

П-161
71

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

71

**ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ
И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ**



СВЕРДЛОВСК
1969

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 71

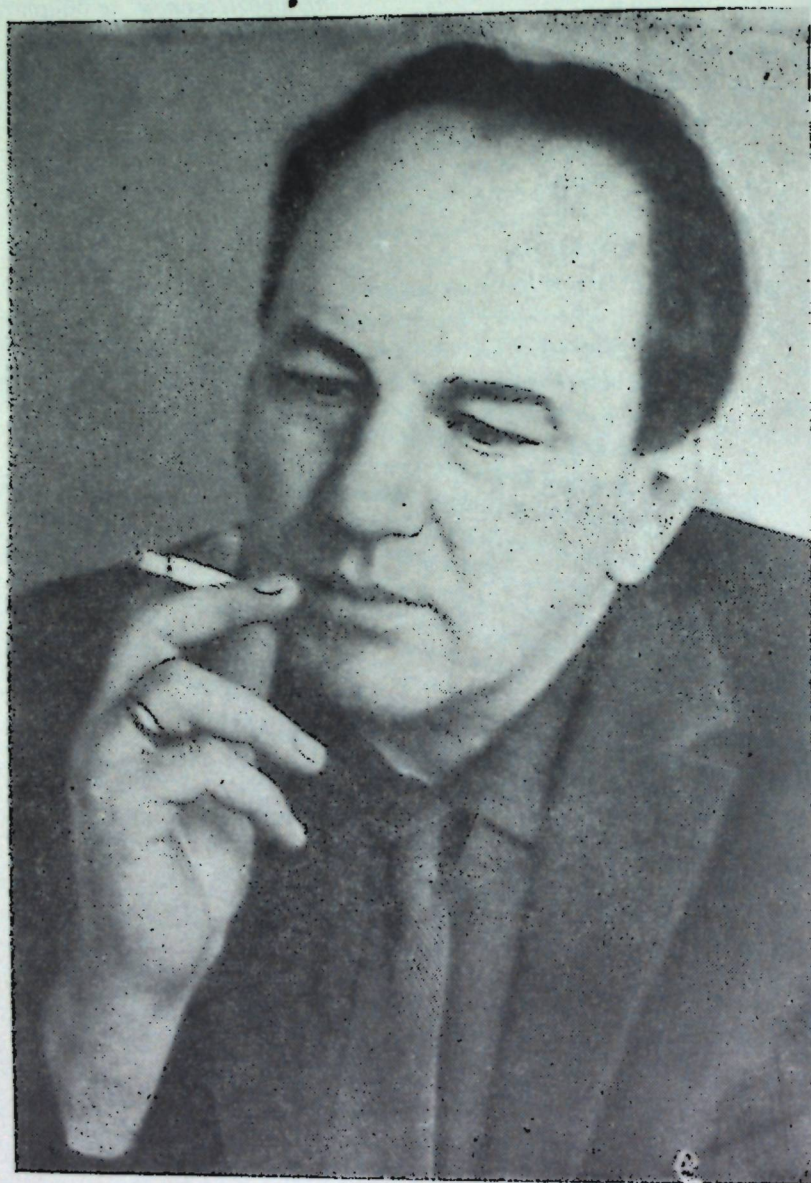
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

1969

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ
И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ



СВЕРДЛОВСК



Станислав Семенович Шварц

В. Н. ПАВЛИНИН

СТАНИСЛАВ СЕМЕНОВИЧ ШВАРЦ (К пятидесятилетию со дня рождения)

Личность ученого раскрывается в его делах и мыслях. 1946 г. — кандидат наук, 1954 г. — доктор наук, 1957 г. — профессор, 1966 г. — член-корреспондент Академии наук СССР; с 1951 г. — заведующий лабораторией, 1955 г. — директор первого в стране Института экологии растений и животных Уральского филиала Академии наук СССР — таков путь в науке Станислава Семеновича Шварца.

С. С. Шварц родился в 1919 г. в г. Днепрпетровске. Его детство, отрочество и юность прошли в г. Ленинграде. Он рано лишился отца, и вся тяжесть воспитания сына легла на плечи матери — Евгении Станиславовны. Она, по-европейски образованный человек, хорошо знающая многие языки, была вынуждена длительное время работать машинисткой. Мальчик получил хорошее воспитание и образование. В 1932 г. он стал членом кружка юных зоологов при Ленинградском зоопарке. Кружком руководили тогда П. Е. Грачев и В. М. Миклашевский. Юннатом зоопарка приучали проводить экскурсии, и это, несомненно, заложило основы педагогического таланта будущего ученого. В 1934 г. занимается в кружке, который работал под руководством А. А. Гуреева, при Зоологическом институте АН СССР. В 1937 г., окончив среднюю школу, С. С. Шварц поступил на биологический факультет Ленинградского государственного университета. Здесь он специализировался на кафедре зоологии позвоночных животных у профессора Д. Н. Кашкарева. С. С. Шварц присутствовал при зарождении советской экологии. Это определило его дальнейший научный путь. Повезло и в другом: в те годы в университете читали лекции такие выдающиеся, с мировым именем отечественные ученые-биологи, как Д. Н. Кашкаров, А. А. Ухтомский, В. Л. Комаров, В. А. Догель, Н. А. Буш, Г. Д. Карпеченко, П. И. Лисицын и др. Был прослушан С. С. Шварцем также обширный курс математики и полный (двухгодичный) курс физики.

Война нарушила нормальную жизнь. В 1941 г. студент С. С. Шварц вступает добровольцем в Ленинградскую армию народного ополчения. После ранения и тяжелой контузии был демобилизован. Затем эвакуация в г. Саратов, где он экстерном сдает государственные экзамены за университет и получает диплом с отличием. Работать направлен в Джангалинский противочумный пункт на должность старшего зоолога. Здесь, в Западном Казахстане, начались его научные исследования. Тяга к научным исследованиям привела С. С. Шварца в аспирантуру Ленинградского университета (1943 г.). В 1946 г. он успешно защищает кандидатскую диссертацию

«Эффективность криптической окраски», выполненную под руководством профессора В. П. Терентьева, сторонника применения математических методов в биологии. В 1946 г. в г. Свердловске во вновь организованном Институте биологии Уральского филиала Академии наук СССР начинается новый период жизни, период научной, научно-организационной и общественной деятельности. В то время в институте было только два зоолога. За сравнительно короткий срок С. С. Шварцем создана крупнейшая в СССР лаборатория популяционной экологии позвоночных животных и уральская школа зоологов. В 1954 г. он успешно защищает в Московском государственном университете докторскую диссертацию «Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных». В 1958 г. Станислав Семенович вступил в Коммунистическую партию Советского Союза. В 1967 г. он награжден орденом Ленина.

Одно из основных направлений работы С. С. Шварца — исследование общих проблем учения о популяции. На основе широко поставленных комплексных исследований ему удалось разработать методику оценки физиологического состояния и степени жизнеспособности животных разных видов в разных условиях среды («метод морфофизиологических индикаторов»). Применение этой методики дает возможность исследовать реакцию вида на изменение условий среды не только на основе изучения общих проявлений его жизнедеятельности, но и путем анализа тонких морфофизиологических реакций животных в естественной среде обитания. До этого подобные исследования проводились почти исключительно в экспериментальных условиях. Развитие исследований этого направления имеет исключительное теоретическое значение, так как позволяет полнее изучать взаимодействие животных с окружающими условиями среды и фиксировать первые стадии внутривидовой дифференциации, создавая тем самым предпосылки для более глубоких представлений о механизмах микроэволюционного процесса. Это направление исследований с полным правом может быть названо новым в экологии; только в последнее время оно начинает развиваться в некоторых зарубежных странах (США, Япония, Польша и др.), в значительной степени повторяющих путь, уже пройденный лабораторией, руководимой С. С. Шварцем. Самостоятельным разделом этого цикла исследований является изучение возрастной динамики структуры популяций животных в разных условиях среды. Использование метода морфофизиологических индикаторов при изучении природных популяций животных дало возможность С. С. Шварцу решить ряд вопросов, связанных с рациональным использованием природных ресурсов животного происхождения и другими проблемами практического характера.

Оригинальное направление исследований позволило С. С. Шварцу перейти к решению и некоторых принципиальных проблем общей биологии. Так, в монографии «Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных» (1959) им обосновано представление о различных механизмах внутривидовой дифференциации и процесса видообразования. Число выполненных в различных странах работ, подтверждающих эту точку зрения, растет с каждым годом. Энергично развивая исследования этого цикла, С. С. Шварц теоретически обосновал возможные пути воздействия на качественный состав популяций животных в естественной среде обитания и впервые наметил программу конкретных исследований. В последние годы он особое внимание уделял изучению фауны Крайнего Севера. Итогом этой большой работы явилась монография «Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике» (том 1, «Млекопитающие», 1963), в которой впервые в мировой литературе сделана попытка дать комплексную биологическую характеристику всех видов животных Субарктики.

Для С. С. Шварца характерно использование разнообразных методов работы. Так, при изучении внутривидовой изменчивости в руководимой им лаборатории использовались экологические, морфологические, физиологические, физико-математические, цитофизиологические, иммунобиологические и другие методы исследования. Тот, кто выдвигает научные идеи, первым прокладывает новые пути в науке, всегда может оказаться в положении «моральной изоляции». Но настоящий ученый, чья научная жизнь следует благородному принципу древних: «Платон — друг, но истина еще больший друг», никогда не побоится оказаться в таком положении. Таким даром обладает и Станислав Семенович Шварц.

С. С. Шварц не только крупный ученый. Он ведет и большую работу по подготовке кадров, читая курсы лекций в Уральском государственном университете им. А. М. Горького и руководя учебной аспирантой. Из числа его учеников выросли доктора, кандидаты наук, старшие научные сотрудники. Постоянными консультациями С. С. Шварца пользуются сотрудники многих институтов, университетов и отраслевых учреждений страны. Он возглавлял многочисленные зоологические и комплексные экспедиции в различных районах Советского Союза, посетил Северную Америку, Грецию, Италию, Турцию, Тунис, Марокко, Сенегал, Гвинею, Берег Слоновой Кости, Индию, Англию, Бельгию и другие страны мира. Владея четырьмя европейскими языками и превосходно зная мировую научную литературу, С. С. Шварц много сделал для анализа и обобщения современного состояния отдельных разделов биологии, особенно стоящих на границе разных специальностей. С. С. Шварц неоднократно принимал участие в работе всесоюзных и региональных конференций, а в 1963 г. выступил с докладом на XVI Международном зоологическом конгрессе в США. Принимал участие он и в работе международных симпозиумов по подготовке Международной биологической программы в Великобритании (1965 г.), Польше (1966 г.), Болгарии (1968 г.).

За время пребывания С. С. Шварца на посту директора Института вырос в крупное учреждение с оригинальным научным направлением. Ведет С. С. Шварц и большую общественную работу. Он член ряда проблемных научных советов Академии наук СССР (по зоологии, биогеографии, экологической физиологии, эволюционной генетике), председатель координационной комиссии по экологии, член совета Советского национального комитета по Международной биологической программе, член Международного биометрического общества, руководитель семинара по философским вопросам биологии, председатель объединенного ученого совета по биологическим наукам. Заслуживает высокой оценки работа С. С. Шварца и по пропаганде научных знаний. Он регулярно выступает перед массовой аудиторией с лекциями. Блестящие ораторские способности и богатая эрудиция всегда привлекают большую аудиторию.

Станислав Семенович — автор около 150 научных работ, в том числе ряда монографий. Некоторые его работы переведены на английский, немецкий, польский и китайский языки.

Все эти качества С. С. Шварца, наряду с его большой культурой, простотой, исключительной гуманностью и одновременно с высокой, но справедливой требовательностью и личным обаянием, завоевали ему глубокое уважение и симпатии не только сотрудников руководимых им лабораторий и Института, но и всех тех, кому приходится с ним общаться. На примере пути Станислава Семеновича Шварца в науку еще раз убеждаешься, что талант — это не только богатая природная одаренность, но и неугаемая страсть к непрестанным научным исканиям, смелость, истинная преданность науке и трудолюбие, трудолюбие без конца.

УДК 591.5

В. Г. ИЩЕНКО

ПРИМЕНЕНИЕ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ УРАВНЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Овладение процессами, происходящими в природе, осуществление контроля над средой требуют тщательного и всестороннего изучения микроэволюционного процесса. Естественно, что такое изучение должно начинаться с исследования превращений, происходящих в элементарных видовых группах — популяциях (Шварц, 1963). Прогресс в изучении микроэволюции может иметь место лишь при совершенствовании методик исследования. Это и обуславливает расширяющееся в последнее время внедрение математических, биохимических, физиологических и других методов исследования в популяционную и эволюционную экологию. Более того, эти разделы экологии возникли в значительной мере вследствие расширения этих методов (Шварц, 1965). Вопросы, стоящие на повестке дня, а именно: степень фенотипической обусловленности морфологических особенностей отдельных популяций, начальные стадии репродуктивной изоляции и т. д. — требуют для решения новых методик исследования. Прежде всего могут быть использованы экспериментальные методы (Шварц, 1966), но в то же время можно подобрать специальные частные методы, позволяющие получить принципиально иные результаты на одном и том же материале. Одним из них является изучение характера корреляционных зависимостей различных морфологических, физиологических, биохимических и других особенностей организмов от общих размеров тела, т. е. изучение характера аллометрического роста отдельных частей тела или органов. Суть его заключается в том, что размер или вес органа (y) связывается с размером или весом тела (x) уравнением $y = bx^a$. Величина a (аллометрический показатель) дает представление о том, как меняются пропорции организма при изменении размеров тела. Если $a > 1$, то орган растет быстрее тела, относительные размеры его при увеличении размеров тела возрастают. Наоборот $a < 1$, если скорость роста органа или части тела меньше таковой для всего тела. В этом случае относительные размеры органа уменьшаются. Если скорости роста части и всего тела равны, относительные размеры органа при увеличении размеров тела остаются неизменными, то $a = 1$. Если в процессе роста и развития абсолютные размеры органа не меняются (орган не растет), то $a = 0$, и $a < 0$, когда орган с увеличением размеров тела уменьшается в абсолютных размерах. Параметры b и a рассчитываются на основании исходных измерений тела и его отделов (Митропольский, 1961; Плохинский, 1961).

Установление разнообразия в скорости соотносительного роста тела и

его отделов (Thompson, 1917; Huxley, 1932) повлекло за собой использование аллометрических показателей (a) в последние годы при таксономических исследованиях (Röhrs, 1959, 1961; Hückinghaus, 1961, и др.). Действительно, этот показатель чрезвычайно удобен, так как, во-первых, по его величине можно судить о характере изменения пропорций при изменении размеров тела и, во-вторых, по степени сходства или отличия его для одних и тех же частей можно с достаточной уверенностью судить о том, чем определяются различия (морфологические) между сравниваемыми формами — спецификой их или только различиями в размерах (как правило, сравниваемые формы редко обладают одинаковыми размерами). Это важно также и потому, что при одинаковых размерах тела характер изменения пропорций в процессе роста у различных форм может быть неодинаков.

Изучение динамики морфологических особенностей — один из наиболее существенных путей исследования межвидовых различий (Шварц, Добринский, Топоркова, 1965). Однако это справедливо и при изучении внутривидовой изменчивости, хотя удельный вес работ, посвященных изменчивости характера корреляционных связей между частями внутри вида, весьма невелик (новейшую сводку данных и литературы можно найти у Гоулда Gould, 1966). Напротив, в последнее время, несмотря на повышенный интерес к использованию аллометрических уравнений, многие авторы отмечают незначительную изменчивость параметров аллометрического уравнения внутри вида или обходят этот вопрос молчанием (Röhrs, 1961; Frick, 1961, и др.), предлагая по степени сходства этих параметров судить о таксономическом сходстве сравниваемых форм, чаще всего — видов. Эта предпосылка основана на представлении о том, что аллометрический показатель a фиксирован наследственно в узких рамках изменчивости, но экспериментальные данные по этому вопросу почти отсутствуют, что, в свою очередь, тормозит применение аллометрии для изучения изменчивости животных и их эволюции. Мы предприняли попытку изучить степень изменчивости аллометрических показателей под непосредственным действием внешних факторов. Идеальным случаем было бы сравнение генетически одинаковых форм, проходящих свое развитие и рост в различных условиях существования, так как размах модификационной изменчивости служил бы критерием при оценке генетических различий между сравниваемыми формами.

Чрезвычайный интерес представляет работа Фрика (Frick, 1961), показавшего на лабораторной колонии белых мышей, что специальное изменение условий существования в значительной мере влияет на относительные размеры ряда внутренних органов, но не меняет характера зависимости между пропорциями этих органов и размерами тела (в аллометрическом уравнении показатель a остается неизменным). Для уточнения этого мы исследовали аллометрический рост ряда внутренних органов, а также черепа и его отделов в природной популяции *Microtus oeconomus oeconomus* и у представителей этого же подвида, содержащихся в неволе. Лабораторная колония основана на особях, завезенных из той же самой популяции (оз. Сасыкуль Кустанайской области) около 10 лет назад. Таким образом, при сравнении мы имели дело с генетически близкими группами, проходящими свое развитие и рост в различных условиях. Анализ полученных данных показал, что длительное воздействие измененных условий существования повлекло за собой изменение (уменьшение) относительных размеров у лабораторной колонии таких органов, как сердце, почка и надпочечник, что довольно легко объясняется снижением энергетических затрат организма, связанных с поиском корма, подходящих мест обитания и пр. (рис. 1). Относительные размеры черепа и его отделов изменились очень слабо, так как их размер по окончании роста не очень зависит от внешних факторов

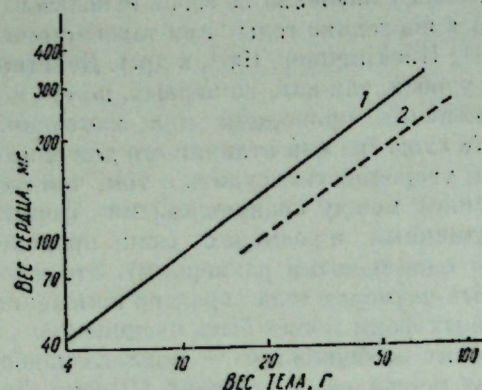


Рис. 1. Влияние внешних факторов на характер аллометрического роста сердца полевок-экономки.
1 — оз. Сасыкуль; 2 — виварий.

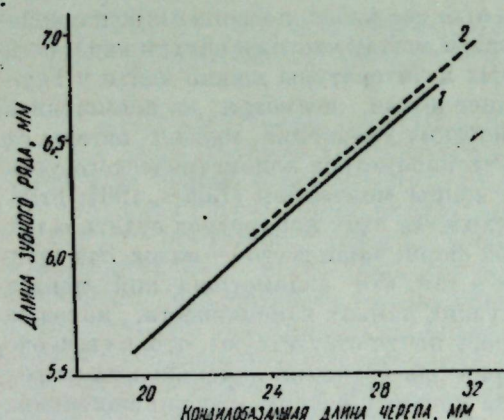


Рис. 2. Влияние внешних факторов на характер аллометрического роста верхнего зубного ряда полевок-экономки.
1 — оз. Сасыкуль; 2 — виварий.

(рис. 2). Но главное, на наш взгляд, то, что аллометрический показатель α при этом заметно не изменился (табл. 1). Исключение — соотносительный рост веса надпочечника и веса тела — объясняется тем, что надпочечник очень чутко реагирует на изменения среды и наблюдающиеся в данном случае существенные различия в α могут быть следствием незначительной неравноценности материала. Аналогичные результаты получены нами при таком же анализе северного подвида этого вида — *M. o. chahlovi* (см.

Таблица 1

Параметры аллометрического уравнения диких полевок-экономок (*Microtus oeconomus*) и лабораторных колоний

Признак	М. о. oeconomus				М. о. chahlovi			
	оз. Сасыкуль (n=166)		виварий (n=575)		Ю. Ямал (n=613)		виварий (n=258)	
	b	α	b	α	b	α	b	α
Вес сердца	17,1	0,685	12,4	0,686	15,7	0,625	16,8	0,704
Вес почки	14,3	0,810	6,13	0,939	10,7	0,747	15,8	0,785
Вес надпочечника	0,40	0,919	0,97	0,434	0,80	0,562	0,18	1,102
Длина черепа	1,83	0,574	2,96	0,462	3,12	0,461	3,00	0,464
Длина зубного ряда	1,56	0,429	1,63	0,416	1,26	0,489	0,98	0,569
Ширина межглазничного промежутка	2,52	0,095	3,02	0,040	2,41	0,118	2,64	0,085
Скуловая ширина	0,51	1,014	0,42	1,061	0,43	1,063	0,43	1,072
Высота черепа	2,25	0,435	2,16	0,446	1,65	0,539	3,09	0,348

табл. 1). Эти данные, пожалуй, более интересны, так как для северного подвида виварные условия являются более измененными по сравнению с природными, чем для южного (*M. o. oeconomus*). Полученные результаты, а также данные Фрика позволяют полагать, что действие одних только внешних факторов не меняет аллометрического показателя α . Из этого следует, что морфологические различия, связанные с различиями в α , с достаточной степенью уверенности можно рассматривать как генетические. Это относится, конечно, к внутривидовым различиям, так как генетическая природа межвидовых отличий не вызывает сомнения. Нам представляется возможным утверждать, что изучение характера аллометрического роста может оказать существенную помощь при изучении генетической природы внутривидовой изменчивости. С другой стороны, само по себе изучение изменчивости аллометрических показателей представляет интерес, так как может помочь определить границы применения аллометрического уравнения в таксономических исследованиях.

Наши первые данные позволили установить прежде всего, что аллометрические показатели могут значительно варьировать внутри популяции во времени (хронографическая изменчивость) и даже в тех случаях, когда сравниваемые возрастные группы и генерации не отличаются по средним абсолютным или относительным размерам ряда признаков. Эти данные получены при изучении внутривидовой изменчивости водяной полевки (Ищенко, 1967а), представители земноводных — сибирского углозуба (Ищенко, 1966а), частично при сравнении генераций обыкновенной пеструшки (Шварц и др., 1964), а также лемминга (Krebs, 1964). Наибольший интерес представляют те случаи, когда генерации не отличаются по средним относительным размерам какой-либо части тела, но характеризуются резко различным аллометрическим ростом ее (Ищенко, 1967а). При этом аллометрический показатель α оказывается величиной более чувствительной, чем средние величины. В настоящей работе мы приводим в качестве дополнения к прежним данным сравнения проб из двух популяций северного подвида полевки-экономки (*M. o. chahlovi*), взятых в различные годы (табл. 2). Анализ таблицы отчетливо показывает, что хронографическая изменчивость характера аллометрического роста превышает в ряде случаев размах модификационной изменчивости этих показателей для этого же подвида, что свидетельствует о том, что в популяциях происходит некоторая генетическая перестройка. С другой стороны, различия в размахе хронографической изменчивости у двух популяций говорят о том, что характер этой изменчивости — признак популяционный. Изменение аллометрического роста мозга рыб также обнаружило значительную внутривидовую изменчивость аллометрического показателя. Например,

для различных возрастных групп α мозга колеблется от 0,019 до 0,804. Подробнее этот вопрос обсуждался ранее (Шварц и др., 1968). Наши данные как опубликованные ранее, так и приведенные в настоящей статье, доста-

Таблица 2

Изменение аллометрических показателей (α) в популяциях *Microtus oeconomus chahlovi* по годам

Признак	Река Хадыта		Полярный Урал	
	1958	1959	1960	1961
Вес сердца	0,706	0,823	0,825	0,790
Вес почки	0,670	0,987	0,882	0,774
Вес надпочечника	0,776	1,210	1,666	0,881
Длина черепа	0,602	0,498	0,536	0,437
Длина верхнего зубного ряда	0,605	0,704	0,462	0,612
Ширина межглазничного промежутка	0,316	0,320	0,200	0,159
Скуловая ширина	1,094	1,103	1,059	0,932
Высота черепа	0,403	0,346	0,398	0,332

точно убедительно показывают, что аллометрические показатели могут значительно варьировать в пределах популяции во времени. Аллометрический показатель α является величиной более чуткой, чем средние абсолютные и относительные размеры. Хронографическая изменчивость аллометрических показателей свойственна представителям всех изученных нами классов — рыб, амфибий, млекопитающих. Однако, учитывая то, что она носит не модификационный характер, а отражает изменения генотипического состава популяции (Ищенко, 1967а), ее изучение может иметь существенное значение в популяционной экологии, так как дает возможность оценивать степень обратимости колебаний генетического состава популяций на фоне межпопуляционных отличий.

Степень межпопуляционных отличий по характеру аллометрического роста изучена нами при сравнении подвидов узкочеренной полевки и полевки-экономки, при сравнении отдельных популяций *M. o. shahlovi*, полярной и обыкновенной крачек, желтой и белой трясогузок, а также популяций обыкновенного тритона. Для анализа различий между подвидами были использованы в первую очередь лабораторные колонии, так как сравнение форм, проходящих свое развитие и рост в равных условиях, дает лишний шанс в пользу того, что наблюдаемые при этом различия следует считать наследственными. Данные относительно подвидов полевки-экономки приведены в табл. 1, а для подвидов узкочеренной полевки опубликованы ранее и показали, что различия между полевками носят наследственный характер, который подтвердился также и характером наследования аллометрических показателей (Ищенко, 1966б). Что касается отличий между популяциями, принадлежащими к одному подвиду, то сравнение их показало, что они разнятся по характеру аллометрического роста органов и частей тела. Различия эти обуславливаются как изоляцией, например у популяций полевки-экономки (Ищенко, 1967б), так и конкретными условиями существования — для популяций обыкновенного тритона (Ищенко, 1966в).

Достаточно полно о степени межпопуляционных различий можно судить, анализируя данные, характеризующие рост органов двух видов крачек (табл. 3). Приводимый нами здесь материал показывает, что соотноси-

Таблица 3

Аллометрический показатель (α) органов крачек

Орган	<i>Sterna hirundo</i>		<i>Sterna paradisea</i>		
	юг Тюменской области (n=35)	г. Салехард (n=23)	г. Салехард (n=26)	р. Нурм-Яха (n=31)	о-в Камениный (n=53)
Сердце	0,452	0,395	1,104	0,216	0,866
Печень	1,406	1,471	1,731	1,731	1,468
Почка	0,761	1,085	1,188	1,188	1,038
Грудная мышца	0,984	0,621	0,457	0,457	1,028
Мозг	0,165	0,312	0,142	0,142	0,211

тельная скорость роста массы тела и массы ряда внутренних органов у птиц, обитающих в различных частях ареала, может быть различна. Средние же относительные размеры этих органов могут быть одинаковы (Ищенко, Добринский, 1965). Сравнение аллометрического роста органов у двух видов крачек из одного района (стык ареалов) показывает, что реакция близких видов на одинаковые условия существования принципиально различна. В то же время из табл. 3 достаточно ясно видно, что межпопуляцион-

ные различия в характере аллометрического роста нередко перекрывают межвидовые. Аналогичная картина была описана и для рыб (Шварц и др., 1968). Географическая изменчивость аллометрических показателей нередко может носить клинальный характер. Такая изменчивость обнаружена у лягушек (Камен, 1964), нами она была изучена у двух видов трясогузок — желтой и белой. В силу небольших размеров мелкие воробьиные, в том числе, и трясогузки, имеют относительно крупное сердце, позволяющее успешно осваивать различные широтные зоны без заметного варьирования индекса сердца. Данные В. Е. Берегового (1962, 1964) подтверждают это положение. Однако, как показала наша обработка того же материала, это фенотипическое единство популяций достигается различными путями у сравниваемых видов. Для белой и желтой трясогузок характерно различное направление географической изменчивости аллометрического показателя сердца (весь материал собирался на Урале, и долготные различия несущественны). Если у белой трясогузки с продвижением на Север уменьшение аллометрического показателя заменяется некоторым его увеличением (излом клина), то у желтой относительная стабильность этого показателя сменяется резким падением (рис. 3). Эти данные лишний раз подтверждают,

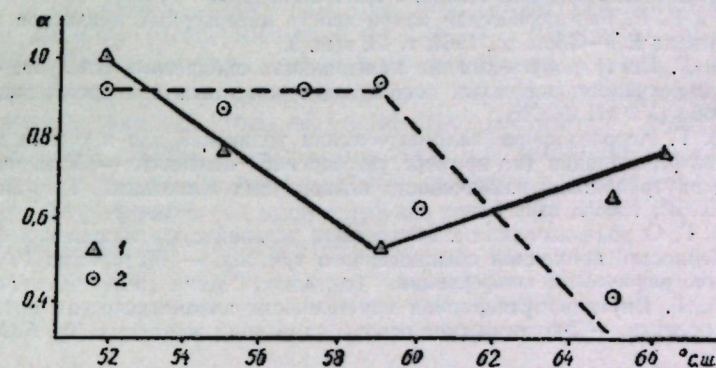


Рис. 3. Географическая изменчивость аллометрического показателя сердца двух видов трясогузок.
1 — *Motacilla alba*; 2 — *M. flava*.

что характер географической изменчивости — признак видовой (Шварц, 1959). Интересны они и тем, что географическая изменчивость обнаруживается там, где обычными методами она не улавливается. В целом можно утверждать, что аллометрические показатели в такой же мере, как и средние величины (а в некоторых случаях даже в большей степени), подвержены географической изменчивости. Это характерно для рыб (Шварц и др., 1968), земноводных, птиц и млекопитающих.

Подводя итог приведенным в настоящей статье материалам, а также ранее опубликованным данным, мы можем констатировать следующее.

1. Изучение внутривидовой изменчивости требует более тщательного анализа материала. Один из специальных методов исследования — изучение характера аллометрического роста частей тела и органов.

2. Аллометрический показатель α является величиной более чуткой, чем средние величины, реагирующей на незначительные колебания генетического состава популяции, и следовательно, с помощью аллометрических уравнений можно улавливать незначительные морфофизиологические различия между популяциями в тех случаях, когда иными методами они не обнаруживаются.

3. Непосредственное действие внешних факторов, в том числе и резкая смена условий существования, не оказывают существенного влияния на

характер аллометрического роста. Таким образом, наблюдаемые различия в аллометрических показателях α могут быть предпосылкой при анализе генетических различий между сравниваемыми группами.

4. Аллометрические показатели подвержены всем до настоящего времени установленным типам изменчивости. Сопоставление разных типов изменчивости характера аллометрического роста может оказать существенную помощь при изучении степени генетической определенности морфологических особенностей популяций, степени обратимости внутривидовых изменений и межпопуляционных отличий. Таксономические исследования, сопровождающиеся использованием аллометрического уравнения, должны проводиться только на базе изучения изменчивости его параметров.

ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Е. Материалы к внутривидовой изменчивости четырех видов рода *Motacilla* L. — Доклады Первой научной конференции молодых специалистов-биологов. Свердловск, 1962 (Ин-т биол. УФАИ СССР).
- Береговой В. Е. Географическая изменчивость интерьерных признаков трех видов рода *Motacilla* L. — Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 9.
- Ищенко В. Г. Внутривидовая изменчивость сибирского углозуба. — Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966а (УФАИ СССР).
- Ищенко В. Г. Использование аллометрических уравнений для изучения морфологической дифференциации (на примере узкохвостной полевки). — Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1966 б, вып. 51.
- Ищенко В. Г. О роли изоляции и конкретных условий существования в формировании особенностей популяций обыкновенного тритона. — Материалы IV межвузовской зоогеографической конференции. Тез. докл., Одесса, 1966в (Одесс. гос. ун-т).
- Ищенко В. Г. Внутривидовая изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки. — Экологические основы адаптации животных. Тр. МОИП, 1967а, т. 25.
- Ищенко В. Г. О морфологической определенности популяций вида в пределах одной ландшафтно-географической зоны (на примере полевки-экономки). — Сопоставление по объему вида и внутривидовой систематике. Тез. докл. Л., «Наука», 1967б.
- Ищенко В. Г., Добринский Л. Н. Относительный рост органов двух видов крачек. — Новости орнитологии. Алма-Ата, «Наука», 1965.
- Канеп С. В. Географическая изменчивость роста органов травяной лягушки. — Применение математических методов в биологии, вып. 3. Л., Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1964.
- Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М., Физматгиз, 1961.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961 (СО АН СССР).
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1959, вып. 11.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость и методы ее изучения. — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 3.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи. — Ж. общ. биол., 1965, т. 26, № 5.
- Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса (постановка проблемы). — Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (Ин-т биол. УФАИ СССР).
- Шварц С. С., Добринский Л. Н., Топоркова Л. Я. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, № 5.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. Н., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов. — Ж. общ. биол., 1964, т. 25, № 6.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Добринская Л. А., Амстиславский А. З., Бруснынина И. Г., Паракецов И. А., Яковлева А. С. Скорость роста и размеры мозга рыб. — Зоол. ж., 1968, т. 47, вып. 6.

- Frick H. Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur «neuen Systematik». — Z. Säugetierkunde, 1961, Bd 26, H. 3.
- Gould St. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. — Biol. Rev., 1966, vol. 41, № 4.
- Hückinghaus F. Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia. — Z. Säugetierkunde, 1961, Bd 26, H. 3.
- Huxley J. Problems of relative growth. London, 1932.
- Krebs Ch. J. Cyclic variation in skull-body regression of lemmings. — Canad. j. Zool., 1964, vol. 42, № 4.
- Röhrs M. Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. — Z. wiss. Zool., 1959, Bd 162, H. 1-2.
- Röhrs M. Allometrie und Systematik. — Z. Säugetierkunde, 1961, Bd 26, H. 3.
- Thompson D'Arcy. Growth and Form. Cambridge, 1917.

V. G. ISCHCHENKO

APPLICATION OF THE ALLOMETRIC EQUATIONS IN POPULATION ECOLOGY OF ANIMALS

SUMMARY

In the article experimentally determined that environmental factors have no direct influence on the α parameter of $y = bx^\alpha$ equation. The differences linked with α between related groups of animals (populations, generations) are inherited. Allometric exponent α undergoes all kinds of variability: individual, geographical and chronographical. The application of allometric equation in taxonomy is possible only if it is concerned of interspecific variation. The research of such kind are very helpful in the study of the differentiation of populations.

УДК 576.16

В. Е. БЕРЕГОВОЙ

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

ВВЕДЕНИЕ

Уже с давних времен в связи с познанием процесса эволюции биологи интересовались внутривидовой изменчивостью. Факты из этой области в огромной степени способствовали созданию дарвиновской теории эволюции, основанной на принципе отбора. Доказав эволюцию, эта теория с самого начала оказала влияние на систематику, так что уже к началу XX в. на надвидовом уровне в основном была разработана филогения животных и растений. Таким образом, было описано то, что позднее стали называть макроэволюцией. Одновременно все большее внимание биологов привлекала внутривидовая изменчивость, как источник тех разновидностей, из которых рождаются новые виды. Во внутривидовой систематике эта тенденция нашла выражение в описании подвидов и вариететов на основе изучения главным образом географической изменчивости морфологических признаков. Первые должны были показать пути становления новых видов и дифференциацию в их пределах. После окончательного утверждения в систематике тринарной номенклатуры (Hartert, 1932—1938) это направление привело к быстрому накоплению знаний в области географической изменчивости морфологических признаков.

Однако дальнейший прогресс как эволюционного учения, так и систематики был возможен лишь в связи с раскрытием природы наследственности. Первые генетики, обратившие внимание на эволюцию, сосредоточивали свои усилия на индивидуальных различиях и, поскольку они имели дело с резкими наследственными отклонениями, их выводы были неприемлемы для дарвинистов и систематиков (Де Фриз, Бэтсон). Но положение изменилось, когда генетики обнаружили большую распространенность мелких мутаций и изучили изменчивость, имеющую полигенную основу (Mather, 1941). Эти факты, а также разработка популяционного подхода и данные о генетической природе подвидовых различий (Четвериков, 1926; Серебровский, 1927; Дубинин, Ромашов, 1932; Sumner, 1923; Wright, 1931; Timofeff-Ressovsky, 1940; Dice, 1941; Dobzhansky, 1950, 1951) способствовали развитию так называемой новой систематики (Huxley, 1940), сосредоточившей главное внимание на микротаксономии. Успешно развивая биологическую концепцию вида, эта систематика сохранила подвид в качестве ближайшей таксономической категории для отражения внутривидовой гетерогенности. Понимая подвиды популяционно, она сохранила морфологиче-

ский критерий как основной при их описании. Но стимулированные новой систематикой исследования географической изменчивости по многим и разнообразным признакам очень скоро показали, что системы подвидов, основанные на морфологических различиях, скрывают за собой весьма сложную картину. При определении числа подвидов и их разграничений все чаще стали возникать трудности, связанные с клональной изменчивостью и несогласованным распределением простых признаков по ареалу. Правило 75% (Amadon, 1949) при всей его искусственности позволяет обходить трудности, связанные с частотой признака в популяциях, но оно оставляет неоговоренным количество признаков, на котором целесообразно остановиться при определении числа подвидов. Последнее зависит от «чувства меры» систематика¹ и оставляет почву для бесконечных споров о числе подвидов и их границах. Отставание систематики от современного уровня знаний о внутривидовой дифференциации привело к отрыву изучения эволюции от систематики в пределах вида. Многие исследователи продолжают опираться на старую концепцию подвида, но все больше зоологов, утратив интерес к подвидам, сосредоточивают свои усилия на изучении мелких популяций и групп, а также тенденций изменчивости отдельных признаков различной генетической природы и биологической значимости. Новые данные по внутривидовой изменчивости создают предпосылки для развития биологических концепций, которые удовлетворяли бы интересам систематики и эволюционной теории.

Автор настоящей статьи, не претендуя на решение проблемы подвида, пытается выяснить отношение морфологической изменчивости, на которой построена подвидовая систематика, к естественной картине популяционного строения вида на основании литературных и частично собственных данных.

ВИД КАК
СИСТЕМА
ЭЛЕМЕНТАРНЫХ
ПОПУЛЯЦИЙ
И ЕДИНИЦА
ЭВОЛЮЦИИ

Одновременно с ростом неудовлетворенности подвидами в систематике, в генетике и экологии быстро развивалась концепция популяций. Вначале популяциями называли любые совокупности индивидуумов, объединяемых по соображениям удобства с точки зрения исследователя. Такое техническое использование этого термина широко распространено среди биологов и в настоящее время.

Наиболее точно популяция как элементарная объективно существующая единица эволюции определена С. Райтом и Ф. Добжанским (Wright, 1931; Dobzhansky, 1950) — менделевская, а также Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1958) — элементарная. В этих определениях принимается, что элементарная (или менделевская) популяция — это более или менее изолированная наименьшая совокупность особей одного вида, в пределах которой осуществляется панмиксия. Развитие этой теории тесно связано с процессом представлений о генотипе как системе (полигенный, плейотропный, теория доминирования). Если прежде популяционные рассматривали как сумму гомозиготных генотипов, а ее эволюционные изменения понимали как замена худших аллелей лучшими, то теперь ее характеризуют как исторически сложившуюся совокупность особей, участвующих в общем коадантированном генофонде (Дубинин, 1948; Кирпичников, 1958; Тимофеев-Ресовский, 1958; Dobzhansky, 1950, 1955, 1957). Такой популяционный генофонд ведет себя как адаптивная система и развивается в условиях взаимодействия индивидуальных генотипов в среде поколений как прямое след-

¹ Разумеется, никакое «чувство меры» не поможет различить внутривидовые подразделения, предложенные, например, К. М. Завадским (1968) — полувид, подвид, локальный экотип, местная популяция, экоэлемент, морфобиологическая группа, или изореагент, а также Л. Ф. Правдиным (1968) — вид, подвид, таксон, локальный экотип, популяция, форма, субпопуляция, локальный экотип, популяционная форма, популяционная форма.

ствие естественного отбора. Селективная ценность каждого индивидуума в популяции зависит не только от жизнеспособности, но и от его возможностей при скрещивании с остальными членами ее. Благодаря этому популяционный генофонд создает специфическую и весьма устойчивую генетическую среду (генетический гомеостаз — Lerner, 1954). Как показали интенсивные исследования природных популяций дрозофилы, генетический гомеостаз обеспечивается высокой степенью гетерозиготности за счет развития инверсионных систем (Dobzhansky, Wallace, 1953; da Cunha, 1955; Haldane, 1957; Epling, Mitchell, Mattoni, 1957, и др.). Инверсионный способ закрепления постоянной гетерозиготности имеет исключительно широкое распространение в отряде двукрылых. Однако создается впечатление, что у большинства животных более универсальным механизмом поддержания гетерозиготности в популяциях служат системы множественных аллелей (группы крови, гены тканевой несовместимости, полиморфизм окраски). Эти системы имеют псевдоаллельную основу, связанную с сложными генами-цистромами (Komai, 1950; Stormont, 1953; Stephens и др., 1955; Kallman, 1964, и др.). Последние, подобно инверсиям, обеспечивают тесное сцепление между генами и уменьшают рекомбинацию. Одним из важных следствий популяционного гомеостаза является то, что, с одной стороны, частоты генотипов и генных комплексов в популяциях есть функция всего популяционного генофонда и, с другой, — введение чуждых генных комплексов и генотипов приводит к перестройке всей системы. Это показывает, насколько сложна точная оценка селективной ценности отдельных признаков, частоты которых варьируют в популяциях. В полевых условиях в конкретных ситуациях нередко возникают трудности с определением границ элементарных популяций при более или менее равномерном заселении видом больших пространств. У полиморфных видов элементарным популяциям наиболее точно соответствуют совокупности особей с устойчивым в течение ряда поколений соотношением частот аллелей и заселяющие участок ареала, через который уже невозможно провести границу ни по одному признаку. Для видов, не проявляющих явного полиморфизма, необходимо применение более тщательного анализа изменчивости, который бы обнаружил генетическое разнообразие популяций.

Полевые исследования показали, что элементарные популяции реально существуют всюду, где имеется какая-либо дискретность в распространении подходящих мест обитания по ареалу. Причем было показано, что это не случайные скопления особей, а популяции с исторически сложившимися генетически специфичными генофондами в описанном выше смысле. Конкретным внешним выражением генетических различий между популяциями могут быть различные наборы и частоты либо инверсий, либо псевдоаллельных генов. Такие природные популяции были исследованы на многих полиморфных видах: дрозофиле (Dobzhansky, 1939; da Cunha, Burla, Dobzhansky, 1950; Carson, 1955, 1958), хирономусах (Hsu, Liu, 1948), чешуекрылых (Hovanitz, 1944, 1953; Ford, 1953; Komai, 1953; Dowdeswell, Ford, 1955 a; Dowdeswell, 1956), чикадах (Owen, Wiegert, 1962; Halkka, 1964), моллюсках (Komai, Emura, 1955; Goodhart, 1963), рыбах (H. Gordon, M. Gordon, 1957), амфибиях (Ruibal, 1955) и грызунах (Sumner, 1917; Lidicker, 1960, и др.).

Наиболее детально описаны и изучены генетические популяции беспозвоночных. Оказалось, что частоты разных аллелей колеблются около средних величин, характерных и весьма постоянных для каждой популяции в течение многих лет. Это позволяет обнаруживать в природе и определять границы элементарных популяций, используя их собственные биологические особенности. Использование же биотопических границ не всегда удобно и может не совпадать с истинной границей элементарной популяции.

Хорошим доказательством коадаптированности генофондов элементарных популяций явились точные опыты на нескольких видах дрозофилы, которые показали, что межпопуляционные скрещивания понижают жизнеспособность потомства по сравнению с родителями.

