) *см*², длиной 2—3,5 *см*, шириной 0,9—2 *см* и углом у вершины листа около 75°. Для сравнения приводим размеры листьев типичной (крупнолистной) формы: площадь в среднем 8—10 *см*²; 6,0 *см* длина и 3,0 *см* ширина.

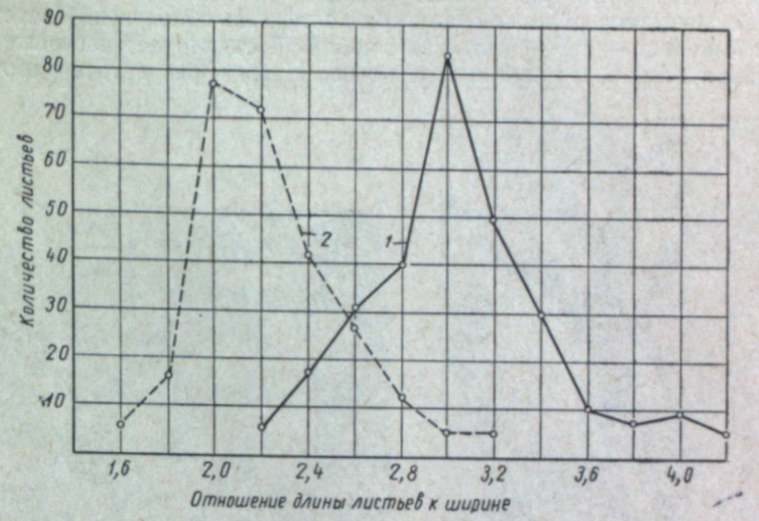


Рис. 2. Соотношение длины и ширины листьев у узколистной и типичной форм жимолости синей (обмерено по 10 экземпляров каждой формы).

1 — узколистная форма; *2* — типичная.

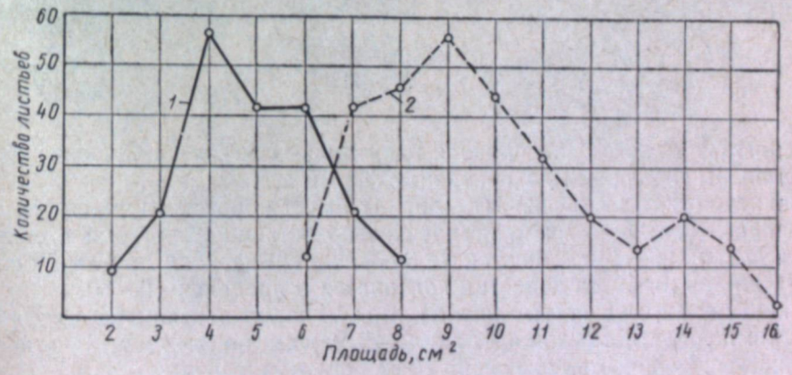


Рис. 3. Величина листьев у мелколистной и крупнолистной форм жимолости синей.

1 — мелколистная форма (обмерено 6 экземпляров); *2* — крупнолистная (обмерено 10 экземпляров).

На рис. 3 показана величина листьев у мелколистных и крупнолистных форм. Коэффициент достоверности различия между этими формами равен 27,7.

РАКИТНИК ЦИНГЕРА

CYTISUS ZINGERI (NENUK) V. KRECZ.

Кустарник 40—120 *см* высотой. Соцветия желтые колосовидные, малоцветковые; парус с фиолетовым пятном при основании или без пятна. К началу цветения ракитник Цингера полностью облиствен. Цветет он с 4 лет, обильно — в 5—7 лет. Светолюбив. Предпочитает песчаные, супесчаные и щебневато-каменистые почвы. Нами в результате работ по

Рис. 4. Прутьевидная форма ракитника Цингера.

Рис. 5. Ветвистая форма ракитника Цингера.

изучению формового разнообразия ракитника Цингера на Среднем Урале выявлены следующие декоративные формы его.

Ракитник прутьевидный (рис. 4) имеет хорошо выраженные совершенно неветвящиеся или незначительно ветвящиеся стебли с соцветиями длиной 20—40 *см*; цветки по 3—4 сидят в пазухах листьев. Количество цветов на 10 *см* соцветия колеблется в пределах 40—60.

Ракитник ветвистый (рис. 5) имеет сильно ветвящиеся стебли с короткими соцветиями длиной от 2 до 15(20) *см*; по 2—4 цветка в пазухах листьев. Количество цветов на 10 *см* соцветия 30—50.

Ракитник крупноцветный имеет довольно крупные цветы и листья. Ширина паруса варьирует от 1,7 до 2,2 *см* и размер листьев — от 0,8 до 2 *см*², в то время как мелкоцветная форма характеризуется шириной паруса цветка 1,0—1,7 *см* и размером листьев в 0,2—0,9 *см*². На рис. 6 показана величина паруса у крупноцветной и мелкоцветной форм. Средняя ширина паруса для крупноцветной формы равна 1,89 *см*; для мелкоцветной — 1,23 *см*. Коэффициент достоверности различия выразился по цветам цифрой 47,9; по листьям — 45,7.

Ракитник плакучий имеет сильно поникающие неветвящиеся стебли, стелющиеся по поверхности почвы. Длина побегов до 60 *см*. Общая высота растения за счет поникших стеблей всего 30—35 *см*.

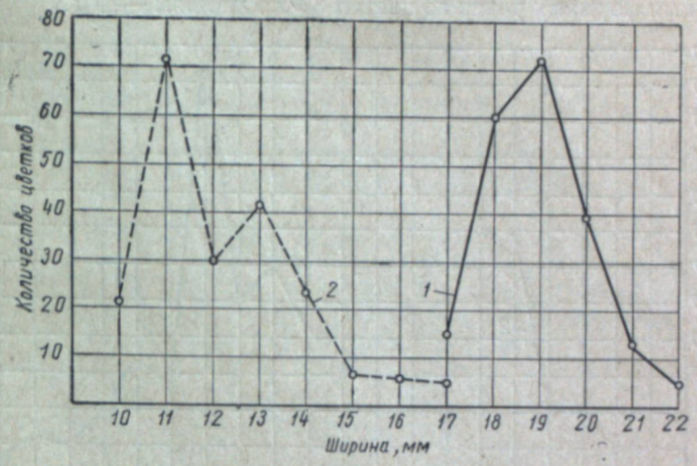


Рис. 6. Ширина паруса у крупноцветной и мелкоцветной форм ракитника Цингера (обмерено по 10 растений той и другой формы): *1* — крупноцветная форма; *2* — мелкоцветная.

РОЗА ИГЛИСТАЯ *ROSA OCICULARIS* LINDL.

Кустарник до 1—2 *м*. Цветки одиночные или по 2—3 вместе, темно-розовые, до 5 *см* в диаметре, душистые. Плоды яйцевиднопродолговатые, красные. Весьма морозостойка, сравнительно теневынослива, устойчива в городских условиях. Хорошо переносит стрижку.

Рис. 7. Крупноцветная и мелкоцветная формы розы иглистой.

Нами на Среднем Урале выявлены следующие декоративные формы розы иглистой.

1. По величине цветка:

а) роза иглистая крупноцветная — имеет цветы диаметром от 4,5 до 6,3 *см* и соответственно листья размером от 4,5 до 12,5 *см*²;

б) роза иглистая мелкоцветная — характеризуется более изящными цветами и листочками: цветы диаметром от 2,5 до 4,5 *см* и листья величиной от 1 до 5,5 *см*².

На рис. 7, 8 показана величина цветка у крупноцветной и мелкоцветной формы. Средний диаметр цветка у крупноцветной формы равен 5,1 *см*, а у мелкоцветной 3,62 *см*. Коэффициент достоверности различия между этими формами равен по цветам 33, по листьям — 47,7.

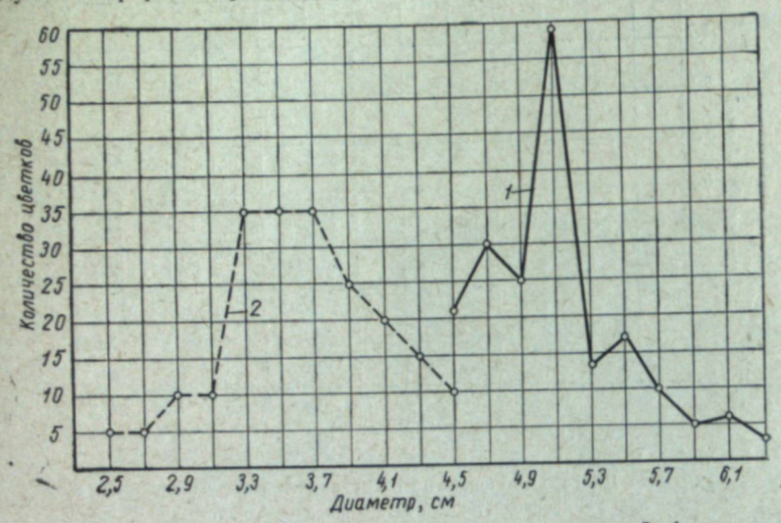


Рис. 8. Величина цветка у крупноцветной и мелкоцветной форм розы иглистой (обмерено по 20 растений той и другой формы):
1 — крупноцветная форма; *2* — мелкоцветная.