Это объясняется ломкой гормональных коадаптированных генофондов популяций (Vetukhiv, 1953, 1954; Wallace, 1953, 1955; Wallace, Vetukhiv, 1955, и др.). Инверсии, ограничивая кроссинговер, уменьшают поток генов между смежными популяциями. Развитие этого механизма приобретает особенный смысл, когда поток генов из соседних популяций имеет неблагоприятные последствия. На позвоночных яркий случай вредных последствий межпопуляционных скрещиваний исследован на *Xiphophorus maculatus* (сем. Cyprinodontidae). Популяции этого вида четко различаются частотами двух серий полиаллельных генов, потенциально вредных: при скрещивании рыбок из разных популяций у потомства развивается заболевание, вызванное чрезмерной пигментацией клеток кожи, — меланозис (H. Gordon, M. Gordon, 1957). Весьма вероятно, что у позвоночных в дифференциации популяций особую большую роль играют гены тканевой несовместимости, которые также имеют псевдоаллельную природу (Billingham, 1959; Wallace, 1965; Kallman, Gordon 1958, и др.). Далеко не во всех случаях дивергенция популяций достигает такой степени, когда легко продемонстрировать механизмы, ограничивающие поток генов между соседними популяциями. Однако имеются наблюдения, подтверждающие возможность длительного существования резких границ между популяциями на сплошных поселениях без каких-либо физических преград между ними. П. Эолих и Р. Холм (1966), ссылаясь на наблюдения Даудесвелла, Финнера и Форда, приводят в качестве примера популяции бабочки *Maniola jurtina* в Англии. Аналогичные наблюдения имеются на моллюсках (Goodhart, 1962) и майском хруще (Новоженков, 1966, 1967). Наши наблюдения на популяциях пенницы обыкновенной (*Philaenus spumarius* L., Cercopidae: Homoptera) также содержат аналогичный случай (неопубликованные данные). По-видимому, это явление связано с переходом между высокоинтегрированными и помехоустойчивыми (к потоку чуждых генотипов) генофондами разных популяций.

Дивергенция популяций вплоть до видового уровня не обязательно сопровождается резкими изменениями морфологии. Как известно, популяции и близкие виды двукрылых и особенно у дрозофил гораздо резче различаются по хромосомным структурам и генным аранжаментам, чем по морфологии (S. Reed, E. Reed, 1948; da Cunha, Burla, Dobzhansky, 1950, и др.). Так как эволюция изменяет генотипы особей и генофонды популяций как системы, то морфологические признаки, затрагивающие только видимую часть фенотипа, как и любые другие признаки, рассматриваемые изолированно, дают мало информации для выявления естественной картины популяционной структуры вида.

Размеры элементарных популяций в пространственном и в количественном отношении могут колебаться в весьма широких пределах. Это зависит от продолжительности жизни особей вида и пространственных масштабов их жизнедеятельности, но во всех случаях это наименьшая совокупность особей, не только способная поддерживать свою численность на постоянном уровне (Шварц, 1960), но и сохраняющая специфику своего коадаптированного и интегрированного генофонда в течение многих поколений. В пределах такой элементарной популяции также возможна прерывистость в распределении особей, однако, эти еще более мелкие подразделения эфемерны и являются в генетическом отношении частью целой элементарной популяции. Концеп-

ция популяции как элементарной единицы эволюции хорошо согласуется с биологической концепцией вида в систематике (Mayr, 1942, 1963). Все особи, организованные в популяции, образуют гетерогенную систему вида. В предельных случаях вид может состоять из одной единственной популяции. Целостность его как системы поддерживается участием всех его популяций в общем генофонде, а границы — репродуктивной изоляцией (нескращиваемость).

Стремясь к увеличению биомассы, вид непрерывно изменяется и дифференцируется во времени и пространстве под действием факторов эволюции. Этот процесс ведет к видообразованию. Поскольку механизм эволюции всегда действует в пределах вида и результатом его (если вид не вымрет) может быть в конечном счете только видообразование, он оказывается основной единицей как объект и результат эволюции. Что же касается высших таксономических категорий (род, семейство и выше), то они, не будучи биологическими системами и, следовательно, единицами эволюции, служат лишь для более или менее точного описания родства между разными видами и путей эволюционных преобразований в течение длительного времени существования жизни на Земле. Таким образом, популяция и вид это те единицы, которые необходимы и достаточны для того, чтобы понять эволюцию как процесс.

К числу первых попыток изучения и описания внутривидовых форм в систематике следует отнести исследования на птицах Х. Л. Брема (Brehm, 1831). Но внимание систематиков того времени концентрировалось на морфологических отклонениях индивидуумов. Позднее, благодаря усилиям многих крупных зоологов и особенно Э. Хартерта (Hartert, 1932—1938) и Э. Штресеманна (Stresemann, 1927), сначала в орнитологии, а затем и в других отделах зоологии получил распространение популяционно-географический подход к описанию подвидов. В большой степени этому способствовали достижения генетики, и наибольшим результатом в развитии этого направления явилась новая систематика (Huxley, 1940; Mayr, 1963). Новая систематика, с одной стороны, вызвала к жизни новые потоки внутривидовых ревизий, опирающихся на динамическую концепцию вида и основанных на более полном материале. Но несмотря на то, что многие из подобных исследований проводились под эгидой изучения процесса видообразования (это слово часто фигурирует в заголовках таких статей), они дали мало в познании естественной картины внутривидовой дифференциации, так как опирались на односторонний морфологический критерий при определении подвидовой принадлежности популяций. В результате огромное большинство принятых в настоящее время подвидов основано на морфологических различиях по одному-двум признакам, а прочие различия, в том числе и так называемые экологические, описаны в последующих исследованиях, исходивших из уже принятого раньше подвидового деления. Но, с другой стороны, новая систематика пробудила интерес к интенсивным исследованиям географической изменчивости вне зависимости от каталогизаторских требований. Такие работы привели к накоплению новых фактов, имеющих принципиальное значение, вызвали дискуссию вокруг существующей концепции подвида и ее применимости (Терентьев, 1957; Шварц, 1963; Бунак, 1965; Wilson, Brown, 1953; Gillham, 1956; Pimentel, 1958; Inger, 1961; Owen, 1963; Debetz, 1965, и др.). Часть критики подвидов основывается на давно известном явлении, когда признак изменяется постепенно в одном направлении на больших пространствах ареала. Позднее для обозначения такого типа географической изменчивости был введен термин клинальная изменчивость (Huxley, 1939). Последняя затрудняет определение границ между соседними подвидами на сплошном

участке ареала. Однако тщательные исследования на большом материале часто обнаруживают прерывистость и даже изменения в направлении изменчивости там, где раньше предполагалась идеальная клинальность (Боллаков, Шварц, 1962; Lidicker, 1960; Pasteur, 1960; Hofmeister, de la Torre, 1961, и др.). Значительно больший интерес представляет критика подвидовых систем на основании комплексных анализов географической изменчивости по многим признакам. В тех случаях, когда географически варьируют один или два признака (окраска, размеры), подвидовое деление вида не вызывает особых дискуссий. Но с увеличением числа признаков количество принятых подвидов резко возрастает из-за несогласованности изменчивости. В таких случаях создается ситуация, когда отдельные признаки варьируют независимо друг от друга и, распределяясь по ареалу, различным образом комбинируются между собой, создавая новые типы окраски. Эти географические рекомбинации позволяют описать число подвидов, превосходящее число варьирующих признаков. Уже три признака позволяют различать четыре подвида. У птиц, а также и у многих других групп позвоночных, ведущее место принадлежит окрасочным признакам. Так, 700 видов птиц фауны СССР (Птицы Советского Союза, 1951—1954) по числу описанных для них подвидов распределяются следующим образом²:

Число подвидов	Колич. видов с данным числом подвидов	Число подвидов	Колич. видов с данным числом подвидов
Нет	253	19	8
2	132	20	3
3	71	21	1
4	53	22	2
5	43	26	1
6	17	27	1
7	20	28	0
8	15	29	0
9	6	30	2
10	13	31	1
11	11	32	1
12	10	33	1
13	5	34	0
14	12	35	0
15	9	36	0
16	1	37	1
17	3	38	1
18	3		

Различаются окраской 88% всех подвидов, величиной и размером частей тела — 51%. Почти во всех случаях, когда виды птиц имеют изменчивую окраску, несогласованная изменчивость может быть легко обнаружена, если проследить распространение элементарных признаков, не сговывая себя уже принятой системой подвидов. Такие исследования были проведены на многих видах позвоночных и насекомых. Почти всегда авторы приходят к сомнениям в естественности подвидовой систематики. Так, Хайрстон и Поу (Hairston, Pope, 1948) изучили географическую изменчивость саламандры *Plethodon jordani* в Америке по множеству признаков окраски и размеров. Признаки так перекрываются, что применение номенклатуры весьма затруднительно; подвидами приходится называть мелкие популяции. На бабочках несогласованная изменчивость изучена Н. Джиллхэмом (Gillham, 1956), приведшим к выводу о нецелесообразности выделения подвидов. Нами показано на двух видах трясогозков, что элементарные признаки, варьируя независимо, образуют общевиновую феногеографическую систему, а подвиды соответствуют географическим рекомбинациям признаков, преоб-

² Составлено автором.

ладающих в разных частях ареала (Береговой, 1965, 1967). Во многих типичных ревизиях подвидов также имеются хорошие описания феногеографических систем, но зашифрованных в системы подвидов (Штерман, 1935; Козлова, 1945; Miller, Mc Cabe, 1935). Во всех таких случаях признаки не столько делят популяции вида на подвиды, сколько объединяют их в единую феногеографическую систему. Выделение крупных подвидов заставляет отдавать предпочтение одним признакам и пренебрегать другими, что трудно обосновать, так как их генетическая природа и биологическая значимость в большинстве случаев остаются не изученными. В то же время последовательное применение большого числа признаков ведет к увеличению числа подвидов, делая их более мелкими, но точнее охарактеризованными. Границы последних приближаются или даже совпадают с границами элементарных популяций, через которые нельзя больше провести ни одной границы ни по одному признаку. Но закрепление латинскими наименованиями столь мелких популяций едва ли целесообразно по практическим соображениям. Это заставляет систематика искать компромиссное и неизбежно субъективное решение. Из-за отсутствия объективно научных критериев в оценке признаков подвиды мало варьирующих видов описаны на основании более придирчивого анализа изменчивости, чем таковые виды с богатой изменчивостью. Географическая изменчивость последних всегда остается несколько недоизученной. Поэтому использование оставшегося запаса признаков всегда дает возможность для пересмотра принятой ранее системы и для критики ее как искусственной. Но если эволюционная дивергенция популяций, на что выше было обращено внимание, действительно не обязательно совпадает с их морфологической дивергенцией, то следует ожидать, что привлечение физиологических и биохимических признаков покажет искусственность большинства подвидов с еще большей ясностью и даже в тех случаях, когда видимый фенотип мало изменчив и подвиды не вызвали сомнений. В то же время хорошо известно, что биохимические признаки имеют большое значение, помогая изучать степень родства между объективно существующими элементарными популяциями.

Таким образом, приведенные выше соображения не оставляют уверенности в том, что принимаемые в современной систематике подвиды представляют естественные объединения популяций. Они носят лишь описательный и весьма неточный характер и не дают оснований для суждения о степени филогенетического родства популяций.

Большое количество экспериментальных данных и наблюдений на природном материале убеждает в том, что популяции и виды соответствуют уровням интеграции индивидуумов и представляют собой системы, так как состоят из элементов, взаимодействующих генетически. Вместе с тем они являются единицами эволюции. О подвидах же ни того ни другого сказать нельзя. Будучи объединениями популяций и частями вида, они лишены интегрированности первых и жестких границ (нескрепчиваемость) последнего. Выделение подвидов весьма несложно, когда речь идет о географически изолированных популяциях разных частей ареала. В этих случаях сама изоляция указывает на их различную эволюционную судьбу. Но на сплошном ареале в условиях, где существует поток генов между соседними популяциями, образуется общевидовая система. Феногеографическая мозаика «подвидовых» признаков — это одна из форм внешнего проявления свойств вида как системы.

Практика внутривидовой систематики показывает, что описание подвидов на основе детального анализа изменчивости больших комплексов признаков приводит к дроблению их до небольших популяций. Еще 50 лет назад Ф. Самнер (Sumner, 1917) писал, что хотя различия между подвидами ос-

нованы на реальности, они остаются искусственными группами и далеко не элементарны. Они построены из многих локальных хорошо различимых типов, для обозначения которых требуется бесконечное дробление подвидов или введение квадриномиальных названий. Поэтому подвидовые системы, оставляя недоописанной популяционную структуру вида, дают возможность судить о ней хотя бы в первом приближении. Исследования систем смежных популяций дрозофилы с инверсионным полиморфизмом (Carson, 1958, и др.), моллюсков, божьих коровок, рыб и амфибий с полиморфизмом окраски (Timofeeff-Ressovsky, 1932; Hairston, Pope, 1948; Komai, Emura, 1955; H. Gordon, M. Gordon, 1957, и др.) и ряд других работ показали следующее: 1) популяции различаются за счет разных комбинаций и частот признаков, генов и генных комплексов, 2) различия между популяциями стабильны в пространстве и времени, а границы резки, 3) соседние популяции более сходны и различаются единичными признаками, с удалением различия возрастают и затрагивают больше признаков. Системы подвидов, особенно в тех случаях, когда они основаны на большом количестве варьирующих географических признаков, проявляют большое сходство с системами смежных популяций. Д. Рипли (Ripley, 1950), исследуя полиморфизм дятла *Picus flavinucha*, обнаружил, что его географическая изменчивость образуется рекомбинациями трех признаков, причем соседние популяции различаются одним признаком, а удаленные — всеми тремя. Аналогичная, но более сложная картина описана нами на двух видах тригогузок (*Motacilla alba*, M. flava — Береговой, 1965, 1967). Изменчивость птиц содержит много подобных фактов. В таких случаях соседние подвиды различаются одним-двумя признаками, а удаленные — многими и каждый подвид соответствует той или иной комбинации признаков на феногеографической мозаике вида. У многих видов дрозофилы популяции периферийных частей ареала менее дифференцированы и различаются слабее, чем популяции из центральной части ареала (Carson, 1955, и др.). Это объясняется молодостью периферийных популяций и меньшей их генетической специализацией, полезной в нестабильных условиях среды близ границы ареала. Аналогичные примеры имеются среди многих видов позвоночных северного полушария с большими ареалами, но здесь речь может идти о большей дифференцированности и специализации южных подвидов (а точнее, элементарных популяций) по сравнению с более молодыми северными, популяциями которых входят в более молодые биоценозы. Точно так же кольцевые ареалы некоторых видов птиц, подвиды которых образуют цепь, разорванную в одном месте, где их дивергенция достигает видового уровня (Тимофеев-Ресовский, Штерзemann, 1959; Meise, 1936; Serventy, Perth, 1953), хорошо согласуются с фактами увеличения различий в системе популяций с удаленностью их друг от друга.

Литературные и собственные данные убеждают в том, что элементарные популяции по устойчивости своих особенностей и четкости границ удовлетворяют тем требованиям, которые предъявляются подвидам. В то же время системы с большим числом небольших подвидов позвоночных приближаются по своим особенностям к системам элементарных популяций мало подвижных беспозвоночных (Береговой, 1967). Различия сводятся в основном к пространственным масштабам, что прямо связано с жизнедеятельностью и подвижностью особей. Возможно также, что популяции позвоночных, формируясь на больших территориях, чаще достигают высокой степени дивергенции, чем мелкие популяции мало подвижных беспозвоночных, так как вероятность длительного сохранения необходимых мест обитания на больших географических пространствах выше, чем на небольшом лугу. Однако как по степени дифференцированности, так и по размерам существуют все степени переходности между популяциями позвоноч-

ных и моллюсков. Описание таких популяций в качестве подвидов не дает ничего нового в познании эволюции и затруднительно для видов с огромным числом элементарных популяций (моллюски, многие насекомые, мелкие грызуны). Большая часть принятых подвидов сохраняет значительную степень сложности, косвенно указывая на популяционную дифференцированность вида. Это подчеркивается общим сходством популяционных и подвидовых систем.

Подвиды, не будучи единицами эволюции, подобно надвидовым таксономическим категориям, должны объединять группы популяций, отражая их филогенетическую общность. В этом отношении большой интерес представляет работа В. Лидикера (Lidicker, 1960) на кенгуровой мыши. В большинстве случаев популяционная структура видов изучена настолько плохо, что подвиды, описанные лишь на основании морфологической изменчивости, не справляются с этой задачей. Поскольку элементарные популяции объективно существуют как единицы эволюции, разработке филогенетической концепции подвида должно предшествовать изучение популяционной структуры вида с применением современных методик.

ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Е. География окраски белой трясогузки. — Орнитология, 1965, вып. 7.
- Береговой В. Е. Проблема подвида и популяции полиморфных видов. — Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 1.
- Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевки рода *Clethrionomys*). — Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 29.
- Бунак В. В. Изучение малых популяций в антропологии. — Вопр. антропол., 1965, вып. 21.
- Дубинин Н. П. Экспериментальные исследования интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций. — Ж. общ. биол., 1948, т. 9.
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида. — Биол. ж., 1962, № 1.
- Завадский К. М. Объем вида и внутривидовые подразделения. — Совещание по объемному виду и внутривидовой систематике (7 апреля 1967 г.). Тез. докл. Л., «Наука», 1968.
- Кирпичников В. С. Степень гетерогенности популяций сазана и гибридов сазана с карпом. — Докл. АН СССР, 1958, т. 22, № 4.
- Козлова Е. В. Индивидуальная изменчивость варакушки (*Luscinia svecica* L.) и вероятные пути ее эволюции. — Зоол. ж., 1945, т. 24, вып. 5.
- Новоженков Ю. И. Популяционная структура вида и массовые размножения животных. — Ж. общ. биол., 1966, т. 27, № 1.
- Новоженков Ю. И. Об адаптивности природных популяций майского хруща (*Telolontha hippocastani*). — Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 1.
- Правдин Л. Ф. Классификация внутривидовых категорий (на примере изучения изменчивости некоторых лесных древесных пород). — Совещание по объемному виду и внутривидовой систематике (7 апреля 1967 г.). Тез. докл. Л., «Наука», 1968.
- Птицы Советского Союза, т. 1—6. Под ред. Г. П. Дементьева и И. А. Гладкова. М., «Советская наука», 1951—1954.
- Серебровский А. С. Генетический анализ популяций домашних кур горцев Дагестана. — Ж. эксперим. биол., 1927, т. 3, вып. 3-4.
- Терентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. — Вест. ЛГУ, 1957, № 21.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. — Бот. ж., 1958, т. 43, № 3.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Штреземанн Э. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая — хохотунья — клуша. — Бюлл. Уральского отд. МОИП, 1959, вып. 2.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах процесса эволюции с точки зрения современной генетики. — Ж. эксперим. биол., 1926, т. 2, вып. 4.
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 21.

- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 3.
- Штегман Б. К. К распространению и географической изменчивости черноголового чеккана. — Докл. АН СССР, 1935, т. 3, № 1.
- Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., «Мир», 1966.

- Amadon D. The seventy-five percent rule for subspecies. — Condor, 1949, vol. 51.
- Billingham R. E. Reactions of crafts against their hosts. — Science, 1959, vol. 130, № 3381.
- Brehm Ch. L. Handbuch der Naturgeschichte aller Vögel Deutschlands, 1831.
- Brown W. L. Intrinsic and extrinsic factors in animal speciation a replay. — Turtox News, 1957, vol. 35.
- Carson H. L. The genetic characteristics of marginal populations of *Drosophila*. — Cold Spr. Harb. Symp., 1955, vol. 20.
- Carson H. L. The population genetics of *Drosophila robusta*. — Adv. Genet., 1958, vol. 9.
- Cunha A. B. da. Chromosomal polymorphism in the Diptera. — Adv. Genet., 1955, vol. 7.
- Cunha A. B. da. Burla H., Dobzhansky Th. Adaptive chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni*. — Evol., 1950, vol. 4, № 3.
- Debetz G. F. Typologister contre populationistes. — Rev. Int. sci. soc., 1965, vol. 17, № 1.
- Dice L. R. Ecologic and genetic variability within species of *Peromyscus*. — Biol. Symp., 1941, vol. 2.
- Dobzhansky Th. On the genetic structure of natural populations of *Drosophila*. — Proc. 8 th Int. Genet. Congr., Edinburgh, 1939.
- Dobzhansky Th. Mendelian populations and their evolution. — Amer. Natural., 1950, vol. 84.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of Species, 3 rd rev. ed, N. Y., Columbia University Press, 1951.
- Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems, of population genetics. — Cold Spr. Harb. Symp., 1955, vol. 20.
- Dobzhansky Th. Mendelian populations as genetic systems. — Cold Spr. Harb. Symp., 1957, vol. 22.
- Dobzhansky Th., Wallace B. The genetics of homeostasis in *Drosophila*. — Proc. Nat. acad. sci., Wash., 1953, vol. 39.
- Dowdswell W. H. Isolation and adaptation in populations of the Lepidoptera. — Proc. Roy. Soc., London, 1956, vol. 145.
- Dowdswell W. H., Ford E. B. Ecological genetics of *Maniola jurtina* on the Isles of Scilly. — Heredity, 1955 a, vol. 9, pt. 2.
- Dowdswell W. H., Ford E. B. Stability in populations of the butterfly *Maniola jurtina*. — Heredity, 1955 b, vol. 9, pt. 2.
- Epling C., Mitchell D. F., Mattoni R. H. T. The relation of an inversion system to recombination in wild populations. — Evol., 1957, vol. 11, № 2.
- Ford E. B. The genetics of polymorphism in the Lepidoptera. — Adv. Genet., 1953, vol. 5.
- Gillham N. W. Geographic variation and the Subspecies Concept in Butterflies. — Syst. Zool., 1956, vol. 5, № 3.
- Goodhart C. B. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). — J. Animal Ecol., 1962, vol. 31, № 2.
- Goodhart C. B. «Area effects» and non-adaptive Variation between populations of *Cepaea* (Molluska). — Heredity, 1963, vol. 18, № 4.
- Gordon H., Gordon M. Maintenance of polymorphism by potentially injurious genes in eight natural populations of the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — J. Genet., 1957, vol. 55, № 1.
- Hairston N. G., Pope C. H. Geographic Variation and Speciation in Appalachian Salamanders (*Plethodon jordani*). — Evol., 1948, vol. 2, № 3.
- Haldane J. B. S. The condition for coadaptation in polymorphism for inversions. — J. Genet., 1957, vol. 55, № 1.
- Halkka O. Geographical, spatial and temporal variability in the balanced polymorphism of *Philaenus spumarius*. — Heredity, 1964, vol. 19, pt. 3.
- Hartert E. Die Vögel der Paläarktische Fauna, Ergänzungsband 1932—1938.
- Hofmeister D., la Torre L. de. Geographic variation in the mouse *Peromyscus difficilis*. — J. Mammol., 1961, vol. 42, № 1.
- Hovanitz W. The distribution of gene-frequencies in wild populations of *Colias*. — Genet., 1944, vol. 29.

- Hovanitz W. Polymorphism and Evolution. — Symp. Soc. Exper. Biol., Cambridge, 1953, № 7.
- Hsu T. C., Liu T. T. Microgeographic analysis of chromosomal variation in a chinese species of Chironomus (Diptera). — Evol., 1948, vol. 2, № 1.
- Huxley J. S. Clines: an auxiliary taxonomic principle. — Nature, 1939, vol. 142.
- Huxley J. S. The New Systematics. Oxford, Clarendon Press, 1940.
- Inger R. F. Problems in the Application of the Subspecies Concept in Vertebrate Taxonomy. — Vertebrate Speciation. A University of Texas Symposium. Ed. by W. Frank Blair, 1961, Univ. of Texas Press, Austin.
- Kallman K. D. Genetics of tissue transplantation in isolated Platyfish populations. — Copeia, 1964, № 3.
- Kallman K. D., Gordon M. Genetics of fin transplantation in Xiphophorus fishes. — Ann. Acad. Sci. N. Y., 1958, vol. 73.
- Komai T. Semi-allelic genes. — Amer. Natural., 1950, vol. 94.
- Komai T. Composition of wild populations in the Lycaenid Butterfly Neosephyrus taxile. — Amer. Natural., 1953, vol. 87.
- Komai T., Emura S. A study of population genetics on the polymorphic snail Bradybaena similaris. — Evol., 1955, vol. 9, № 4.
- Lerner I. M. Genetic Homeostasis. N. Y., John Wiley, 1954.
- Lidicker W. Z. An Analysis of intraspecific variation in the Kangaroo Rat Dipodomys merriami. Berkeley a. Los Angeles, Univ. Califor. Press, 1960.
- Mather K. Variation and selection of polygenic characters. — J. Genet., 1941, vol. 41.
- Mayr E. Systematics and the origin of species. N. Y., Columbia Univ. Press, 1942.
- Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge-Mass., 1963.
- Meise W. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidenperlinge, Passer domesticus (L.) und hispaniolensis (T.). — J. Ornithol., 1936, Bd 84, H. 4.
- Miller A. H., McCabe T. T. Racial differentiation in Passerella (Melospiza) lincolni. — Condor, 1935, vol. 37.
- Owen D. F. Variation in North American screech owls and subspecies concept. — Syst. Zool., 1963, vol. 12, № 1.
- Owen D. F., Wiegert R. G. Balanced polymorphism in the Meadow Spittlebug, Philaenus spumarius. — Amer. Natural., 1962, vol. 96.
- Pasteur S. A propos des cochevis nord-africain: variation clinale et sous-especes. — Bull. Soc. Sci. Nat. Phys., Maroc., 1960, vol. 40, № 2.
- Pimentel R. A. Taxonomic methods, their bearing on subspeciation. — Syst. Zool., 1958, vol. 7.
- Reed S. C., Reed E. W. Morphological differences and speciation in Drosophila. — Evol., 1948, vol. 2, № 1.
- Ripley S. D. Polymorphism in a woodpecker (Picus flavinucha). — Evol., 1950, vol. 4, № 3.
- Ruibal R. A study of altitudinal races in Rana pipiens. — Evol., 1955, vol. 9, № 3.
- Serventy D. L., Perth W. A. Some speciation problems in Australian birds: with particular reference to the relations between Bassian and Eyrean «species-pairs». — Emu, 1953, vol. 53, № 2.
- Stephens S. G., Green M. M., Lewis E. B., Langhnan J. R., Stormont C. Pseudoallelism and the theory of the gene. — Amer. Natural., 1955, vol. 89.
- Stormont C. On the genetics and serology of the B system of bovine blood groups. — Proc. 9th Int. Congr. Genet., 1953.
- Stresemann E. Die Entwicklung der Begriffe Art, Varietät, Unterart in der Ornithologie. — Mitt. Ver., Sächs. Ornith., 1927, Bd 11.
- Sumner F. B. The role of isolation in the formation of a narrowly localized race of deer-mice (Peromyscus). — Amer. Natural., 1917, vol. 51.
- Sumner F. B. Results of experiments in hybridizing subspecies of Peromyscus. — J. Exp. Zool., 1923, vol. 38.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. The geographical work with Epilachna chrysomelina (Coleoptera, Coccinellidae). — Proc. 6th Int. Genet. Congr., 2. 1932.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographic variations The New Systematics. Ed. by J. Huxley. Oxford Univ. Press, 1940.

- Vetukhiv M. A. Viability of hybrids between local populations of Drosophila pseudoobscura. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 1953, vol. 39.
- Vetukhiv M. A. Integration of the genotype in local populations of three species of Drosophila. — Amer. Natural., 1954, vol. 87.
- Wallace B. On coadaptation in Drosophila. — Amer. Natural., 1953, vol. 87.
- Wallace B. Interpopulation hybrids in Drosophila melanogaster. — Evol., 1955, vol. 9, № 3.
- Wallace B., Vetukhiv M. A. Adaptive organization of the gene pools of Drosophila populations. — Cold Spr. Harb. Symp., 1955, vol. 20.
- Wallace M. E. Pseudoallelism at the agouti locus in the mouse. — J. Heredity, 1965, vol. 56, № 6.
- Wilson E. O., Brown W. L. The subspecies concept and its taxonomic application. — Syst. Zool., 1953, vol. 2.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations. — Genet., 1931, vol. 16.

V. E. BEREGOVY

GEOGRAPHIC VARIATION AND THE POPULATION STRUCTURE OF SPECIES SUMMARY

The subspecies concept is backward with the modern study of evolution. At the same time as criticism of subspecies have increase in taxonomy, the population concept as elementary unit of evolution have developed in genetics. Elementary population is a community of individuals which retain the genetical specificity during the long time period (homeostasis) and inhabite a such part of the species area which can not be parted by any character. The species is a system of the elementary populations which interact one with another by gene flow. The study of geographical variation by many characters shows the discordant variation of them. It makes the phenogeographical mosaic pattern which expresses the genetical system of species.

В. Н. БОЛЬШАКОВ

К ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКИ
ГОРНЫХ И СУБАРКТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Выяснить пути приспособления животных к условиям существования — важная как в теоретическом, так и в практическом аспектах задача. Именно этим можно объяснить значительный интерес зоологов к изучению биологических особенностей млекопитающих в специфических условиях среды — на Крайнем Севере и в высокогорье. В настоящее время, по-видимому, можно считать установленным, что животные, обитающие в различных ландшафтных зонах и высотных поясах, характеризуются комплексом экологических и морфофизиологических приспособлений, позволяющим им осваивать среду с наиболее благоприятным энергетическим балансом, с наименьшими энергетическими затратами (Машковцев, 1935; Дунаева, 1948; Калабухов, 1950; Шварц, 1959а, 1963; Большаков, 1967; Rensch, 1943, и др.).

Несомненный интерес представляет сравнительное изучение биологических особенностей мелких грызунов и насекомоядных, не совершающих значительных зональных или вертикальных миграций, в условиях аналогичных ландшафтных зон и высотных поясов. Уральский хребет, протянувшийся в меридиональном направлении более чем на 2000 км, пересекающий целый ряд зон (от степной на юге до тундровой на севере) и имеющий хорошо выраженную высотную поясность, — очень удобный район для подобного исследования. П. Л. Горчаковский (1955, 1966) выделяет на Урале шесть ландшафтных зон и аналогичных им высотных поясов: 1. Тундровая зона (аналогом ее в горах являются гольцы, горные тундры). 2. Зона лесотундры (аналог — растительные сообщества подгольцового пояса). 3. Бореально-лесная зона (аналог — горные леса). 4. Широколиственно-лесная зона (аналог — горные леса с рядом специфических черт, отличающих их от лесов предыдущего пояса). 5. Лесостепная зона (аналог — горная лесостепь). 6. Степная зона (аналогичная этому типу горная растительность на Урале представлена крайне слабо).

Из мелких грызунов Урала можно назвать лишь два вида, встречающихся как во всех перечисленных ландшафтных зонах, так и в высотных поясах: красную полевку (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и пашенную полевку (*Microtus agrestis* L.). Наиболее южным местонахождением на Урале первой, по нашим данным, является долина р. Сакмары близ с. Кувандык Оренбургской области (52°25' с. ш.). Севернее красная полевка — обычный вид мелких млекопитающих лесной зоны, встречающийся в лесах как

горной, так и равнинной части. По Т. Н. Дунаевой (1948), она встречается на Ямале до 68°20' с. ш. как сравнительно редкий вид в поймах тундровых рек и тундровых кустарниках. Большие сборы красных полевок сделаны экспедициями Института экологии растений и животных УФАИ СССР в тундровой зоне по р. Хадыте. Известно местонахождение колонии их в типичной тундре, за пределами леса и развитой кустарниковой растительности, близ фактории Напалково на Гыданском побережье Обской губы, 70°02' с. ш. (Смирнов, 1959). В горных районах Урала красная полевка — доминирующий вид горных лесов, многочисленна она и в верхних поясах гор Северного Урала (Денежский и Косьюинский Камень). В подгольцовом поясе она по численности примерно равна красно-серой, а в горных тундрах сильно уступает ей, хотя и занимает довольно значительное место в уловах. В верхних поясах гор так же, как и в тундре, хорошо прослеживается тяготение красной полевки к древесной и кустарниковой растительности. Там, где стланец или криволесье вклинивается языками в пределы гольцового пояса, она встречается значительно чаще и ближе к вершинам, чем в горных тундрах, лишенных такой растительности.

Пашенная полевка отмечена на степном участке в районе г. Верхне-Уральска (Шварц, Павлинин, 1960); в лесной зоне — это один из обычных, хотя и не слишком многочисленных, видов грызунов. На севере она прослежена до фактории Хорвата (67°20' с. ш.), где встречается в кустарниковых зарослях по берегам водоемов, на лиственных деревьях и кустарниках берегах проток и озер и в кочкарниковой, сильно заболоченной тундре. В горах этот вид отлавливался как в лесах, так и в верхних поясах горы Зигальга (Южный Урал), гор Косьюинский и Денежский Камень (Северный Урал). В 1965 г. пашенная полевка особенно часто встречалась в лиственных древесной растительности россынях гольцового пояса горы Косьюинский Камень.

В распространении по зонам и поясам других многочисленных видов наблюдаются значительные отличия. Так, полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) обычна на всей территории Урала, на север идет до северной границы леса, встречается в типичных участках тундры, причем в лесотундре и ее южных районах является доминирующим видом (Шварц, 1959а; Бойков, 1964), однако в горы почти не поднимается и практически отсутствует уже в подгольцовом поясе. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) довольно многочисленна, по нашим наблюдениям, на Южном и Среднем Урале в подгольцовом поясе, однако северная граница ее ареала на Урале проходит в пределах лесной зоны — около 65°30' с. ш. (Топоркова, 1959; Шварц, Павлинин, 1960). Северная граница ареалов лесной (*Apodemus sylvaticus* L.), полевой (*Apodemus agrarius* Pall.) мышей и мыши-малютки (*Micromys minutus* Pall.) проходит на Урале около 59—60° с. ш., т. е. в типичной лесной зоне. В горах все виды мышей отмечены лишь на небольших высотах в лесном поясе. То же можно сказать и об особенностях распространения обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.). Красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) в своем распространении на Урале приурочена к каменистым россыпям, она является фоновым видом грызунов верхних поясов гор Южного, Северного и Полярного Урала, однако ни разу не была отмечена в пределах тундровой зоны Ямала. Таким образом, из наиболее обычных видов с широким ареалом красная и пашенная полевки приспособились к обитанию как в условиях равнинных лесотундр и тундры, так и в подгольцовом и гольцовом поясах Уральских гор.

Говоря об особенностях распространения землероек в Субарктике, С. С. Шварц (1963) указывал, что арктическая, обыкновенная, крупнозубая, малая и крошечная бурозубки, кутора встречаются в типичной тундре, причем первая из них — наиболее эвритопный вид млекопитающих южных районов тундры и лесотундры. Остальные землеройки в тундре сравнительно

но немногочисленны и достигают высокой численности только локально. Наши материалы по землеройкам верхних поясов гор Урала невелики, поэтому в настоящей статье мы ограничимся лишь отдельными указаниями. По крайней мере два вида — обыкновенная (*Sorex araneus* L.) и средняя (*S. caecutiens* Laxm.) бурозубки встречаются в подгольцовом и гольцовом поясах гор Северного Урала: неоднократно нами отлавливались среди горной тундры горы Косвинский Камень. На Южном Урале бурозубки часто попадаются в ловушки среди каменистых россыпей верхней части хребтов (Зигальга, Сулея). Кутора (*Neomys fodiens* Penn.) отловлена нами в нижних поясах гор и лишь один экземпляр — на высоте около 600 м, в пределах типичного горного леса. За все годы работы мы ни разу не отмечали высокой численности землероек в горах.

Работами С. С. Шварца (1959а, 1959б, 1963) было показано, что субарктические популяции широко распространенных видов, в том числе красной и пашенной полевки, отличаются от южных комплексов биологических особенностей: большей плодовитостью, ранним половым созреванием, фенологически более ранним началом размножения и морфофизиологическими особенностями, из которых важнейшая — очень крупные размеры печени.

Мы провели сравнение приспособительных особенностей горных популяций грызунов и субарктических популяций тех же видов. Материал для сравнения собирали в течение 1960—1966 гг. на Южном (хребты Зигальга и Сулея) и Северном Урале (горы Денежкин, Олвинский и Косвинский Камень). Одинаковая методика работы, календарные и фенологические сроки сбора материала позволяют избежать существенных ошибок при проведении сравнений.

Особенности биологии размножения. При продвижении к северу у многих млекопитающих наблюдаются изменения в биологии размножения, прежде всего это выражается в значительном увеличении числа молодых в помете. Эту особенность млекопитающих на Крайнем Севере следует рассматривать как прямую реакцию на специфические условия существования (Шварц, 1959а). У красной полевки число молодых в помете к северу увеличивается очень сильно, у пашенной полевки — в более слабой степени, у рыжей полевки — резко увеличивается на крайнем северном пределе распространения. Совершенно иное наблюдается у тех же видов в горах: на Урале горные популяции широко распространенных видов грызунов по этому показателю не отличаются от равнинных популяций (табл. 1). По сравнению с субарктическими популяциями плодовитость красной полевки в горах более низкая.

Таблица 1

Средняя величина выводка у трех видов полевок

Вид	Южный Урал		Средний Урал		Северный Урал		П-ов Ямал (тундра)*
	равнина	горы	равнина	горы	равнина	горы	
Красная полевка	6,0	6,1	6,7	6,5	7,1	6,9	9,8
Рыжая полевка	5,3	5,5	5,7	5,9	7,7	7,1	—
Пашенная полевка	6,1	5,9	6,0	6,0	7,9	8,0	7,2

* Данные С. С. Шварца (1959б).

Для популяций широко распространенных видов, населяющих Субарктику, характерны, как указывалось выше, раннее половое созревание и начало размножения, совпадающее не с фенологическими, а с календарными сроками размножения популяций тех же видов. В различных райо-

нах Урала начало размножения красной и пашенной полевок приходится примерно на один срок: конец апреля — начало мая. В верхних поясах гор эти сроки сдвинуты, беременные самки в массе начинают отлавливаться лишь во второй половине мая — начале июня, в то время, когда на горах, особенно на Северном Урале, еще лежит большое количество снега. Так, в лесах у подножия горы Косвинский Камень в первой половине мая 1965 г. уже отлавливались молодые пашенные полевки весом 8,1—15,2 г: все взрослые самки были беременными или кормящими. В эти же числа в подгольцовом поясе Косвинского Камня размножение пашенных полевок только начиналось, попадались только единичные беременные особи. Таким образом, у горных и равнинных популяций красной и пашенной полевок, а на Южном Урале и рыжей полевки имеются определенные календарные отличия в начале размножения.

Перезимовавшие самки красной полевки приступают к размножению в горах при среднем весе 22,8 г (19,3—25,0), самцы — 24,3 г (22,8—27,0). Как и в Заполярье, перезимовавшие особи дают в основной своей массе два помета. По-видимому, лишь единицы могут давать третий помет: из 17 старых самок, отловленных в первой половине августа на хребте Зигальга, лишь две можно отнести к таким животным. В июле начинают попадаться беременные самки первого помета. В августе они могут принести еще один помет. К концу августа размножение красных полевок в горных и в равнинных районах полностью прекращается. Анализ возрастной структуры популяций вида, проведенный нами на материале из верхних поясов гор Денежкин (многолетние сборы на территории бывшего заповедника «Денежкин Камень» — 418 экз.) и Косвинский Камень (60 экз.), показал, что осенью основу составляют молодые животные нынешнего года рождения — в среднем около 95%. Разделение молодых животных на различные генерации по указанным признакам крайне затруднительно и неточно, но группа зверьков первых весенних пометов выделяется достаточно четко. Доля таких полевок в выборках значительна — в среднем 23%. При этом следует учитывать, что в оставшуюся группу попадают животные нескольких пометов и генераций, поэтому доля каждого из них в структуре, очевидно, даже меньшая, чем у животных весенних пометов. С. С. Шварц (1959а) показал, что в основе специфики возрастной структуры субарктических популяций широко распространенных видов лежит резко повышенная смертность молодых животных первого помета. У горных популяций красной (и как указано ниже — пашенной) полевки сеголетки, родившиеся весной, доживают до осени в значительном количестве и играют важную роль в воспроизводстве популяции. Имеющиеся у нас небольшие материалы указывают на большую продолжительность жизни отдельных особей полевок в горах. Так, из 310 обследованных осенью 1961 г. красных полевок горных хребтов Южного Урала у 8 наблюдались полностью стертые коренные зубы — из альвеол торчали лишь корни, среди 523 отловленных у подножия гор животных таких особей вообще не обнаружено. Еще чаще встречаются экземпляры с полностью стертыми коренными зубами среди старых рыжих полевок из подгольцового пояса хребта Зигальга — до 5—14% в разные годы.

Самки пашенной полевки приступают весной к размножению при среднем весе 29,0 г (20,2—36,5), самцы — 33,4 г (23,5—44,1). В летнее время в горах размножение пашенной полевки идет более интенсивно, чем красной: в августе процент самок, беременных в третий раз, по наблюдениям в горах Денежкин и Косвинский Камень, был довольно высоким (12,4%). У пашенной полевки возраст животных определять значительно труднее, чем у корнезубых красной и рыжей полевок, поэтому приходится пользоваться размерными, весовыми показателями и степенью развития тимуса

(с возрастом полевок последний инволюирует). Использование этих показателей позволило установить, что не менее 25% прибылых животных первого поколения и 10—12%, очевидно, второго поколения в конце июля — начале августа участвовали в размножении. Хотя материал по пашенной полевке у нас несравненно меньший, чем по красной, по нему можно судить о том, что структура популяции этого вида в осенний период в общем виде такая же, как и у красной полевки: доля животных весеннего помета составляет в выборке почти 30%.

В заключение отметим, что плодовитость красно-серой полевки в горных районах Урала сравнительно низка. Так, на Южном Урале 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 (Большаков, 1966). В условиях Урала из всех перечисленных выше грызунов красно-серая полевка — наиболее специализированный вид на каменистых россыпях горных склонов; особенности биологии размножения ее можно рассматривать, по-видимому, как наиболее отвечающие требованиям жизни в этих станциях.

Некоторые морфобиологические показатели. Многочисленные исследования, проведенные главным образом физиологами, показали, что обитание широко распространенных видов млекопитающих в горах приводит к повышению интенсивности обмена веществ, что находит свое выражение в увеличении размеров сердца, объема легких, концентрации гемоглобина и т. д. по сравнению с равнинными популяциями (Майковцев, 1935; Калабухов, 1935; Коржуев, 1959; Булатова, 1962; Hesse, 1921, и др.). Наши материалы свидетельствуют о том, что у всех обследованных нами видов грызунов и насекомоядных (лесная, полевая мышь, мышь-малютка, обыкновенная, пашенная, красная, рыжая, красно-серая полевки, полевка-экономка, обыкновенная и средняя бурозубки) при продвижении к северу и подъеме в горы происходит увеличение относительного веса сердца. Однако более детальное изучение изменений этого органа говорит о значительно более сложных закономерностях, чем простое увеличение его к северу или с высотой. У лесной мыши увеличение размеров сердца в горах носит четко выраженный поясный характер; в результате уже на незначительных высотах на Урале (около 800 м) лесные мыши имеют более крупное сердце, чем на Тянь-Шане на высотах более 2000 м (Большаков, 1967). Совершенно аналогичная закономерность наблюдается у красной и пашенной полевок (табл. 2). Видно, что наиболее резкий скачок у обоих видов происходит при переходе из лесного в подгольцовый и гольцовый поясы, при сравнительно небольшом изменении высот, в то время как в пределах всего лесного пояса увеличение размеров сердца происходит незначительно.

Таблица 2

Относительный вес сердца красной и пашенной полевок в горных и субарктических районах, ‰

Место сбора материала	Пашенная полевка	Красная полевка
Гора Косвинский Камень: Горно-лесной пояс		
подножие	6,5±0,12	5,1±0,17
400 м	6,8±0,09	5,4±0,23
600 м	6,8±0,10	6,0±0,10
Подгольцовый и гольцовый поясы (800 м)	7,9±0,24	6,9±0,07
Зона лесотундры и тундры* (п-ов Ямал)	7,6	6,7

* Данные С. С. Шварца

(19596)

Если сравнить по относительному весу сердца южные и северные популяции широко распространенных видов, то более крупные размеры органа характерны для северных.

Это положение доказано на многих видах (подробно об этом см. Шварц, 1960, 1963) и не пуждается в дополнительных пояснениях. Необходимо только заметить, что и при изучении географиче-

ской изменчивости этого важнейшего морфобиологического показателя нами было установлено, что при продвижении к северу изменения относительного веса сердца идут отнюдь не строго параллельно изменениям условий среды. Так, у красной полевки в пределах лесостепной зоны наблюдается резко выраженное увеличение этого показателя, но уже начиная с 54°30' с. ш. до тундровой зоны, т. е. почти до крайнего предела распространения вида, он увеличивается очень незначительно, испытывая отдельные, статистически недостоверные колебания (Большаков, 1965).

Для субарктических популяций млекопитающих очень характерная интерьерная особенность — крупные размеры печени. У всех обследованных нами горных популяций грызунов и землеройки печень также значительно крупнее, чем на равнине, причем у популяций красной и пашенной полевок, обитающих в верхних поясах гор, относительный вес печени имеет показатели того же порядка, что и у субарктических популяций этих видов (табл. 3). Объяснение крупных размеров печени полевок в горах должно

Таблица 3

Интерьерные показатели трех видов мелких млекопитающих на равнине (I), в верхних поясах гор (II) и в Субарктике * (III)

В и д	Район	Относительный вес, ‰		Относительная длина, ‰	
		печени	почки	кишечника	слепой кишки
Красная полевка	I	58,1±1,16	7,4±0,30	643±14	20±1,1
	II	72,0±1,28	7,2±0,20	730±11	23±0,8
	III	64,2	7,79	740	22
Пашенная полевка	I	59,2±1,40	6,5±0,21	520±13	28±2
	II	66,1±1,33	7,6±0,17	555±9	31±1,4
	III	64,4	7,30	558	—
Обыкновенная бурозубка	I	61,1±0,3	10,4±0,5	344±10	—
	II	78,0±0,9	10,8±0,7	343±11	—
	III**	77,6	10,5	352±6,2	—

* Данные по Субарктике С. С. Шварца (19596, 1963).

** Арктическая бурозубка.

быть, очевидно, то же, что дано С. С. Шварцем (1959а, стр. 206) для субарктиков, исходя из значения этого органа как депо энергетических резервов организма: «Поскольку можно считать доказанным, что низкая температура окружающей среды и условия, вызывающие нарушение нормального режима кормления, ведут к увеличению способности животного быстро накапливать в печени резервный гликоген, крупные размеры печени, безусловно, полезны для животных Заполярья». Для северных популяций красной и пашенной полевок характерно увеличение и относительного веса почек, что свидетельствует о некотором увеличении метаболизма в высоких широтах. В горах у пашенной полевки индекс почки также выше, но сравнительно с равниной, у красной он остается почти на том же уровне (см. табл. 3). Причина подобной разницы у исследованных видов нам не ясна. Небольшие размеры почек у горных популяций красной полевки можно объяснить большим сглаживающим влиянием микроклиматических факторов. Хотя оба вида, по нашим наблюдениям, на Северном Урале отлавливаются в одних и тех же местах, они, очевидно, отличаются по характеру освоения территории (экология пашенной полевки на Урале почти не изучена), что и обуславливает различные размеры почек в горах.

При сравнении относительной длины кишечника и слепой кишки у особей, относящихся к равнинным и горным популяциям красной и пашенной полевок, видно (см. табл. 3), что в подгольцовом и гольцовом поясе

происходит увеличение их длины, причем в такой же степени, как и у полевок Заполярья. Увеличение длины кишечника и его отделов — приспособительный признак, связанный с питанием грубыми и трудноперевариваемыми кормами (Обухова, 1948; Халилов, 1953; Назарова, 1958; Кулаева, 1958). Очень характерно, что сравнение анатомо-морфологического строения листьев одних и тех же растений, обитающих в арктической тундре и высокогорьях, показывает, что в высокогорных условиях формируются более плотные листья с сильно развитой столбчатой тканью (Горчаковский, 1966). На Урале у мышей, питающихся в отличие от полевок преимущественно семенами, с подъемом в горы увеличения длины кишечника нами не отмечено: у лесных мышей, отловленных на горе Кукиш на высотах около 800 м по краю каменистых россыпей, длина его составляла $504 \pm 21\%$, у лесных мышей с равнины — $517 \pm 26\%$. Аналогичное явление наблюдается и у насекомоядных (бурозубки): обыкновенные бурозубки, отловленные нами на равнине и в подгольцовом поясе горы Косвинский Камень, по длине кишечника не отличались.

Рабатами С. С. Шварца (1959а, б, 1963) было показано, что ряд широко распространенных видов млекопитающих осваивает южные районы Субарктики не путем выработки специфических морфофизиологических особенностей и специфических особенностей размножения, а в силу своей высокой экологической валентности. Ряд биологических особенностей, отличающих их от южных популяций тех же видов, — следствие условий существования на Крайнем Севере. Как показывают наши материалы, у горных популяций также нельзя отметить каких-либо специфических приспособлений к обитанию в верхних поясах гор Урала (подгольцовом и гольцовом). Некоторые биологические особенности горных популяций красной и пашенной полевок аналогичны таковым у субарктических популяций этих видов: характер освоения территории, изменения морфофизиологических показателей, связанных с изменением условий существования (характера питания, необходимости интенсификации обмена веществ в более суровых условиях и т. д.). Можно говорить об известном параллелизме в приспособлениях к обитанию в условиях сходных ландшафтных зон и высотных поясов (в конкретном случае — тундры и лесотундры, гольцового и подгольцового пояса). Однако было бы неправильным проводить полную аналогию в приспособлениях мелких млекопитающих к условиям верхних поясов гор и высоких широт. На различный механизм таких приспособлений указывают прежде всего значительно отличающиеся широтные и высотные пределы распространения большинства видов мелких млекопитающих Урала. Существенные различия наблюдаются и в биологии размножения.

Для широко распространенных видов в Субарктике, как указывалось выше, характернейшей приспособительной особенностью является резкая интенсификация размножения. Биологическая значимость этого явления вполне понятна. В горах, как показано рядом исследований, резкой интенсификации размножения не наблюдается как у типичных горных видов, так и у горных популяций широко распространенных видов. У большинства горных видов интенсивность размножения низка (*Microtus juldaschi* Severtz., *M. nivalis* Mart. и др.), однако численность их бывает достаточно стабильной. Очень интересным и характерным примером является лемминговидная полевка (*Alticola lemmings* Miller) — вид, приспособившийся к жизни в условиях горных тундр Крайнего Севера. Для нее характерны морфофизиологические приспособления, свойственные типичным субарктикам, и в то же время у этого вида выработались особенности биологии размножения, типичные для горных форм и резко отличающие его от обитаю-

щих в этих же широтах леммингов (Большаков, 1966, 1967). Очевидно, можно говорить, что приспособление мелких млекопитающих к обитанию в верхних поясах гор идет по другому пути, чем в высоких широтах, и не связано с увеличением интенсивности размножения. В этом случае стабильная плотность должна поддерживаться за счет большей продолжительности жизни особей и за счет меньшей смертности молодняка. У горных популяций широко распространенных видов грызунов Урала можно отметить определенную тенденцию к этому пути. В условиях Урала наиболее специализированный вид грызунов, обитающих в подгольцовом и гольцовом поясе верхней части гор, — красно-серая полевка. Среди всех полевок рода *Clethrionomys* указанная тенденция проявляется у нее наиболее отчетливо (Большаков, 1966). У красной полевки, также проникающей в горы Урала до гольцового пояса включительно, интенсивность размножения в верхних поясах в целом не выше, чем в равнинных лесах Урала, и значительно ниже, чем в Субарктике. У горных и субарктических популяций одних и тех же видов наблюдаются и различные сроки начала размножения. Это ведет к тому, что период размножения у них в горах более короткий по сравнению с тундрой. В горах у красной и пашенной полевок в воспроизводстве популяции, как показывают наши материалы, большую роль играют не только молодые животные осенних пометов, но и сеголетки первого помета, смертность которых, очевидно, значительно меньше смертности молодых в Заполярье.

О различной реакции горных и субарктических популяций на условия обитания говорят и данные по морфологии. Проведенное нами ранее (Большаков, 1962) сравнение морфологических особенностей красной полевки из равнинных, горных и тундровых районов ее ареала на Урале показало, что между равнинными и горными полемками нет отличий по таким признакам, как размеры тела и его частей, размеры и пропорции черепа, окраска. Тундровые полемки по этим признакам отличаются, наоборот, очень четко.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойков В. Н. Сезонные изменения структуры популяций полевки-экономки и красной полевки в Южной Субарктике. — Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим. Тез. докл., т. 2. М., Изд-во МГУ, 1961.
- Большаков В. Н. Закономерности индивидуальной и географической изменчивости полевок рода *Clethrionomys*. Автореф. канд. дисс., Свердловск, 1962.
- Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению интерьерных признаков близких видов полевок. — Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1965, вып. 38.
- Большаков В. Н. Некоторые особенности биологии размножения красно-серых полевок Южного Урала по наблюдениям в природных и экспериментальных условиях. — Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1966, вып. 51.
- Большаков В. Н. Биология размножения, возрастная структура и динамика численности лемминговидной полевки. — Проблемы Севера, вып. 11. М., «Наука», 1967.
- Булатова Н. М. Особенности крови высокогорных животных. — Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, 1962, вып. 41.
- Горчаковский П. Л. Растительность горных тундр Урала. — Зап. Урал. отд. Геогр. о-ва СССР, вып. 2. Свердловск, Кн. изд-во, 1955.
- Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск, Кн. изд-во, 1966.
- Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямал. — Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1948, т. 41.
- Калабухов Н. И. Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши (*Apodemus sylvaticus caucasicus* Ogn. *Apodemus sylvaticus mosquensis* Ogn.). — Докл. АН СССР, 1935, т. 2, № 1.
- Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Изд-во Харьк. гос. ун-та, 1950.

- Коржуев П. А. Гемоглобин как фактор приспособления к гипоксии. — Усп. совр. биол., 1959, т. 47, вып. 3.
- Кулаева Т. М. Материалы по экологической морфологии рыжих полевков. — Изв. Казан. фил. АН СССР, серия биол., 1958, № 6.
- Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. — Тр. Лабор. эвол. морф. АН СССР, 1935, т. 2, № 3.
- Назарова И. В. Эколого-морфологический очерк серых полевков Вожевско-Камского края. — Изв. Казан. фил. АН СССР, серия биол., 1958, № 6.
- Обухова А. Д. Взаимосвязи типа питания и структуры пищеварительного тракта у различных видов животных. — Вестн. животноводства, 1948, № 2.
- Смирнов В. С. Полевка-экономка и красная полевка в тундре. — Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тр. Салехард. стан. УФАИ СССР, 1959, вып. 1.
- Топоркова Л. Я. Материалы по фауне млекопитающих Полярного Урала. — Тр. Урал. отд. МОИП, 1959, вып. 2.
- Халилов Ф. К. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания. Автореф. канд. дисс., Алма-Ата, 1953.
- Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевков на Крайнем Севере. — Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тр. Салехард. стан. УФАИ СССР, 1959а, вып. 1.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно Microtammalia) к условиям существования в Субарктике. — Там же, 1959б.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. — Проблемы флоры и фауны Урала. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1960, вып. 14.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1. Млекопитающие. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1963, вып. 33.
- Шварц С. С., Павликин В. Н. Опыт глорогеографического районирования Урала. — Проблемы флоры и фауны Урала. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1960, вып. 14.
- Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. — Zool. Jb. Abt. Phys., 1921, Bd 38.
- Reisch B. Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. — Zool. Jb. Abt. Phys., 1943, Bd 61.

V. N. BOLSHAKOV

THE INVESTIGATION OF BIOLOGICAL SPECIFICITY OF MOUNTAIN AND SUBARCTICAL POPULATIONS OF SMALL MAMMALS

SUMMARY

During the comparative investigations of high mountain and subarctical populations of *Clethrionomys rutilus* and *Microtus agrestis* ascertained similarity of adaptability to habitation in high altitudes and tundra (habitat assimilation, changes in morphophysiological characters, breeding peculiarities). The difference of adaptability is mainly expressed in peculiarities of breeding and age structure of the populations.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 71

Труды Института экологии растений и животных

1969

УДК 591.5

Ю. И. НОВОЖЕНОВ

РОЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ВРЕМЕННОЙ ИЗОЛЯЦИИ В ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ MELOLONTIA HYPOCASTANI F.

Предметом изучения бурно развивающихся в последнее время основных микроэволюционных наук — популяционной генетики и экологии — является популяция. Зарождение популяционной генетики было невозможно без достаточно четкого теоретического представления о популяции как генетическом единстве со специфичным коадаптированным генофондом. В разработке этого фундаментального эволюционного понятия несомненна роль таких генетиков, как С. С. Четвериков, С. Райт, Ф. Г. Добржанский, И. И. Шмальгаузен, Н. В. Тимофеев-Ресовский, М. Лернер и др.

Экология — сравнительно старая отрасль биологии, однако становление ее в качестве самостоятельной науки также связано с выработкой понятия о популяциях как экологически обособленных группировках особей вида. Такое понимание популяции сформировалось в последние десятилетия на основании полевых экологических исследований, главным образом зоологов (В. Н. Беклемишев, М. С. Гиляров, К. В. Арнольди, Н. П. Наумов, Э. Майр, С. С. Шварц и др.). Согласно этим представлениям, весь ареал вида разбит на разное количество популяций, основным свойством которых С. С. Шварц (1960) считает способность их поддерживать свое существование по крайней мере в течение нескольких генераций. В последнее время наметилась тенденция изучения генетической специфики популяций с учетом ее экологической структуры, т. е. сближения этих двух представлений для дальнейшего проникновения в механику микроэволюционных процессов (Ford, 1964; Шварц, 1965).

Помимо того, что конкретный облик популяции определяется особенностями среды ее обитания, существуют также механизмы изоляции, поддерживающие некоторое время ее дифференцированную обособленность от других таких группировок и создающие определенную иерархию в популяционной структуре вида. Для изучения эволюции этой иерархической системы необходим фактический материал, который даст возможность обратиться к причинам популяционной специфичности и определяющих ее механизмах. К сожалению, вопросы популяционной структуры вида для большинства растений и животных совершенно не разработаны, даже в общем теоретическом плане. Отсутствуют и конкретные данные по популяционной структуре большинства хозяйственно важных видов, не говоря уже о других, менее значимых.

Восточный майский хрущ (*Melolontha hippocastani* F.) из-за особенностей развития привлекал внимание как удобный объект для популяционных исследований (Дубинин и Ромашов, 1932). Личинки у этого вида проходят цикл развития в почве от 3 до 5 лет в зависимости от района его обитания. Это создает, помимо существующей территориальной разобщенности популяций, также изоляцию их временем. Жуки каждой из трех или пяти генераций, живущих на данной местности, спариваются и летают всего около месяца, т. е. смещения особей из разных генераций, или как принято их называть колен, почти не происходит. Для выяснения роли территориальной и временной изоляции в дифференцировке популяций нами была предпринята попытка изучения полиморфных популяций хрущей на протяжении пяти лет развития в юго-западных районах Западной Сибири. Решение этого вопроса проливает также свет на роль естественного отбора и дрейфа генов в популяционных дифференцировках. Отбор является закономерным и по крайней мере на протяжении ряда лет одинаково направленным фактором воздействия на все генерации данной местности, тогда как дрейф генов по природе своей более подчинен случайности и, следовательно, более стохастичен.

Все генерации, или все колена хрущей, развивающиеся в каком-то районе, испытывают воздействие одинаковых внешних условий среды, только в различное время. В районах наших исследований полный цикл развития от яиц до взрослых насекомых хрущи совершают в пять лет, т. е. кроме личинок третьего возраста первого года их жизни, которые обозначаются III₁, у них есть еще личинки третьего возраста второго года жизни — III₂. Развиваясь в одних и тех же условиях, личинки пять лет испытывают воздействие естественного отбора, при этом каждый год одинаковые условия среды действуют на разные стадии развития каждой из пяти генераций хрущей (табл. 1). Летают жуки ежегодно в мае, в это же время спариваются и откладывают яйца в почву. В обследованных нами районах Зауралья лёта хрущей начинался с первой декады или с середины мая в зависимости от погоды и продолжался почти до июля. Начало лёта фенологически обычно связано с распусканием листьев на березах. Жуки, вылетевшие из почвы, сразу же приступают к питанию молодыми листочками берез, ив, боярышника и других лиственных пород, иногда они встречаются на лиственнице.

Таблица 1

Схема развития пяти генераций (колен) у восточного майского хруща в Западной Сибири

Год	Генерация				
	1	2	3	4	5
1963	Ж	I	II	III ₁	III ₂
1964	I	II	III ₁	III ₂	Ж
1965	II	III ₁	III ₂	Ж	I
1966	III ₁	III ₂	Ж	I	II
1967	III ₂	Ж	I	II	III ₁

Примечание. Ж—жуки; I—III₂—личинки разных возрастов.

На протяжении пяти лет мы вели наблюдения за изменчивостью всех генераций в трех популяциях хрущей. Две из них были смежными (I, II) и одна — отдаленная на 200 км (III). Сбор материала производился ежегодно в одно и то же время (май — начало и разгар лёта жуков), почти одновременно во всех трех популяциях. Обследовались каждый раз один и те же стадии сосредоточения взрослых жуков.

Для контроля сбор и подсчет жуков производился при осенних и весенних раскопках. Существенной

разницы в соотношении полов и двух морф в популяциях хрущей не наблюдалось. Все три популяции в разной степени были полиморфны. Для майских хрущей вообще характерно варьирование окраски отдельных частей тела. Последнее, нам кажется, существенно поможет в изучении их популяционной структуры и выделении отдельных популяций вида. Изменчи-

вость майских хрущей еще недостаточно изучена, хотя систематиками выделено десять aberrаций у восточного майского хруща (Медведев, 1951) и семь у западного (Лавров, 1960). Особенно отстает изучение изменчивости насекомых в генетико-эволюционном плане. Так, в последней монографии по хрущам П. Г. Тропанина (1966) вопросу изменчивости двух видов майских хрущей уделено всего несколько строк, в конце которых он приводит свое убеждение в том, что цветовые aberrации — экологические формы и нахождение их тесно связано с типами леса и почв, рельефом, экспозицией участков и пр. Может быть это и верно, однако не содержит никакой положительной информации.

Нам кажется несомненным, что весь ареал этих видов складывается из популяций, содержащих различный набор фенотипических морф, или, как их именуют систематики, aberrаций в определенном, характерном для каждой популяции соотношении последних. Лучшая изученность изменчивости позвоночных животных свидетельствует о том, что географическое распределение типов окраски не соответствует методам старой систематики (Береговой, 1967) и должно быть рассмотрено с позиций новейшей систематики. Для большинства изменчивых видов, куда можно отнести и майских хрущей, едва ли возможно точное описание и учет всех aberrаций, ибо в разных точках ареала будут встречаться все новые типы окраски в иных сочетаниях. Этому способствует перекомбинация признаков и неодинаковая степень выраженности их в разных популяциях. Жуки, собранные нами, также не подходят ни под одну из уже известных aberrаций, и мы вынуждены дать им условные названия «красных» и «черных». К первым мы отнесли всех жуков с красной переднеспинкой и ногами, ко вторым — с чисто черной окраской этих частей. Другие типы окраски (черная переднеспинка, красные ноги) встречались редко и специальному учету не подвергались. Методика учета и сбора жуков описана нами в предшествующих работах (Новоженков, 1966, 1967). Количество просчитанных жуков указано в табл. 2. Для определения границ всех трех популяций нами были проделаны маршруты, которые охватили однородные местообитания — вырубки, зарастающие сосной I-II класса возраста. При этом выборки брались через различные отрезки пути, что целиком зависело от частоты встречаемости жуков и численности популяции.

Результаты изучения изменчивости трех популяций достаточно отличны друг от друга по количеству полиморфизма (см. табл. 2). Мы склонны рассматривать полиморфизм, выраженный в этих трех соседних популяциях, как это принято (Берг, 1957; Шварц, 1959), в качестве общевидового и при-

способления, направленного на поддержание благополучия их в условиях постоянных изменений в среде обитания. Некоторые данные, доказывающие это, у нас уже имеются (Новоженков, 1967), сейчас к ним добавились

Таблица 2

Изменчивость популяций майского хруща

№ популяции	Район взятия проб	Год	Колич. красных от общего, % (M+m)	Всего жуков в выборке, шт.
I	Пос. Лесное, Тюменская обл.	1963	15,0±0,43	7000
		1964	16,4±0,57	4180
		1965	18,7±2,77	198
		1966	12,9±1,35	615
		1967	15,4±0,26	1677
II	Пос. Лебедька, Тюменская обл.	1963	1,8±0,78	284
		1964	3,4±0,49	1370
		1965	2,5±1,43	119
		1966	2,4±2,35	42
		1967	5,2±0,29	553
III	Гор. Тавда (пос. Карьер), Свердловская обл.	1964	73,8±1,06	1720
		1965	79,2±4,63	77
		1966	73,1±1,2	1353
		1967	70,2±0,35	1651

новые, однако в данной работе нас интересует другой вопрос, а именно: изоморфность популяций, изолированных временем и пространством. Согласно логической схеме классификации типов изоляции, предложенной Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1958), в нашем случае обе формы как пространственная, так и временная относятся к экологической изоляции. Понижение вероятности скрещивания здесь, по существу, обусловлено разобщенностью особей в пространстве или во времени в течение репродуктивного периода, но определяется не внешне-механическими причинами, а биологическими особенностями самих организмов. Действительно, на всем пространстве злаково-вересковых сосняков, произрастающих на однородных песчаных почвах Притобольской террасы (правый берег среднего течения р. Тобол), нет сколько-нибудь существенных изменений рельефа, климата, почв или типов леса, которые бы препятствовали перелету и расселению жуков. Тем не менее майские хрущи, обитающие в этом лесном массиве, разбиты на несколько популяций со своим сложившимся генофондом и специфическими экологическими особенностями, которые обеспечивают их приспособленность именно к занимаемому участку территории.

Две такие смежные популяции (I и II) и были обнаружены здесь на пространстве общей протяженностью 90 км с юга на север. Обособленность их характеризуется, помимо различий в фенотипическом облике, также разной динамикой численности, соотношением полов и средними размерами самцов и самок. Любопытно, что даже массовое размножение и явная перенаселенность хрущей в этих массивах в 1963 и 1964 гг. не способствовали перемешиванию этих двух популяций. Третья популяция, обнаруженная нами, расположена в Притавдинском сосновом массиве (правый берег среднего течения р. Тавды). Типы леса и почв в этом районе сходны с таковыми в Притоболье. Как уже отмечалось, эта популяция удалена на 200 км к северо-западу от двух смежных и резко отличается от них по своему фенотипическому облику и экологическим показателям, что нетрудно объяснить территориальной обособленностью. Таким образом, здесь наличие пространственной разобщенности на формирование сходных, но не подобных популяционных систем. Посмотрим теперь, как сказывается временная разобщенность на характер популяционных различий. Из табл. I видно, что все пять генераций в каждой популяции отличаются друг от друга. Иначе и не могло быть. Например, в популяции I довольно сильно различаются генерации 1965 и 1966 гг., в популяции II значительно отклоняется от среднего генерация 1967 г., наконец, в III обращает на себя внимание генерация 1965 г.

Несмотря на эти довольно существенные различия между популяциями, изолированными временем, т. е. между разными генерациями хрущей, все же они вполне перекрываются различиями, существующими между тремя пространственно изолированными популяциями. Для каждой из обнаруженных нами пространственно разобщенных популяций характерна своя частота встречаемости красных жуков, которая определяется, следовательно, условиями данного местообитания. Добавим к этому, что ежегодно все генерации в каждой из трех обследованных популяций различались по соотношению полов, однако любопытно, что за пять лет наблюдений кривые динамики этого соотношения, характерного для каждой популяции, ни в одной точке не пересеклись. И это свидетельствует о более существенном различии между популяциями, нежели между генерациями в каждой из них.

Основываясь на представленных фактах, можно прийти к заключению, что все пять генераций хрущей образуют единую популяцию с характерным сложившимся генофондом, занимающую определенную территорию. При этом динамическое равновесие ее качественного состава, или гомеостат-

ичность ее полиморфности, определяется направленно действующими силами отбора — средой ее обитания. Для каждой из обнаруженных нами популяций характерен такой набор признаков (в нашем случае — такое соотношение красных и черных жуков), какое лучше всего пригодно к условиям данного местообитания.

Однако, кроме обычных условий, присущих данной местности, на популяцию воздействуют также случайные, лишь иногда проявляющиеся факторы катастрофического характера, которые вызывают так называемую неизбежную элиминацию. Как отражается на популяциях воздействие таких факторов? В таких случаях и скажется прежде всего наличие у хрущей возрастной структуры их популяций, т. е. существование нескольких колен. При этом нужно учитывать сильную зависимость сроков развития хрущей от температурных условий, которые могут сокращать или ускорять продолжительность генерации. Во многих центральных областях Советского Союза, где майский хрущ поселяется не только на открытых местах, но и под пологом леса, генерация может быть смешанной (четырёх- и пяти-летней), не говоря уже о том, что в разных районах страны она, как правило, различна (Тропанин, 1966). Это дает возможность предположить, что полной изоляции между различными коленами хруща нет и поток генов между ними существует.

Следующее, что нужно учитывать при выяснении действия неизбежной элиминации на популяции майских жуков, это — численное неравенство всех колен. Обычно наиболее многочисленными бывают две генерации, носящие название предлётное и лётное колена. Некоторые исследователи полагают, что повторение годов массового лёта жуков строго периодически (Ильинский, 1956). Большинство же считает, что периодичность хотя и сохраняется иногда длительное время (например, в Хреновском бору Воронежской области с 1883 по 1955 гг.), однако наблюдается смещение лётных годов за счет усиления одной генерации и ослабления другой (Головянко, 1951; Березина, 1955; Воронцов, 1962). Окончательно причина существования лётных и нелётных генераций у хрущей не выяснена. Ясно другое: из-за существенной разницы в численности этих генераций протекание генетико-автоматических процессов в них должно быть различным, как установил С. Райт, для малых и больших популяций (Wright, 1940).

Проанализируем теперь воздействие на популяцию какого-либо катастрофического фактора, пусть это будет наиболее часто наблюдаемое в природе резкое изменение погодных условий. Ясно, что, совершаясь в какой-то один сезон, это изменение воздействует одновременно на разные стадии развития майских хрущей в нашей популяции (см. табл. I). Трудно ожидать, что это воздействие скажется одинаково на куколках, личинках I возраста или на яичках хрущей. Избирательность этого фактора неизбежна. Нам кажется, что этим и вызвана различная численность разных колен хруща. Совпадение лётных и нелётных лет у разных популяций майских жуков, часто значительно удаленных друг от друга (Новожинов, 1966), и объясняется, по-видимому, избирательностью действия такой элиминации на разные стадии развития хрущей. Понятно, что совпадение лётных и нелётных лет будет наблюдаться у популяций, попавших когда-то в сферу влияния такого катастрофического фактора. В то же время уже сложившаяся неодинаковая численность разных колен сама способствует в последующем некоторой избирательности действия катастрофических факторов. А именно, существует гораздо больше шансов полного исчезновения, допустим, тех же красных гомозиготных жуков из малочисленной генерации нелётного года, нежели из многочисленной лётной. Потребуются некоторое время (какое — судить пока трудно, это зависит от давления генетического дрейфа и силы отбора), чтобы вновь восстановилось среднее соотношение

частот, характерное для данной популяции. Вот почему мы и наблюдаем некоторую разнокачественность всех пяти генераций во всех популяциях хрущей, обследованных нами. Они как бы хранят на себе отпечаток воздействия таких случайных факторов. При этом вскрывается вся сложность взаимодействия отбора и генетико-автоматических процессов, сопутствующих ему, теоретически показанная С. С. Шварцем (1965) в применении к популяциям позвоночных животных. Опираясь на фактический материал и теоретические модели, он считает, что большинство форм неизбирательной элиминации по своей природе сезонно, а следовательно, оказывает на развитие популяции направленное действие. Нет оснований отрицать, что любая неизбирательная элиминация происходит в конкретных условиях и с конкретным материалом, специфика которого дифференцирует действие любого катастрофического фактора (Andrewartha и Birch, 1954; Шварц, 1965). Нельзя не согласиться с положением о том, что колебания качества популяции — столь же характерное ее свойство, как и колебания численности, и что эти явления взаимосвязаны: изменения численности (в особенности резкие) сопровождаются изменением генетического состава популяции (Шварц, 1965).

Анализ популяционной структуры майских хрущей в как-то мере подтверждает эти теоретические положения. Из таблицы видно, например, что в годы минимального лёта взрослых жуков несколько изменяется и фенотипический облик популяции. В каждой из трех популяций, обследованных нами, это выражается по-своему. В популяции I и III, например, в 1965 г., когда наблюдался совершенно ничтожный лёт жуков и нам с большим трудом удалось набрать их для значимой выборки, и в последующем 1966 г., когда наблюдалось некоторое увеличение лёта, соотношение красных и черных жуков сильно различаются. В популяции II это особенно наглядно проявилось в 1966 и 1967 гг. Еще более заметны такие посезонные изменения в генетическом составе популяций у моновольтинных видов, например у бабочки *Panaxia dominula*, изменения в генетическом составе популяции которой прослежены за 23 года (Ford, 1964). Можно привести еще целый ряд работ, где прослежена за ряд лет изменчивость генетической структуры популяций у других видов насекомых (Creed и др., 1959; Creed, 1966; Dowdeswell, 1961; Hovanitz, 1953).

Изложенное выше приводит нас к заключению о том, что качественный состав популяции формируется: 1) под постоянным влиянием творческого действия индивидуального естественного отбора внутри популяции, 2) под влиянием относительно стабильных условий местообитания, занимаемого популяцией, 3) под действием случайных катастрофических факторов, изменяющих как численность популяции, так и ее генетический состав. Все эти процессы протекают одновременно, поэтому сложность их воздействия на популяцию определяется частым совпадением их проявления. Изучая популяционную структуру майского хруща, имеющего многолетний цикл развития, особенно удобно проследить преобразовательное действие всех этих процессов, совершающихся в популяциях. Они предстают как бы в застывшем состоянии, ибо на одной и той же местности, в одних и тех же условиях мы видим одновременно несколько возможных вариантов популяционного существования. Сравнивая их между собой, можно убедиться, насколько действительна роль отбора и генетико-автоматических процессов в популяционных преобразованиях и каков относительный удельный вес проявления каждого из них. В то же время видно, насколько целостна экологическая и генетическая структура каждой из пространственно разобщенных популяций этого вида и как она стремится к сохранению своей специфики в непостоянных условиях существования. Дальнейшие наблюдения позволят обосновать или отвергнуть некоторые из изложенных здесь

соображений. Однако нам кажется непреложным вывод о том, что иерархическая популяционная структура данного вида создает свои особенности воздействия отбора, генетико-автоматических процессов и других факторов, что в конечном итоге определяет специфику эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Р. Л. Типы полиморфизма. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1957, т. 21, вып. 4А.
Берёговой В. Е. Проблема подвидов и популяции полиморфных видов. — Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 1.
Бережия В. М. Зависимость периодичности летних лет восточного майского хруща от динамики его численности. — Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 2.
Воронцов А. И. Лесная энтомология. М., «Высшая школа», 1962.
Головянко З. С. Зависимость между степенью освещения лесной почвы и степенью зараженности ее личинками майского хруща. Киев, Гослесбумиздат, 1951.
Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическая структура видов и их эволюция. — Биол. ж., 1932, т. 1, вып. 5-6.
Ильинский А. И. Лёт майских жуков. — Природа, 1956, № 5.
Лавров М. Т. Цветовые aberrации западного и восточного майских жуков на территории европейской части СССР. — Реферативно-тезисный сб. Брян. технолог. ин-га, 1960, вып. 5.
Медведев С. И. Жесткокрылые. — Фауна СССР, т. 10, вып. 1, ч. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.
Новоженков Ю. И. Популяционная структура вида и массовые размножения животных. — Ж. общ. биол., 1966, т. 27, № 1.
Новоженков Ю. И. Об адаптивности природных популяций восточного майского хруща (*Melolontha hippocastani* F.). — Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 1.
Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. — Бот. ж., 1958, т. 43, № 3.
Трошанин П. Г. Хрущи и борьба с ними в лесном хозяйстве. М., «Лесная промышленность», 1966.
Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959, вып. 11.
Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 21.
Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции. — Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 10.
Andrewartha H. C., Birch L. C. The distribution and abundance of animals. Chicago, 1954.
Creed E. R. Geographic variation in the two-spot ladybird in England and Wales. — Heredity, 1966, vol. 21, pt. 1.
Creed E. R., Dowdeswell W. H., Ford E. B., McWhirter K. G. Evolutionary studies on *Maniola jurtina* the English Mainland, 1956—1957. — Heredity, 1959, vol. 13, pt. 3.
Dowdeswell W. H. Experimental studies on natural selection in the butterfly, *Maniola jurtina*. — Heredity, 1961, vol. 16, pt. 1.
Ford E. B. Ecological genetics. London — N. Y., 1964.
Hovanitz W. Polymorphism and evolution. — Symp. Soc. Exper. Biol., Cambridge, 1953, № 7.
Wright S. The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. — Nem Systematics. Oxford, 1940.

Yu. I. NOVOZHENOV

THE EFFECT OF SPACE AND TIME ISOLATION IN DIFFERENTIATION OF NATURAL POPULATIONS OF MELOLONTHA HIPPOCASTANI F SUMMARY

On the grounds of investigations of individual variation and ecological structure were identified three populations of cockchafer in West Siberia. Two out of those three had adjacent border line and the third one located 200 km north-westward. All populations were different in coloration ratio of two morphs (the «red»

and «black» ones), mean size of chafers, density and sex ratio. Each of these populations consists out of five isolated by time so far as its larva takes four years to develop in soil. The differences between populations, isolated by time, is insignificant and likely to be caused by genetic drift. While the differences between populations, isolated by space, could be explained as an action of selective forces forming up specific gene complex which is fit for the locality.

Analysis of the data provides the conclusion that the gene pool of populations is forming under the influence of environment as well as series of random factors change population density and its genetic composition.

В. Н. ПАВЛИНИН

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ПОПУЛЯЦИИ КОРСАКА НА ГРАНИЦЕ ЕГО АРЕАЛА В ЗАУРАЛЬЕ

Особый интерес представляет изучение животных на границах их ареалов, где многие виды приобретают морфологические, биологические или иные особенности. Оно дает возможность более полно познать внутривидовую изменчивость и многие стороны их биологии, выявить их экологическую пластичность и эволюционную валентность. К таким видам в Зауралье относится и корсак. Этот хищник на северном пределе своего распространения в Зауралье (на границе казахских степей и зауральской лесостепи) практически никем еще не изучался. В последней, наиболее крупной монографической сводке А. А. Слудского и А. А. Лазарева (1966) данные о корсаке на рассматриваемой территории фрагментарны, а морфологическая характеристика вообще отсутствует.

В связи с изучением внутривидовой изменчивости млекопитающих Урала и сопредельных с ним районов, предпринятым в последние годы лабораторией популяционной экологии позвоночных животных Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР, собирался материал и по корсаку.

Материал и методика. Материал по корсаку собирался в течение 10 лет в основном в Кустанайской (Джетыгаринский, Орджоникидзевский и Карабалыкский, ныне Комсомольский, районы — черепа) и Челябинской областях (Троицкий, Брединский, Варненский и Чесменский районы — тушки, черепа, вес шкурок, пробы волос). Статистический материал (заготовки по районам) получен от облпотребсоюзов соответствующих областей, а также выбран нами из журналов Саранульской пушно-меховой базы, куда поступает пушнина из большинства уральских областей и двух автономных республик. Всего в нашем распоряжении было 44 тушки корсаков (из них 41 — из района г. Троицка Челябинской области, добытые в промысловые сезоны 1959-1962 гг.) и 79 черепов (из них 35 из трех перечисленных выше районов Кустанайской области). Для сравнения мы имели 20 черепов корсаков из Восточного Забайкалья (Борзинского района), присланных нам Н. В. Некипеловым из Иркутска. Имели также 16 проб волос корсака. Проведено определение йодного числа жира. Методика, по которой работали, распространенная, много раз описанная в литературе.

Пользуемся случаем и выражаем искреннюю благодарность С. Н. Путолову, Л. К. Янковой, Н. В. Некипелову, Б. А. Акаевскому и другим товарищам, оказавшим содействие в сборе или обработке материала.

Распространение, численность, миграции. Ввиду хорошо выраженных у корсака сезонных миграций, необходимо остановиться отдельно на встречах этих зверьков в теплое время года, по которым можно судить о действительной границе ареала, и на встречах в зимнее время. Встреч первого типа, к сожалению, мало. В музее кафедры общей биологии Троицкого ветеринарного института есть череп совсем юного, еще черного корсака, добытого несколько южнее г. Троицка. Здесь летом не раз встречали взрослых зверей. 20 сентября 1965 г. один корсак добыт нами около оз. Донки Куртамышского района Курганской области. При открытии охоты на пушных зверей (сейчас с 15 ноября, раньше с 1 ноября) корсаки добываются, например в районе г. Троицка, в первые дни. Это свидетельствует о том, что звери местные или пришедшие из самых близких соседних районов. Есть основание считать, что р. Уй к востоку от г. Троицка является северной границей ареала корсака в Зауралье. Не исключено, что в связи с распадом целинных и залежных земель в степях Северного Казахстана часть корсаков колонизирует степные участки в южной лесостепи, к северу от р. Уй, а также южные районы Челябинской (Брединский, Полтавский, Варненский районы) и Курганской областей (Усть-Уйский, Лопатинский и др.). В зимнее время, особенно в некоторые годы, корсак в Зауралье обычен. Табл. 1-4 дают некоторое представление о распространении и численности этого вида в Кустанайской области и по отдельным районам Урала и Зауралья.

Таблица 1

Заготовки шкурок корсака в Кустанайской области по годам, шт.

Район	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959
Амангельдинский	225	320	231	78	142	193	176	66	89	101
Джетыгаринский	7	55	117	27	7	54	37	21	87	107
Затобольский	66	1	14	10	2	—	1	1	3	9
Карабалыкский	—	2	5	—	1	5	5	—	1	3
Карасуский	3	76	70	24	5	45	24	5	48	26
Кустанайский	1	16	39	7	16	15	6	5	16	—
Мендыгаринский	—	—	4	1	—	112	14	—	1	—
Орджоникидзевский	8	37	34	28	20	19	85	21	27	38
Пешковский	1	4	8	4	2	6	5	—	3	—
Пресногорьковский	—	—	7	1	—	2	9	—	—	1
Семнозерный	1	15	77	25	10	21	100	6	88	28
Тарановский	1	15	34	10	6	37	64	16	35	66
Тургайский	137	242	451	114	86	41	42	12	39	6
Убаганский	—	3	4	4	4	8	10	—	2	14
Узункольский	—	1	8	2	—	5	19	—	3	—
Урицкий	—	6	9	2	1	1	5	—	1	—
Федоровский	8	8	7	4	3	6	24	3	4	18
Камышинский	—	—	—	—	—	—	—	31	61	—
Октябрьский	—	—	—	—	—	—	2	15	41	15
Итого	458	801	1119	341	305	577	628	202	549	432

Примечание. В последующие годы по области было заготовлено таких шкурок: 1960—676, 1961—1286, 1962—1548, 1963—780, 1965—711, 1966—1909 шт.

Красивый внешний вид шкурки, ее легкость и «теплые» (в изделиях) свойства, а равно как и несправедливо низкая заготовительная цена приводят к тому, что часть сырья оседает у местного населения. Поэтому истинная добыча корсаков на рассматриваемой территории выше, чем заготовки. В Кустанайской области корсаки встречаются повсюду, но наиболее высокая и стабильная численность их наблюдается в самых южных райо-

Таблица 2

Заготовки шкурок корсака в Челябинской области по годам, шт.

Районная заготовительная контора	1962	1963	1964	1965	1966
Агаповская	13	—	—	4	13
Аргаяшская	—	—	—	6	14
Брединская	—	—	—	—	67
Варненская	62	68	10	72	139
Верхне-Уральская	—	7	—	9	44
Еткульская	—	—	—	27	101
Карталинская	—	—	—	48	96
Катав-Ивановская	—	—	—	—	2
Каслинская	—	—	—	—	5
Кизильская	—	49	46	82	126
Красноармейская	—	—	—	3	16
Кунашская	—	—	—	4	20
Кусинская	—	—	—	—	2
Кропачевская	—	—	—	—	—
Нагайбакская	—	—	—	—	—
Нязе-Петровская	—	—	—	—	—
Октябрьская	—	38	50	43	97
Саткинская	—	—	—	—	3
Сосновская	—	—	—	—	—
Троицкая	88	69	44	160	163
Увельская	12	2	7	50	127
Уйская	9	—	—	45	112
Чебаркульская	—	7	5	13	46
Чесменская	—	—	—	1	—
Берхне-Уфалейская	—	—	—	—	1
Миасская	—	—	—	—	11
Челябинская	—	—	—	6	38

Итого . . . 184 240 253 573 1244

Примечание. До 1962 г. охота на корсака в области была запрещена.

Таблица 4

Заготовки шкурок корсака в Башкирии по сезонам, шт.

Районная заготовительная контора	1964/65 г.	1965/66 г.
Юмагузинская	1	1
Хайбуллинская	30	141
Архангельская	1	—
Альшеевская	2	—
Сибайская	1	271
Знаменуринская	4	9
Зиланская	1	59
Учалинская	—	112
Бурзянское сельпо	—	7
Белорецкая	—	31
Кугарчинская	—	5
Бижбулякская	—	1
Кушмаренковская	—	1
Белокатайская	—	1
Гафуринская	—	1
Уфимская	—	2
Абзелитовская	—	32
Петровская	—	3
Мелеузовская	—	1
Салаватская	—	1

Итого . . . 40 679

Таблица 3

Заготовки шкурок корсака в Курганской области по годам, шт.

Район	1962	1963	1964	1965	1966
Альменевский	2	—	—	11	5
Белозерский	—	—	—	—	—
Варгашинский	3	—	—	—	6
Далматовский	1	—	—	8	—
Каргапольский	1	—	—	2	4
Катайский	—	—	—	4	8
Кетовский	—	—	—	—	13
Куртамышский	2	3	—	20	54
Лебяжьевский	—	—	4	10	35
Макушинский	3	—	—	41	21
Мишкинский	11	—	1	10	21
Мокроусовский	—	—	—	—	—
Петуховский	—	—	—	11	—
Половинский	—	—	—	9	35
Притобольный	10	2	1	18	24
Сафакулевский	—	—	—	4	2
Целинный	19	—	—	26	56
Чашинский	—	—	—	2	—
Шадринский	—	—	—	—	—
Шатровский	—	—	—	—	1
Шумихинский	11	1	—	18	9
Щучанский	—	—	—	20	19
Юргамышский	—	—	—	10	—
Курган	6	4	—	17	—
Итого	70	10	6	221	313

нах — Тургайском и Амангельдинском. Другой заметный очаг на рассматриваемой территории — самые западные районы области (Джетыгаринский и др.), граничащие с Челябинской областью. Из данных по динамике численности корсака в области заметна следующая особенность: освоение целинных и залежных земель отрицательно сказалось на численности этого хищника. Если в 1952 г. заготовлено было более 1000 корсаков, то в следующем году (начало освоения целины) только 341. Пахота не только разрушила часть нор, где жили самки, но и сократила численность мелких млекопитающих, которые являются кормом для корсака. Не исключено, что та же причина — изменение ландшафта когда-то целинных земель — повлекла за собой и изменение гнездового ареала вида. Но снижение заготовок корсака, вызванное, как мы предполагаем, освоением целинных земель, было явлением кратковременным. Данные табл. 1 показывают, что

уже в 1955 г. заготовки возросли. Это может быть объяснено способностью этого вида быстро восстанавливать оптимальную структуру популяции, а также, возможно, заходом в область мигрирующих особей с юга. Но последнее мало вероятно, о чем можно судить по ходу заготовок корсака по области в целом. Так, в 1957 г. почти во всех районах корсака заготовлено меньше, чем в предыдущем году, а в 1958 г., наоборот, везде больше. Есть все основания заключить, что динамика заготовок вызвана локальными факторами.