2. По интенсивности окраски цветка:
а) роза иглистая с бледно-розовыми цветами;
б) роза иглистая с розовыми цветами;
в) роза иглистая с темно-розовыми цветами.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДЕКОРАТИВНЫХ ФОРМ В ОЗЕЛЕНЕНИИ

Вьющуюся форму жимолости обыкновенной нужно высаживать рядом с деревьями, за которые она могла бы цепляться. Поскольку жимолость обыкновенная имеет довольно крупные листья, лучше ее сочетать с мелколистными формами деревьев и кустарников.

Отдельные экземпляры и группы «мутовчатоплодной» формы жимолости обыкновенной, крупноплодной формы жимолости обыкновенной и синей будут эффектно выглядеть в качестве солитеров среди яркой зелени газонов в скверах, садах, парках. Сочетание листовых мозаик узколистной и широколистной, мелколистной и крупнолистной форм может быть удачно использовано при создании групп кустарников и живых изгородей. Группы и отдельные кусты жимолости синей мелколистной легки и ажурны.

Прутьевидная крупноцветная форма ракитника Цингера особенно эффектно будет выглядеть в качестве солитера. Ветвистая его форма применима для живых изгородей и бордюров. Плакучая форма может быть, в силу нетребовательности ракитника Цингера к почве, использована на каменисто-щебнистых участках, для оформления хорошо освещенных склонов, а также в сочетании с прямораспущей неветвящейся формой и другими растениями.

Мелкоцветная форма розы иглистой хороша для небольших скверов или садов в одиночных, групповых посадках и в живых изгородях, бордюрах. Крупноцветная же форма, а особенно сочетание групп с разной

интенсивностью окраски цветов очень эффектна в крупных скверах и парках. В местах, недостаточно освещенных, форма розы иглистой со светлыми бледно-розовыми цветами оживляет пейзаж.

Итак, в ходе работ по изучению формового разнообразия некоторых кустарников в лесах Среднего Урала были выявлены следующие декоративные формы:

1) у жимолости обыкновенной — вьющаяся, мутовчатоплодная, крупноплодная;
2) у жимолости синей — крупноплодная, узколистная, мелколистная;
3) у ракитника Цингера — прутьевидная, ветвистая, крупноцветная, плакучая;
4) у розы иглистой — по величине цветка: крупноцветная и мелкоцветная; по окраске цветка: бледно-розовая, розовая, темно-розовая.

Все эти формы можно использовать в различных типах зеленых насаждений одиночными и групповыми посадками, в сочетании с деревьями, а также в качестве живых изгородей и бордюров.

ЛИТЕРАТУРА

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, Свердловское областное изд-во, 1937.
Горчаковский П. Л. Растительность Свердловской области. Природа Свердловской области. Свердловск, Свердловское книжное изд-во, 1958.
Зайцев Г. Н. и Шульгина В. В. Жимолость.— Деревья и кустарники СССР, т. VI. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
Колесников А. И. Декоративная дендрология. М., Изд-во лит. по строительству, архитектуре и строительным материалам, 1960.
Коновалов Н. А. Деревья и кустарники Урала. Свердловск, Свердлгиз, 1950.
Кречетович В. И. Ракитники Восточной Европы.— Бот. ж. СССР, 1940, т. 25, вып. 3.
Соколов С. Я. и Шипчинский Н. В. Ракитник.— Деревья и кустарники СССР, т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.

СОДЕРЖАНИЕ.

С. А. Мамаев. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивные связи с морфологическими признаками деревьев 3

А. К. Махнев. Формы березы в лесах Припышминского Зауралья и их таксационно-морфологическая характеристика 41

Н. А. Коновалов, Б. С. Коняхин, Ф. Р. Соловьева. О параллельной изменчивости в роде *Populus* L. 59

С. А. Мамаев, В. М. Яценко. Разработка методов учета урожайности сосны обыкновенной в связи с изменчивостью деревьев по диаметру и величине плодоношения 63

В. М. Яценко. Некоторые особенности в анатомическом строении хвои сосны обыкновенной на Северном Урале 67

Т. Р. Риль. Декоративные формы некоторых кустарников Среднего Урала . . 71

46

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА УРАЛ

Интродукция и селекция растений на Урале

III

Редактор изд-ва *А. П. Фаворская* Техн. редактор *Н. В. Сем*
Корректор *Л. М. Пальмина.*

РИСО УФАН СССР № 45/2(9). Сдано в набор 27/V 1965 г.
Подписано к печати 16/IX 1965 г. НС 29194. 5 печ. л. Уч.-изд. л.
Формат 70×108 1/16. Тираж 1050. Цена 45 коп. Зака

Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, проспект имени Ленина

Цена 45 коп.