Судить о каких-нибудь закономерностях в динамике численности корсака затруднительно, так как естественный ход движения поголовья за последние годы нарушался антропогенными факторами (даже не считая элиминацию через промысел). К последним надо отнести массовую и быструю вспашку целинных и залежных земель в начале 50-х годов, а затем в 1963 г., по мнению кустанайцев, массовую гибель животных (и лисицы) от отравления ядохимикатами после обработки полей. Гибель корсаков от бешенства, эпизоотия которого, по А. А. Лазареву (1966), в Северном Казахстане среди лисиц и корсаков за последние 10 лет отмечалась дважды (1959—1962 гг. и в 1965—1966 гг.), если и была, то незначительна. На наш запрос главный врач Кустанайской обласэпидстанции Ф. Кузнецов ответил, что в 1966 г. случаев заболевания бешенством корсаков не отмечено, хотя по области было зарегистрировано около 200 случаев заболеваний домашних и диких животных (лисиц и волков). Корсак и лисица, возможно, по-разному чувствительны к вирусу бешенства. О том, как эпизоотия бешенства отразилась на численности популяции этих двух видов хищников, косвенно можно судить по данным заготовок в области по годам, шт.:

	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966
Корсак . . .	676	1286	1548	780	1048	711	1909 *
Лисица . . .	439	1235	1030	338	533	730	1022

Видна определенная синхронность в динамике заготовок, нарушенная лишь один раз (в 1962 г.). Но нельзя не заметить ту особенность, что изменение заготовок лисицы было более глубоким, чем корсака. Данные заготовок за последующие годы покажут состояние численности корсака в области, но если судить по очень низким заготовкам корсака в Челябинской области и Башкирии осенью 1966 г., то резкое снижение численности его произошло и на территории рассматриваемой области. Заслуживает внимания то, что в 1965 г. произошло снижение заготовок не только корсака в Кустанайской области, но одновременно и песца на п-ове Ямале. Возможно, конечно, что это случайное совпадение, но не исключено и другое — существование вспышек среди собачьих (или только среди видов отдельных родов этого семейства) вирусной нейротропной инфекции рабической природы в различных ландшафтных зонах одновременно, существование своего рода пандемии.

Интересны, на наш взгляд, данные по встречам корсака в Челябинской области (см. табл. 2). На территории между г. Троицком и с. Октябрьским — на севере и ст. Варной и с. Кизильским — на юге он встречается постоянно и в значительном количестве. Не исключено, что часть корсаков, добываемых здесь, аборигенного происхождения. Особняком стоят встречи в Еткульском и Увельском районах, расположенных в типичной лесостепи между городами Троицком и Челябинском. С 1962 г. в Увельском районе корсак встречается ежегодно, причем в 1966 г. в количестве, характерном для типичных южных степных районов (см. табл. 2). Даже в Еткульском районе, что лежит южнее г. Челябинска всего в 50—60 км, в 1966 г. было

заготовлено более 100 корсаков. В год массового появления корсака (1966) отмечены отдельные особи даже в горных лесных районах области (Катав-Ивановский, Саткинский, Кусинский, Уфалейский, Нязе-Петровский и др.). В 1966 г. корсака было заготовлено во всех без исключения районах больше, чем в предшествующем, а в семи районах он был встречен впервые (за последнее время). Однако в таких южных районах Челябинской области, как Брединский и Магнитогорский (пушнину в последнем заготавливает Агановская районная контора), корсака добывают все же сравнительно мало. Этот, казалось бы, странный факт можно объяснить тем, что мигрирующие звери проходят здесь рано, до начала срока охоты, концентрируясь к зиме западнее, у физического барьера — лесов горного Южного Урала.

Следует подчеркнуть, что в степных и лесостепных районах Южного Зауралья корсак известен давно. Но численность его сильно меняется как по годам, так и по периодам. Так, в районе г. Троицка в конце 50-х годов он был малочислен (например, в сезоне 1957/58 г. заготовлено всего 4 шт.) а в 1959/60 г. его стало неожиданно много, в том числе и в лесостепи. Аналогичная картина наблюдалась и в сезоне 1962/63 г. Таким образом, подъем поголовья корсака начался с 1959 г., затем шел рост численности. Последняя резко сократилась после зимы 1966 г. (в сезон 1966/67 г. заготовки в зоне «деятельности» Сарапульской пушно-меховой базы снизились в сотни раз). Это наблюдается не только в Челябинской области, а вообще по всем Южном Зауралье.

В Курганской области (см. табл. 3), граничащей с Кустанайской, корсака добывается меньше, чем в Челябинской; лишь в 1965 и 1966 гг. цифры заготовок его достигли, соответственно, 221 и 313 шт. Наиболее часто корсак встречается в северо-западных районах области, к югу от железной дороги Челябинск — Курган (Куртамышский, Мишкинский, Шумихинский, Щучанский и др.). Сравнительно не редок он и в районах между северной границей Кустанайской области и железной дорогой Курган—Петропавловск (Лебяжьевский, Макушинский). В годы сильной инвазии (1965 и 1966) корсак встречен и в более северных районах области (Катайский, Чапинский, Шатровский), а в таких районах, как Далматовский и Каргапольский (на железной дороге Свердловск — Курган), единично отмечался и ранее (в 1962 г.). По данным заготовок последних лет, в самых северных районах области (Белозерский, Мокроусовский и др.) он не значится. Но в Армизонском районе Тюменской области, соседнем с Мокроусовским, со слов бывшего охотоведа Армизонского промыслово-охотничьего хозяйства И. В. Михайловского, за период 1950—1964 гг. один корсак был убит.

Корсак в Курганской области встречался и раньше. По сообщению бывшего директора Лебяжьевского промыслово-охотничьего хозяйства охотоведа Д. С. Берестенникова, 25 декабря 1955 г. один корсак (видели еще одного) попался в капкан у лисьей норы (через день в этом же капкане оказалась лисица). Охотник Ф. Вагин поймал 5 января 1956 г. в 20 км к северу от ст. Лебяжье в капкан, поставленный на колонка, корсака (самца хорошей упитанности). В другом месте, около с. Дубровное, охотник М. И. Ефимов добыл двух корсаков (самца и самку). Еще двух корсаков поймал В. И. Иванов в декабре 1955 г. около с. Суерское, которое также расположено севернее железной дороги Курган—Петропавловск. В сезон 1955/56 г. в Лебяжьевском районе отмечена высокая (для данного пункта) численность не только корсака, но и лисицы. Особняком стоит встреча в 1941 г. корсака под г. Тобольском Тюменской области, в 60 км южнее, около Турби-

* Чучело его находится в Краеведческом музее г. Тобольска.

ских юрт. Обращает на себя внимание сравнительно ранняя добыча его — 3 декабря. Учитывая, что зверь, вероятнее всего, кустанайский, следует признать высокую скорость, с которой он продвигался к северу.

Тот факт, что в Курганской области, несмотря на соседство многих ее районов с Северным Казахстаном, корсак все же встречается сравнительно в небольшом числе (в меньшем, чем в Челябинской области), может указывать на пути миграций этого зверя. Есть основания предполагать, что из Северного Казахстана (из пределов Кустанайской области) основные направления миграций корсаков — западное и северо-западное. На это указывает и распределение корсака в Башкирии (см. табл. 4). В сезоне 1965/66 г., в год массовой инвазии, подавляющее большинство его (655 из 678, т. е. около 97%) добыто на восточной окраине республики, в районах, расположенных на зауральском пенеппене или (меньше) в горной местности (Белорецкий район). В Предуралье, в районах, примыкающих к Уральскому хребту с запада, встречено всего 23 корсака (из 678). Возможно, что звери, встреченные в предуральской части Башкирии, имеют иное происхождение, чем зауральские, они — пришельцы из соседней Оренбургской области. Не исключено, конечно, что часть мигрирующих из кустанайских степей корсаков в западном направлении обогнула горы Южного Урала с юга и попала в Предуралье. Интересно отметить, что и в предшествующем сезоне картина распределения корсаков в Башкирии была сходной: в зауральских районах заготовлено 36 (около 86%) животных, а в предуральских — всего 6. Заходы корсаков отмечены и в Свердловской области: в январе — марте 1966 г. пять шкур заготовлено в лесостепном Каменском районе, пограничном с Катайским районом Курганской области, и одна — в марте того же года в Богдановичском (на линии Свердловск — Тюмень).

О примерном соотношении полов у корсаков, обитающих в зимнее время в районе г. Троицка Челябинской области, можно судить по данным, собранным по нашей просьбе опытным охотником С. Н. Путоловым. За три промысловых сезона (1959/60, 1960/61 и 1961/62 гг.) им добыт 41 корсак, среди которых 18 самок и 23 самца. Из них в декабре добыто 8 корсаков (первый 5-го числа; самок 3), в январе — 28 (самок 12) и в феврале — в последнем месяце охоты — 5 (последний 24-го числа; самок 3). Среди корсаков встречаются как взрослые, так и сеголетки. По сообщению старого охотника И. В. Уряшева, около Варламовского бора Чебаркульского района Челябинской области (бор находится в предгорной, западной части области) осенью, еще до снега, он добыл двух корсаков, а в марте — одного.

Корсак — зверь бесхитростный и легко поддается в любой капкан. При охоте с азосаней замечено, что бег преследуемого корсака неровный, зигзагообразный, он старается скорее скрыться в норе. Добытые зимой корсаки, как правило, слабой упитанности. 8 декабря 1961 г. в одну ночь на свалке нечистот у г. Троицка было поймано три корсака (самцы). 14 января 1961 г. в районе города в одном месте добыты самка и самец; 7 февраля — две самки; 24 февраля 1962 г. — самка и самец (на городском скотомогильнике). Не раз они добывались в ноябре, в первые же дни охоты, причем вместе с лисицей. В районе г. Троицка обычная картина — высокая концентрация (совместно с корсаком) лисы зимой, о чем говорят, к примеру, такие цифры: за две ночи подряд в ноябре на городской свалке охотник добыл 47 лисы, а всего за сезон — 72 зверя, другой охотник тут же — еще 50—60 лисы. Был случай, когда за одну ночь в одной точке попались взрослая особь и три сеголетка; это, по-видимому, были члены одной семьи. Концентрация корсака в районе г. Троицка объясняется, возможно, изменением в поведении животных. Звери, мигрирующие из пределов гнездова-

го ареала, встретив на своем пути свалки отходов и отходов мясокомбината, прекращают дальнейшую миграцию. Можно ожидать, что скопление животных в одном и том же месте в течение ряда лет привело к тому, что какая-то часть их стала нориться вблизи зимних скоплений. Возможно и то, что корсаки (да и другие взрослые животные) теперь знают кормные места и каждый год осенью следуют, совместно с молодыми, уже в знакомую местность.

Зимой 1955/56 г. корсак наблюдался одновременно с черным жаворонком. В тот год в Зауралье был относительно глубокий снег (в декабре 1955 г. до 40 см) и очень морозно (так, 26 декабря — 25°, на следующий день — 38°C). Такие неблагоприятные условия отрицательно сказались на проникнувших к северу корсаках. В начале января 1956 г. в Чебаркульском районе Челябинской области руками пойман корсак (тощая самка), обессиленно сидевший у дороги. В ту зиму стаи (в некоторых по 100 птиц) черных жаворонков встречались около Варламовского бора Чебаркульского района (преобладали самцы, здесь птицы обитали до второй половины февраля), около ст. Еманжелинской (65—70 км южнее г. Челябинска), г. Троицка, в Куртамышском районе, Курганской области, у оз. Донки, у ст. Марьяновки Омской области. Из этих данных видно, что фронт разлета жаворонков из Казахстана был громадным: от предгорий Урала до иппимо-иртышских степей. Если птицы появились вне своего ареала, по-видимому, уже зимой, то корсаки, надо полагать, раньше, так как трудно допустить, чтобы звери шли на север в суровых условиях. Но может быть, и у жаворонков, и у корсаков имелись какие-то общие причины, вынудившие их покинуть родину и идти в районы с худшими условиями существования?

Вес тела. Взвешивание 23 самцов и 18 самок дало такие результаты: первые — средний вес 2,8 кг (с колебаниями от 2,2 до 3,5); вторые — средний вес 2,5 кг (с колебаниями от 1,8 до 3,1). Самцы, как видно, крупнее самок.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА **Краниологическая характеристика.** В табл. 5 и 6 сведены данные по краниометрии корсаков из Кустанайской области и района г. Троицка Челябинской области, в табл. 7 — из Забайкалья, а в табл. 8 сделана оценка степени достоверности различий между 12 рассматриваемыми признаками у корсаков из трех пунктов. Из приведенных материалов можно сделать следующие заключения: 1) половой диморфизм по большинству рассмотренных краниологических признаков у корсака отсутствует, 2) разница между кустанайскими и троицкими корсаками более заметна, чем между первыми и забайкальскими, 3) кустанайско-троицкая популяция корсака едина, а наблюдавшаяся между ними разница объясняется, по-видимому, неодинаковым возрастным составом животных в пробе. Не исключено, что в период миграций происходит пространственные изменения возрастного и иного состава популяций. Примерно у 15% просмотренных черепов корсака обнаружена олигодентия (отсутствует т). она отмечена только в нижних челюстях (обеих) у особей обоего пола.

Интерьерная характеристика. В табл. 9 показан абсолютный и относительный вес некоторых внутренних органов корсака из района г. Троицка, а в табл. 10, для сравнения, — относительный вес органов лисы из Халиловского района Оренбургской области. Видно, что: 1) абсолютный вес органов у корсаков самцов, как и следовало ожидать из-за полового диморфизма, больше, чем у самок, 2) относительный вес их выше у самок, исключая веса почки, 3) относительный вес органов дикой лисы меньше, чем у корсака. Последнее может быть объяснено разной степенью напряженности обмена у этих сравниваемых хищников. Длина кишечника у двух корсаков

Таблица 5

Промеры черепов корсака из западных районов Кустанайской области, мм

Показатель	Самцы (n=15)				Самки (n=20)			
	M±m	lim	C	α	M±m	lim	C	α
Общая длина	118,9±1,17	114,9—128,1	3,69	3,10	116,6±0,88	111,0—121,0	3,05	2,61
Кондилобазальная длина	112,9±1,25	109,5—121,1	3,55	3,14	111,7±0,90	106,8—115,4	2,85	2,55
Скуловая ширина	65,0±0,69	62,8—70,5	2,18	3,35	63,3±0,52	60,0—65,8	1,79	2,83
Межглазничная ширина	23,3±0,30	20,9—24,7	1,08	4,63	22,8±0,26	21,0—25,0	1,08	4,74
Заглазничная ширина	23,5±0,44	21,6—25,7	1,40	5,96	22,8±0,25	21,2—24,6	1,03	4,52
Высота в области барабанной камеры	42,4±0,42	40,2—44,0	1,26	2,97	42,1±0,36	38,8—43,3	1,30	3,09
Ширина над клыками	18,8±0,22	17,7—20,1	0,80	4,25	18,4±0,14	17,3—19,4	0,63	3,42
Длина лицевого отдела черепа	63,8±0,72	60,3—70,2	2,80	4,39	62,4±0,48	58,6—67,1	2,11	3,38
Длина ряда верхних коренных зубов	45,0±0,33	43,3—48,7	1,30	2,89	44,3±0,28	42,4—47,0	1,26	2,84
Диаметр хищнического зуба	12,2±0,12	11,1—13,0	0,48	3,93	12,0±0,12	11,3—13,2	0,52	4,33
Диаметр клыка	5,5±0,05	5,3—6,0	0,20	3,64	5,3±0,07	5,0—6,2	0,33	6,23
Ширина мозговой коробки	44,1±0,31	43,0—45,3	0,81	1,84	43,5±0,23	42,3—44,6	0,77	1,77

Таблица 6

Промеры черепов корсака из района г. Троицка, мм

Показатель	Самцы (n=25)				Самки (n=19)			
	M±m	lim	C	α	M±m	lim	C	α
Общая длина	115,8±0,70	107,9—123,0	3,48	3,0	115,0±0,90	109,4—124,0	3,82	3,32
Кондилобазальная длина	111,1±0,69	102,8—116,0	3,41	3,07	110,5±0,82	105,5—119,3	3,39	3,07
Скуловая ширина	64,2±0,45	59,4—70,0	2,20	3,42	62,6±0,46	60,0—66,7	1,96	3,13
Межглазничная ширина	22,9±0,16	21,5—24,2	0,78	3,41	22,1±0,18	20,4—23,4	0,80	3,62
Заглазничная ширина	23,1±0,21	21,4—25,3	1,06	4,59	22,9±0,26	20,7—24,8	1,14	4,98
Высота в области барабанной камеры	41,8±0,28	39,8—46,0	1,38	3,30	41,2±0,34	37,8—43,5	1,47	3,57
Ширина над клыками	18,2±0,13	14,0—19,1	0,66	3,63	17,9±0,15	17,0—19,2	0,68	3,80
Длина лицевого отдела черепа	61,5±0,44	56,5—64,8	2,18	3,54	61,2±0,55	57,6—67,3	2,33	3,81
Длина ряда верхних коренных зубов	43,9±0,30	41,3—46,8	1,48	3,37	43,1±0,26	40,4—44,9	1,10	2,55
Диаметр хищнического зуба	12,1±0,08	11,5—12,8	0,38	3,14	12,0±0,09	11,2—12,6	0,40	3,33
Диаметр клыка	5,4±0,06	5,0—6,6	0,31	5,76	5,2±0,06	4,7—5,7	0,26	5,0
Ширина мозговой коробки	43,4±0,23	40,7—46,1	1,16	2,67	43,1±0,21	41,4—44,9	0,93	2,16

Таблица 7

Промеры черепов корсака из Забайкалья, мм

Показатель	Самцы (n=11)				Самки (n=9)			
	M±m	lim	C	α	M±m	lim	C	α
Общая длина	118,3±0,78	113,2—122,6	2,59	2,80	116,3±1,09	113,2—120,5	3,26	2,27
Кондилобазальная длина	112,9±0,77	108,0—118,2	2,56	3,13	110,8±1,16	106,3—113,8	3,47	3,02
Скуловая ширина	66,2±0,60	63,0—70,6	2,00	3,31	65,2±0,72	62,1—69,2	2,16	2,19
Межглазничная ширина	22,5±0,40	20,7—24,8	1,33	6,70	22,4±0,50	20,2—24,6	1,50	5,91
Заглазничная ширина	22,3±0,36	20,0—24,2	1,19	2,48	22,2±0,18	21,2—23,2	0,55	5,34
Высота в области барабанной камеры	42,3±0,36	40,5—44,4	1,19	2,23	41,6±0,31	40,0—42,8	0,93	2,31
Ширина над клыками	18,3±0,34	16,8—19,2	1,12	6,02	17,6±0,35	16,5—20,1	1,06	6,12
Длина лицевого отдела черепа	63,1±0,63	59,2—66,4	2,05	3,86	61,9±0,80	58,7—65,0	2,39	3,25
Длина ряда верхних коренных зубов	45,1±0,47	42,7—46,8	1,58	3,48	45,1±0,52	42,6—47,0	1,57	3,50
Диаметр хищнического зуба	12,4±0,17	11,1—13,0	0,57	4,27	12,4±0,18	11,8—13,4	0,53	4,60
Диаметр клыка	5,4±0,08	4,9—5,8	0,27	5,45	5,5±0,10	5,1—6,1	0,30	5,0
Ширина мозговой коробки	43,5±0,25	42,2—45,0	0,82	2,09	43,5±0,30	41,8—44,4	0,91	1,88

Таблица 8

Оценка степени достоверности различий между краниологическими признаками корсаков из района Троицка, Кустаная и Забайкалья

Показатель	Троицк — Кустанай		Кустанай — Забайкалье	
	самцы	самки	самцы	самки
Общая длина	2,28	1,27	0,43	0,21
Кондилобазальная длина	1,26	0,98	0,00	0,61
Скуловая ширина	0,97	1,01	1,32	2,16
Межглазничная ширина	1,18	2,19	1,60	0,71
Заглазничная ширина	0,82	0,28	2,10	1,93
Высота в области барабанной камеры	1,20	1,84	0,18	1,06
Ширина над клыками	2,31	2,50	1,25	2,10
Длина лицевого отдела черепа	2,74	1,64	0,73	0,54
Длина ряда верхних коренных зубов	2,50	3,16	0,17	1,35
Диаметр хищнического зуба	0,67	0,00	0,95	1,90
Диаметр клыка	1,25	1,11	1,11	1,67
Ширина мозговой коробки	1,03	1,29	1,54	0,00

Таблица 9

Абсолютный и относительный вес некоторых органов корсака* из района г. Троицка

Орган	M ± m	lim	C	α
Абсолютный вес, г				
Сердце	33,0 ± 0,29	30,0—37,0	1,4	4,3
	29,2 ± 0,57	24,5—33,5	2,4	8,3
Печень	111,2 ± 0,95	103—117,5	4,6	4,1
	106,2 ± 1,05	99,5—115,5	4,5	4,2
Почка	13,7 ± 0,29	11,0—16,5	1,4	10,2
	12,0 ± 0,41	9,0—15,5	1,7	14,4
Селезенка	21,4 ± 0,42	19,5—24,5	2,0	9,3
	21,0 ± 0,78	14,5—23,5	3,3	15,7
Легкие	62,6 ± 0,51	58,0—68,5	2,4	3,9
	59,0 ± 0,52	54,0—64,0	2,2	3,8
Относительный вес, ‰				
Сердце	11,6 ± 3,5	9,4—14,4	1,7	1,5
	12,1 ± 5,6	9,5—16,2	2,4	2,0
Печень	39,9 ± 0,78	31,8—47,7	3,74	9,5
	44,4 ± 1,4	37,4—54,2	6,0	3,2
Почка	4,9 ± 0,14	3,5—6,0	0,14	2,9
	4,9 ± 0,41	3,9—6,1	0,41	8,3
Селезенка	7,6 ± 0,35	6,8—8,6	0,17	4,6
	7,8 ± 0,33	6,1—10,0	1,41	2,2
Легкие	22,3 ± 0,46	17,8—26,4	2,23	10,0
	24,4 ± 0,88	19,5—32,0	3,74	15,0

* В числителе — самцы (n=23), в знаменателе — самки (n=18).

Таблица 10

Относительный вес некоторых внутренних органов лисицы из Халиловского района Оренбургской области, ‰

Орган	Самцы (n=7)		Самки (n=8)	
	M	lim	M	lim
Сердце	9,5	7,05—12,6	11,0	9,5—12,8
Печень	23,6	20,0—26,7	24,2	17,2—42,8
Почка	2,6	21,9—34,0	2,6	2,3—2,9
Селезенка	4,9	4,07—6,3	4,9	3,9—5,9
Легкие	11,2	8,0—15,7	9,05	7,2—15,0

Таблица 11

Длина и толщина* волос корсаков из Челябинской области

Показатели	Самцы (n=11)		Самки (n=5)	
	M	lim	M	lim
Пуховые волосы:				
естественная длина	28,8	26,4—32,6	28,9	27,0—31,1
истинная длина	31,9	28,8—36,3	33,6	30,4—36,8
толщина в середине	14,3	12,8—16,0	14,9	12,9—17,1
толщина в основании	6,5	6,3—7,0	6,1	6,4—6,6
Остевые волосы:				
длина	37,0	28,0—43,3	40,1	35,8—45,7
толщина в широкой части	101,3	77,0—119,7	94,8	86,0—106,5
толщина в тонкой части	75,1	59,5—92,8	72,3	61,5—84,1
толщина сердцевинного слоя в широкой части	92,2	70,6—110,4	85,0	83,2—92,8
толщина сердцевинного слоя в тонкой части	70,2	52,6—90,5	65,4	55,5—75,5

* Длина — в миллиметрах, толщина — в микронах.

самцов: при весе 2,3 кг — 157 см и 2,6 — 190 (на расстоянии 150 см от желудка — остаток редуцированной толстой кишки).

Иодное число жира. Исследовано две пробы жира, от самцов. У корсака, добытого в январе 1959 г. у ст. Халилово, йодное число жира из брюшной полости равнялось 50,4. У другого, пойманного в конце декабря того же года в районе г. Троицка, — 58,8. Йодное число жира корсака близко к такому у диких красных лисиц² из тех же районов Южного Зауралья: подкожного жира (исследовано 15 проб) — 50,2 (с колебаниями от 44,0 до 58,0), внутреннего (12 проб) — 49,3 (с колебаниями от 40,0 до 56,2). Но у диких лисиц из-под г. Тобольска, а также у серебристо-черных, разводимых в неволе в том же Зауралье, йодное число выше, и оно схоже с числом жира ямалского песца. У местных зауральских волков рассматриваемый показатель так же близок, как и у красной лисицы, к аналогичному показателю жира корсака: подкожного жира — 44,9 и 46,0 (две пробы), внутреннего (пять проб) — 51,3 (с колебаниями 50,6 — 52,2).

Волосной покров. Некоторые данные по характеристике волосяного покрова корсаков, добытых в зимнее время в Брединском и Варненском районах Челябинской области, показаны в табл. 11. Из них можно заметить, что по некоторым признакам (соотношение естественной и истинной

² У лисицы-альбиносса, самки, добытой в конце февраля у г. Троицка, йодное число подкожного жира равнялось лишь 34,4. Такой низкий показатель указывает на то, что хорошо выраженные мутации — явление аномальное.

длины пуховых волос, длина остевых волос и толщина их в широкой части) имеется половой диморфизм: у самок выше коэффициент извитости пуховых волос, короче и тоньше остевые волосы, чем у самцов; есть разница между полами и по толщине сердцевинного слоя остевых волос (у самок он меньше). мех на брюшке, как правило, длиннее, чем на спине. Серебристость («проседь») у корсаков на северном пределе ареала развита сильно, она занимает весь верх шкурки и придает ей зимой особенно привлекательный вид. Встречаются, конечно, отдельные экземпляры с менее развитой серебристостью, но общая характерная особенность шкурки — однообразие окраски, однотипность, слабая индивидуальная изменчивость. При перегибе шкурки в задней части спины то четко, то несколько размыто видны три зоны окраски волосяного покрова: нижняя часть — свинцово-серая («голубая», шириной примерно 22—25 мм), затем узкая ржаво-желтоватая зона (шириной до 10 мм) и верхняя зона — серебристая. Пуховые волосы у основания светлее, к верху интенсивность окраски нарастает. Довольно часто встречаются пучочки депигментированных волос. Нижняя часть шкурки — белая, лишь на горле («душке») желтизна, развитая то сильнее (но не сильно!), то слабее, часто желтизна есть и на боках. Иногда вокруг половых органов — нежный розовый налет.

Большинство шкурок на ощупь мягки или даже шелковисты, и меньше — слегка грубоваты (с упругим волосом). Губные вибриссы развиты сильно: они длинные (до 100 мм), толстые и упругие, как проволока. Вес свежеснятых шкурок корсака равнялся, в: самцов ($n=23$) 258—349 (среднее 316), самок ($n=18$) 260—330 (среднее 284). Материал по линьке у нас неполный, так как почти все корсаки, данные по которым приводятся в статье, были добыты в сезон охотничьего промысла. У самца, добытого 20 сентября 1965 г. в Куртамышском районе Курганской области, шкурка линяя (синевата на голове, на задней части спины и на хвосте). Подопыты лап, исключая подушечки пальцев, уже были опущены.

В Южном Зауралье корсак известен с давних пор. Обитающий в Северном Казахстане по ряду признаков, особенно по комплексу краниологических, идентичен с корсаком из Восточного Забайкалья. Поэтому, по-видимому, правы Н. А. Бобринский, Б. А. Кузнецов и А. П. Кузякин (1965), когда полагают, что очень близкую к номинальной форму *Vulpes corsac scorodumovi* Dorogostojski (1935) вряд ли следует обособлять в качестве подвида.

Среди мигрирующих в Зауралье зверей бывают взрослые и молодые (сеголетки), самцы и самки. Отдельные особи задерживаются здесь, например на зауральском пенеппене юго-восточнее г. Миасса, до конца марта. Есть основание говорить о существовании кустанайско-тройской популяции корсака, структура которой изменяется в связи с периодическими сезонными миграциями. Последние приводят к тому, что северная граница ареала корсака пульсирует.

Массовая расчистка целинных и залежных земель не сказалась отрицательно на поголовье корсака; негативное действие ее было кратковременным, всего 2—3 года, в течение которых произошли изменения в структуре популяции, что привело затем к росту численности зверей. (В это время граница области норения, надо полагать, продвинулась в лесостепь).

Сравнение корсака и лисицы по данным, полученным методом морфофизиологических индикаторов (Шварц, 1958), показало, что относительный вес некоторых органов (сердце, печень) у корсака выше, чем у лисицы. Это, надо полагать, свидетельствует о более высоком энергетическом уровне у корсака в одинаковых с лисицей экологических условиях и показыва-

ет, что современные зимние условия Южного Зауралья для него экстремальны. Это согласуется с выводом Н. И. Калабухова и О. Б. Полузадовой (1946) о более высокой чувствительности корсака к холоду.

Наиболее массовые и часто повторяемые северо-западное и западно-северо-западное направления путей миграций корсака в Зауралье едва ли случайны. Исходя из сведений по палеогеографии, согласно которым в плейстоцене горпугундровая растительность простиралась сплошной полосой от Северного Урала по водоразделу до центральной части Южного Урала, можно предположить, что к последнему вели постоянные и более мощные миграционные пути корсака. Северная граница миграционной зоны его тогда доходила куда дальше, чем в настоящее время, чему способствовал открытый ландшафт. Таким образом, современные пути миграций есть «эхо» этого далекого прошлого. Ландшафт того времени одновременно благоприятствовал и более широкому распространению песца в южном направлении, о чем могут свидетельствовать ископаемые остатки этого вида на Южном Урале (Карачаровский, 1951).

ЛИТЕРАТУРА

- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Просвещение», 1965.
Калабухов Н. И. и Полузадова О. Б. Некоторые эколого-физиологические особенности арктического и пустынного видов лисиц: песца и корсака. — Докл. АН СССР, 1946, т. 54, № 4.
Карачаровский В. В. Позднечетвертичная фауна пещер бассейна р. Юрюзани (Южный Урал). — Материалы и исследования по археологии СССР, № 21, М., Изд-во АН СССР, 1951.
Лазарев А. А. Изменение численности лисицы в лесостепных и степных районах Северного Казахстана в связи с эпизоотиями бешенства. — Вопросы зоологии. Мат-лы к III совещ. зоологов Сибири. Изд-во Томского гос. ун-та, 1966.
Слудский А. А., Лазарев А. А. Корсак, его экология и промысел. — Охотничье-промысловые звери Казахстана. Тр. Ин-та зоол. АН Казах. ССР, 1966, т. 26.
Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.

V. N. PAVLININ

THE CHARACTER OF THE CORSAC FOX POPULATIONS ON ITS BORDER LINE IN TRANSURALS SUMMARY

The article represents data on morphology, distribution, numbers, migration and biology of Corsac fox (*Vulpes corsac* L.) Corsac fox from North Kazakhstan is similar to Transbaikalian one, especially by craniological complex. Mass ploughing had no diminishing influence on the density of the Corsac fox. As a matter of fact the decreasing numbers of the animals was observed during the first three years. After that the populations changed its structure and the numbers of animals increased. The area of the animals spread northward and entered forest-steppe region. The animals migrating from Kazakhstan to the Transurals include young and adults of either sex. In the years of abundance the Corsac fox is found even in forest region (till Tobolsk district).



В. Г. ОЛЕНЕВ

К ИЗУЧЕНИЮ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА
ПОПУЛЯЦИИ ГРЫЗУНОВ

Применение метода морфофизиологических индикаторов (Шварц, 1958) позволяет проследить динамику энергетического баланса у внутрипопуляционных групп грызунов (возрастных, половых, генеративных), меняющегося под воздействием сезонных условий среды, и через эти группы дать оценку популяции в целом.

Основными критериями для оценки энергонапряженности грызунов нами использовано состояние их печени и надпочечника. Изменение функциональной активности надпочечника — один из важнейших симптомов повышения напряженности организма (Selye, 1947; Frank, 1953; Юдаев, 1956; Christian, 1957, и др.). Условия, требующие интенсификации обмена веществ, влекут за собой повышенное выделение кортикостероидов. В крайнем случае это может привести к гормональному истощению организма и гибели животного — адаптационному синдрому. Гиперфункция надпочечника связана с определенными гистологическими изменениями, важнейшая составная часть которых — увеличение коры надпочечника (Terpman, Engel a. Long, 1943; Christian, 1957; Louch, 1958). Соответственно с этим вес надпочечника увеличивается. Это дает возможность использовать простой показатель — вес надпочечника в качестве индикатора степени напряженности организма.

Вес печени, так же как и надпочечника, является индикатором тех физиологических изменений, которые происходят в организме животных под воздействием меняющихся условий среды. Надо полагать, что изменения веса печени отражают прежде всего способность животных к накоплению резервных питательных веществ в ней в конкретных условиях среды и в зависимости от физиологического состояния самок животных. Н. И. Калабухов (1946, 1950) подчеркивает, что адаптивное значение многих особенностей проявляется прежде всего в поддержании энергетического баланса организма, что приспособление к тем или иным условиям происходит сначала путем изменения поведения и физиологии животных, а затем эти изменения отражаются в морфофизиологических особенностях. Вес печени в этом случае — хороший индикатор.

При наступлении кратковременных неблагоприятных условий расходуется прежде всего резервный гликоген, при более длительном воздействии этих условий — и жировые резервы печени. Запасов гликогена в печени хватает животным на незначительный период времени. При голо-

дании крыс в течение суток запасы гликогена резко снижаются (Kerly a. Ottang, 1954,) уже через 16 ч из печени крыс освобождается 510—518 мг гликогена (Fabry, 1955). У летучих мышей гликогена хватает только на 12 ч (Dodgen, 1955). Крысы полностью исчерпывают запасы гликогена печени в первые 2—4 дня голодания (Коронов, 1959). Восполнение запасов гликогена происходит медленнее, чем их использование. Так, если крысы полностью используют гликоген за 32—48 ч, то восполнение его в благоприятных условиях наблюдается только через 72 ч (Fabry, Hruza, 1956). Уменьшение веса печени при голодании наблюдалось до 53—60% от ее исходного веса, после чего наступала гибель животного (Коронов, 1959). Экспериментально показано, что вес печени изменяется за счет накопления или утраты в ней углеводов и жира (Ackermann, 1949; Hruza, Fabry, 1955; Fabry, Hruza, 1956), что гибель животных после пика численности происходит при гипогликемии (Frank, 1953, 1954).

Зная, как быстро расходуются и медленно восстанавливаются запасы гликогена в печени, можно по изменению ее веса судить о напряженности обменного баланса. Усиленное расходование дополнительно к этому и жировых запасов печени приводит к еще большей потере ее веса и сигнализирует о дальнейшем нарастании энергонапряженности, о продолжающемся устойчивом воздействии внутренних или внешних неблагоприятных факторов. При сопоставлении веса печени и надпочечника с условиями среды и при учете состояния животных (возрастного, генеративного и т. д.) представляется возможность оценки энергетического баланса, соответствия окружающих условий потребностям исследуемых животных и их реакции на эти условия. С целью изучения энергонапряженности представителей различных внутрипопуляционных групп грызунов нами обследованы печень и надпочечник у 1410 экземпляров грызунов, отловленных в одном месте и во все сезоны года. Рассмотрение этого фактического материала показывает, что дополнительные энергетические нагрузки, возникающие у грызунов в связи с их ростом, размножением и приспособлением к неблагоприятным условиям среды, как правило, сопровождаются увеличением веса надпочечника и уменьшением веса печени. Изменения эти тем больше, чем сильнее воздействие этих факторов, особенно тогда, когда действие их накладывается одно на другое.

Для удобства анализа полученных данных их рассмотрение ведется путем сравнения изменений, происходящих в группах размножающихся и не размножающихся грызунов, у самцов и самок, у старых и молодых, а также изменений показателей у этих групп грызунов под влиянием смены сезонных условий существования. Сравнение изменений относительного веса надпочечника у размножающихся и не размножающихся самок полевых мышей (рис. 1, а) показывает, что в течение всего периода размножения размножающиеся самки характеризуются большим, относительно не размножающихся, индексом надпочечника. Хорошо видно, что кривые изменения веса надпочечника у сравниваемых групп идут почти параллельно. Это значит, что вызываемое беременностью и лактацией увеличение веса накладывается на изменения его размеров, происходящие вследствие сезонных изменений во внешней среде. Аналогичные различия наблюдаются и в абсолютном весе надпочечника размножающихся и не размножающихся самок (рис. 1, б). Следовательно, изменения относительного веса происходят не за счет изменения соотношений веса тела грызунов и надпочечников, а за счет изменения размеров последнего.

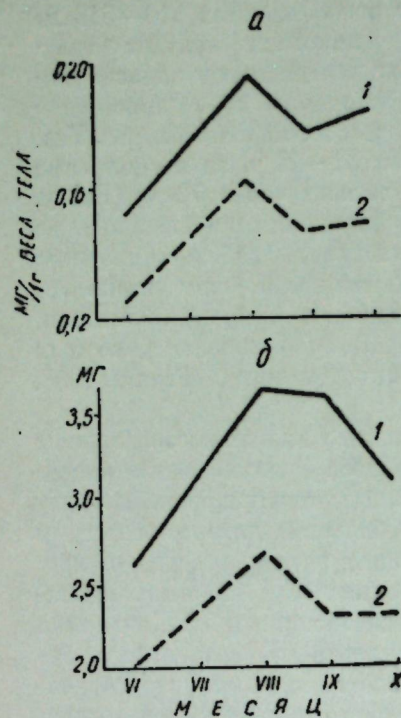


Рис. 1. Относительный (а) и абсолютный (б) вес надпочечника у размножающихся самок полевых мышей (весовая группа от 15 до 20 г). Самки: 1 — размножающиеся, 2 — не размножающиеся.

У других видов грызунов общие закономерности изменения относительного веса надпочечника размножающихся и не размножающихся самок близки к тем, что мы наблюдали у мышей проанализированной группы. Так, у самок рыжих полевок в период размножения (апрель-август) происходит резкое увеличение надпочечника (рис. 2, а, б). При прекращении размножения размеры его уменьшаются до размеров надпочечника самцов. У молодых, не размножающихся полевок такого резкого увеличения его не наблюдается (рис. 3). Размеры надпочечников самцов и не размножающихся самок почти одинаковы. Это хорошо видно при сравнении надпочечников самцов и самок в группах не размножающихся грызунов (рис. 3, 4 а), а также при сравнении надпочечников взрослых самцов и самок после прекращения размножения (см. рис. 2, а—II, III, X, XI; рис. 2, б—II—IV, X—XII; рис. 4, б—IV, X).

Характер проявления связи размеров надпочечника с различными внешними факторами зависит от возраста, что в отдельных случаях может привести к неожиданным результатам. Так, например, если в группах размножающихся особей надпочечник самок всегда больше, то при резком ухудшении условий (август-октябрь) у самцов он увеличивается в такой степени, что по размерам превышает этот орган у самок (рис. 5). У самок, по нашим наблюдениям, надпочечник значительно больше увеличивается, нежели у самцов. Осенью вес его у взрослых самцов, как уже говорилось, резко увеличивается, причем в октябре мы их уже не встречали; однако взрослые самки добывались нами еще и в октябре, хотя вес надпочечников у них был значительно выше, чем у последних добытых самцов. В этом отношении интересно сравнить изменения относительного веса печени и надпочечника у размножающихся полевых мышей. Ухудшение условий в августе у самцов и у самок вызывает увеличение надпочечника (рис. 6), что свидетельствует о повышении напряженности организма. Это подтверждается также снижением относительного веса печени и прекращением размножения. Последнее, в свою очередь, ведет к снижению энергетических затрат и способствует накоплению резервных веществ; в результате вес печени в сентябре как у самцов, так и у самок увеличивается. Надпочечник же в этот период продолжает увеличиваться, следовательно, напряженность остается высокой. Дальнейшее резкое ухудшение условий в октябре летально, очевидно, для особей этой группы. В конце сентября гибнут самцы, а вслед за ними, в октябре, самки. При этом можно наблюдать, что увеличение размеров надпочечников у самок сопровождается значительной потерей резервных веществ в печени, что свидетельствует о перенапряженности организма (см. рис. 6). Поэтому мы

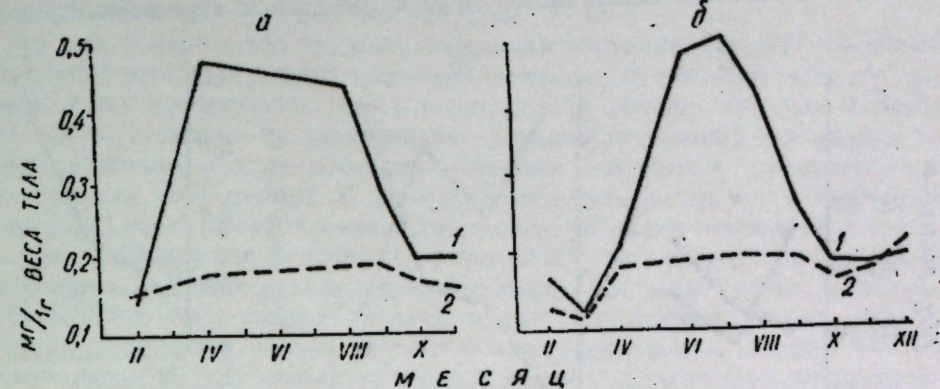


Рис. 2. Относительный вес надпочечника у размножающихся рыжих полевок весовых групп 20—25 г (а) и 15—20 г (б). 1 — самки; 2 — самцы.

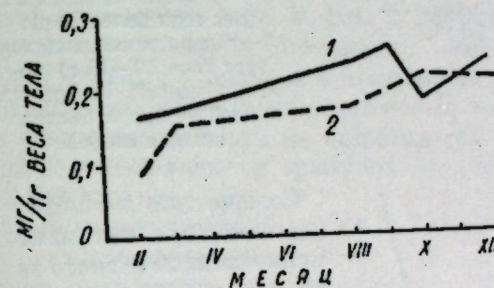


Рис. 3. Относительный вес надпочечника у не размножающихся рыжих полевок (весовая группа от 10 до 15 г). 1 — самки; 2 — самцы.

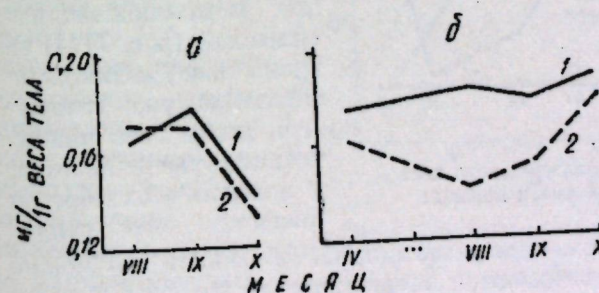


Рис. 4. Относительный вес надпочечника у полевых мышей весовых групп 10—15 г (а) и 15—20 г (б), 1 — самки; 2 — самцы.

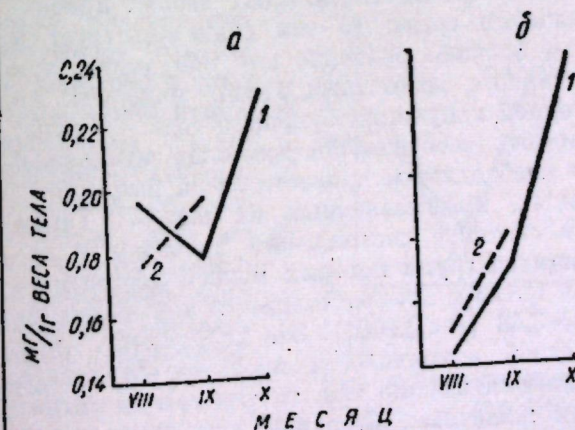


Рис. 5. Изменения относительного веса надпочечника у самцов и самок полевых мышей весовых групп 20—25 г (а) и более 25 г (б) в период прекращения размножения. 1 — самки; 2 — самцы.

вправе заключить, что повышение веса надпочечника определяется в данном случае, как и в большинстве других, действием стресс-факторов.

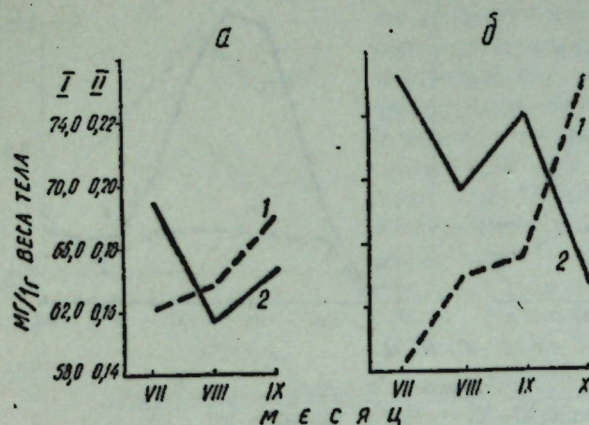


Рис. 6. Осенние изменения относительного веса печени (I) и надпочечника (II) у размножавшихся полевых мышей (вес тела более 20 г). а — самки, б — самцы. 1 — печень, 2 — надпочечник.

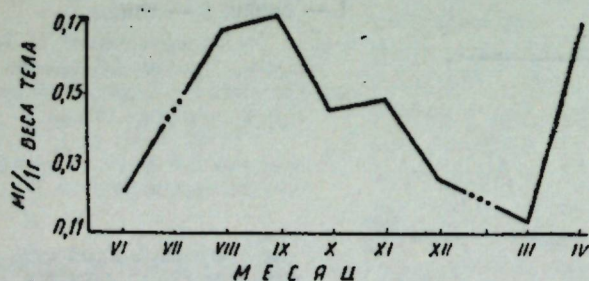


Рис. 8. Сезонные изменения относительного веса надпочечника у нерасмножающихся полевых мышей.

свидетельствует о снижении напряженности организма. Объяснить это можно тем, что у них в это время снижаются энергетические затраты в связи с прекращением роста. Способность организма молодых особей приспособиться к ухудшающимся условиям среды (о чем свидетельствует и низкий вес надпочечника) имеет большое значение для популяции, так как в отличие от грызунов старших возрастных групп молодняк не гибнет и составляет основу весенней популяции будущего года. Учитывая слабую изученность возрастных особенностей сезонных изменений в жизни грызунов, мы считаем необходимым привести здесь результаты биометрической обработки данных, представленных на рис. 7. Такая обработка показала, что уже в сентябре расхождения признака у нерасмножающихся и размножающихся групп полевых мышей достоверны на уровне $t=2,9$ ($P<0,01$), а в октябре эти расхождения тем более не вызывают никаких сомнений: $t=3,48$ ($P<0,0001$). Это не значит, что отмеченные особенности возрастной изменчивости проявляются всегда таким образом, но когда проявляются именно так, то тем самым сигнализируют о предстоящей гибели животных. Сезонные изменения отно-

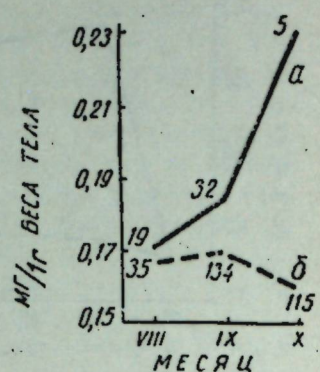


Рис. 7. Изменения относительного веса надпочечника.

а — у размножающихся (вес тела более 20 г); б — у нерасмножающихся (вес тела 10—15 г) полевых мышей. Цифры на кривой — число обследованных особей.

Совершенно по-иному происходит осенью изменение относительного веса надпочечника у молодых нерасмножающихся мышей (рис. 7). В то время как у размножавшихся, как уже говорилось выше, вес надпочечника увеличивается, у молодых в октябре он падает, что свиде-

сительного веса надпочечника наиболее удобно проследить на группе нерасмножающихся полевых мышей (рис. 7, 8).

На рис. 8 видно, что ухудшение условий обитания (август) вызывает увеличение относительного веса надпочечника. В сентябре его вес остается в тех же пределах, что и в августе. В октябре, как уже говорилось выше, несмотря на значительное ухудшение условий среды, происходит снижение веса надпочечника. Это мы объясняем прекращением роста мышей этой группы. В ноябре надпочечник почти не изменяется. В декабре, после установления постоянного снежного покрова и в связи с этим стабилизации условий существования происходит значительное снижение его относительного веса. Очевидно, на этом уровне размеры надпочечника сохраняются на весь период подснежной жизни мышей. В апреле наступает период роста и полового созревания мышей. Поэтому, несмотря на улучшение условий, в связи с повышением энергетических затрат происходит увеличение относительного веса надпочечника. Однако весеннее увеличение его в отличие от осеннего, очевидно, не является отражением энергетической перенапряженности. Свидетельством этого может быть уже то, что и печень в это время увеличивается в размерах (рис. 9, 10). В данном случае увеличение надпочечника служит индикатором повышения обменных процессов, связанных с началом весеннего роста и повышением половой активности грызунов. Отмеченное повышение относительного веса надпочечника в этот период по своим показателям не поднимается так высоко, как в критическое для размножающихся грызунов осеннее время года.

Аналогичные сезонные изменения веса надпочечников можно наблюдать и у других видов грызунов (рис. 11).

Ход изменений относительного веса надпочечника у молодых, нерасмножающихся грызунов, не испытывающих дополнительных нагрузок, которые связаны с размножением, указывает на прямую зависимость изменений размеров надпочечника от изменений окружающих условий. Относительный и абсолютный вес надпочечника, так же как и верхние пределы изменений этих показателей, обладает видовой специфичностью.

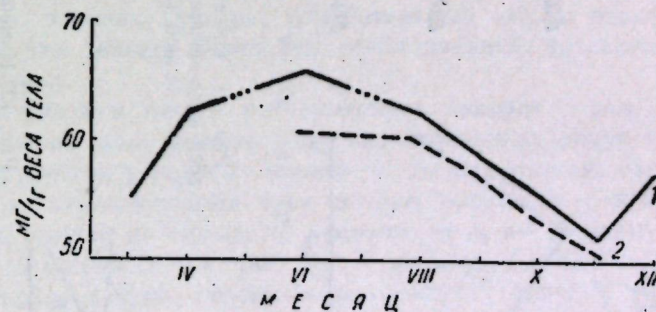


Рис. 9. Сезонные изменения относительного веса печени у полевых (1) и лесных мышей (2), не достигших 15 г веса тела.

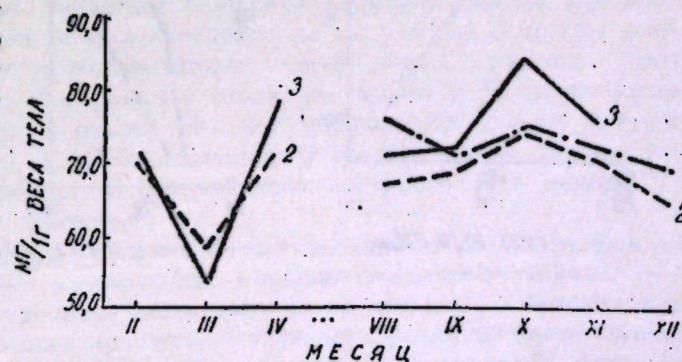


Рис. 10. Сезонные изменения относительного веса печени у рыжих полевых. Вес тела, г: 1 — от 10 до 15, 2 — от 15 до 20, 3 — от 20 до 25.

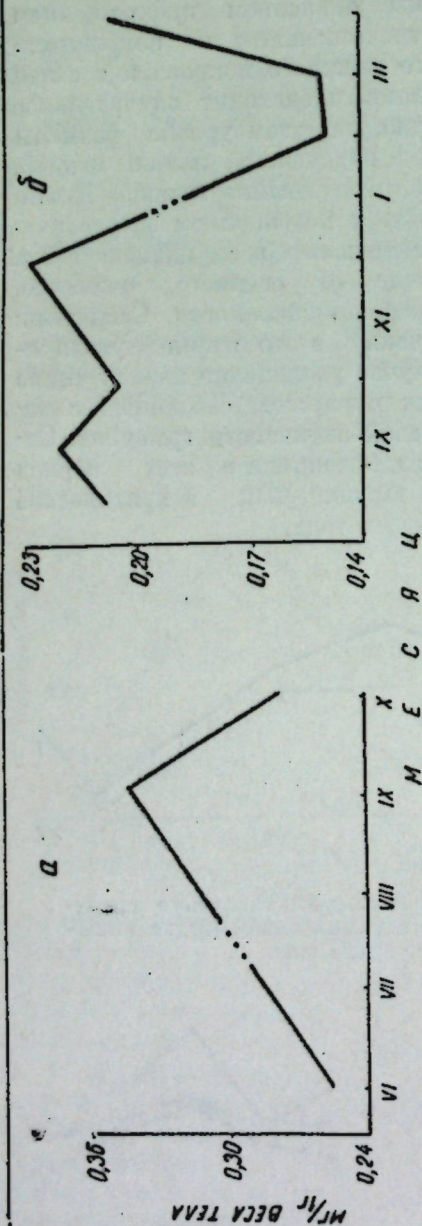


Рис. 11. Сезонные изменения относительного веса надпочечника (а) у нерасмножающихся лесных мышей (а) и рыжих полевых (б).

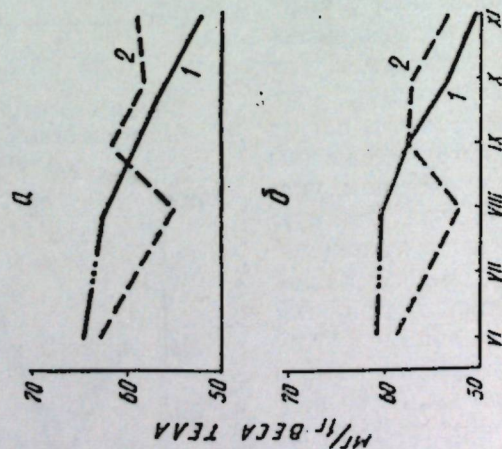


Рис. 12. Изменения относительного веса печени у полевых (а) и лесных (б) мышей двух младших возрастных групп.
Вес тела, г: 1 — до 15, 2 — ст 15 до 20.

Минимальные размеры надпочечника близки у всех исследованных видов грызунов. Пределы же увеличения различны: у полевых мышей зарегистрированный максимальной относительный вес его равен 0,383%, у обыкновенных полевых достигает 0,900, а у рыжих полевых даже 1,112. Однако это не значит, что размеры надпочечников у полевых мышей не отражают описанных ранее для полевых мышей закономерностей. Можно лишь констатировать, что достаточное для обеспечения жизненных функций количество гормонов вырабатывается при увеличении надпочечников у мышей в 4—5, а у полевых в 17 раз.

Поскольку мы не можем сказать, что полевки по сравнению с мышами обладают большей выживаемостью, то дело, по-видимому, не только в способности к увеличению размеров надпочечников. Можно лишь констатировать, что необходимо учитывать видовую специфику при оценке изменений относительного веса надпочечников, особенно при сравнении их изменений у разных видов.

Рассмотрение изменений веса печени удобнее начать у группы самых мелких особей (не достигших веса 15 г). Удобно это тем, что животные этой группы, за редким исключением, еще не размножаются (во всяком случае, анализируемый материал не содержит размножающихся особей). Таким образом, наблюдаемые у них изменения веса печени могут быть объяснены влиянием внешних условий (изменением температуры среды, кормового режима и т. д.), а не сезонными изменениями организма, связанными с размножением. На рис. 9 видно, что в течение летнего периода и до ноября включительно наблюдается снижение относительного веса печени. При установлении постоянного снежного покрова (ноябрь) относительный вес ее незначительно повышается, что можно объяснить стабилизацией подснежных условий жизни грызунов.

Материалы, имеющиеся в нашем распоряжении, говорят о том, что изменения относительного веса печени у других изученных видов протекают сходно с описанными у полевых мышей. У лесных мышей, например, летнее снижение относительного веса печени совпадает с наблюдавшимся у полевых мышей не только по времени, но и по абсолютным значениям изучаемого признака (см. рис. 9). У животных старших возрастных групп изменение индекса печени более сложно. У мышей, имеющих вес 15—20 г (рис. 12), также наблюдается летнее снижение относительного веса печени, но уже в августе оно прекращается. В сентябре эта группа вновь характеризуется относительно крупной печенью. Следующее за осенним подъемом снижение размеров печени приводит к зимней стабилизации ее веса. Несмотря на то, что ход сезонных изменений веса печени у размножающихся мышей очень сложен (резкие уменьшения размеров сменяются столь же резким и быстрым увеличением), он, безусловно, реален, так как наблюдается у всех изученных групп (рис. 12, 13) и близко совпадает у разных видов. Таковы общие закономерности сезонных изменений относительного веса печени у обследованных видов грызунов.

Постараемся теперь выяснить биологический смысл описанных явлений. Поскольку, как указывалось, младшие возрастные группы — это группы нерасмножающихся животных, то на сезонные изменения веса печени у них не влияют процессы, связанные с размножением. Снижение относительного веса печени начиная со второй половины лета (см. рис. 13) объясняется ухудшением погодных условий, особенно во время дождей (Башенина, 1962), когда учащаются и удлиняются периоды вынуж-

денной неактивности грызунов, отсиживающихся в норах. Кроме того, под влиянием похолодания повышается теплопродукция. Последнее происходит в условиях, затрудняющих добычу пищи. Все это приводит к усиленному расходу запасных питательных веществ. При кратковременных улучшениях условий уровень обмена также остается высоким, так как животным приходится не только поддерживать обеспечение нормальной жизнедеятельности, но и восполнять израсходованные резервы. Кривая сезонных изменений веса печени подтверждается значительным материалом и проявляется в различных группах и у разных видов грызунов, что не дает возможности сомневаться в его реальности. Даже периодическое нарушение нормального кормового режима неизбежно тормозит создание в печени устойчивых гликогенных резервов (а при дальнейшем нарушении режима и жировых) и способствует их интенсивному расходованию, что и приводит к снижению веса печени у животных.

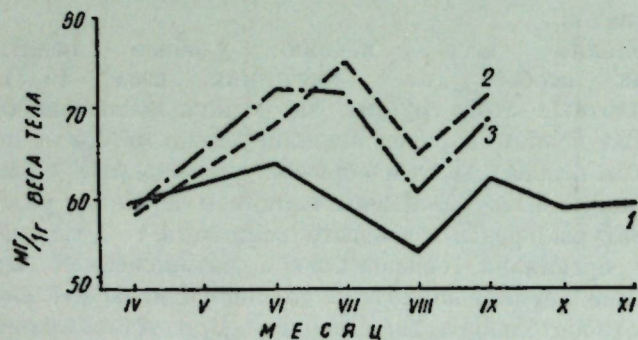


Рис. 13. Сезонные изменения относительного веса печени у полевых мышей.
Вес тела, г: 1 — от 15 до 20, 2 — от 20 до 25, 3 — 25 и более.

Заслуживает внимания, что аналогичная закономерность уменьшения веса печени при ухудшении условий существования наблюдалась и другими авторами на самых различных объектах: на птицах в дождливую погоду (Шварц, 1949, 1953), на грызунах Субарктики (Конен, 1958,

1959), на зайцах (Green a. Larson, 1958) и т. д. С установлением постоянного снежного покрова наблюдается увеличение относительного веса печени, которое стабилизируется и сохраняется на одном уровне в течение всей зимы. Очень интересно, что эта стабилизация по времени совпадает с окончанием периода повышенной осенней смертности грызунов. К этому времени все старшие возрастные группы вымирают, а смертность в младших возрастных группах значительно снижается. Это явление многократно описано в литературе, мы же здесь отмечаем возможность уловить окончание критического для грызунов периода по изменению относительного веса печени.

Основное отличие сезонной цикличности относительного веса печени у размножающихся и неразмножающихся мышей заключается в том, что у первых минимальный вес ее падает на конец летнего периода, а в сентябре, когда у неразмножающихся грызунов происходит уменьшение ее веса, у размножающихся наблюдается его возрастание. Это парадоксальное, на первый взгляд, различие в реакции на изменение внешних условий у указанных групп животных легко объяснимо. В сентябре заканчивается размножение, энергетическая напряженность организма у размножающихся особей резко падает. Это создает условия для накопления резервных питательных веществ, несмотря на продолжающееся ухудшение условий существования. На рис. 12 показаны изменения относительного веса печени двух младших возрастных групп полевых мышей: не достигших 15 г веса и от 15 до 20 г. В июне и августе относительный вес печени мышей старшей из этих двух групп меньше, чем у младшей. В последующие, осенние месяцы у мышей младшей

группы продолжается снижение размеров печени, тогда как у старшей группы он возрастает довольно резко и становится больше, чем у первой. Факт этот легко объяснить, так как мыши младшей группы не размножаются, а представители старшей уже активно участвуют в размножении и в то же время, как и первые, еще растут. Под влиянием этих дополнительных энергетических затрат в период размножения (июль-август) вес печени у особей, составляющих старшую группу, падает. В сентябре, после прекращения размножения, эти дополнительные энергетические нагрузки снимаются, что создает возможности для накопления резервных питательных веществ. В результате это приводит к нарастанию веса печени.

Правильность наших предположений о причинах, вызывающих изменение относительного веса печени в этих двух группах, подтверждается аналогичными изменениями относительного веса печени лесных мышей (см. рис. 12). Этот пример ясно показывает, что размеры печени определяются не только внешними условиями, но и физиологическим состоянием животных. Отсюда следует, что сравнение животных может проводиться только в пределах однородных по генеративному состоянию групп. Соблюдение этого условия дает возможность использовать не только общие закономерности сезонных изменений относительного веса печени, но и специфику их проявления в разных группах животных для объективной оценки условий существования вида. Так, например, можно утверждать, что отсутствие раннеосеннего повышения индекса печени у размножавшихся грызунов свидетельствует об очень резком влиянии на них ухудшений условий существования со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Значение физиологического состояния животных отчетливо проявляется и в весенний период, что может быть проиллюстрировано на рыжих полевках (см. рис. 10). В конце зимы, при неизменных еще условиях существования (снег сходит в районе наших исследований во второй половине апреля), начавшееся половое созревание и рост полевок приводят к резкому снижению относительного веса печени. Энергетическое напряжение повышается — индекс печени падает. Эта закономерность, проявляющаяся, как сказано, у всех изученных видов и во всех группах, может служить доказательством того, что изменение веса печени связано с падением содержания в них резервных питательных веществ, хотя возможность влияния других физиологических механизмов не может быть полностью исключена. Само падение веса печени может быть объяснено, очевидно, начавшейся перестройкой уровня обмена, требующей дополнительных энергетических затрат.

Следует обратить внимание еще на одну деталь в проявлении описанной выше закономерности. Ранней весной размеры печени у перезимовавших, практически одновозрастных животных, одинаковы (см. рис. 13). В июне уже наблюдается разница в весе ее у грызунов разных групп. При этом более крупные, т. е. более энергично растущие, животные характеризуются наиболее крупными размерами печени, а у отстающих в росте размеры ее в начале лета лишь незначительно возрастают. Это говорит о том, что животные, по каким-то причинам оказавшиеся в лучших условиях существования и соответственно полнее использующие их для энергичного роста и развития, имеют и больший индекс печени. Для темной и красной полевок характерны те же сезонные изменения веса печени и в той же последовательности в различных группах популяций, что и у мышей, с максимальным увеличением относительного веса в летние месяцы.

Размеры печени полевых мышей независимо от их генеративного состояния, как правило, у самок больше, чем у самцов (рис. 14). Этот факт характерен для всех групп популяций и во все сезоны года. С экологической точки зрения это вполне понятно, так как самкам в связи с необходимостью вынашивания и вскармливания детенышей необходимы большие запасы питательных веществ, чем самцам. Способность самок к большому накоплению питательных веществ в печени — их физиологическая особенность. Случаи, когда размеры печени самцов такие же, как у самок, или больше, редки и могут быть объяснены за счет индивидуальных особенностей грызунов. Среди самок наименьшими размерами печени обладают неразмножающиеся особи (см. рис. 14). В сравнении с ними беременные самки имеют больший вес печени, но не такой большой, как уже рожавшие¹. Очевидно, в период беременности в связи с повышением обмена не происходит значительного увеличения запаса питательных веществ. В послеродовой период энергетические затраты несколько снижаются, а сложившийся в период беременности высокий уровень обмена создает условия для накопления запасных питательных веществ.

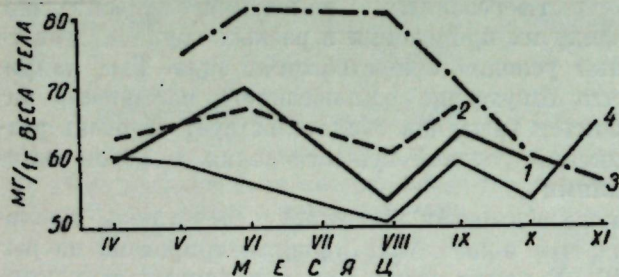


Рис. 14. Относительный вес печени полевых мышей, имеющих вес тела от 15 до 20 г.
1 — неразмножающиеся, 2 — беременные, 3 — рожавшие самки; 4 — самцы.

ных условиях высокий уровень обмена веществ в период размножения приводит, по-видимому, к неспособности восстановить нормальный уровень обмена. Это в неблагоприятных условиях осени вызывает резкое снижение количества запасных питательных веществ. Вследствие складывающегося таким образом отрицательного энергетического баланса размножавшиеся грызуны гибнут. То, что беременность и воздействие сезонных условий могут приводить к стрессу, известно (G. Sayers a. M. Sayers, 1949; G. Sayers, 1950). В конце августа начинается массовое исчезновение размножавшихся самцов, в октябре остаются лишь отдельные размножавшиеся летом самки старших возрастных групп. До весны следующего года размножавшиеся особи не доживают или их остается настолько мало, что в наших весенних сборах была обнаружена только одна размножавшаяся в предзимний период самка. Аналогичные половые различия в относительном весе печени наблюдаются и у рыжих полёвок. Эти различия возрастают с весом (возрастом) полёвок и сохраняются в течение всего периода размножения, после которого эта разница исчезает.

¹ Интересно, что увеличение размеров печени в период размножения наблюдается у самок различных групп животных: у птиц и рептилий — в период яйцекладки, у млекопитающих — в период вынашивания детенышей (Шварц, 1960).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный выше анализ материала, имевшегося в нашем распоряжении, дает возможность отметить, что все условия, способствующие снижению энергетических затрат организма, ведут к увеличению относительного веса печени; наоборот, повышение энергетического обмена, связанное с ухудшением условий существования (стресс-факторы) или повышенными энергетическими затратами организма (рост, размножение), при неизменных условиях среды ведут к снижению индекса печени².

Таким же четким индикатором напряженности энергетического баланса является надпочечник. В отличие от печени увеличение его размеров сигнализирует о повышении энергетического баланса, об усилении обменных процессов, и наоборот, уменьшение свидетельствует о снижении напряженности организма.

Интересно отметить, что вес печени и надпочечника не всегда может изменяться в соответствии с установленной схемой (надпочечник увеличивается — печень уменьшается). В отдельные периоды жизни грызунов эти изменения могут происходить параллельно. Например, после периода зимнего покоя (когда грызуны не растут и не размножаются, а условия жизни под снегом довольно стабильны) перед началом размножения наблюдается одновременное увеличение печени и надпочечника. В этот период происходит усиление обмена, предшествующее размножению. Для обеспечения последнего, требующего дополнительных энергетических затрат, необходимы дополнительные энергетические резервы, особенно для самок. Поэтому наблюдаемое увеличение надпочечника и одновременное увеличение, а не уменьшение печени закономерны — это свидетельство того, что перенапряженности здесь нет, что организм не только способен обеспечить усиление обмена, но и создавать энергетические ресурсы.

Складывающийся в весенний период повышенный уровень обмена сохраняется на весь летний период и обеспечивает интенсивное размножение грызунов. Осенью, после прекращения размножения, установившийся уровень обмена у размножавшихся грызунов сохраняется. При наступлении благоприятных периодов, которые нередки в сентябре, наблюдается увеличение печени, что свидетельствует о том, что организм грызунов способен в эти периоды к уравниванию своего энергетического баланса. Однако приспособиться к осенним условиям, понизить уровень обмена, как это наблюдается у неразмножавшихся грызунов, они не в состоянии. Дальнейшее ухудшение условий приводит к их гибели. В этот период наблюдается значительное увеличение надпочечников, говорящее о повышении напряженности, и падение веса печени, свидетельствующее о нарушении энергетического баланса. Самки, более приспособленные к усиленным энергетическим нагрузкам, в этих условиях оказываются более жизнеспособными, чем самцы, исчезающие в начале октября, но и они в октябре-ноябре гибнут.

Таким образом, использование изменений веса печени и надпочечника грызунов дает возможность судить об энергетическом балансе отдельных групп (возрастных, генеративных и т. д.) популяции, а через них и популяции в целом. Особенно ценно, что такой анализ дает возможность не только для оценки состояния популяции в данный момент, но и предвидения предстоящих изменений, прогнозирования численности. Весной представляется возможность оценки физиологического сос-

² Исключением, по-видимому, являются лишь размножающиеся самки (Шварц, 1960).

тояния перезимовавших грызунов и предсказания темпов их размножения. Летом можно предвидеть ход размножения молодняка. Особенно важно это при осенней оценке состояния популяции, дающей возможность прогнозировать численность грызунов на следующий год. Схема осеннего прогноза проста³. Из общей численности учтенных осенью грызунов исключаются все размножавшиеся особи, которые до весны не доживают. У неразмножавшихся грызунов взвешиваются печень и надпочечник. У полевых мышей особи, имеющие вес печени менее 55 и надпочечника более 0,150%, испытывают перенапряженность энергетического баланса, и большая часть их не доживает до весны, поэтому их следует также исключать из общей численности грызунов. Таким образом удастся установить численность маточного поголовья грызунов к весне следующего года. При этом, конечно, следует учитывать вид грызунов, так как для каждого вида характерны свои показатели относительного веса печени и надпочечника, и местные особенности, связанные с климатическими условиями обследуемого района.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенниа Н. В. Экология обыкновенной полевки. М., Изд-во МГУ, 1962.
 Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма, как основа процесса адаптации. — Ж. общ. биол., 1946, т. 7, № 6.
 Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Изд-во Харьк. гос. ун-та, 1950.
 Копенин К. И. Материалы к экологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале. — Бюлл. Урал. отд. МОИП, 1958, вып. 1.
 Копенин К. И. Экология популяций большой узкочерепной полевки и обского лемминга на Ямале. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1959.
 Коропов В. М. Лекция по патологической физиологии голодания. М., Медгиз, 1959.
 Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц. — Зоол. ж., 1949, т. 28, вып. 4.
 Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных. Автореф. докт. дисс. М., 1953.
 Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии животных. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.
 Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих и их динамика. — Тр. Урал. отд. МОИП, 1960, вып. 2.
 Юдаев Н. А. Биохимия стероидных гормонов коры надпочечников. М., Медгиз, 1956.
 Ackermann J. The animal rhythm of the fatty metamorphosis of the liver in the frog *Rana esculenta*. — Bull. Int. d. land polonaise., 1949, vol. 11, № 1—3.
 Christian J. J. A review of the endocrine response in rats and mice to increasing population size including delayed effects on off spring. Lecture. — Rev. Ser., 1957, № 57.
 Dödgen Ch. L. Studies on the energy sources of the Bat. — Dut. diss. Vanderbiltuniv., 1955.
 Fabry P. Studies on the adaptation of metabolism (1). On the glycogen reserves in the liver of rats, accustomed to interrupted starvation. — Phys. Bohemosl., 1955, vol. 4.
 Fabry P., Hruza Z. Studies on the adaptation of metabolism (4). Adaptation of glycogenogenesis in animals, accustomed to intermittent starvation. — Phys. Bohemosl., 1956, vol. 5.
 Frank F. Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmaus plagen (*Microtus arvalis* Pallas). — Zool. Jb., 1953, Bd 82, H. 1-2.
 Frank F. Die Kansalität der Nagetier-zyklen im Lichte neuer populations dynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. — Z. Morph. u. Oekol. d. Tiere, 1954, Bd 43, H. 4.
 Green R. S. a. Larson C. L. A description of shock disease in the snowshoe hare. — Amer. j. Hyg., 1958, № 28.

³ Схема такого прогнозирования проверена в условиях Среднего Урала и дала положительные результаты — все прогнозы подтвердились. Применение ее для других регионов требует проверки и, очевидно, внесения соответствующих изменений.

- Hruza Z. a. Fabry P. Studies in the adaptation of metabolism (2): Adaptation of protein metabolism under varying conditions of nutrition. — Phys. Bohemosl., 1955, vol. 4.
 Kerly M. a. Ottang J. H. The effect of diet on glycogen formation in rat livers. — J. Phys., 1954, vol. 123, № 1.
 Louch C. D. Adrenocortical activity in two meadow vole population. — J. Mammol., 1958, vol. 39, № 1.
 Sayers G. Adrenal cortex and Homeostasis. — Phys. Rev., 1950, vol. 30, № 3.
 Sayers G. a. Sayers M. The pituitary-adrenal system. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1949, vol. 50, art 6.
 Selye H. Text book of Endocrinology. Montreal, 1947.
 Tepperman G., Engel F. a. Long L. A review of adrenal cortical hypertrophy. — Endocr., 1943, vol. 32, № 5.

V. G. OLENEV

ON THE ENERGETIC BALANCE IN THE RODENT POPULATIONS

SUMMARY

The relative liver weight and the relative weight of kidney was used as the index of energetical intensity of rodents.

It is shown that growth, reproduction, unfavourable environment are leading to the energetical balance tension. The rodents of different generations and age groups changed their metabolism under different season conditions. The non reproduced rodents decrease their metabolism intensity and decrease energetic tension. The rodents, which have reproduced in the last season, have higher metabolism level and are eliminated under overtension of energetic balance. Only the non reproduced rodents survives winter. The analysis of the energetic balance is the basis for prognosis of next year rodent abundance.

Н. Н. ДАНИЛОВ

О ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ

ВВЕДЕНИЕ

Возрастная структура — одна из существенных характеристик популяций. Она определяет прежде всего поддержание их численности на известном уровне. Этому вопросу посвящена обширная литература. Подробно и обстоятельно собственные наблюдения и литературные сведения о значении размножения и смертности разных возрастных групп в динамике численности популяций были проанализированы Д. Лэком (1957). Хотя не со всеми его выводами можно согласиться, но нельзя не признать, что это наиболее значительная работа, посвященная динамике численности и ее регуляции. Но значение возрастной структуры не ограничивается изменением размножаемости и смертности в популяциях. С. С. Шварц (1959) на мышевидных грызунах показал неодинаковое значение разных возрастных групп в поддержании численности и жизни популяций. На птицах это по сути дела не рассматривалось, хотя некоторые исследователи, например Д. Лэк (1957), О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1959), пришли почти к тем же выводам.

Возрастной состав популяций имеет непосредственное отношение к пространственной их структуре, поскольку молодым особям свойственно стремление к расселению и заселению новых мест. В зависимости от складывающихся экологических условий и соотношения разных возрастных групп может значительно изменяться распределение популяции по территории. Наконец, возрастной состав и расстояние, на которое способны расселяться молодые особи, влияют на размеры популяций, понимая под этим совокупность особей, между которыми теоретически возможно свободное скрещивание и которые на протяжении нескольких поколений сохраняют свое единство. Они определяют и степень взаимодействия между популяциями.

Рассмотрение всех этих вопросов на птицах представляет несомненный интерес, так как по способности к расселению и расселению, по формам образования пар они отличаются от других животных. Между тем специфика этого класса обуславливает трудности, возникающие при анализе возрастной структуры популяций птиц. Во-первых, отсутствуют достаточно надежные методы определения возраста половозрелых особей. Во-вторых, миграции птиц и послегнездовые кочевки не позволяют последовательно и непрерывно проследить

изменения в возрастном составе. В-третьих, исследования затруднены рассеиванием части птиц по местам гнездовий.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ПТИЦ

Для исследования возрастной структуры популяций нужны достаточно надежные и простые способы определения возраста птиц, начиная со времени оставления молодыми гнезд. Многочисленные и точные сведения о возрасте птиц и особенно о смертности в разных возрастных группах получены при мечении кольцами в молодом возрасте. Этот метод будет широко применяться и в будущем. Но он не во всех случаях одинаково эффективен, что зависит от возможностей отлова для кольцевания и особенно последующего обнаружения птиц. Осложняется это и тем, что в каждой популяции большинство птиц оказывается не окольцованными либо потому, что всех особей пометить не удастся, либо в связи с появлением пришедших из других мест. Мы столкнулись с трудностями применения мечения при работе с мухоловкой-пеструшкой, так как ни одна из помеченных в месте стационарных работ на Среднем Урале в течение нескольких лет молодых и взрослых птиц не вернулась в последующие годы.

Наибольший интерес для экологических исследований представляют методики, позволяющие определять возраст из проб, полученных отловом или отстрелом из популяции. В качестве признаков возрастных групп использовали вес, размеры тела и отдельных его частей, окраску, особенности смены оперения, развитие отдельных органов, особенности формирования скелетных структур. До настоящего времени широкое применение нашло только определение возрастных групп по окраске, а остальные признаки использовались либо применительно к отдельным видам, либо в некоторых случаях разрабатывалась методика, но не делалось попытки применить ее для анализа возрастного состава популяций.

По весу достаточно надежно можно отличать только молодых в начальный период постэмбрионального развития: у воробьиных, дятлов, большинства сов и хищников до оставления гнезд, у большинства куликов, пластинчатоклювых и куриных до распада выводков. Так, по данным О. И. Семенова-Тянь-Шанского (1959), молодые рябчики и белые куропатки в сентябре уже не отличаются от взрослых по весу, вес молодых тетеревов и самок глухаря несколько меньше в среднем, но различия столь невелики, что не могут быть использованы в качестве критерия возраста. Только вес самцов глухарей до осени второго года жизни (примерно 14 месяцев) четко отличается от веса старых и может служить признаком возраста.

Об использовании общих размеров птиц или отдельных частей их тела для определения возраста можно сказать то же, что и о весе. О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1959) выявил, что самцы глухаря и тетерева на первом году жизни хорошо отличаются по длине и форме рулевых перьев. Длина их у первых 22—27 см (у старых 30—36), у вторых 16—18 см (у старых 20—23). А. П. Чмутова и Л. М. Смирнова (1962) установили возрастные изменения клювов ворон, но их нельзя применить, так как в работе не указаны пределы изменчивости и степень перекрывания признаков.

Окраска оперения служит надежным и самым простым способом различения молодых первого года жизни от более взрослых особей и широко используется орнитологами. Но для основной массы птиц применение ее ограничено летними и раннеосенними месяцами, поскольку по окончании послегнездовой линьки они неотличимы от взрослых.

Исключение составляют орлы, у которых окончательный взрослый наряд появляется на третий-пятый год жизни, и крупные чайки, сохраняющие следы юношеской окраски два-три года. У отдельных видов, как у чечвицы, самцы надевают взрослый наряд на второй год. Соотношение таких самцов и нормально окрашенных среди гнездящихся особей Урала значительно изменялось по годам. Так, в 1965 г. на свежих вырубках в районе строящейся железной дороги Идель—Обь около 40% самцов не имели розовой окраски головы и груди. Это может указывать не только на соотношение первогодков и взрослых в популяции, но и быть следствием того, что меняется количество самцов, приступающих к размножению на первом и втором году жизни. Самцы тетерева до третьего года сохраняют на верхних кроющих перьях крыла и хвоста рыжеватый струйчатый рисунок. В первом годовом наряде он более развит и, кроме того, на голове и шее встречаются отдельные пестрые перья.

У некоторых птиц окраска первого взрослого наряда не достигает полной интенсивности. Так, Гартман (Naartman, 1949) привел данные, показывающие, что взрослые самцы мухоловки-пеструшки имеют более темную окраску, чем первогодки. Пересчет его цифровых материалов свидетельствует, что среди темных самцов первогодки могут составлять не более 5,5%, в то же время среди светлых старых может быть до 2%. Кроме того, имеется группа промежуточной окраски, состоявшая из 65% старых и 35% первогодков. Правда, вследствие географических различий окраски это менее выражено в Средней Европе и перекрывание окраски в разных возрастных группах должно быть еще больше, чем в Северной Европе. Мы пробовали использовать этот признак при работе близ г. Свердловска. У нас в 1956 г. из 50 самцов темных было 8, или 16%, светлых — 26, или 52%, остальные промежуточные; в 1957 г., соответственно, из 80 — 11, или около 14%, и 52, или 65%; в 1958 г. из 39 — 5, или около 13%, и 19, или 48%. Если принять, что на Среднем Урале окраска изменяется с возрастом так же, как в Южной Финляндии, то среди гнездящихся в 1956 г. было 63% самцов первогодков и 37% более взрослых; в 1957 г. — соответственно, 72 и 28%; в 1958 г. — 61 и 39%. Но вряд ли такой подход может быть признан без проверки его другими способами достаточно точным.

Как один из возможных путей определения возраста в некоторых случаях могут быть использованы размеры окрашенных частей перьев. Так, Кессель (Kessel, 1951) нашел, что у молодых скворцов длина иридирующей части перьев горла почти вдвое меньше, чем у особей двух лет и старше. Возможно, исследования в этом направлении позволят отличать первогодков от старых птиц у значительного числа видов.

Особенности смены оперения и роста новых генераций перьев в целях определения возраста мало исследованы, но имеющиеся немногочисленные работы подобного рода показывают его перспективность. Так, у пластинчатоклювых до окончания смены рулевых перьев, то есть практически до отлета, можно молодых отличать от старых по форме вершин опахала, поскольку вершины стержней молодых птиц сохраняют следы прикрепления эмбриональных перьев и опахало не доходит до них (Тугаринов, 1941). В. Ф. Ларионов (1953) разработал для краквы методику, позволяющую по смене рулевых определять у молодых возраст с точностью до 10—15 дней. О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1959) для установления возраста молодых тетеревиных птиц использовал особенности смены маховых перьев. Вестерсков (Westerskov, 1958) дал таблицы для установления даты вылупления жекликов, фазанов, серых и белых куропаток по длине отдельных маховых перьев.

Гораздо дольше можно различать первогодков куриных птиц по двум первым маховым перьям, которые у них не сменяются при пост-ювильной линьке и имеют заостренные вершины, а не округлые, как у старых. У глухарей и тетеревов имеются светлые, а у белых и тундряных куропаток темные пятна на вершине второго махового, и наконец, по большей изношенности первых двух маховых перьев (Koskimies, 1953; Dorney, Holzer, 1957; Семенов-Тянь-Шанский, 1959, и др.). Есть сведения, что по большей изношенности первостепенных маховых можно отличать молодых у некоторых видов куликов, в частности у американского вальдинена *Philohela minor* (Sheldon, Greeley, Rupa, 1958).

Наконец, видимо, имеются различия в размерах перьев разной генерации. Так, было найдено, что внешние маховые и рулевые перья воротничковых рябчиков у первогодков имеют меньший диаметр (Dorney, Holzer, 1957). Возможная ошибка за счет перекрывания признаков была определена в 14—18%. О. В. Митропольский (1962) установил, что по длине стержней первых четырех маховых у куликов-сорок можно безошибочно различать три возрастные группы: молодых, неразмножавшихся годовалых особей и половозрелых взрослых птиц.

Мы нашли отличия в длине крыла самцов больших синиц первого года жизни и старшего возраста (табл. 1). Возраст в этом случае контролировали по пневматизации черепа. Отличия были статистически достоверны, и при пользовании в качестве возрастного признака только длиной крыла в группу взрослых попадало всего 4% молодых самцов. Самки не имели статистически достоверных различий, и кривые распределения молодых и взрослых по длине крыла совпадали более чем на 90%. У полевых и домовых воробьев ни самцы, ни самки не имели отличий и кривые распределения совпадали на 85—95%.

Таблица 1

Длина крыла взрослых и молодых больших синиц, полевых и домовых воробьев

В и д	Пол	Взрослые		Молодые	
		M ± m	lim	M ± m	lim
Большая синица	Самцы	80,1 ± 0,2	80,0—82,0	76,4 ± 1,6	72,0—80,0
	Самки	74,1 ± 0,8	72,0—75,0	73,9 ± 1,4	69,0—78,0
Полевой воробей	Самцы	71,3 ± 1,2	68,3—75,0	70,5 ± 1,5	63,7—75,0
	Самки	78,4 ± 1,1	75,0—82,8	76,0 ± 1,8	70,0—80,2

К отличиям между перьями разных генераций относятся и возрастные изменения окраски, о которых упоминали ранее.

Из внутренних образований, которые пытались использовать для определения возраста, следует упомянуть Фабрицеву сумку и вес хрусталика. Фабрицева сумка редуцирует к наступлению половой зрелости и может до первого сезона размножения служить возрастным признаком. Мы пытались использовать ее при работе с воробьиными птицами, но вынуждены были от этого способа отказаться, так как она сильно варьирует индивидуально, а в конце осени обнаруживается с трудом. Наш опыт показал, что этот способ не имеет преимуществ перед более простыми методиками определения возраста по оперению и особенностям формирования скелета.

Возрастные изменения сухого веса хрусталика глаз обнаружены в разных группах позвоночных животных. Исследования Л. Н. Добринского

(Добринский, Михалев, 1966), на птицах свидетельствуют о том, что это может быть достаточно надежным признаком только на начальных этапах постэмбриогенеза. Совместно с ним на кафедре зоологии Уральского государственного университета были проведены исследования на домашних курах, возраст которых был известен. Они показали, что различия в весе хрусталика молодых и взрослых особей сохранялись до 9-месячного возраста, а далее исчезали. Возрастные изменения происходят во многих органах, но, нам кажется, что последние из-за значительной изменчивости и трудностей методического характера (необходимость специального вскрытия и препарирования органа, несовершенство количественного выражения его состояния) вряд ли будут широко использованы для определения возраста.

С. В. Кириковым (1939) был разработан метод определения возраста глухарей по срастанию швов и разрастанию костного вещества черепа. Позднее он был уточнен О. И. Семеновым-Тянь-Шанским (1959) и применен для анализа возрастного состава. Этот метод позволяет устанавливать возраст самцов до весны пятого года жизни и самок до трех лет. Мы пытались найти изменения в скелетных структурах различных птиц, которые позволили бы судить об их возрасте. Для этого изготовляли распилы и пилфы через разные кости. Однако никаких слонистых образований, которые позднее были найдены у млекопитающих (Клевезаль, Клейнберг, 1967, и др.), не обнаружили. В. Л. Бианки (1913) указывал на позднее окончание пневматизации лобной кости воробьиных птиц и на возможность длительного различения молодых и взрослых особей. Неро (Nero, 1951), исследуя процесс пневматизации лобной кости домовых воробьев, установил, что пневматизированные участки исчезают к 181-му дню, а следы пневматизации — к 221-му дню. Таким образом, около 40 дней сохраняется насыщенная кровеносными сосудами скелетообразующая ткань, хорошо заметная сверху в виде кровоподтеков на местах последних участков пневматизации. Этот признак применен при изучении некоторых воробьиных птиц (Stresemann, Sachtleben, 1920; Löhrl, Böhringer, 1957) и голубей (Harrison, 1957).

Нами было предпринято изучение общих особенностей формирования крыши черепа воробьев и синиц. Установлено, что полупрозрачные непневматизированные участки исчезали у некоторых молодых полевых воробьев к середине декабря, почти у всех — в конце февраля, сохранялись у отдельных особей до конца марта. У всех молодых домовых воробьев они сохранялись до середины декабря, в феврале наблюдались у 65%, в марте — у 41%. У молодых больших синиц полупрозрачные участки в середине ноября имелись у всех особей, в середине декабря — у 56%, к середине января исчезали у всех, но следы пневматизации у некоторых особей были различимы до конца февраля. Непневматизированные участки у чернотелых гайчек в начале ноября занимали от 15 до 75% крыши черепа, в начале марта они отсутствовали. Исследования показали, что половых, локальных и географических вариаций в протекании процессов пневматизации нет. Наблюдавшиеся индивидуальные различия, видимо, обусловлены разными сроками вылупления птенцов.

Кроме того, мы измеряли толщину лобной кости по медиальной линии, на поперечных срезах на уровне заднего края глазниц, так как было установлено, что она здесь имеет наименьшую толщину. Измерения проводили с помощью окулярмикрометра бинокулярного микроскопа (X28). Выяснено, что с исчезновением полупрозрачных непневматизированных участков у молодых особей процесс пневматизации крыши че-

репа не прекращается и толщина лобной кости увеличивается (в месяц на 0,003—0,004 мм). Возможно, этот процесс идет в течение почти всей жизни, так как среди взрослых птиц встречались отдельные особи с исключительно толстой крышей черепа. Выделить их в особые возрастные группы мы не смогли, так как не прослежены изменения за летний период и не выработано критериев.

В результате рассмотрения различных путей разработки методики определения возраста птиц мы пришли к выводу, что наиболее перспективны два из них: 1) по особенностям смены оперения и различиям между первой и последующими генерациями перьев и 2) по изменениям в процессах формирования черепных костей, включая сюда зарастание швов, разрастание костного вещества и пневматизацию. Во всяком случае нам кажется совершенно реальным различение впервые гнездящихся и более взрослых птиц, что, как видно будет позднее, имеет наибольшее значение при анализе возрастной структуры популяций.

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ

Почти все сведения о возрастном составе, имеющиеся в литературе, относятся к послегнездовому состоянию популяций. О возрастном составе размножающихся птиц сведений исключительно мало, несмотря на особое значение их для понимания изменений численности и других процессов, протекающих в популяциях. Это объясняется неразработанностью методик определения возраста. Все имеющиеся данные получены кольцеванием птиц и на видах, удобных для этого. Так, Кройтц (Creutz, 1955) установил возрастную структуру мухоловок-пеструшек, В. М. Поливанов (1957) — мухоловок-пеструшек, скворцов, городских ласточек и черных стрижей. Поскольку мы рассматриваем только соотношение разных возрастных групп в целом, а не изменения по годам, то берутся средние результаты за 5—6 лет (табл. 2).

Таблица 2

Возрастной состав гнездящихся птиц, %

В и д	Происхождение	Возраст, лет						
		1+ x	2+ (x+1)	3+ (x+2)	4+ (x+3)	5+ (x+4)	6+ (x+5)	7+ (x+6)
Мухоловка-пеструшка (Creutz, 1955)	Местные	34,1	34,1	17,7	8,2	3,5	1,2	1,2
	Пришлые	74,4	15,7	7,0	2,3	0,4	0,2	—
Мухоловка-пеструшка, (Поливанов, 1957)	Местные	50,0	37,5	12,5	—	—	—	—
	Пришлые	85,2	7,9	4,9	2,0	—	—	—
Городская ласточка (Поливанов, 1957)	Местные	70,5	18,1	6,7	1,9	1,0	1,8	—
	Пришлые	82,7	12,0	3,5	1,7	0,1	—	—
Скворец (Поливанов, 1957)	Местные	23,0	42,6	18,1	11,4	3,3	1,6	—
	Пришлые	78,8	11,8	4,9	2,6	1,1	0,4	0,4
Черный стриж (Поливанов, 1957)	Местные	15,3	7,7	38,5	30,8	7,7	—	—
	Пришлые	57,1	15,2	11,2	8,0	5,1	2,2	0,5

При рассмотрении этих материалов обращает на себя внимание значительное расхождение в соотношении младших возрастных групп между птицами, окольцованными птенцами в месте наблюдения, т. е. местными по происхождению, и окольцованными уже взрослыми, т. е. пришлыми. Это обусловлено тем, что молодые в очень небольшом количестве возвращаются на место рождения. Данные об их возрасте основываются на количественно небольшом материале и более варьируют. При оценке

возраста припых возможна ошибка в связи с тем, что не все особи начинают гнездиться на первом году жизни. Есть различия в сроках созревания между самцами и самками. Вследствие этого в первую и последующие возрастные группы попадают особи разного возраста. Если для мухоловок-пеструшек принимать, как видно из данных по местным птицам, соотношение перво- и второгодков примерно равным, то на основании многочисленных данных разных авторов о смертности молодых и взрослых, проанализированных Д. Лэком (1957), можно теоретически рассчитать соотношение в первой возрастной группе тех и других. Поскольку после первого года жизни смертность воробьиных, утиных и куриных птиц устанавливается на уровне 40—60%, то первая и последующие возрастные группы должны состоять примерно на 1/3 из особей, которые на один год старше основной массы группы. Однако в их число могут попасть также птицы более старшего возраста, смещение по каким-либо причинам места гнездования. Таким образом, эта методика, несмотря на кажущуюся точность, дает только приближенное представление о возрастном составе популяций.

Таблица 3
Возрастной состав птиц, установленный по пневматизации черепа и интенсивности окраски самцов, %

В и д	Год	Молодые	Взрослые
Полевой воробей	1958	36	64
	1959	44	56
	1960	19	81
Домовый воробей	1958	45	55
	1959	33	67
	1960	20	80
Большая синица	1958	54	46
Гайчка черноголовая	1958	65	35
Мухоловка-пеструшка	1956	67	33
	1957	72	28
	1958	61	39

ния не претендуют без проверки другими методами на точность, совпадение полученных цифр с результатами, полученными при кольцевании, позволяет использовать их как ориентировочные. Приведенные данные по всех случаях, кроме оседлых воробьев, свидетельствуют о преобладании в популяциях гнездящихся птиц молодых над взрослыми особями. Наиболее изменчиво отношение между первой возрастной группой, состоящей из птиц, впервые приступающих к размножению, и старыми особями, размножающимися ранее. Между старыми разного возраста количественные отношения почти не изменялись. Это подтверждается и многочисленными сведениями (Лэк, 1957, и др.), свидетельствующими о почти одинаковой смертности у них по годам, что приводит к пропорциональному уменьшению их количества с возрастом.

На основании эмпирических данных может быть построена теоретическая кривая возрастного состава, отклонения от которой будут показателями изменений в популяциях. При обычной смертности взрослых на уровне 40—60% для поддержания неизменной численности молодых должно быть тоже 60—40%. В тех случаях, когда можно длительное время контролировать популяцию и установить смертность, теоретическая кривая возрастной структуры может быть построена с большей точностью. Так, Дэйвис (Davis, 1959) установил возрастной состав популя-

ции скворцов, найдя, что выживание взрослых самцов составляет 44, самок 30%.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА

Имеется достаточно сведений о смертности потомства в гнездовой период у птенцовых птиц и до распада выводков у куриных и водоплавающих. О дальнейших изменениях возрастного состава их почти нет. По данным Эмлена (Emlen, 1940), количество взрослых сокращается почти равномерно в течение всего года, несколько больше смертность только в гнездовой период. В группе молодых калифорнийских перепелов значительное сокращение численности происходило до осени и затем в первый сезон гнездования.

При наблюдениях над полевыми воробьями близ г. Свердловска в 1967 г. (данные Е. С. Некрасова) установлено, что они имеют два вывода за сезон, причем число гнездящихся второй раз составляло 73% от первоначального. Среднее количество яиц в первой кладке 5,2, во второй 5,3. Среднее число оставивших гнезда молодых в первом и втором составило по 4,4. Таким образом, плодовитость на пару за весь сезон составила 9,1 яйца, а вылетело из гнезд 7,7 молодых, что составляет 85% от числа отложенных яиц. Эти данные можно принять за отправные для расчета смертности потомства в течение года. В разные годы на пару взрослых приходилось в сентябре-октябре от 4,9 до 9,1 молодых, или от 54% до почти полного сохранения потомства, в ноябре 3,0—3,2, или 33—35%, в декабре 2,2, или 23%, в январе 1,1, или 12%, в феврале-марте 0,5—1,5, или 5,6—16%. У домовых воробьев бывает до трех выводков за сезон. Число гнездившихся второй раз составляло 90% от первоначального, третий — 35%. Среднее число яиц за весь сезон составляло 5,2, покинуло гнезда в среднем по 4,2 молодых на выводок. Таким образом, общая плодовитость равнялась 11,8 яйца на пару, а число выведенных птенцов составляло 9,8, т. е. 83%. На пару взрослых приходилось в октябре 8,5 молодых, или 72% от количества отложенных яиц, в ноябре 5,4; 8,5 и 8,6, или 46—73%, в декабре 5,1, или 43%, в феврале-марте 0,5; 1,0 и 1,3, или 4,2—11%.

У черноголовых гайчек на Среднем Урале обычно бывает два вывода. Среднее количество яиц за сезон на гнездо ($n=24$) равнялось 7,1. Поскольку число пар, имеющих второй выводок, не установлено прямыми наблюдениями, то мы по соотношению гнезд, найденных в конце мая-июне и в июле, принимаем число гнездящихся второй раз за 50% от первоначального и ориентировочно устанавливаем плодовитость, равную 10,6 яйца на пару. Среднее количество молодых в выводках в конце лета равнялось 5,1. На пару взрослых приходилось в ноябре 4,0 молодых, или около 40%, в марте 3,8, или лишь немного меньше, чем осенью.

Конечно, приведенные цифры дают лишь приближенное представление об истинной смертности по сезонам, поскольку здесь взяты данные за разные годы. Вычислялось отношение молодых к взрослым, убывание которых не могло быть установлено. Можно только с уверенностью полагать, что она была выше найденной. Смит (Smith, 1956) установил годовую смертность молодых домовых воробьев на уровне 70%, старых — 42, причем из последних 56% гибли в сезон размножения, а далее она распределялась равномерно на все месяцы. Но один вывод может быть сделан: наиболее изменчивы по годам смертность за летний период и, следовательно, количество молодых, доживающих до зимы. В большинстве случаев к началу зимы их оставалось половина и менее. Зимняя смертность распределялась более равномерно по месяцам и годам. У во-

робьев она в группе молодых была выше взрослых, у гаичек — примерно равной. Гансен (Hansen, 1954) по разбившимся у маяков Дании птицам определил следующие изменения в количестве молодых, приходящихся на 100 взрослых осенью и весной, соответственно: у зарянки 311 и 283, у белобровика 195 и 163, у певчего дрозда 184 и 60, у скворца 110 и 55, у веснички 286 и 70. У некоторых видов, как и в Советском Союзе, смертность молодых и взрослых птиц была примерно равна и, по-видимому, небольшая, а у других — у молодых выше, чем у взрослых, и происходило дальнейшее изменение возрастного состава.

Совершенно иной тип изменений возрастного состава наблюдался у больших синиц. С ноября до начала марта встречались только молодые особи, а в течение марта состав изменялся, и к концу месяца старые составляли 46% от всех особей вида. То, что это обусловлено миграциями, подтверждается кольцеванием и нахождением в марте в других районах Урала птиц, державшихся всю зиму в г. Свердловске.

Многочисленными исследованиями (Лэк, 1957, и др.) показано, что плодовитость птиц по годам варьирует мало и не может сколько-нибудь значительно влиять на изменения численности. Нам кажется, что последние определяются сложными взаимоотношениями популяций с условиями среды, и полностью игнорировать

вариации в плодовитости не приходится, поскольку они различно выражены у отдельных видов в разной географической среде. Так, на Южном Ямале и Полярном Урале различия в средних размерах кладок по годам достигали у варакушки 1,6 яйца, у белобровика 0,6, у белой трясогузки 0,8, лугового конька 0,5, чечетки 0,7, овсянки-крошки 0,5, у рябинника на Среднем Урале 0,8, у шилохвосты в низовьях реки Оби 0,9 (Данилов, 1966).

Несомненно большее влияние на состояние популяций оказывают изменения в смертности, которая в зависимости от складывающихся условий может сильно варьировать. Уже упоминалось, что многочисленными работами при использовании разных методик установлено, что смертность молодых в первый год жизни в 1,5—2 раза превышает смертность взрослых особей. Особенно велика она в первый месяц или первые несколько месяцев жизни. Приведенные нами материалы об убывании количества молодых воробьев и гаичек показывают то же самое. Несмотря на то, что наблюдается значительный отход воробьев зимой, он был менее изменчив по годам, чем гибель летом. Все это свидетельствует о значении смертности молодых в первое время жизни для понимания изменений численности популяций (значение изменений смертности молодых общезвестно).

Смертность взрослых не только ниже, чем молодых, но и менее изменчива по годам. Это отмечал О. И. Семенов-Тяг-Шанский (1959) для тетеревиных птиц и это видно из данных Кройца (Creutz, 1955) и др. Отсюда следует разное значение взрослых и молодых в изменениях численности и поддержании постоянства популяций. Взрослые, гнездившиеся ранее особи, не только сохраняют определенный уровень, но, отличаясь консерватизмом в выборе мест гнездования, сохраняют территориальность. Кроме того, известно, что старые отличаются несколько большей плодовитостью и большей выживаемостью потомства в гнездовое время. Это создает предпосылки для ускорения роста популяции при депрессиях численности, когда она состоит почти из одних взрослых.

Значение молодых заключается в том, что от их количества зависит общий уровень численности. Все имеющиеся в литературе данные о воз-

растном составе показывают, что при возрастании численности увеличивается соотношение молодых. Несмотря на значение молодых в изменениях численности, во многих случаях для перелетных и кочующих птиц эти изменения не определяются успехом размножения в данном месте. К этому выводу пришли Гаартман (Haartman, 1951), Н. П. Дубинин (1955), А. С. Мальчевский (1955, 1957) и мы (Данилов, 1954, 1966) в результате долговременных наблюдений над изменениями количественного состава отдельных видов и орнитофауны в целом на отдельных участках территории. Молодым птицам свойственно стремление к расселению (возврат околованных молодых на места рождения в редких случаях достигает 8—9% у воробьиных птиц, обычно бывает меньше). Даже при высокой смертности большая часть их избирает для гнездования иные места. Кольцеванием установлено, что среди мухоловок-пеструшек Южной Финляндии припых из других районов было в среднем за несколько лет самцов 62,3%, самок 86,2 (Haartman, 1951), в Саксонии, соответственно, 59,4 и 65,0 (Creutz, 1955).

Знание возрастной структуры популяций имеет непосредственное отношение к ряду важных практических вопросов. Так, Александер (Alexander, 1958) считал, что одних данных об изменениях численности для определения путей использования отдельных видов недостаточно, надо еще учитывать и возрастную структуру. Низкая численность при малом количестве молодых свидетельствует о депрессии популяции, а в сочетании с преобладанием молодых сигнализирует о предстоящем нарастании популяции. Стабильная численность при большом числе молодых — показатель правильного использования популяции, высокая численность и малый процент молодых наблюдается при снижении продуктивности популяции и недопромысле.

Из разноречивой роли молодых и взрослых в поддержании состояния популяций следует необходимость особой охраны взрослых особей и для охотничьих птиц ограничение способов и сроков охоты, при которых добываются взрослые птицы.

Из приведенных материалов, свидетельствующих о четко выраженном гнездовом консерватизме взрослых самцов, несколько меньшей привязанности самок к территории и расселении молодых, следует, что в результате этого состав воробьиных птиц, населяющих определенный участок территории, ежегодно обновляется не менее чем на 50%. В некоторых случаях количество припых особей достигало 80%. Вследствие этого состав каждой местной группировки птиц фактически через два-три года заменяется особями из других районов. С. Онно (1964) нашел, что даже при большом постоянстве мест гнездования сизых чаек, у которых на прежние места возвращается 98% взрослых и 70% молодых, остаются верными месту рождения, состав гнездовых колоний полностью сменяется припыхими через 9 лет. Это приводит к тому, что генетический состав местных группировок птиц ежегодно перестраивается (Мальчевский, 1957) и делает невозможным существование более или менее обособленных популяций.

Быстрая перестройка и перекомбинация генетического состава усиливается тем, что у воробьиных птиц, как показал опыт кольцевания, ежегодно сменяются партнеры при образовании пар. Даже в случае неудачного гнездования самка, как правило, покидает самца и этот район. Пара на этом участке формируется заново. Совершенно естественно, что скорость генетической перекомбинации определяется возрастным составом местного населения вида. Возрастание количества молодых ведет к уси-

лению обмена генетической информацией, сокращение — к уменьшению, но все же не прекращает этот процесс.

Таким образом, популяции птиц должны занимать обширные территории. Размеры последних определяются расстоянием, на которое могут расселиться молодые. Сведений об этом в литературе очень мало, и подчас они носят случайный характер. Приводимые для некоторых воробьиных птиц данные, например для скворца (Поливанов, 1957), мухоловки-пеструшки (Naartman, 1949; Поливанов, 1957, и др.), показывают, что с удалением от места рождения уменьшается количество обнаруженных птиц. Это рассматривалось как доказательство стремления молодых возвратиться в место рождения или поселиться вблизи него. Но надо иметь в виду, что вероятность обнаружения таких меченых птиц с возрастом расстояния уменьшается, поскольку площадь предполагаемых территорий гнездования увеличивается пропорционально квадрату расстояния. Кроме того, нахождение окольцованных птиц носит случайный характер. Некоторое представление о расселении дают сведения о максимальных расстояниях, на которых были обнаружены птицы. Так, некоторое количество латвийских мухоловок-пеструшек поселялось в 100—200 км от места рождения (Михельсон, Чаун, Вискне, 1956), известны случаи разлета до 300 км, а одна самка, окольцованная в заповеднике Бузулукский бор, найдена на гнездовье в Тульских засеках, т. е. на расстоянии почти 900 км (Лихачев, 1955). В. В. Бианки (1960) установил, что между колониями полярных крачек Кандалакшского залива имеется широкий обмен молодыми особями, и предполагал гнездование некоторого количества их в более отдаленных районах. В Астраханском заповеднике были найдены кваква и каравайка, окольцованные на оз. Балатон (Скокова, 1959). В настоящее время накоплено довольно много сведений о влиянии условий, складывающихся во время весеннего перелета и вызывающих либо недолет до мест рождения или перелет (продолгаию миграций), на выбор места гнездования. В то же время есть наблюдения, свидетельствующие о том, что территория частью птиц избирается осенью (Kalela, 1958). Об этом говорят и опыты с завозом молодых мухоловок-пеструшек в новые районы (Поливанов, 1956; Щербаков, 1956). Если молодых завозили вместе с взрослыми, то последние не наблюдались на другой год, а часть молодых возвращалась сюда, хотя возврат был не выше, чем в места рождения, т. е. и в этом случае часть особей переселялась в новые места.

Интересный эксперимент по выяснению времени формирования привязанности к территории провел Лёрль (Löhr, 1959). Выпуская в разное время на островном участке леса молодых мухоловок-белощеек, воспитанных в вольере (одна группа содержалась в месте рождения, другая в 30 км от него), он установил, что привязанность к территории формируется в последние две недели перед отлетом на зимовки. Эти данные позволяют установить связь расселения молодых с экологическими условиями и объяснить наблюдающиеся различия в возврате молодых на места рождения. При благоприятных условиях выводки и молодые долго задерживаются в районе гнезда и в следующий год возвращаются сюда же, а при неблагоприятных откочевывают в другие районы. При этом дальность откочевки тоже определяется экологическими условиями.

Таким образом, можно считать, что популяции большинства птиц занимают значительные территории. Есть данные, заставляющие сомневаться в значении географических преград для ограничения популяций. Основное значение должны иметь особенности птиц и экологические условия, складывающиеся на отдельных участках ареала.

ЛИТЕРАТУРА

- Бианки В. Л. Программы и наставления для наблюдений и собирания коллекций по естественной истории. СПб, 1913.
- Бианки В. В. Результаты кольцевания полярных крачек. — Тезисы докл. 4-й Прибалтийской орнитологической конференции. Рига, Изд-во АН Латв. ССР, 1960.
- Данилов Н. Н. Изменчивость птиц и миграции. — Тезисы докл. 2-й Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин, Изд-во АН Эстон. ССР, 1954.
- Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 2. Птицы. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1966, вып. 56.
- Добринский Л. Н., Михалев В. В. К методике определения возрастной структуры популяций животных. — Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1966, вып. 51.
- Дубинин Н. П. О проблемах изменения фауны птиц в лесах юго-восточной части СССР. Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1955, № 4.
- Кириков С. В. О возрастных изменениях глухарей и возрастном составе их на токах. — Науч.-методич. зап. Комитета по заповедникам, 1939, вып. 2.
- Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих, М., «Наука», 1967.
- Ларионов В. Ф. Возрастные признаки у краквы и их использование для оценки размножения. — Докл. АН СССР, 1953, т. 93, № 3.
- Лихачев Г. Н. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и ее связь с гнездовой территорией. — Тр. Бюро кольцев., 1955, вып. 8.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. Перев. с англ. Б. Н. Сидорова. М., ИЛ, 1957.
- Мальчевский А. С. Орнитофауна парка Лесотехнической академии им. С. М. Кирова (г. Ленинград) и ее изменения с 1880 по 1950 г. — Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, 1955, № 181.
- Мальчевский А. С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц. — Вестн. Ленингр. гос. ун-та, 1957, № 9.
- Митропольский О. В. К вопросу определения возраста птиц по длине маховых перьев. — Орнитология, 1962, вып. 4.
- Михельсон Г. А., Чаун М. Г., Вискне Я. А. О расселении мухоловки-пеструшки на гнездование по данным кольцевания. — Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М., 1956 (М-во с. х.).
- Онно С. О структуре локальной популяции у сизой чайки, речной и полярной крачек. — Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроразноличия. Свердловск, 1964 (УФАН СССР).
- Поливанов В. М. Опыт массового переселения мухоловки-пеструшки в степные дубравы. — Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М., 1956 (М-во с. х.).
- Поливанов В. М. Местные популяции птиц и степень их постоянства. — Тр. Дарвинск. гос. заповед., 1957, вып. 4.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. — Тр. Лапландск. гос. заповед., 1959, вып. 5.
- Скокова Н. Н. Результаты кольцевания ибисовых (*Ibididae*) и цаплевых (*Ardeidae*) в СССР. — Миграции животных, 1959, вып. 1.
- Тугаринов А. Я. Пластинчатоклювые. — Фауна СССР, т. 1, вып. 4. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1941.
- Чмутова А. П., Смирнова Л. М. Возрастные изменения клюва птиц. — Орнитология, 1962, вып. 4.
- Шварц С. С. О возрастной структуре млекопитающих. — Тр. Урал. отд. МОИП, 1959, вып. 2.
- Щербаков И. Д. Опыт переселения молодых мухоловок-пеструшек. — Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М., 1956, (М-во с. х.).
- Alexander M. M. The place of aging in wildlife management. — Amer. Scientist, 1958, vol. 46, № 2.
- Creutz G. Der Trauerfliegenschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) Eine Populationsstudie. — J. Ornithol., 1955, H. 3.

- Davis D. E. The Sex and Age Structure of roosting Starlings.— Ecology, 1959, vol. 40, № 1.
- Dorney R. S., Holzer F. V. Spring aging methods for ruffed grouse cock.— J. Wildlife Manag., 1957, vol. 21, № 3.
- Emlen J. T. Sex and age ratios in survival of the California Quail.— J. Wildlife Manag., 1940, № 4.
- Haartman L. von. Der Trauerfliegenschnäpper I Ortstreue und Rassenbildung, II Populationsprobleme.— Acta Zool. Fennica, 1949, vol. 56; 1951, vol. 67.
- Hansen L. Bird killed at lights in Denmark 1886—1939, Videnskab. medd. Dansk. naturhistor. foren. Kobenhavn, 1954.
- Harrison J. G. The development of skull pneumatization in the wood pigeon.— Bull. Brit. Ornithol. Club, 1957, vol. 77, № 2.
- Kalela O. Über: ausserbrutzeitliches Territorialverhalten bei Vögeln.— Suomalais. Tiedeakat. toimituks. 1958, Sar. A IV, № 42.
- Kessel B. Criteria for sexing and aging European Starlings (*Sturnus vulgaris*).— Bird Banding, 1951, 22 (1).
- Koskimies J. Kanaintien iän määrittäminen siipisulista.— Suomen Riista 1953, № 8.
- Löhr H., Böhringer. Untersuchungen an einer südwestdeutschen Population des Haussperling (*Passer domesticus*).— J. Ornithol., 1957, Bd 98, № 3.
- Löhr H. Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*).— J. Ornithol., 1959, Bd 100, № 2.
- Nero R. W. Pattern and rate of cranial ossification in the House Sparrow.— Wils. Bull., 1951, vol. 93.
- Sheldon W. G., Greeley F., Kupa J. Aging fall-shot American woodcocks by primary wear.— J. Wildlife Manag., 1958, vol. 22, № 3.
- Smith D. Mortality of the House Sparrow.— Bird Study, 1956, vol. 3, № 4.
- Stresemann E., Sachtleben. Die europäische Matkopfeisen.— Verh. Ornithol. Ges. Bayern, 1920, Bd 14.
- Westerskov K. Alterbestimmung und Schlupfzeitdatierung mit Hilfe der Handschwingen europäischer Hühnervögel.— Z. Jagdwiss., 1958, Bd 4, № 3.

N. N. DANILOV

ABOUT AGE STRUCTURE IN BIRD POPULATIONS

SUMMARY

The investigation of age composition is hampered with absence of precise method of age determination. The most advanced method based on cranium development and difference in successive plumage. In population studies is valuable to discriminate birds hatched this year from the adults. The adults have better expressed nesting conservatism and fertility, than the young ones. The numbers of the adults vary less, than those of young birds. That is why the adult birds are responsible for retaining of population and its territoriality. The population fluctuations depends on mortality of young birds, who perish in summer more often, than the adults. In each limited location numbers of passerine birds depends not from the successive reproduction of previous season, but from the numbers of young immigrants from another locations. All that and the mating leads to annual changes in genetical structure of local groups and completely changes the whole population approximately after 2—3 years.

Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

ОПЫТ АНАЛИЗА ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ТУРУХТАНА (*Phylomachus pugnax* L.)

Всестороннее изучение внутривидовой изменчивости животных представляет общеприродный интерес. Изменчивость живых организмов, являясь источником, из которого отбор черпает материал для видообразования, играет главенствующую роль в эволюционном процессе. В последнее время интерес зоологов к данной проблеме возрос. Вопросам внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюции посвящены специальный сборник работ Института биологии Уральского филиала АН СССР (Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих, 1962) и Всесоюзное совещание, проходившее в г. Свердловске в 1965 г. Теперь, когда все больше укрепляется мнение, что эволюционные изменения происходят на популяционном уровне (Lewontin, 1963), внимание исследователей концентрируется не на внутривидовой изменчивости вообще, а на изменчивости внутрипопуляционной.

Дальнейший прогресс в развитии эволюционной теории связан с внедрением в зоологические исследования методов и представлений другой дисциплины — генетики. Синтез достижений в изучении закономерностей наследственности и механизмов естественного отбора позволил с новых теоретических позиций подойти к исследованиям эволюционных преобразований популяций (Четвериков, 1926, 1928; Шмальгаузен, 1946; Тимофеев-Ресовский, 1958; Fisher, 1930; Huxley, 1945; Dobzhansky, 1951; Мауг, 1963, и др.). Однако если в области изучения молекулярных основ изменчивости и наследственности достигнуты большие успехи, то о факторах эволюции мы знаем гораздо меньше. Поэтому все больше зоологов посвящают свои труды выяснению механизмов естественного отбора.

В настоящее время накоплено большое количество фактов, свидетельствующих, что не только генетическая, но и экологическая структура популяций определяет темпы и формы микроэволюционных преобразований. Выкристаллизовывается новая научная дисциплина: эволюционная экология животных (Шварц, 1965). Исследование генетической структуры популяций, изучение «хронографической» изменчивости популяций (Шварц, 1963); установление относительной роли экологической и генетической структуры популяций в их приспособлении к разным условиям среды — вот некоторые задачи, которые ставит эволюционная экология.

Это, в известной мере, служит обоснованием важности проведения исследований популяционной изменчивости животных, и в частности птиц.

Цель нашей работы — анализ изменчивости ямальской и таймырской популяций турухтана по некоторым морфологическим признакам. Мы имели в виду, что полученные данные помогут расшифровать конкретную роль отдельных генотипов в приспособлении популяций к определенным условиям среды. Путь решения этого вопроса может быть таков: установление корреляции между генетически детерминированными признаками (тип окраски, отдельные ее элементы) и морфофизиологическими показателями с параллельным проведением феноанализа популяций, обитающих в разных условиях среды. Анализ соотношений окрасочных признаков (генетических маркеров) в различных популяциях с учетом указанной корреляции позволит не только составить представление о генетической структуре изучаемых групп животных, но и поможет установить причины формирования этой структуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выбранный нами объект исследований — турухтан (*Philomachus pugnax* L.) очень удобен для анализа внутривидового полиморфизма. Трудно подобрать другой вид, для которого была бы характерна столь высокая индивидуальная изменчивость самцов по окраске в брачный период. Весной перья брачного наряда покрывают голову, спину и бока птиц. К концу периода размножения самцы теряют свой пестрый наряд и по расцветке оперения становятся похожими на самок.

Исключительно разнообразная гамма цветов брачного оперения турухтанов сочетается с различной окраской ног (желтой, оранжевой, грязно-зеленой) и выростов кожи около клюва — «бородавок» (коричнево-красной, желтой). Создается впечатление, что мы имеем в данном случае пример безграничной личной изменчивости окраски оперения. Однако есть работы, показывающие, что нет достаточных оснований считать эту изменчивость модификационной. Согласно данным Монтегю, Баррета, оди и тот же самец из года в год надевает совершенно одинаковый брачный наряд (цитировано по Ферри, 1939). Об этом говорят и данные Г. И. Дергунова (1925). Сказанное дает нам известное право рассматривать отдельные элементы окраски брачного наряда турухтана в качестве генетических маркеров. К сожалению, число видов птиц, окраска которых позволяла бы изучать генетическую структуру их популяций, ограничено. Это связано с тем, что во многих (если не в большинстве) случаях генетическая разнородность природных популяций маскируется фенотипической однородностью.

Ряд крупных орнитологов (Dementieff, 1933; Промтов, 1934; Дементьев, 1936; Котс, 1937) высказывали мысль, что анализ конкретных механизмов, лежащих в основе внутривидовой изменчивости, не может быть плодотворен без привлечения генетических методов исследования. Однако внедрение этих методов при изучении природных популяций высших позвоночных животных связано со значительными трудностями. Не случайно, что метод гибридологического анализа широко и успешно применялся лишь при исследовании полиморфизма у насекомых, моллюсков и отчасти рыб (Лусис, 1928, 1932; Дубинин и др., 1937; Берг, 1944, 1961; Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, Циммерман, 1965; Zulueta, 1925; Nabours, 1929, 1930; Timofeeff-Ressovsky, 1932, 1940; Goldschmidt, 1932, 1934, 1937; Dobzhansky, 1933; Kühn, 1937; Gordon, 1947; Komai, Chino, Hosino, 1950; Komai, Hosino, 1951; Komai, Emura, 1955; Sheppard, 1951, 1952; Cain, King, Sheppard, 1960, и др.). Работ, выполненных

в этом плане на высших животных, значительно меньше (Ильина, 1934; Sumner, 1930, 1932; Dice, 1940; Blair, 1947). Тем не менее использование генетических методов для решения ряда проблем внутривидовой изменчивости возможно. Как отмечал Л. В. Ферри (1939), не следует в этом случае ограничивать себя в понимании методов генетики лишь одним гибридологическим анализом. Обращаясь к литературным данным, мы опять убеждаемся, что исследования полиморфизма природных популяций без привлечения экспериментально-генетических методов проводились главным образом на насекомых (Лусис, 1961; Береговой, 1966; Береговой, Новоженев, 1967; Crampton, 1916—1932; Eller, 1939, Reinig, 1939; Halkka, 1962 а, б; Owen, Wiegert, 1962, и др.).

Первые попытки изучения некоторых аспектов внутривидовой изменчивости птиц с чисто генетической точки зрения (без проведения скрещиваний) были сделаны В. А. Хахловым (1926) и А. Ф. Котсом (1937).

Первый пришел к выводу, что полиморфизм олянок (*Cinclus cinclus* L.) является результатом расщепления по ряду основных генов окраски. Вторым проанализировал большую серию хроматических аберраций тетеревов (*Lyrurus tetrix* L.), которые он рассматривает как результат генных мутаций. К этому циклу исследований следует отнести работы Майра (Mayr, 1926) по канареечному выюрку, Майзе (Meise, 1928, 1936) по вороне и воробью, Штегмана, Штреземана и Тимофеева-Ресовского (Stegmann, 1934; Stresemann, Timofeeff-Ressovsky, 1947) по чайкам.

Некоторые закономерности внутривидовой изменчивости интересующего нас вида — *Philomachus pugnax* L. — наиболее подробно изучены Л. В. Ферри (1939), который попытался привести в систему весь «хаос» окрасок, рисунков и их сочетаний и вскрыть природу чрезвычайно высокой изменчивости окраски турухтана. В качестве рабочей гипотезы он высказал мысль, что сложный полиморфизм брачного наряда самцов турухтана должен определяться свободным комбинированием ограниченного количества генов окраски¹. Для проверки своего предположения этот автор из всего сложного комплекса окраски брачного наряда турухтана выделил несколько альтернативных признаков и доказал, что они встречаются у одной особи. Кроме того, им было установлено, что в большинстве случаев окрасочные признаки разных пар могут независимо комбинироваться². Л. В. Ферри выделено семь пар несомненно альтернативных признаков окраски оперения: 1) серебристая — золотистая; 2) частичный меланизм — отсутствие его; 3) ослабитель пигмента у меланистов — отсутствие ослабителя; 4) черный воротник — не черный; 5) сплошная окраска — пегость; 6) темно-золотистая окраска — светло-золотистая; 7) пестрая окраска головы и «ушей» (удлиненных затылочных перьев) — сплошная одноцветная. Признаки каждой из этих пар ведут себя как признаки, определяемые аллеломорфными генами.

В данной работе мы не ставили перед собой цели дать анализ нашего материала в этом же плане. Был лишь принят за основу принцип выделения признаков окраски, которого придерживался Л. В. Ферри. Наиболее полно нам удалось изучить частоту встречаемости шести признаков (трех пар) окраски у двух популяций турухтана. Остановимся подробнее на их описании.

¹ Л. В. Ферри проводит в этом случае известную аналогию с домашней курицей, генетика которой хорошо изучена (окраска курицы определяется независимым сочетанием приблизительно 20 пар наследственных задатков).

² Как и следовало ожидать, не все признаки сочетаются вполне независимо. В ряде случаев выявляются различные формы взаимодействия между ними.

Серебристая окраска оперения (S) и альтернативная ей золотистая³ (s). Ни Л. В. Ферри, ни нам не приходилось встречать самца, в окраске которого сочетались бы эти признаки. У золотистых турухтанов все участки оперения брачного наряда (на голове, воротнике и «ушах»), не занятые черным пигментом, окрашены в желтый или рыжий цвет. У серебристых — они бледно-сероватого оттенка, однородного у всех птиц (на сером фоне очень часто выделяются мелкие темные точки). Золотистая окраска варьирует от светло-желтой до темно-рыжей. Серебристая и золотистая окраска оперения турухтанов напоминает окраску некоторых пород кур (гамбургских, бентамских, павловских и др.). Различия между золотистыми и серебристыми разновидностями этих пород обусловлены локализованной в половой хромосоме парой генов (доминирует серебристая окраска — Punnet, 1923). У золотистых кур фон, на котором выступает тот или иной черный рисунок, рыжий, у серебристых — бледно-серый. Большое сходство между серебристой и золотистой окрасками кур и турухтанов позволили Л. В. Ферри высказать предположение, что у турухтана наблюдаются те же генетические отношения, что и у кур.

Частичный меланизм (B) — отсутствие его (b). Птицы, обладающие фактором B, имеют черную меланистическую окраску брачного оперения с зелено-фиолетовым металлическим блеском. Однако этот признак очень редко проявляется столь полно. Нами обработано более 700 экземпляров самцов турухтана, и лишь один из них имел сплошь черную спину, голову, «уши» и воротник. Л. В. Ферри изучено 486 музейных экземпляров птиц, и только один турухтан среди них оказался полным меланистом (сборы Doller, 1886 г., Якутск, Зоологический музей Академии наук СССР).

Обычно мы встречали лишь частичное проявление меланизма. В оперении турухтанов остаются участки, не занятые черным пигментом. У серебристых птиц эти места бледно-серые, у золотистых — желтые или рыжие. Развитие черного пигмента у меланистов может подавляться действием особого фактора C — ослабителя черного пигмента (Ферри, 1939). Действие его заключается в превращении черного пигмента воротника (эумеланина) в рыжий пигмент (феомеланин). На другие участки оперения (спина, «уши», голова) ослабитель действует редко. Следует отметить, что фактор C контролирует окраску исключительно наружной части пера. Поэтому меланиста с рыжим воротником легко отличить по черным или темно-серым основаниям перьев и темной пуховой зоне оперения груди. У немеланистов (b) голова, «уши» и спина не бывают черного цвета. Они в большинстве случаев пестрые — куропатчатые. О воротнике этого сказать нельзя, так как он может быть и черным в зависимости от наличия особого фактора, который Ферри обозначает буквой T. Черные участки оперения у немеланистов без яркого металлического блеска. У ряда видов животных меланизм является доминирующим признаком. Это дает основание предполагать, что и у турухтана фактор B доминантный. Косвенным подтверждением сказанному могут служить следующие данные. В коллекциях, просмотренных Л. В. Ферри, и в наших сборах довольно часто встречались турухтаны с буро-черной спиной (черный рисунок на буром фоне). Наличие такой окраски оперения птиц можно объяснить неполным доминированием фактора B (в гетерозиготном состоянии признак выражен менее резко).

Сплошная окраска (A) — пегость (a). Вслед за Л. В. Ферри (1939) пегостью мы считаем наличие в оперении чисто-белых (не пигментированных) участков. Размеры пегин сильно варьируют: от сплошь белых

³ Поскольку скрещивание турухтанов не проводилось, нельзя определенно сказать, какой из этих двух признаков доминантный. Поэтому в буквенные обозначения мы не вкладываем представления о доминантности и рецессивности.

головы, «ушей» и воротника до отдельных белых перьев. Пегость обнаруживается исключительно на перьях брачного наряда. На других участках оперения самцов (крыльях, боках тела) и самок этот признак не развивается. По аналогии с наследованием пегости у других животных, Л. В. Ферри рассматривает этот признак у турухтана как рецессивный.

Таблица 1

Нам удалось проследить изменчивость ямальской и таймырской популяций турухтана по перечисленным трем парам признаков окраски и общему весу тела птиц. Об объеме материала, которым мы располагали при проведении этой работы, можно судить по данным табл. 1. За три полевых сезона собрана уникальная коллекция тушек самцов турухтанов (в брачном наряде) из 732 экземпляров, которая хранится в музее Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР.

Год	Количество исследованных турухтанов, шт.	
	Ямал* (с 1 по 20 июня)	Таймыр** (с 9 по 15 июня)
1965	87	—
1966	219	—
1967	176	250

* Сборы материала проводились в районе пос. Яр-Сале.
** Все турухтаны добыты около ст. Тундра (в 20 км восточнее пос. Дулинка).

В результате предварительной обработки материала мы получили возможность судить о хронографической, географической изменчивости популяций турухтана с поюв Ямал и Таймыр по ряду признаков окраски и о зависимости между некоторыми окрасочными и морфофизиологическими показателями.

Хронографическая изменчивость. Изменчивость частоты встречаемости различных окрасочных признаков по годам прослежена лишь у турухтанов ямальской популяции. Данные табл. 2 показывают, что частота встречаемости признака серебристой окраски за три года колебалась от 20% в 1965 г. до 30,7% в 1967 г. (небольшие различия по годам статистически не достоверны). Концентрация признака золотистой окраски (аль-

Таблица 2
Наблюдаемые частоты признаков серебристой (S) и золотистой (s) окраски среди самцов турухтана по годам (Южный Ямал)

Признак	Количество	
	шт.	%
1965		
S . . .	17	20,0±3,7
s	68	80,0±3,7
Всего . .	85	100,0
1966		
S . . .	60	27,0±3,0
s . . .	162	73,0±3,0
Всего . .	222	100,0
1967		
S . . .	54	30,7±3,5
s	122	69,3±3,5
Всего . .	176	100,0

Таблица 3
Наблюдаемые частоты признаков B и b (меланизм — отсутствие его) среди самцов турухтана по годам (Южный Ямал)

Признак	Количество	
	шт.	%
1965		
B . . .	40	46,5±5,4
b . . .	46	53,5±5,4
Всего . .	86	100,0
1966		
B . . .	102	46,5±3,4
b . . .	117	53,5±3,4
Всего . .	219	100,0
1967		
B . . .	108	61,0±3,7
b . . .	68	39,0±3,7
Всего . .	176	100,0

тернативной серебристой окраске) среди самцов турухтана с Южного Ямала изменялась от 80 до 69,3%. В данном случае мы можем говорить об отсутствии хронографической изменчивости ямальской популяции турухтанов по частоте встречаемости признаков золотистой (s) и серебристой (S) окрасок.

Иная картина наблюдается, когда рассматривается в этом плане другая пара признаков окраски — В и в. Если различия по концентрации признака меланизма в 1965 и 1966 гг. не наблюдалось, то в 1967 г. количество меланистов в популяции возросло до 61,0% (табл. 3).

Хронографическая изменчивость ямальской популяции турухтана обнаруживается и по частоте встречаемости признаков сплошной окраски и пегости (А и а). Сравнение данных, полученных за два года, указывает, что в 1967 г. по отношению к 1966 г. количество турухтанов, обладающих признаком пегости, заметно уменьшилось (разница в процентах близка к достоверной — табл. 4).

Таблица 4

Наблюдаемые частоты признаков А и а (сплошная окраска — пегость) среди самцов турухтана по годам (Южный Ямал)

Признак	Количество	
	шт.	%
1966		
А . . .	153	68,6±3,1
а . . .	70	31,4±3,1
Всего . . .	223	100,0
1967		
А . . .	139	79,0±3,1
а . . .	37	21,0±3,1
Всего . . .	176	100,0

ямальской и таймырской популяций турухтана по сборам 1967 г. вполне определенно можно говорить о существенном их отличии по частоте встречаемости признаков В и в. В то же время при анализе аналогичного материала 1966 и 1967 гг. напрашивается противоположный вывод (см. рисунок, II). Сказанное справедливо и в отношении географической изменчивости популяций турухтанов по частоте встречаемости признаков пегости и сплошной окраски (см. рисунок, III).

Зависимость окрасочных и морфофизиологических признаков. Нами изучен комплекс морфофизиологических признаков турухтанов (относительный вес сердца, печени, почки, надпочечников и ряда других органов). Но в данной статье обсуждены лишь связи окрасочных признаков с общим весом тела (по внутренним органам материал обработан еще не полностью).

Законы аллометрического роста (Huxley, 1927, 1929, и др.) свидетельствуют, что при увеличении тела животного в результате различной скорости роста отдельных его частей нарушаются некоторые пропорции. Кроме того, общие размеры тела определяют ряд морфологических особенностей животных. Все это показывает, что вес тела — очень важный морфофизиологический показатель.

Из данных табл. 5 видно, что золотистые и серебристые турухтаны с Ямала и Таймыра не отличаются по общему весу тела. В то же время

Географическая изменчивость. В 1965 г. нами собрано только 85 турухтанов. Из-за ограниченности материала данные этого года не принимались во внимание при анализе географической изменчивости популяций турухтана. Сопоставление частоты встречаемости признаков серебристой и золотистой окрасок у ямальской и таймырской популяций свидетельствует о неизменности этого показателя (см. рисунок, I).

Анализируя данные по другим парам альтернативных признаков окраски (А, а; В, в), мы пришли к различным выводам в зависимости от того, материалы какого года брали для сравнения. При сопоставлении

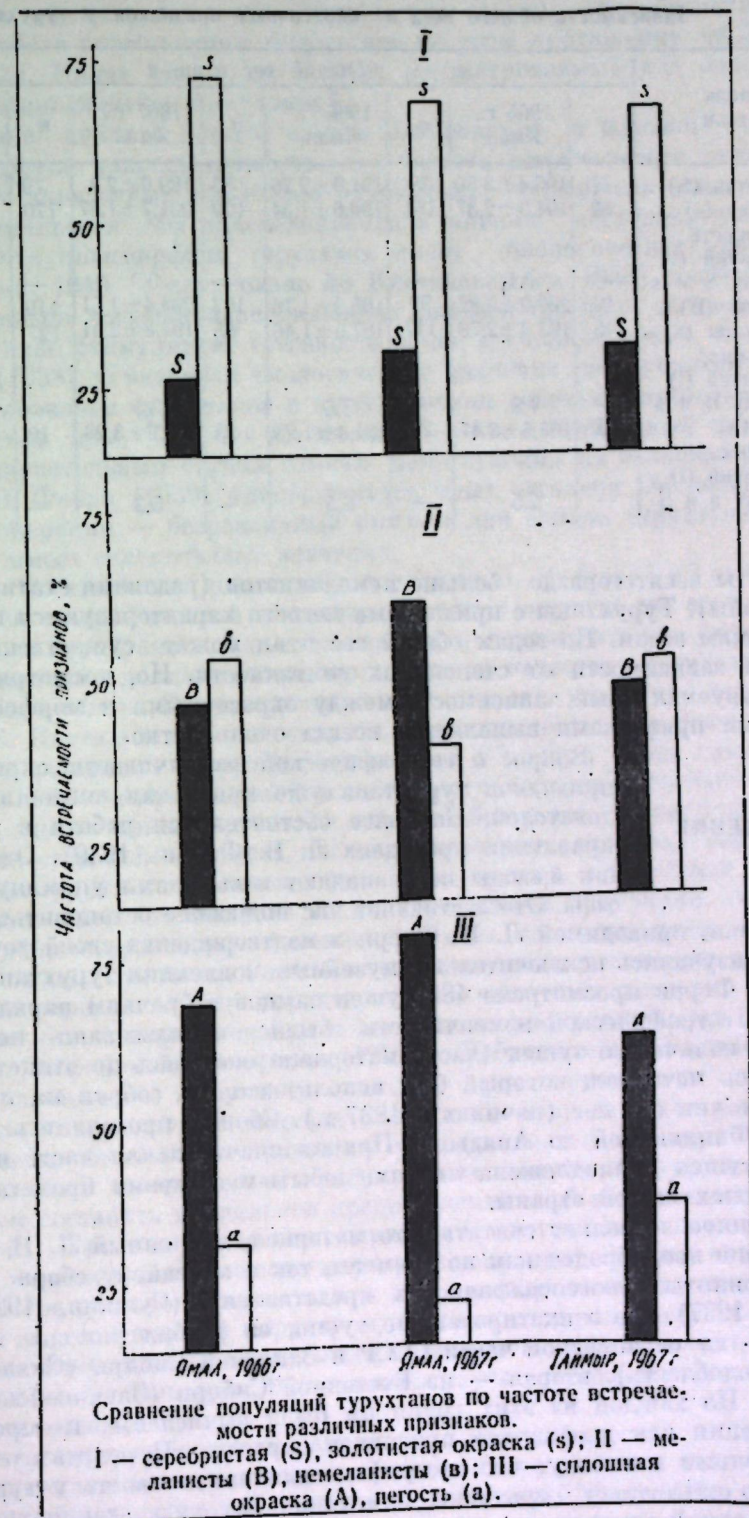


Таблица 5

Зависимость общего веса и окрасочных признаков у турухтанов

Признак окраски	Общий вес птиц, г							
	n	1965 г., Ямал	n	1966 г., Ямал	n	1967 г., Ямал	n	1967 г., Таймыр
Серебристая (S)	17	195,4±3,50	59	191,9±2,26	53	199,0±2,4	79	187,4±1,87
Золотистая (s)	69	194,9±2,37	161	190,6±1,34	120	201,7±1,57	170	189,5±1,28
Достоверность различий (t) между S и s	—	0,1	—	0,5	—	0,9	—	0,9
Меланисты (B)	40	200,0±2,82	99	195,3±1,76	107	204,4±1,51	119	192,8±1,36
Немеланисты (b)	46	193,0±2,78	117	187,0±1,46	65	194,8±2,31	127	185,2±1,56
Достоверность различий (t) между B и b	—	1,8	—	3,6	—	3,5	—	3,6
Пегость (a)	23	187,5±3,47	27	181,4±1,23	28	185,2±3,28	19	169,1±2,86
Достоверность различий (t) между a и B	—	2,5	—	6,5	—	5,3	—	7,49

меланисты весят гораздо больше немеланистов (различия статистически достоверны). Турухтаны с признаками пегости характеризуются наименьшим общим весом. По годам общий вес птиц может существенно изменяться в зависимости от степени их упитанности. Но, несмотря на это, констатируемая нами зависимость между окрасочными и морфофизиологическими признаками выявляется всегда очень четко.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вопрос о географической изменчивости окрасочных признаков турухтана уже привлекал внимание исследователей. Наиболее обстоятельная работа в этом направлении проведена Л. В. Ферри (1939). Однако наши выводы не совпадают с выводами упомянутого автора. Это заставляет нас подробнее остановиться на аргументации, приводимой Л. В. Ферри в подтверждение своей точки зрения. Им изучались исключительно музейные коллекции турухтанов. Всего Л. В. Ферри просмотрено 486 тушек самцов в брачном наряде. Для анализа географической изменчивости было использовано несколько меньшее количество тушек (часть материала оказалась не этикетированной). Весь материал, который был использован им, собран на протяжении более чем ста лет (начиная с 1837 г.). Сборы проводились от границы с Финляндией до Анадыря. Причем значительная часть просмотренных тушек принадлежала птицам, добытым во время пролета в южных районах нашей страны.

Сказанное позволяет считать, что материал, изученный Л. В. Ферри, был крайне неоднороден как по времени, так и по району сбора. Исходя из общепринятых зоогеографических представлений (Сушкин, 1925; Деметьев, 1937), все этикетированные тушки он разбил на две группы: первая — из европейской части СССР и Западной Сибири (Скандинаво-Обская подобласть), вторая — из Восточной Сибири (Заенисейская подобласть). По каждой из этих групп им были вычислены в процентах концентрации для двенадцати признаков окраски. В результате Л. В. Ферри пришел к выводу, что географическая изменчивость у турухтана полностью отсутствует (признаки, имеющие высокую концентрацию в пределах одной группы, так же широко распространены и в другой;

имеющие место колебания концентраций носят случайный характер). Это, по его мнению, возможно лишь в том случае, если обеспечивается полная свобода скрещивания турухтанов на всем протяжении их обширного ареала. Иначе говоря, он считает рассматриваемый вид одной свободно скрещивающейся популяцией.

На основе анализа нашего вполне однородного и довольно обширного материала удалось показать, что частота встречаемости некоторых изученных окрасочных признаков турухтана подвержена географической изменчивости. Мы присоединяемся к мнению исследователей, считающих, что полиморфизм турухтана имеет биологическое значение. Форд (Ford, 1940 — цитировано по Кистяковскому, 1958) допускал, что исключительно высокая вариабильность окрасок брачного оперения самцов этих птиц стимулирует готовность самок к спариванию. А. Б. Кистяковский (1958) усматривал биологическое значение разнообразия окрасочных признаков турухтанов в кумулятивном действии комплекса окрасок стал или тока. Ток, по его мнению, — это своеобразный разноцветный опознавательный сигнал самкам, действующий на большие расстояния. Л. В. Ферри (1939) придерживался иных взглядов. Он полагал, что окраска оперения — безразличный признак для самцов турухтанов и поэтому не имеет селективного значения.

А. Б. Кистяковский рассматривал данные Л. В. Ферри об отсутствии какой-либо географической локализации типов окраски на всем обширном ареале турухтана в качестве хорошего подтверждения своей гипотезы о значении полиморфизма этого вида в качестве опознавательного сигнала для самок. Не оспаривая справедливости указанной точки зрения А. Б. Кистяковского, мы считаем, что опознавательное значение разнообразия расцветок токующих турухтанов в полной мере сохраняется и при наличии географической изменчивости частоты встречаемости отдельных элементарных признаков окраски брачного оперения самцов. Географическая изменчивость частоты встречаемости ряда окрасочных признаков турухтана, установленная нами, меняет, в известной степени, лишь процентное соотношение их концентраций в популяции, отнюдь не снижая общего разнообразия цветовой гаммы токующих птиц.

В последнее время становится очевидным, что привлечение динамики комплекса признаков для характеристики животных позволит с новых теоретических позиций подойти к анализу межпопуляционных различий (Шварц, Добринский, Топоркова, 1965; Добринский, Бирлов, 1967). Наши данные по турухтану лишь раз указывают на необходимость динамического подхода к решению вопроса о географической изменчивости окрасочных признаков птиц (не зная закономерностей хронографической изменчивости сравниваемых популяций турухтанов, мы не можем составить правильное представление и об изменчивости географической). Так как окрасочные признаки турухтанов рассматриваются нами в качестве генетических маркеров популяций, то все сказанное в равной мере должно учитываться и при анализе географической изменчивости их генетической структуры. Сопоставляя различные популяции по их генетической структуре, необходимо иметь полное представление о динамике этой структуры. В противном случае всегда есть риск сделать неверные выводы.

При рассмотрении наших данных по хронографической и географической изменчивости окрасочных признаков обследованных популяций турухтанов обращает на себя внимание следующий факт. Обе указанные формы изменчивости характерны лишь для признаков окраски, которые четко коррелированы с морфофизиологическими показателями, в част-

⁴ Свои выводы он не подтверждает статистической обработкой материала.

ности с общим весом тела птиц. Это дает известное основание считать перестройку генетической структуры популяции во времени и пространстве как один из ее приспособительных механизмов к изменяющимся условиям среды. Мы пока не имеем возможности установить конкретно, изменение каких факторов среды ведет к перестройке популяций по соотношению различных генотипов. Однако намеченный нами путь позволяет надеяться на положительное разрешение этого вопроса в будущем.

РЕЗЮМЕ

1. Между некоторыми окрасочными признаками брачного наряда самцов турухтанов и общим весом тела наблюдается очень четкая зависимость (меланисты — самые крупные птицы, а признаками пегости обладают наиболее мелкие).

2. Генетическая структура изученных нами популяций турухтанов подвержена хронографической и географической изменчивости.

3. Хронографическая и географическая изменчивость окрасочных признаков (генетических маркеров) самцов турухтана характерна лишь для тех из них, которые обнаруживают корреляцию с морфофизиологическими показателями. Это дает основание предполагать, что перестройка генетической структуры популяций во времени и пространстве — один из механизмов их приспособлений к изменяющимся условиям среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Р. Л. Генетический анализ популяций *Drosophila melanogaster* Дилижана (Армянская ССР). — Изв. АН СССР, отд. биол. наук, 1944, № 1.
- Берг Р. Л. Мутация «желтая» (yellow) в популяции *Drosophila melanogaster* г. Умани. — Вести. Ленингр. гос. ун-та, 1961, № 3.
- Береговой В. Е. Изменчивость природных популяций пенницы обыкновенной. — Генетика, 1966, № 11.
- Береговой В. Е., Новоженев Ю. И. Элементарные популяции полиморфных видов и их границы. — Тр. МОИП, 1967, т. 25.
- Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 29.
- Дементьев Г. П. К вопросу о границах основных систематических категорий. — Зоол. ж., 1936, т. 15, вып. 1.
- Дементьев Г. П. Опыт анализа основных элементов фауны восточной Палеарктики. — Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. М., Изд-во АН СССР, 1937.
- Дергунов Г. И. О возрастной изменчивости окраски брачного наряда самцов турухтана. — Листки биостанции юных натуралистов им. Тимирязева, 1925, № 16.
- Добринский Л. Н., Бирлов Р. И. Географическая изменчивость полового диморфизма птиц по морфологическим признакам. — Материалы III Всесоюзного совещания по экологической физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск, 1967 (СО АН СССР).
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д., Гептнер М. А., Демидова З. А. Аберративный полиморфизм у *Drosophila*. — Биол. ж., 1937, т. 6, вып. 2.
- Ильина Е. Д. Исследование основной окраски у лисиц. — Зоол. ж., 1934, т. 13, вып. 4.
- Кистяковский А. Б. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Изд-во Киев. гос. ун-та, 1958.
- Котс А. Ф. О гомологических рядах в окраске оперения Tetraonidae Phasianidae. — Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. М., Изд-во АН СССР, 1937.
- Лусис Я. Я. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок — *Adalia bipunctata* L. Ad. decempunctata L. — Изв. Бюро генет., 1928, № 6.
- Лусис Я. Я. Анализ явления доминирования при наследовании рисунка элитр и переднеспинки у *Adalia bipunctata* L. — Тр. Лаб. генет., 1932, № 9.
- Лусис Я. Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной коровки — *Adalia bipunctata* L. — Latvijas entomologs. Riga, 1961, № 4.
- Промптов А. Н. Об экологических факторах изоляции у птиц. — Зоол. ж., 1934, т. 13, вып. 4.

- Сушкин П. П. Зоологические области средней Сибири. — Бюлл. МОИП, 1925, т. 31.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. — Бот. ж., 1958, т. 43, № 3.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Циммерман И. К. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrysomelina* F. (Coleoptera, Coccinellidae). — Радиационная цитогенетика и эволюция. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 44.
- Ферри Л. В. Анализ полиморфизма самцов турухтана *Philomachus pugnax* L. — Тр. Томск. мед. ин-та, 1939, т. 11.
- Хаклов В. А. Палеарктическая оляпка (*Cinclus*) в связи с промежуточными формами. — Изв. Томск. ун-та, 1926, т. 3.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Ж. эксперим. биол., серия А, 1926, т. 2, вып. 1.
- Четвериков С. С. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы. — Труды III Всесоюзного съезда зоологов, энтомологов и гистологов. Л., 1928.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1946.
- Шварц С. С., Добринский Л. Н., Топоркова Л. Я. Динамическая характеристика морфологических особенностей животных. — Бюлл. МОИП, 1965, т. 5.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. — Зоол. ж., 1963, т. 12, вып. 3.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи. — Ж. общ. биол., 1965, т. 26, № 5.
- Blair W. F. Estimated frequencies of the buff and gray genes (G, g) in adjacent populations of deer-mice (*Peromyscus maniculatus* Blandus) living on soils of different colors. — Ann. Arbor Michigan, 1947, № 36 (University of Michigan).
- Cain A. J., King M. B., Sheppard P. M. New data on the genetics of polymorphism in the snail *Cepaea nemoralis* L. — Reprint from Genetics, 1960, vol. 45, № 4.
- Crampton H. E. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*. Pt. 1 a. 2. Carn. Inst. Wash. Publ. 288, 410, 1916—1932.
- Dementieff G. P. De la variabilite geographique de la *Hulott Strix aluc* L. dan le parties orientales de la region palearctique. — Alauda., 1933, vol. 3.
- Dobzhansky T. Geographical variation in lady-beetles. — Amer. Natural., 1933, vol. 67, № 709.
- Dobzhansky T. Genetics and the origin of species. N. Y., 1951.
- Dice L. R. Ecologic and genetic variability within species of *Peromyscus*. — Amer. Natural., 1940, vol. 74.
- Eiler K. Versuch einer historischen und geographischen Analyse zur Rassen und Artbildung. — Z. Ind. Abst. Vererb., 1939, Bd 77.
- Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- Goldschmidt R. Genetik der geographischen Variationen. — Proc. 6. Int. Congr. Genet., 1, 1932.
- Goldschmidt R. Limantria. — Bibl. genetica, 1934, vol. 2.
- Goldschmidt R. Cynips and Limantria. — Amer. Natural., 1937, vol. 71.
- Gordon M. Speciation in fishes. — Adv. in genet., N. Y., 1947, vol. 1.
- Halkka O. Equilibrium populations of *Philaenus spumarius* L. — Nature, 1962 a, vol. 193, № 93.
- Halkka O. Polymorphism in populations of *Philaenus spumarius* close to equilibrium. — Ann. Acad. Sci. Fennicae, 1962 6, vol. 59, № 1.
- Huxley J. S. Further work in heterogenic growth. — Biol. Zbl., 1927, Bd 47.
- Huxley J. S. Growth gradients and the development of animal form. — Nature, 1929, vol. 5.
- Huxley J. S. Evolution. The modern synthesis. London, 1945.
- Komai T., Chino M., Hosino J. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle. Harmonia, 1. Geographic and temporal variations in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridge. — Genetics, 1950, vol. 35.
- Komai T., Hosino J. Contribution to the evolutionary genetics of the ladybeetle. Harmonia, 2. Microgeographic variations. — Genetics, 1951, vol. 36.
- Komai T., Emura S. A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similis*. — Reprinted from Evol., 1955, vol. 10, № 4.

- Kühn A. Entwicklungs physiologisch-genetische Ergebnisse an *Ephesia* L. ind Abst.—Vererb., 1937, vol. 74.
- Lewontin R. C. Contr. 18 Int. Cong. Zool., 6. Washington, 1963.
- Meise W. Die Verbreitung der Aaskrahe.—J. Ornithol., 1928, Bd 76.
- Meise W. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus und Weidensperlinge.—J. Ornithol., 1936, Bd 84.
- Mayr E. Die Ausbreitung des Girlitz.—J. Ornithol., 1926, Bd 74.
- Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, Mass., 1963.
- Nabours A. F. The genetics of the Tetrigidae.—Bibl. Genet., 1929, № 5.
- Nabours A. F. Mutations an allelomorphism in the grouselocusts (Tetrigidae orthoptera).—Proc. Nat. Acad. Sci., 1930.
- Owen D. F., Wiegert R. G. Balanced polymorphism in the meadow spittlebug *Philaenus spumarius*.—Amer. Natural., 1962, vol. 96, №391
- Punnett F. W. Heredity in Poultry. London, 1923.
- Reinig W. F. Evolutionsmechanismen erläutert an Hummeln. Verh. D. Zool. Ges., Rostock, 1939.
- Sumner F. B. Genetic and distributionay studies of three subspecies of *Peromyscus*.—J. Genet., 1930, № 23.
- Sumner F. B. Genetic distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*).—Bibl. Genet., 1932, № 9.
- Sheppard P. M. Fluctuation in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*.—Heredity, 1951, vol. 5.
- Sheppard P. M. Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*.—Heredity, 1952, vol. 6.
- Stresemann E., Timofeeff-Ressovsky N. W. Artentstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus*—*cachinans*—*fuscus*.—Biol. Zbl., 1947, № 66.
- Stegmann B. K. Über die Formen der grossen Möven und ihre gegenseitigen Beziehungen.—J. Ornithol., 1934, Bd 82.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Verschiedenheit der normalen Allele der white Serie in zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*.—Biol. Zbl., 1932, № 52.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*.—Biol. Zbl., 1940, № 60.
- Zulueta N. S. La herencia ligada al sexo on el coleoptero *Phytodecta variabilis* «EOS».—Rev. Espan. do Entom., 1925, № 1.

L. N. DOBRINSKY

THE ANALYSIS OF THE VARIATIONS IN THE POPULATIONS OF RUFF (*PHILOMACHUS PUGNAX* L.)

SUMMARY

It was studied the variations of color characters (genetic markers) and morphophysiological characters of the Ruffs from Jamal and Taimir. The material consists out of 700 specimens (the skins are in the science museum of the Institute of Plants and Animals ecology).

It was found that some color characters of nuptial plumage of males are close linked with the body weight (black ruffs are heaviest, and the spotted ones are lighter). It is shown, that the genetical structure of the ruffs populations varies chronographically and geographically. The both forms of variation are linked only with those characters, which show the korrelations with the morphophysiological indices. This fact is considered as evidence that reorganization of the genetical structure of populations in time and space is one of the ways of the adaptation to environment.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 71

Труды Института экологии растений и животных

1969

УДК 598.2:591.5

П. В. ТЕРЕНТЬЕВ

СТЕПЕНЬ ОСЕДЛОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ПТИЦ

ЦЕЛЬ, МАТЕРИАЛ И МЕТОД

В предшествующей работе (Терентьев, 1966) показано, что ряд признаков птиц (сороки, ворона, домового воробья и рябчика) изменяется клинально и связан либо с географическими координатами, либо с климатической температурой. Однако это относится только к оседлым птицам, на которых местный климат и другие условия, естественно, должны действовать особенно сильно. В какой мере сказываются эти обстоятельства на птицах перелетных? Не претендуя на окончательное и всестороннее решение вопроса, хочу наметить контуры ответа.

Деление птиц на оседлых и перелетных, строго говоря, условно, ибо между этими крайними случаями наблюдаются многочисленные переходы. В качестве примеров таковых я взял чечетку, большую синицу и полевого жаворонка. О сороке М. А. Мензбир (1895, т. 2, стр. 484) пишет, что она «...почти повсюду может назваться оседлой или самое большее—кочевой». Л. А. Портенко (1954, стр. 73) добавляет: «Оседла далеко не повсеместно и в Приуралье совершает регулярные кочевки». А. К. Рустамов («Птицы Советского Союза», 1954, стр. 54) констатирует: «Сорока на всем протяжении своего ареала — оседлая, но местами из северных районов на зиму откочевывает к югу. В остальных участках ареала самое многое совершают лишь очень небольшие кочевки местного значения». Сходную характеристику дают и ворону: «...является оседлой птицей почти по всей Европейской России» (Мензбир, 1895, т. 2, стр. 457), «хотя предпринимает кочевки в поисках пищи, тем не менее даже на о. Врангеля может быть оседлым» (Портенко, 1954, стр. 77). Только А. К. Рустамов полагает, что «ворона нельзя назвать строго оседлой птицей» («Птицы Советского Союза», 1954, стр. 17). По поводу домового воробья читаем у М. А. Мензбира (1895, т. 2, стр. 633): «За исключением самой северной полосы занятой им области, воробей везде живет оседло». Л. А. Портенко (1960, стр. 242) делает к этому существенное дополнение: «Из северных частей ареала на холодное время года откочевывает несколько к югу (до 1000 км) или к городам...», а А. М. Судилова («Птицы Советского Союза», 1954, стр. 329) указывает: «Оседлая, частично кочующая и, быть может, даже перелетная на короткие расстояния птица». Рябчик признается оседлой птицей, совершающей в зимне-осенний период перекочевки в поисках кормов (Портенко, 1951; «Птицы Советского Союза», 1952). Однако М. А. Мензбир (1895) говорит о его «значительных перелетах». Большая синица в северной по-

лосе своего гнездовья остается на зиму лишь в очень небольшом числе, откочевывая в более южные страны (Мензбир, 1895). Л. А. Портенко (1954) называет ее «не строго оседлым видом, совершающим кочевки до 1000 км и более». Четветку он (1960) считает кочующей и неправильно перелетной птицей, а в сводке «Птицы Советского Союза» (1954, стр. 128) ей дана более подробная характеристика: «Гнездящаяся, местами оседлая (точнее — кочующая в пределах гнездового ареала) и неправильно перелетная птица. Кочевки и перелеты сильно различаются в разные годы по срокам, по количеству летящих птиц и по дальности передвижения». Это подтверждается и данными кольцевания (Лебедева и Швырева, 1966). Наконец, полевой жаворонок — типичная перелетная птица, зимующая в Южной Европе, Северной Африке и Южной Азии (Мензбир, 1895; Портенко, 1954; «Птицы Советского Союза», 1954).

Таблица 1

Количество измеренных шкурок, шт.

Вид*	Самцы	Самки
1	244	219
2	110	90
3	354	168
4	194	148
5	388	190
6	427	284
7	268	91

* Расшифровку сокращений см. в тексте.

Исходный материал измерен, по моему поручению, И. М. Колобовой в коллекциях Зоологического института АН СССР в количестве, указанном в табл. 1. Она же составила корреляционные таблицы. Ученные подвиды сороки, ворона, домового воробья и рябчика были перечислены в печати ранее (Терентьев, 1966). По большой синице использованы шкурки, определенные в коллекции как *Parus major aphrodite* Mad., *P. m. cashmirensis* Hart., *P. m. corsus* Kl., *P. m. excelsus* Buvry, *P. m. iliensis* Zar. et Bilk., *P. m. intermedius* Zar., *P. m. kansuensis* Str., *P. m. kapustini* Port., *P. m. karelini* Zar., *P. m. kurilensis* Berg., *P. m. lynesi* Hart., *P. m. mahrattarum* Hart., *P. m. major* L., *P. m. minor* Temm et Schl., *P. m. newtoni* Pr., *P. m. panderi* Zar. et Haerms, *P. m. subtibetanus* Kleinsch. et Weigold, *P. m. tibetanus* Hart., *P. m. tatibanai* Mom., *P. m. turkestanicus* Zar. et Loudon, *P. m. wladivostkensis* Kleinsch.

По четветке использованы шкурки, определенные как *Acanthis flammea flammea* (L.) и *A. f. exilipes* (Coues). По полевому жаворонку использован материал, относимый к подвидам *Alauda arvensis arvensis* L., *A. a. coelepita* Pall., *A. a. armenica* Bogd., *A. a. dulcivox* Brooks, *A. a. alticola* Sushk., *A. a. intermedia* Sw., *A. a. buxtoni* Allen, *A. a. pekinensis* Sw., *A. a. lönnbergi* Nach., *A. a. nigrescens* Kist. et Kot., *A. a. japonica* Temm. et Schl., *A. a. inconspicua* Sev. В дальнейшем я следовал совету Майра (Mayr, 1959, p. 294): «The biologist, who wants to analyze and understand the population structure of species, can do this without reference to, what one might call the curatorial category, the subspecies»¹.

Для перелетных птиц учитывались только шкурки, собранные во время гнездования. Штангенциркулем с точностью до 0,1 мм сделаны промеры

¹ «Биологи, которые хотят анализировать и понять популяционную структуру видов, могут сделать это без ссылки на то, что можно назвать спасительной категорией подвида» (анг.).

длины крыла (А), хвоста (С), клюва (по прямой — R) и цевки (Т). Из них затем строили индексы: C/A, R/A, T/A, C/R, C/T, R/T. По атласу устанавливали координаты места добычи, а затем определяли среднюю многолетнюю температуру воздуха для января и июля (Терентьев, 1946). В приводимых далее биометрических данных употреблялись следующие обозначения: М — среднее арифметическое (медия); V — коэффициент вариации, %; f — число экземпляров в каком-либо классе (частота); η — корреляционное отношение. Поскольку часто встречается половой диморфизм в абсолютных и относительных размерах, каждый пол обрабатывался отдельно. Ради сокращения в табл. 1, 2, 4, 8 виды обозначены: 1 — *Pica pica* (L.), 2 — *Corvus corax* L., 3 — *Passer domesticus* L., 4 — *Tetrastes bonasia* L., 5 — *Parus major* L., 6 — *Acanthis flammea* (L.), 7 — *Alauda arvensis* L. В проверке вычислений участвовали И. М. Колобова и Н. С. Ростова.

ЗАВИСИМОСТЬ ОТ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КООРДИНАТ

Рассмотрение связи длины крыла с географической широтой места поймки (табл. 2, I) не обнаруживает принципиальной разницы между оседлыми (первые 4 вида) и перелетными птицами. Только для четветки влияние широты нельзя признать доказанным. Во всех остальных случаях это влияние слабое, но тем неожиданнее сравнительно высокая связь для жаворонка. Линия регрессии для него

Таблица 2

Связь длины крыла с географической широтой (I) и долготой (II)

Вид	I		II	
	Пол	η	Пол	η
1	Самцы	0,2079 ± 0,0612	Самцы	0,7078 ± 0,0319
	Самки	0,2977 ± 0,0616	Самки	0,7375 ± 0,0308
2	Самцы	0,3975 ± 0,0803	Самцы	0,4907 ± 0,0731
	Самки	0,4571 ± 0,0883	Самки	0,5150 ± 0,0724
3	Самцы	0,3714 ± 0,0458	Самцы	0,3234 ± 0,0476
	Самки	0,2826 ± 0,0484	Самки	0,2328 ± 0,0730
4	Самцы	0,5561 ± 0,0496	Самцы	0,5631 ± 0,0491
	Самки	0,5227 ± 0,0597	Самки	0,4080 ± 0,0685
5	Самцы	0,5595 ± 0,0349	Самцы	0,4947 ± 0,0378
	Самки	0,4057 ± 0,0606	Самки	0,5204 ± 0,0529
6	Самцы	0,1234 ± 0,0476	Самцы	0,1302 ± 0,0476
	Самки	0,1126 ± 0,0586	Самки	0,1247 ± 0,0584
7	Самцы	0,7112 ± 0,0302	Самцы	0,6571 ± 0,0347
	Самки	0,5860 ± 0,0688	Самки	0,5044 ± 0,0782

Таблица 3

Эмпирическая регрессия длины крыла жаворонка на географическую широту и долготу

Широта, град.	Самцы		Самки		Долгота, град.	Самцы		Самки	
	М	f	М	f		М	f	М	f
35	97,73	33	92,78	18	15	115,00	20	106,67	6
45	105,86	70	101,36	33	45	112,86	56	105,67	15
55	111,82	132	106,94	31	75	101,83	60	96,15	26
65	112,27	33	106,11	9	105	109,52	73	103,75	16
					135	108,33	48	101,19	21
					165	115,91	11	110,71	7

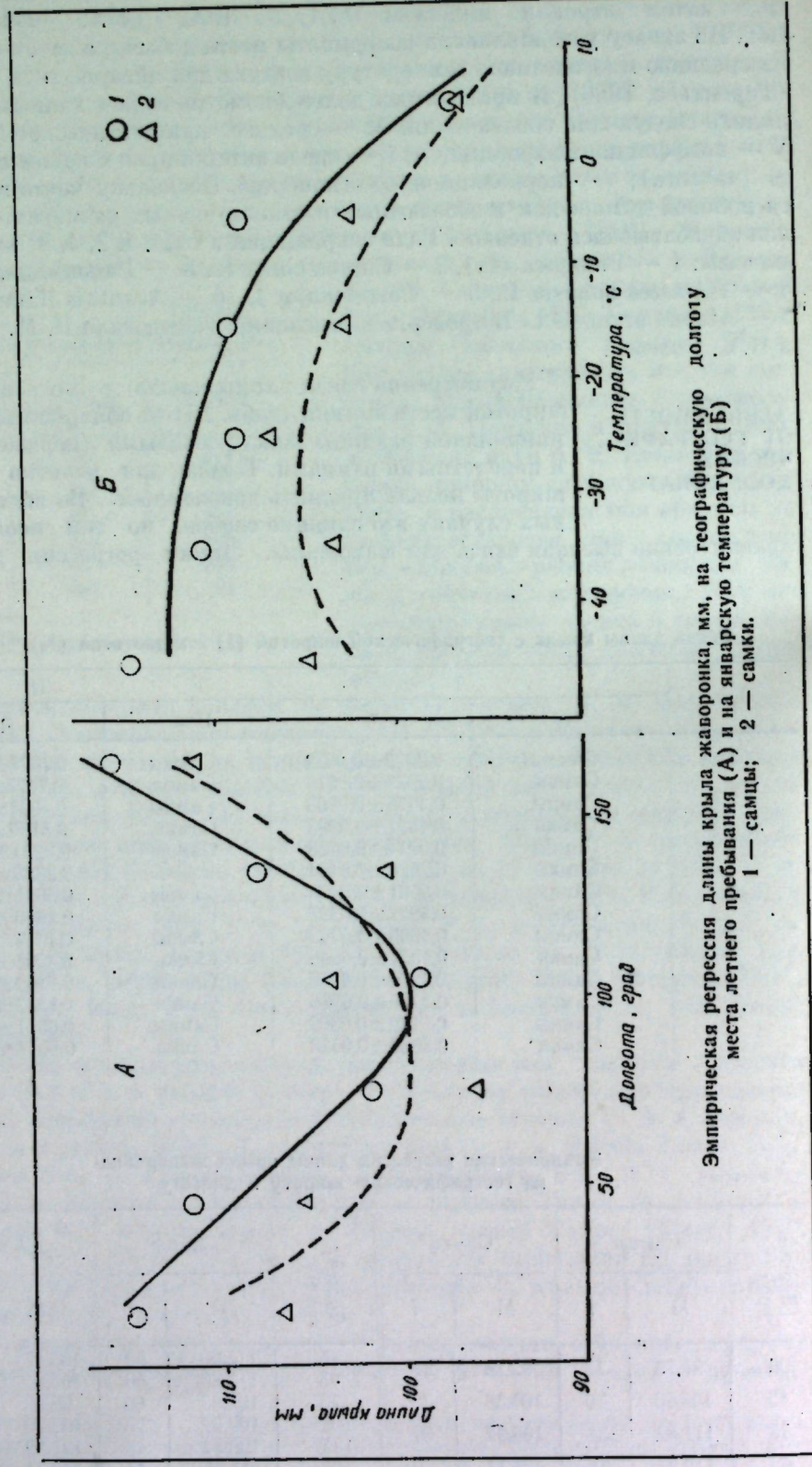


Таблица 4

Связь η с январской температурой

Вид	Пол	A	C/A	R/A	T/A	C/R	C/T	R/T
1	Самцы	$0,5729 \pm 0,0130$	$0,1969 \pm 0,0615$	$0,3206 \pm 0,0574$	$0,5211 \pm 0,0466$	$0,2287 \pm 0,0440$	$0,3216 \pm 0,0573$	$0,1019 \pm 0,0460$
	Самки	$0,4737 \pm 0,0524$	$0,2678 \pm 0,0627$	$0,4570 \pm 0,0563$	$0,6255 \pm 0,0411$		$0,1772 \pm 0,0655$	
2	Самцы	$0,3868 \pm 0,0811$	$0,1519 \pm 0,0691$	$0,1270 \pm 0,0696$	$0,4105 \pm 0,0588$	$0,0889 \pm 0,0702$	$0,3726 \pm 0,0609$	$0,4052 \pm 0,0591$
	Самки	$0,2401 \pm 0,0993$						
3	Самцы	$0,3982 \pm 0,0447$	$0,1368 \pm 0,0522$	$0,2234 \pm 0,0503$	$0,3253 \pm 0,0475$	$0,2570 \pm 0,0496$	$0,2961 \pm 0,0485$	$0,2332 \pm 0,0114$
	Самки	$0,2720 \pm 0,0714$	$0,2367 \pm 0,7028$	$0,1760 \pm 0,0748$	$0,1737 \pm 0,0748$	$0,1280 \pm 0,0759$	$0,2808 \pm 0,0711$	
4	Самцы	$0,2483 \pm 0,0672$	$0,3592 \pm 0,0656$	$0,1558 \pm 0,0533$	$0,1694 \pm 0,0731$	$0,2332 \pm 0,0712$	$0,2455 \pm 0,0708$	$0,1729 \pm 0,0524$
	Самки	$0,3892 \pm 0,0897$	$0,4588 \pm 0,0649$		$0,3980 \pm 0,0622$	$0,2638 \pm 0,0765$	$0,4165 \pm 0,0680$	
5	Самцы	$0,4200 \pm 0,0418$	$0,3432 \pm 0,0449$	$0,1805 \pm 0,0495$	$0,4316 \pm 0,0413$	$0,2462 \pm 0,0483$	$0,3150 \pm 0,0458$	$0,1200 \pm 0,0505$
	Самки	$0,3176 \pm 0,0652$	$0,4910 \pm 0,0551$	$0,2330 \pm 0,0689$	$0,2923 \pm 0,0663$	$0,3865 \pm 0,0620$	$0,4232 \pm 0,0595$	$0,2097 \pm 0,0697$
6	Самцы	$0,1941 \pm 0,0466$	$0,1802 \pm 0,0468$	$0,1424 \pm 0,0474$	$0,1645 \pm 0,0471$	$0,1590 \pm 0,0472$	$0,1496 \pm 0,0473$	$0,1159 \pm 0,0477$
	Самки	$0,3402 \pm 0,0525$	$0,3955 \pm 0,0500$	$0,2136 \pm 0,0566$	$0,3214 \pm 0,0532$	$0,2358 \pm 0,0560$	$0,2812 \pm 0,0546$	$0,2756 \pm 0,0518$
7	Самцы	$0,5421 \pm 0,0431$	$0,3351 \pm 0,0542$	$0,4193 \pm 0,0504$	$0,5484 \pm 0,0427$	$0,4201 \pm 0,0503$	$0,4756 \pm 0,0472$	$0,2766 \pm 0,0564$
	Самки	$0,3506 \pm 0,0919$	$0,1618 \pm 0,1021$	$0,4572 \pm 0,0829$	$0,4182 \pm 0,0865$	$0,3897 \pm 0,0889$	$0,4384 \pm 0,0847$	$0,3180 \pm 0,0942$

схожа с таковой воробья (Терентьев, 1966) и дает постепенный подъем (табл. 3), что заставляет предположить наличие клинальной изменчивости для летнего размещения. Ход регрессии согласуется с правилом оптимума.

Как и в случае широты, связь длины крыла с географической долготой места (табл. 2, II) не дает принципиальных отличий. У чететки эта связь опять оказывается незначительной. Наибольшего значения корреляция достигает у сороки и жаворонка. Регрессия сороки была опубликована (Терентьев, 1966), а жаворонка приводим здесь (см. табл. 3). Реакция жаворонка на долготу весьма специфична: наличие максимумов в середине европейской части СССР и в Восточной Сибири и минимума в Западной Сибири (см. рисунок, А).

Разумеется, географические координаты не действуют на организмы сами по себе, но они коррелятивно связаны со многими реальными факторами. В частности, корреляционное отношение широты к температуре местности равно $0,84 \pm 0,01$ (Терентьев, 1946).

Общезвестные климатические правила (Лукин, 1940) подчеркивают в первую очередь связь с климатической температурой как абсолютных размеров (правило Бергмана, правило оптимума), так и пропорций тела (правило Аллена, правило экстремума). Для оседлых птиц, естественно, наибольшее действие должна оказывать температура января, тогда как для перелетных она должна бы быть безразлична. Тем удивительнее фактическое положение вещей (табл. 4): подобно данным предшествующего раздела, не удается обнаружить различий между оседлыми и перелетными птицами. В частности наибольшую связь длины крыла дает не только оседлая сорока, но и наиболее перелетный жаворонек. Регрессия длины крыла на январскую температуру для сороки уже опубликована (Терентьев, 1966), для жаворонка дана в табл. 5.

Таблица 5
Эмпирическая регрессия длины крыла (А) жаворонка на температуру января (t_1)

$t_1, ^\circ\text{C}$	Самцы		Самки	
	М	f	М	f
-45	115,00	5	105,00	2
-35	111,32	19	103,67	7
-25	109,33	30	106,66	6
-15	109,51	142	103,08	47
-5	108,46	52	102,69	13
5	96,00	20	95,62	16

Таблица 6
Эмпирическая регрессия длины клюва и цевки жаворонка, деленных на длину крыла (соответственно R/A и T/A), на температуру января (t_1)

$t_1, ^\circ\text{C}$	R/A				T/A			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	М	f	М	f	М	f	М	f
-45	0,0880	5	0,1000	2	0,2220	5	0,2400	6
-35	0,0937	19	0,0964	7	0,2226	19	0,2393	15
-25	0,0933	30	0,0983	6	0,2300	30	0,2585	26
-15	0,0981	142	0,1022	47	0,2338	142	0,2412	16
-5	0,0990	52	0,1004	13	0,2373	52	0,2424	21
5	0,1090	20	0,1125	16	0,2600	20	0,2443	7

В то время как самцы жаворонка дают картину, сходную с таковой у сороки, — правая ветвь кривой оптимума (см. рисунок, Б), данные по самкам менее правильны. Следует учесть, что они вообще менее надежны (сэмпл было почти втрое меньше!). Переходя к пропорциям тела, надо признать, что индекс C/A практически не реагирует на зимнюю температуру.

Таблица 7
Эмпирическая регрессия длины хвоста жаворонка, деленная на длину клюва (C/R) и длину цевки (C/T), на температуру января (t_1)

$t_1, ^\circ\text{C}$	C/R				C/T			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	М	f	М	f	М	f	М	f
-45	7,90	5	7,50	2	3,15	5	3,00	2
-35	7,60	19	7,93	7	3,25	19	3,11	7
-25	7,87	30	7,33	6	3,18	30	2,92	6
-15	7,16	142	7,16	47	3,04	142	2,97	47
-5	7,02	52	7,19	13	2,97	52	2,94	13
5	6,40	20	6,50	16	2,72	20	2,66	16

Таблица 8
Связь длины крыла с температурой июля (t_7) и коэффициент вариации длины крыла (V%)

Вид	Пол	t_7	V%
1	Самцы	$0,4698 \pm 0,0499$	$6,5294 \pm 0,2968$
	Самки	$0,4752 \pm 0,0523$	$6,7264 \pm 0,3228$
2	Самцы	$0,3510 \pm 0,0837$	$6,3406 \pm 0,4292$
	Самки	$0,2865 \pm 0,0967$	$5,5669 \pm 0,4162$
3	Самцы	$0,3830 \pm 0,0454$	$2,8545 \pm 0,1073$
	Самки	$0,2885 \pm 0,0708$	$2,8935 \pm 0,1580$
4	Самцы	$0,2223 \pm 0,0683$	$3,7143 \pm 0,1888$
	Самки	$0,3974 \pm 0,0692$	$3,2758 \pm 0,1906$
5	Самцы	$0,4440 \pm 0,0408$	$4,9297 \pm 0,1774$
	Самки	$0,3355 \pm 0,0643$	$5,4863 \pm 0,2777$
6	Самцы	$0,1758 \pm 0,0469$	$3,5188 \pm 0,1206$
	Самки	$0,1592 \pm 0,0578$	$2,8165 \pm 0,1182$
7	Самцы	$0,7372 \pm 0,0279$	$6,2462 \pm 0,2708$
	Самки	$0,6009 \pm 0,0670$	$8,6818 \pm 0,6483$

Таблица 9
Эмпирическая регрессия длины крыла (А) жаворонка на температуру июля (t_7)

$t_7, ^\circ\text{C}$	Самцы		Самки	
	М	f	М	f
7,5	115,00	7	111,00	5
12,5	112,50	36	104,00	10
17,5	110,28	163	104,13	46
22,5	106,56	32	103,33	12
27,5	95,33	30	91,67	18

Индекс R/A связан с январской температурой у сороки и сильнее всего у жаворонка. Рассмотрение регрессии последнего (табл. 6) дает возрастание, которое можно расшифровать как левую часть кривой оптимума. Эти же виды дают наибольшую связь и для индекса T/A, причем эмпирическая регрессия у жаворонка такая же, как и у сороки (Терентьев, 1966). Для индексов C/R и C/T максимальная связь наблюдается у жаворонка. Обе линии регрессии (табл. 7) могут быть истолкованы в данном случае как правые ветви кривой оптимума. Наконец, индекс R/T дает значимую связь только для ворона, что было опубликовано раньше (Терентьев, 1966).

Парадоксальность влияния зимней температуры на перелетных птиц, отсутствующих в январе в местах их летнего пребывания, уменьшается, если посмотреть на связь с температурой лета (табл. 8): оказывается, величины корреляционных отношений, исключая жаворонка, примерно сохраняют свой порядок. Очевидно, январская температура дает связь просто потому, что она является одной из характеристик местного климата. Действительно, ориентировочные расчеты корреляционного отношения средней многолетней температуры января к температуре июля дали для северного полушария $0,8475 \pm 0,0156$. Большая связь размеров жаворонка с температурой лета легко понимается из его образа жизни. Регрессия в данном случае (табл. 9) хорошо демонстрирует правую ветвь кривой онгимуа.

Поскольку перелетные птицы подвергаются воздействию более разнообразной среды, нежели оседлые, можно было бы ждать у них большей изменчивости. Несмотря на недостатки коэффициента вариации, он остается пока единственной практической мерой, пригодной для подобного сравнения. Как показывает табл. 8, никакой

СТЕПЕНЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ

разницы в коэффициенте вариации между оседлыми и перелетными птицами установить не удастся. Характерно, что наиболее оседлая сорока и наиболее перелетный жаворонка имеют самые высокие коэффициенты.

Существует мнение, что коэффициент вариации одного и того же признака у сходных животных колеблется в узких пределах (Симпсон, 1948). Так, для длины крыла сорокопута (Strong, 1901) и хохлатой синицы (Kohl, 1967) указывают коэффициенты от 2,7 до 2,8%, для домового сыча (Keve и др., 1962) — от 1,8 до 3,0% и т. п. Большинство этих показателей в табл. 3 лежит выше таких пределов. Это обстоятельство пока не ясно и заслуживает дальнейшего изучения.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Как можно понять полученные результаты? Следует вспомнить некоторые основные положения генетики. Измеряя птицу, мы имеем дело с фенотипом. Творец учения о фенотипе и генотипе В. Иогансен (1933, стр. 123) пишет: «Фенотип не просто сумма простых признаков, он является и выражением очень запутанных взаимоотношений. В этих взаимоотношениях большое значение имеют факторы среды, столь часто меняющиеся в течение развития». Новые авторы стоят на той же позиции: «Фенотип — это система признаков и свойств организма, результат реализации генотипа в определенных условиях среды» (Лобашев, 1967, стр. 560). Поскольку у птиц имеет место определенный гнездовой консерватизм, в каждом данном районе складывается относительно постоянная смесь генотипов или преобладает один из них. Птицы подвергаются с первых стадий развития воздействию условий мест гнездования и только позднее, у перелетных птиц, попадают в значительно отличающуюся обстановку. Еще в прошлом веке замечены определенные стадии растений, во время которых на них особенно сильно действуют условия среды: в 1857 г. американец Клиппарт работал над превращением озимой пшеницы в яровую путем охлаждения семян, в 1875 г. наш соотечественник Грачев контролировал сходным образом развитие кукурузы и артишоков и т. д. (Pledge, 1947). В начале нашего столетия было установлено, что такие же наиболее «чувствительные» к действию внешних факторов периоды имеются и в онтогенезе животных (Лобашев, 1967). Именно этим можно объяснить отсутствие отличий у перелетных птиц, констатируемое в данной работе: по-видимому, гнездовой период всяких птиц это тот критический период, в течение которого климат влияет на размеры животного, в дальнейшем приобретающие значительную устойчивость.

Результаты исследования можно сформулировать так:

1. Критическим периодом формирования размеров птиц являются первые месяцы их жизни.
2. Размеры перелетных птиц меняются клинально, если рассматривать размещение птиц в летнее время.
3. Перелетные птицы, особенно оседлые, подчиняются правилу онгимуа и его частным случаям — правилу Бергмана и правилу Аллена, взятым по отношению к климату мест гнездований.
4. Наличие перелетов не увеличивает коэффициента вариации размеров птиц.
5. Влияние климата мест зимовок может оказывать на размеры птиц, по-видимому, лишь пассивное, но не активное влияние.

ЛИТЕРАТУРА

- Иогансен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М.—Л., Сельхозгиз, 1933.
- Лебедева М. И. и Шевырева Т. П. Куда летят чечетки. — Природа, 1966, № 11.
- Лобашев М. Е. Генетика, 2 изд., Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1967.
- Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Мензбир М. А. Птицы России, т. 1, 2, М., изд. Кушнерова, 1895.
- Портейко Л. А. Птицы СССР, ч. 1, 3, 4, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, 1954, 1960.
- Птицы Советского Союза, т. 4, 5. Под ред. Г. П. Деметьева и Н. А. Гладкова. М., «Советская наука», 1952, 1954.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. Перев. с англ. М. Л. Бельковского и В. В. Хвостовой. М., ИЛ, 1948.
- Терентьев П. В. Опыт применения математической статистики к зоогеографии. — Вести. Ленингр. ун-та, 1946, № 2.
- Терентьев П. В. Характер изменчивости размеров птиц. — Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Тр. Ин-та, биол., УФАИ СССР, 1966, вып. 51.
- Keve A., Kohl I., Matousek F., Mosansky A. u. Rucner-Kroneisl R. Über die taxonomische Stellung der Südost. — Europäische Steinkäuze, Larus, 1962, Bd 15.
- Mayr E. Trends in Avian Systematics. — Ibis, 1959, vol. 101.
- Pledge H. T. Science since 1500. N. Y., Philosophical Library, 1947.
- Strong R. M. A quantitative study of variation in the Smaller North American Shrikes. — Amer. Natural., 1901, vol. 35.
- Kohl I. Über die taxonomische Stellung der karpatischen Haubenmeisen, Larus, 1967, Bd 19.

P. V. TERENTJEV

THE DEGREE OF SEDENTARITY AND THE SIZE VARIABILITY OF BIRDS SUMMARY

Biometrical examination of nearly 3 thousands of birds skins from 7 species of different nomadity (magpie, raven, house-sparrow, hazel grouse, great titmouse, lesser linnet, sky-lark) give the following results:

1. It is no marked difference in correlation of size with local climate and in variability between sedentary and nomadic (migratory) birds.
2. The clinal variation and climatical rules are valid for nomadic birds, as treated from birds summer geographical distribution.
3. Probably, the size and proportions of birds are determined mainly by the climate of nesting area.

К. И. КОПЕНИ

СООТНОШЕНИЕ ВОЗРАСТНОЙ И ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ГОРНОСТАЯ

Изучение естественного отбора в природных условиях — одна из центральных проблем современной экологии. За последние годы неоднократно высказывалось мнение, что эволюция преобразования микропопуляций происходит значительно быстрее, чем ранее предполагалось (Sheppard, 1959, и др.). Поэтому кажется вероятным, что если не результаты самого отбора, то его направление (тенденцию) можно уловить за сравнительно короткий промежуток времени.

Для решения этого вопроса требуется большой материал, собранный за несколько лет. Кроме того, материалом должны быть сравнительно долгоживущие животные, на которых можно проследить за проявлением интересующих нас закономерностей в течение жизни одного поколения. Таким условиям отвечает горностай, живущий до 3—4 лет.

Одним из возможных способов решения вопроса о направлении и эффективности естественного отбора является изучение различий в размерах между животными разных возрастов в природных популяциях. Для изучения могут быть приняты только такие признаки, которые не связаны с возрастными изменениями морфологических особенностей животных. (Длина тела, ступни, хвоста, черепа, зубного ряда и т. п. практически не изменяются после достижения дефинитивных размеров). Возникновение различий между разновозрастными группами животных по подобным признакам дает основание судить о направлении естественного отбора, а величина этих различий — о его эффективности. Однако по признакам, которые относятся к возрастной изменчивости (высота черепа, размер гребней, стертость зубов и т. п.), нельзя судить о проявлении отбора, так как с возрастом пластика черепа будет меняться в одинаковой степени у всех особей одного возраста.

В качестве основного признака размера животного рассматривалась кондилобазальная длина (к. б. д.) черепа, как наиболее стабильный показатель, который может быть определен весьма точно, и дополнительный — длина тела. Дефинитивные размеры горностая, как показали наблюдения (Копени, 1965), устанавливаются довольно быстро. Уже к началу промыслового сезона сеголетки почти достигают размеров взрослых. Это отмечают и другие исследователи (Климов, 1940).

Дальнейший рост идет много медленнее, заканчиваясь на втором году жизни. Это значит, что при прочих равных условиях каждое взрослое жи-

вотное должно быть крупнее молодого (речь, разумеется, идет об особях одного подвида). В работах по горностаю (Строганов, 1937; Климов, 1940; Морозова-Турова, 1961) отмечается, что наиболее крупные особи являются взрослыми и старыми, а мелкие — молодыми-сеголетками. Естественно, что это справедливо не в отношении единичных особей, а в отношении их совокупности. Так например, Климов (1940) пишет, что более крупные, а значит и более старые горностаи, вылавливаются в первую очередь, участвуют в миграциях и т. п. Таким образом, вся популяция делится на взрослых — самых крупных и мелких — молодых.

Так считали и мы. Но предварительная обработка нашего материала за два промысловых сезона (1959/60 и 1960/61 гг.) показала, что среди взрослых животных встречаются особи мелких размеров (к. б. д. черепа 44,2 мм), а среди молодых — крупные (к. б. д. черепа 52,0). При более тщательном изучении материала выяснено, что среди молодых сеголеток крупные особи встречаются довольно часто, так же как и мелкие — среди взрослых. Это проявляется в одинаковой степени как у самцов, так и у самок. Так например, в сезон 1963/64 г. у 10 самых крупных сеголеток средняя длина тела у самцов 286,7 мм и к. б. д. черепа 51,5 мм и у самок, соответственно, 231,6 и 44,2. У 10 самых мелких взрослых животных эти размеры оказались: у самцов 244,0 и 46,2 и у самок 218,0 и 42,0. То же самое отмечено и в другие годы (Копени, 1961).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей статьи послужили сборы тушек горностая на севере Тюменской области в течение пяти промысловых сезонов (1959—1964 гг.), а также летние сборы 1959/61 г. В качестве дополнительного материала обработаны сборы черепов за ряд лет (1937—1940 гг.) из различных районов страны (Северный Казахстан, Красноярский край, Иркутская, Кировская и Омская области), хранящиеся в музеях и институтах.

Всего в нашем распоряжении оказалось более 4 тыс. тушек и черепов. Все измерения черепов проведены одним человеком штангенциркулем через 2—3 месяца после их выварки. Возраст животных определяли по зубам (Смирнов, 1959; 1960; Клевезаль, Клейненберг, 1964; Копени, 1965). Проверка методики на виварном материале (содержалось 27 горностаев) показала ее надежность.

У горностая мы выделили три возрастные группы: а) сеголеток (возраст 6—8 месяцев); б) взрослых (1,5 года); в) старых (2,5 года и выше). Достоверность разбивки на группы колеблется от 98—99% у самцов до 96—98% у самок.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры черепа и тела горностаев разного возраста. Сравнение размеров животных разных возрастов и разных годов сбора показало, что у сеголеток более крупные размеры черепа и тела, чем у взрослых, как за все годы в целом, так и в отдельные годы (табл. 1). Эта закономерность прослеживается как у самцов, так и у самок. В некоторые годы эта разница абсолютно достоверна (например, у самцов — в 1960/61 г., у самцов и самок — в 1963/64 г.), в другие годы достоверность различий между сеголетками и взрослыми колеблется на уровне 92% ($t=1,4$). Есть годы, где эта разница недостоверна (1961/62 и 1962/63). Если взять весь материал в целом (за все годы вместе), то разница в размерах черепа и тела между сеголетками и взрослыми достоверна ($t>3$). Если сравнить взрослых животных со старыми, то наблюдается та же закономерность, хотя сами различия имеют меньшую величину и меньшую степень достоверности (вероятно, следствие недостаточного материала). Таким об-

Таблица 1
Изменение размеров горностаев изученных популяций по годам сбора

Пол	Возраст	Длина тела, мм		Кондилобазальная длина черепа, мм	
		n	M±m	n	M±m
1959/60					
Самцы	Молодые	150	258,5±0,8	160	47,91±0,10
	Взрослые	5	254,0±5,0	5	47,83±1,00
Самки	Молодые	33	222,4±1,5	47	42,25±0,14
	Взрослые	1	—	2	42,55±0,47
1960/61					
Самцы	Молодые	1135	255,5±0,3	1235	48,28±0,04
	Взрослые	83	248,7±1,1	84	47,81±0,14
	Старые	3	257,7±0,5	3	47,67±0,39
Самки	Молодые	426	223,0±0,4	557	42,39±0,04
	Взрослые	25	220,0±1,6	32	42,17±0,16
	Старые	—	—	1	—
1961/62					
Самцы	Молодые	493	258,2±0,5	525	47,75±0,06
	Взрослые	130	258,2±1,0	144	47,73±0,13
	Старые	15	258,2±3,4	17	47,50±0,32
Самки	Молодые	170	223,2±0,7	198	42,33±0,09
	Взрослые	58	222,0±1,1	63	41,97±0,13
	Старые	5	218,0±3,0	6	41,48±0,21
1962/63					
Самцы	Молодые	—	—	13	47,63±0,34
	Взрослые	—	—	3	47,63±0,43
Самки	Молодые	—	—	19	42,25±0,20
	Взрослые	—	—	3	42,10±0,13
1963/64					
Самцы	Молодые	438	261,5±0,9	476	48,62±0,06
	Взрослые	20	248,9±2,5	22	47,31±0,31
	Старые	—	—	2	47,30±0,14
Самки	Молодые	123	221,5±0,9	146	42,54±0,08
	Взрослые	6	218,0±2,3	8	41,95±0,23
	Старые	—	—	1	—
Всего за эти годы					
Самцы	Молодые	2216	259,4±0,2	2409	48,20±0,03
	Взрослые	221	255,9±0,8	258	47,75±0,09
	Старые	20	256,8±2,7	22	47,51±0,25
Самки	Молодые	752	229,9±0,3	967	42,47±0,04
	Взрослые	90	221,3±0,8	108	41,98±0,09
	Старые	5	218,0±3,0	8	41,69±0,17

разом, можно заключить, что животные в возрасте более 2,5 лет имеют в среднем меньшие размеры, чем полугодовалые, а животные полугодовалые имеют меньшие размеры, чем сеголетки (6—8 месяцев).

Мы не располагаем данными (литературными и своими), которые указывали бы на измельчание с возрастом горностаев или других представителей куньих¹. Сведения по некоторому варьированию размеров черепов

¹ В нашем виварии три горностаев (самцы) дожили до 2,5 лет, а один до 3,5 лет. К. б. д. трех самцов была в среднем 48,50 мм (47,10; 48,7; 49,7), а старой, почти четырехлетней самки — 42,4 мм.

имеющиеся в литературе, относятся только к самым мелким представителям млекопитающих (землеройки). Поэтому остается единственно возможным следующее объяснение. Мелкие особи обладают какими-то преимуществами по сравнению с более крупными и доживают до зрелого возраста в относительно большем числе. Как и следовало ожидать, эта разница улавливается лишь на больших сериях, но то, что она оставалась в течение пяти лет, говорит о том, что мы имеем дело с закономерным, а не случайным явлением, связанным с проявлением естественного отбора.

Этот вывод подтверждается сопоставлением размеров особей одной генерации в разном возрасте. Средние размеры черепа каждой из изученных нами генераций уменьшаются с возрастом (см. табл. 1). На диаграмме (рис. 1) показан ход таких изменений. Так, например, если у

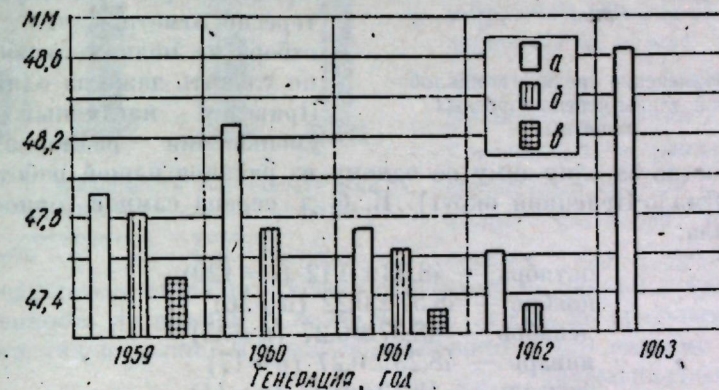


Рис. 1. Изменение средней кондилобазальной длины череп с возрастом у животных разных генераций.
а — сеголетки (6—8 месяцев); б — взрослые (1,5 года); в — старые (более 2,5 лет).

сеголеток рождения 1959/60 г. средние размеры черепа 47,91 мм, то через год (1960/61), когда они уже стали взрослыми (возраст 1,5 года), средние размеры черепа уменьшились (47,81 мм). На следующий год (1961/62) еще уменьшились до 47,50 мм (возраст 2,5 года)². Эти наблюдения представляют особый интерес, так как в разные годы размеры молодых сеголеток различны и находятся в связи с общей численностью животных. У них обнаружена закономерность в изменениях размеров в разные годы (см. табл. 1). Средние размеры сеголеток были наибольшими в 1960/61 и 1963/64 гг. В эти годы была и наибольшая численность горностаев. В годы низкой численности горностаев (1961/62 и 1962/63 гг.) размеры сеголеток оказались наименьшими. В частности этим можно объяснить, что различия в размерах между сеголетками и взрослыми в эти годы были недостоверны (у самцов).

Наш материал показывает, что в период наших наблюдений шел процесс заметного уменьшения средних размеров взрослых и старых особей северной популяции горностаев. Так, если мы сравним размеры черепа в группе взрослых за пять сезонов, то окажется, что каждый год размеры черепа у них уменьшались. Это хорошо видно из табл. 1 и рис. 2. Уменьшение средних размеров черепа в группе взрослых идет несмотря на то, что в этом возрасте происходит рост черепа каждой отдельной особи. Это значит, что происходит процесс отбора (селекция) животных меньшего размера. Мы фиксируем определенное направление отбора. На ка-

² Оборачиваемость популяции горностаев равна трем-четырем годам, т. е. животные могут доживать в природных условиях до 3—4 лет (Копени, 1965).

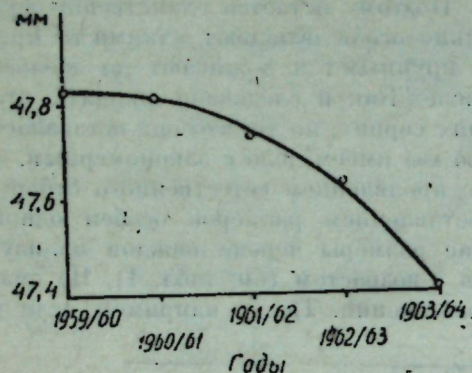


Рис. 2. Изменение средней кондилобазальной длины черепа взрослых животных.

ляции горностая за одну зиму по одному из районов нашей работы (Лабитнанги, Ямало-Ненецкий округ). К. б. д. черепа самцов горностая по месяцам была:

октябрь — $48,93 \pm 0,12$ ($n=120$)
 ноябрь — $48,57 \pm 0,22$ ($n=36$)
 декабрь — $48,37 \pm 0,27$ ($n=35$)
 январь — $48,23 \pm 0,27$ ($n=17$)
 февраль — $48,12 \pm 0,23$ ($n=44$)
 март — $48,20 \pm 0,38$ ($n=11$)

Некоторые физиологические особенности животных разных размеров. Не исключена возможность, что конкретное проявление отмеченной нами закономерности (уменьшение средних размеров взрослых) связано с характером промысла (выбиваются крупные). Однако закономерное сни-

ком промежутке времени он будет происходить, сказать пока невозможно.

Уменьшение средних размеров взрослых наблюдается не только в северных популяциях горностаев. Этот процесс идет и в других районах (табл. 2), хотя достоверность отличий в размерах сеголеток и взрослых значительно ниже, чем у северных горностаев (малы выборки). Интересно отметить, что процесс отбора на мелких особей можно уловить даже за один сезон. Приведем наглядный пример уменьшения размеров попу-

Таблица 2
Возрастное изменение размеров черепа горностая (самцов) разных

Место сбора	Год сбора	Молодые		n	М ± m
		n	M ± m		
Северный Казахстан	1937/38	27	10 ± 0,26	2	17 ± 0,38
	1938/39	45	14 ± 0,23	2	29 ± 0,28
	1939/40	24	10 ± 0,24	2	18,86 ± 0,52
Красноярский край	1937/38	2	11 ± 0,28	2	16,25 ± 0,38
	1938/39	2	15 ± 0,27	2	16,65 ± 0,61
	1939/40	2	15 ± 0,25	2	16,47 ± 0,45
Кировская область	1938/39	1	11 ± 0,18	2	16,75 ± 0,2
Омская область	1938/39	1	11 ± 0,26	2	16,91 ± 0,2
Иркутская область	1937/38	1	12 ± 0,32	2	16,38 ± 0,2
Всего		2	12 ± 0,0	2	16,54 ± 0,2

жение средних размеров взрослых (несмотря на резкие колебания) что общая направленность кон- какими-то естественными раз- ров. Нами была предпринята ние крупных и мелких гор- (упитанность, т. е. наличие

За сезон 1963/64 г. была обследована большая часть пробы, взятой нами из популяции горностая, на упитанность и витамин А. В одном случае выяснена зависимость между упитанностью и возрастом животных (рис. 3). Оказалось, что сеголетки менее упитанны, чем взрослые.

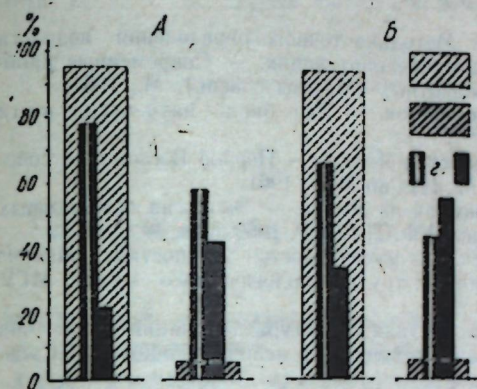


Рис. 3. Зависимость упитанности животных (А — самцы, Б — самки) от возраста. а — сеголетки; б — взрослые; г — слабой и д — высокой упитанности.

Это наблюдается как у самцов, так и у самок. Оказалось также, что самки-сеголетки обладают более высокой упитанностью, чем самцы-сеголетки. Чтобы исключить возможное влияние возраста (молодые растущие организмы обычно имеют меньше жира, чем взрослые), выяснена зависимость между размерами животных и упитанностью, а также содержанием витамина А у животных, не разделенных на возрастные группы. Из табл. 3 видно, что более мелкие жи-

Таблица 3
Зависимость между размерами животных (к. б. д. черепа) и их обеспеченностью жиром и витамином А

Показатель	Самцы		Самки	
	n	M ± m	n	M ± m
Упитанность:				
низкая	386	48,76 ± 0,07	99	43,05 ± 0,10
высокая	114	47,88 ± 0,13	55	42,28 ± 0,14
Содержание витамина А:				
низкое (44 мг%)	180	48,60 ± 0,10	56	42,69 ± 0,14
высокое (45 мг%)	160	48,50 ± 0,12	46	42,44 ± 0,15

рамы животных находятся в более благоприятных условиях, чем крупные (нельзя исключить возможности различий в питательных веществах у животных разных размеров). Во всяком случае материалы, изложенные в этом разделе, подтверждают наши выводы о наличии естественного отбора среди северной популяции горностая в годы, когда мы ее изучали.

Наш материал указывает на реальную возможность уловить направление отбора в природных популяциях горностая. Мы не можем с уверенностью сказать, какие конкретные причины вызывает отбор, констатируемый нами, на животных более мелкого размера.

Нельзя также определить темп и предел этого явления в историческом масштабе времени. Мы и не ставили в этой работе такой задачи. Все это требует дальнейшего изучения. Было бы интересно проверить вопросы, затронутые в настоящей работе, на других ви-

только на уровне 82% — самцы и 90% — самки. Здесь, видимо, накладываются какие-то другие причины, которых мы пока не знаем. Кстати сказать, группа самцов, наиболее обеспеченных витамином А (свыше 700 мг%), имеет к. б. д. черепа 47,96 мм ($n=16$).

Таким образом, из наших данных видно, что мелкие по своим разме-

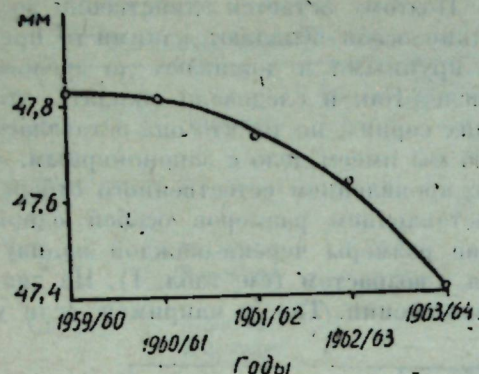


Рис. 2. Изменение средней кондиллобальной длины черепа взрослых животных.

ляции горностаев за одну зиму по одному из районов нашей работы (Лавитчанги, Ямало-Ненецкий округ). К. б. д. черепа самцов горностаев по месяцам была:

октябрь — $48,93 \pm 0,12$ ($n=120$)
ноябрь — $48,57 \pm 0,22$ ($n=36$)
декабрь — $48,37 \pm 0,27$ ($n=35$)
январь — $48,23 \pm 0,27$ ($n=17$)
февраль — $48,12 \pm 0,23$ ($n=44$)
март — $48,20 \pm 0,38$ ($n=11$)

Некоторые физиологические особенности животных разных размеров. Не исключена возможность, что конкретное проявление отмеченной нами закономерности (уменьшение средних размеров взрослых) связано с характером промысла (выбываются крупные). Однако закономерное сни-

Таблица 2

Возрастное изменение размеров черепа горностаев (самцов) разных районов, мм

Место сбора	Год сбора	Молодые		Взрослые	
		n	M $\pm$ m	n	M $\pm$ m
Северный Казахстан	1937/38	27	$47,10 \pm 0,26$	24	$46,37 \pm 0,38$
	1938/39	45	$47,04 \pm 0,23$	26	$46,29 \pm 0,28$
	1939/40	24	$47,80 \pm 0,24$	5	$46,86 \pm 0,52$
Красноярский край	1937/38	25	$47,01 \pm 0,28$	8	$46,25 \pm 0,38$
	1938/39	26	$47,35 \pm 0,27$	6	$46,65 \pm 0,61$
	1939/40	23	$47,55 \pm 0,25$	6	$46,47 \pm 0,45$
Кировская область	1938/39	34	$47,41 \pm 0,18$	21	$46,75 \pm 0,28$
Омская область	1938/39	24	$47,41 \pm 0,26$	8	$46,91 \pm 0,41$
Иркутская область	1937/38	11	$47,22 \pm 0,32$	17	$46,38 \pm 0,22$
Всего		236	$47,32 \pm 0,08$	121	$46,54 \pm 0,14$

жение средних размеров взрослых горностаев за весь период наблюдений (несмотря на резкие колебания размеров молодых) заставляет думать, что общая направленность констатируемых нами изменений связана с какими-то естественными различиями между животными разных размеров. Нами была предпринята попытка оценить физиологическое состояние крупных и мелких горностаев по двум важнейшим показателям (упитанность, т. е. наличие жира, и содержание витамина А в печени).

За сезон 1963/64 г. была обследована большая часть пробы, взятой нами из популяции горностаев, на упитанность и витамин А. В одном случае выяснена зависимость между упитанностью и возрастом животных (рис. 3). Оказалось, что сеголетки менее упитанны, чем взрослые.

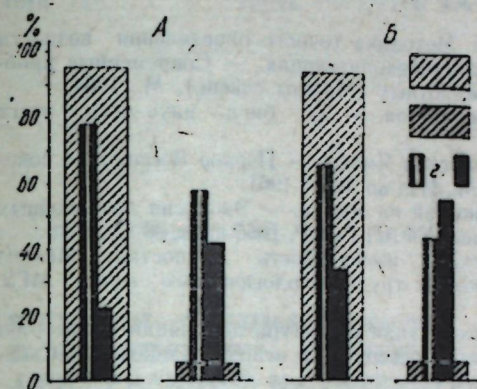


Рис. 3. Зависимость упитанности животных (А — самцы, Б — самки) от возраста. а — сеголетки; б — взрослые; г — слабой и д — высокой упитанности.

Так и среди самок, оказались более упитанными, чем крупные (достоверно). Обеспеченность витамином А более мелких особей по сравнению с более крупными также выше. Правда, достоверность этого явления находится

Таблица 3
Зависимость между размерами животных (к. б. д. черепа) и их обеспеченностью жиром и витамином А

Показатель	Самцы		Самки	
	n	M $\pm$ m	n	M $\pm$ m
Упитанность:				
низкая	386	$48,76 \pm 0,07$	99	$43,05 \pm 0,10$
высокая	114	$47,88 \pm 0,13$	55	$42,28 \pm 0,14$
Содержание витамина А:				
низкое (44 мг%)	180	$48,60 \pm 0,10$	56	$42,69 \pm 0,14$
высокое (45 мг%)	160	$48,50 \pm 0,12$	46	$42,44 \pm 0,15$

только на уровне 82% — самцы и 90% — самки. Здесь, видимо, накладываются какие-то другие причины, которых мы пока не знаем. Кстати сказать, группа самцов, наиболее обеспеченных витамином А (выше 700 мг%), имеет к. б. д. черепа $47,96$ мм ($n=16$).

Таким образом, из наших данных видно, что мелкие по своим разме-

рам животные находятся в более благоприятных условиях, чем крупные (нельзя исключить возможности различий в питательных веществах у животных разных размеров). Во всяком случае материалы, изложенные в этом разделе, подтверждают наши выводы о наличии естественного отбора среди северной популяции горностаев в годы, когда мы ее изучали.

Наш материал указывает на реальную возможность уловить направление отбора в природных популяциях горностаев. Мы не можем с уверенностью сказать, какие конкретные причины вызывает отбор, констатируемый нами, на животных более мелкого размера.

Нельзя также определить темп и предел этого явления в историческом масштабе времени. Мы и не ставили в этой работе такой задачи. Все это требует дальнейшего изучения. Было бы интересно проверить вопросы, затронутые в настоящей работе, на других ви-

дах млекопитающих, а может быть, представителях других классов. Это можно выяснить в процессе дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Методика точного определения возраста в связи с изучением структуры популяций млекопитающих. — Современные проблемы изучения численности популяций животных (Мат-лы совещ.), М., 1961.
- Климов Ю. И. Материалы по биологии горностая. — Тр. биол. науч.-иссл. ин-та Томск. гос. ун-та, 1940, т. 7.
- Копей К. И. Материалы по биологии горностая Ямала. — Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим. Тез. докл., 2. М., Изд-во МГУ, 1961.
- Копей К. И. Биология размножения горностая на Ямале. — Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1965, вып. 38.
- Морозова-Турова Л. Г. Географическая изменчивость горностая (*Mustela erminea* L.) на территории СССР. — Сборник трудов зоологического музея МГУ, 1961, т. 8.
- Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале. — Материалы по фауне Приобского севера и ее использование. Тр. Салехард. стан., 1959, вып. 1.
- Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры, и пяти видов хищников. — Проблемы флоры и фауны Урала. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1960, вып. 14.
- Строганов С. У. Методика определения возраста и анализ возрастного состава популяции горностая. — Зоол. ж., 1937, т. 16, вып. 1.
- Sheppard P. M. Natural selection and heredity. Hutchinson Univ. library. London, 1959.

К. И. КОПЕЙ

THE RELATIONS OF AGE AND INDIVIDUAL VARIATION OF ERMINE SUMMARY

The author studied the data on 4000 skins and skulls of ermine (*Mustela erminea* L.) from lower part of the Ob river and data of the animals kept in capture.

The materials show, that the mean size of skull and body of animals born annually was bigger, than the those of older ones. The sizes of adults and old animals decrease during research time especially in northern populations. It is possible to determine the direction of the selection in natural populations of ermine.

УДК 576.807.7

Л. М. СЮЗЮМОВА

ВИДОВАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ В ПРОЯВЛЕНИИ АНТИГЕННЫХ СВОЙСТВ ТКАНЕЙ ПРИ РЕАКЦИИ НА ГЕТЕРОТРАНСПЛАНТАТ

В настоящее время серьезное внимание уделяется вопросам иммунологических отношений, антигенных связей между отдельными видами животных. Особенно широкие иммунологические исследования антигенных особенностей сывороточных белков и растворимых комплексов тканей приводятся в систематической серологии — по терминологии Бойдена (Boyden, 1942, 1963) — для определения некоторых вопросов систематики. Основным подходом в этих исследованиях является определение степени общности, «схожести», белковых комплексов тканей, а на молекулярном уровне — «степени подобия поверхности молекул» (Boyden, 1963). Таким образом, создается возможность устанавливать филогенетические связи, степень родства на биохимическом уровне. Здесь подтверждается точка зрения Анфинсена (1962) на сывороточные белки как наиболее консервативный продукт эволюции. Остается пока практически сложным вопрос о выделении и изучении антигенной видоспецифичности.

Анализ видоспецифичности иммунологическими методами, надо полагать, возможен путем выделения ее из общности реакций, общности филогенетически закрепленных антигенных структур.

В этой работе мы остановимся на некоторых особенностях видоспецифичности, используя один из возможных методических приемов иммунологических исследований — выявление межвидовых различий трансплантационных антигенов. В настоящее время общепризнано, что явление несовместимости тканей имеет в своей основе иммунологическую реакцию организма на чужеродные для него антигены. Эта реакция отражает индивидуальные особенности биосинтеза белков и их комплексов, а в иммунологической реакции — индивидуальные различия комплекса тканевых, трансплантационных антигенов. Генетическая обусловленность их доказана большим количеством исследований (Snell, 1957; Горер, 1958; Owen, 1960, и др.).

В широком наборе антигенов, представленных в любом органе и любой ткани организма, обычно выделяют несколько типов антигенов (специфичностей): видоспецифичные, разнотканевые, групповые и типоспецифичные, тканевые, органические и, наконец, индивидуальные (Бойд, 1949; Жуков-Вережников и др., 1957; Косяков, Кузнецова, 1959, и др.). Структура и связь между отдельными специфичностями во многом еще оста-

таются неясными. Определенные возможности дифференцировать их дает метод трансплантации тканей. Считается, что гомотрансплантация в разных сочетаниях донора и реципиента позволяет выявлять антигенные комплексы, характерные для внутривидовой дифференциации, — групповые, типовые и индивидуальные специфичности. Видовые, гетерогенные и органические специфичности, общие для гомологичных тканей одного вида, не имеют значения в этой реакции (Косяков, Кузнецова, 1959).

Значение их четко проявляется при гетеротрансплантации тканей. Однако и здесь в реакции тканевой несовместимости участвует широкий комплекс антигенов.

Антигенные особенности видоспецифичности расшифрованы до сих пор недостаточно. Наряду с определением видоспецифичных свойств разных тканей и органов, имеются данные, как указывает П. Н. Косяков (1954), позволяющие считать, что единого видового антигена нет. Видовую специфичность организма характеризуют различные в биохимическом антигенном отношении вещества. Наиболее широко ее представляют сывороточные белки. Видовая специфичность, связанная с ними, обнаружена и в строении эритроцитов (Косяков, 1954), и в гомогенатах кожи (Walzer, Einbinder, Nelson, 1966; Tostiyuki, Tokuji, 1967). Однако наряду с ней в эпидермисе выделены антигены, специфичные только для этой ткани и притом отличные от антигенов кожи других животных (Tostiyuki, Tokuji, 1967).

Согласно современным представлениям, при трансплантации тканей, в частности кожи, в организме развивается иммунологический процесс на чужеродные, отсутствующие у реципиента антигены донора. Даже по срокам отторжения трансплантатов от донора, принадлежащему к одному с реципиентом виду или другому, можно судить о роли комплекса видоспецифических антигенных различий в реакции тканевой несовместимости.

Опыты, полученные при пересадках кожи между мышами и крысами, от золотистых хомячков взрослым крысам, между хомячком и кроликами, между серыми и золотистыми хомячками — *Cricetulus griseus* и *Mesocricetus auratus* (Billingham, Hildemann, 1957; Steinmuller, 1961; Billingham, Silvers, 1963, и др.), а также и межвидовые пересадки кожи у птиц (Hasek, Hrabá, 1955; Hasek, Hort, 1962; Hasek, 1964) показывают, что антигенный комплекс тканей чужого вида вызывает четкую реакцию, интенсивность которой превосходит реакции на гомотрансплантат. Можно полагать, что в антигенный комплекс донора при подобных сочетаниях последнего и реципиента входят антигенные детерминанты разных специфичностей. Среди них — комплекс видоспецифичных и гетерогенных антигенов, антигенных детерминант, отражающих филогенетическое родство донора среди животных других видов. Наличие общих антигенных детерминант наиболее глубоко исследовано и многочисленными работами доказано для сывороточных белков. Поскольку содержание их установлено и в коже, надо полагать, что они также входят в общий антигенный комплекс кожного трансплантата донора. Однако участие их в реакции тканевой несовместимости остается неясным. Все известные работы, посвященные изучению явления тканевой несовместимости при гетеротрансплантации, проведены на животных, родственные связи между которыми относительно далеки. Чаще это трансплантации между животными одного семейства, но разных родов (крыса — мышь, серый и золотистый хомячок), либо еще более отдаленное — разных семейств одного отряда (крыса — хомячок). Естественно, что,

помимо межвидовых различий, собственно видоспецифичности, тканевые особенности биохимизма на уровне родовых отличий между реципиентом и донором должны проявляться еще более четко. Действительно, для реакции на гетеротрансплантат характерно чрезвычайно ускоренное развитие явлений несовместимости и отторжение ткани донора — кожного лоскута — в течение недели.

Интересно было выяснить некоторые особенности реакции несовместимости тканей между близкородственными животными одного рода, которые слабо отличаются между собой морфологически, однако являются «хорошими» видами. Филогенетическое родство и таксономическое положение их в пределах одного рода должны обуславливать наличие определенной и, вероятно, широкой группы общих антигенных детерминант, которые не будут принимать участие в реакции. Это должно создать больше возможностей для проявления и, следовательно, изучения характера и особенностей комплекса видоспецифических антигенов, участвующих в реакции на гетеротрансплантат. В связи с тем, что исследований в этом направлении до сих пор не проводилось, мы провели ряд опытов на диких животных, подбирая виды разных таксономических рангов по отношению к реципиенту. В основном опыте исследования проводились на полевках-экономках, которые получали трансплантат — лоскут кожи — от двух близких видов одного с ними рода — узкохвостых полевок и обыкновенных полевок (*Microtus gregalis*, *M. arvalis*). Для сравнения и определения некоторых особенностей проявления реакции тканевой несовместимости были взяты полевки другого рода — тунгусские полевки, белые лабораторные мыши — неинbredные — и два линейных штамма — СВА и С57В1 и, наконец, северный подвид полевки-экономки (*M. oeconomus chachlovi*).

В первом приближении мы опирались на известные положения ряда авторов о том, что систематическое положение донора не оказывает существенного влияния на интенсивность реакции отторжения гетеротрансплантата (Лопашев и Строева, 1950; Steinmuller, 1961). Оценивая это положение в наших сочетаниях опытов, мы попытались провести дополнительно исследования некоторых сторон гуморальной реакции реципиента на разные виды трансплантата. Трансплантации проводились обычным способом. Реципиенту в область спины пересаживали лоскут кожи размером 60—70 мм² от соответствующего донора. Полнослойный лоскут фиксировали прерывистым хирургическим швом. Ежедневный осмотр состояния лоскута и реакции окружающих тканей позволял определить день полной гибели трансплантата. Оценка интенсивности реакции в целом по группе проводилась путем расчета среднего времени выживания лоскутов у 50% зверьков. Расчет проводился по номограммам Личфильда.

В качестве показателей иммунологической реактивности реципиента и специфичности ее на трансплантат исследовалась гемагглютинирующая активность сыворотки крови оперированных зверьков. По общепринятой методике постановки реакции гемагглютинации определялся титр полных и неполных антител к эритроцитам донора, двум-трем зверькам своего и донорского вида. Параллельно ряд сывороток испытывался и с эритроцитами зверьков других видов, что давало возможность судить о появлении гетерологичных реакций и определять характер видовой специфичности иммунного ответа реципиента. Кровопускание и серологические исследования проводились у всех зверьков на 15—16-й день после операции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты первых опытов на полевках-экономках показали, что при всех комбинациях донора у них развивается интенсивная реакция тканевой несовместимости (табл. 1). Ускоренное отторжение гетеротрансплантатов у экономок происходит в среднем в течение первых пяти-шести дней после операции. Видовая принадлежность донора и его таксономическое положение по отношению к реципиенту не оказали заметного влияния как на показатели среднего времени выживания лоскутов, так и на предельные сроки жизни гетеротрансплантатов у отдельных зверьков. Продолжительность жизни лоскутов кожи как от близких экономке видов — узкочерепной и обыкновенной полевки, так и от более далекого вида другого семейства — белой мыши оказалась однозначной и вполне достоверно отличалась от средних показателей выживаемости лоскутов при внутривидовых пересадках. Исходя из этих данных, можно считать, что для реакции на гетеротрансплантат характерно ускоренное отторжение в сжатые сроки, без заметных индивидуальных отклонений; для реакции на гомотрансплантат — большая растянутость индивидуальных показателей по срокам гибели трансплантатов. Ранние сроки гибели гомотрансплантата у полевок могут совпадать со временем отторжения гетеротрансплантатов. Различия заключаются в том, что в первом случае это реакция у единичных зверьков, тогда как во втором она характерна для всей группы.

Таблица 1

Реакция полевки-экономки, обыкновенной полевки и белой мыши на гомо- и гетеротрансплантат (среднее время выживания лоскута донора, $p=95\%$)

Вид животного-донора	Число оперированных зверьков, шт.	Время выживания лоскута у 50% зверьков, дни	Стандартное отклонение	Пределы выживания, дни	Тип трансплантации	Систематическое отношение донора к реципиенту
Полевка-экономка						
Полевка-экономка	51	$8,0 \pm 0,3$	1,15	5—17	Гомо-	Одного вида
Обыкновенная полевка	19	$5,2 \pm 0,4$	1,25	5—7	Гетеро-	Одного рода
Узкочерепная полевка	11	$5,3 \pm 0,5$	1,19	4—8	»	То же
Тяньшанская полевка	13	$4,9 \pm 0,4$	1,17	4—6	»	Одного семейства, разные роды
Белая мышь	17	$5,2 \pm 0,5$	1,23	4—7	»	Одного отряда, разные семейства
Полевка						
Обыкновенная полевка	17	$7,1 \pm 0,8$	1,24	5—10	Гомо-	Одного вида
Полевка-экономка	20	$5,0 \pm 0,2$	1,08	5—6	Гетеро-	Одного рода
Тяньшанская полевка	5	$5,6 \pm 0,3$	—	5—6	»	Одного семейства, разные роды
Белая мышь						
Белая мышь	24	$13,0 \pm 1,4$	1,28	7—17	Гомо-	Одного вида
Полевка-экономка	14	$8,9 \pm 0,5$	1,12	7—11	Гетеро-	Одного отряда, разные семейства

Те же закономерности в сроках гибели трансплантатов отмечались и у обыкновенных полевок. Реакция на гомотрансплантат протекала у них даже в более сжатые сроки и несколько интенсивнее, чем у экономок (см. табл. 1). По-видимому, это результат большей генетической однородности обыкновенных полевок, которые для опыта были взяты непосредственно из природы. Несколько иные результаты были получены в опытах на белых мышах. Жизнеспособность трансплантатов у них сохранялась значительно дольше, чем у полевок. Средние сроки выживания гомо- и гетеротрансплантатов у мышей в полтора раза превышали эти показатели у полевок (см. табл. 1). Были отмечены и различия в проявлении реакции отторжения. Так, в отличие от полевок реакция на гетеротрансплантат у мышей проходит стадию восстановления кровоснабжения в пересаженном лоскуте донора. Если у полевок при отторжении лоскутов кожи донора в основном наблюдался лизис эпителия, либо образование сухого струпа, то у большинства мышей обычно развивался влажный некроз.

Таким образом, внешние признаки реакции отторжения гетеротрансплантатов имеют некоторые межвидовые различия. Они устанавливаются не по срокам жизнеспособности трансплантатов доноров разной степени удаленности от реципиента, а в зависимости от видовых особенностей реципиента. В наших исследованиях эти различия обнаружены у животных, относящихся к разным семействам. Поскольку оба вида полевок реагировали на трансплантат в одни и те же сроки, имеется достаточно оснований говорить о высокой степени невосприимчивости и высоких реактивных возможностях к гомо- и гетерологичной ткани у полевок в целом. Различий в макроскопически выраженных проявлениях этой реакции у отдельных видов полевок не отмечено.

Надо полагать, что особенности в отторжении трансплантатов у полевок и мышей обусловлены различиями их иммунореактивных возможностей, различной способностью к мобилизации основных механизмов, участвующих в реакции тканевой несовместимости. Отторжение трансплантата — сложный процесс, в котором участвует широкий комплекс общефизиологических механизмов, включая и иммунологические реакции. В реакции на первичный трансплантат и особенно на гетеротрансплантат одним из показателей иммунологической перестройки организма являются гуморальные изменения, выработка и появление в крови специфических антител. Среди них определенным интерес представляют гемагглютинирующие антитела, связь которых с комплексом трансплантационных антигенов у грызунов общепризнана.

Гемагглютинины могут обнаруживаться у части животных в качестве естественных антител. Наличие их в организме не связано с предшествующим антигенным воздействием. В связи с этим любая постановка опытов, проведение которых связано с исследованием гуморальных реакций иммунитета, требует предварительного обследования животных на содержание у них естественных антител. У полевок гемагглютинирующие полные антитела к эритроцитарным антигенам зверьков близкого к ним по систематическому положению вида одного с ним рода практически отсутствуют. У экономок нет полных антител к эритроцитам обыкновенных полевок, и крайне редко они выявляются к эритроцитам узкочерепных полевок (табл. 2). К представителю другого рода — тяньшанской полевке — они встречаются несколько более часто, и, наконец, к эритроцитам белой мыши (представителю вида другого семейства) полные гемагглютинирующие антитела обнаруживаются у подавляющего большинства экономок. Однако и по интенсивности реакции наблюдались

Таблица 2
Содержание естественных гемагглютининов (полных и неполных) в сыворотке экономки к эритроцитам ряда грызунов

Вид животного (эритроциты)	Способ обработки эритроцитов	Ис-сле-дова-но сы-воро-ток эко-ном-ки	РГА					оцен-ка реак-ции
			всего реак-ций	из них		поло-жи-тель-ные реак-ции, %		
				поло-жи-тель-ных	отри-ца-тель-ных			
Обыкновенная полевка	Нетрипсинизированы . . .	10	45	0	45	0	— НР, на 1—2 креста, реже на 3 НР, четкая НР, 1:2, четкая НР, слабая То же НР—1:8, четкая НР—1:128, четкая	
	Трипсинизированы . . .	10	42	20	22	47,6		
Узкочерепная полевка .	Нетрипсинизированы . . .	27	80	1	79	1,2	НР, четкая НР, 1:2, четкая НР, слабая То же НР—1:8, четкая НР—1:128, четкая	
	Трипсинизированы . . .	30	93	2	91	2,1		
Тяньшанская полевка	Нетрипсинизированы . . .	10	46	5	41	10,8	НР, слабая То же НР—1:8, четкая НР—1:128, четкая	
	Трипсинизированы . . .	9	43	3	40	7,0		
Белая мышь	Нетрипсинизированы . . .	23	53	37	16	70,0	НР—1:8, четкая НР—1:128, четкая	
	Трипсинизированы . . .	23	56	54	2	96,4		

Примечание. НР — неразведенная сыворотка.

заметные различия. С эритроцитами тяньшанской полевки реагировала только цельная, неразведенная сыворотка экономки, и притом агглютинат был мелкозернистый с оценкой на один, реже на два креста, тогда как с эритроцитами мыши наблюдалась крупнохлопчатая агглютинация (на четыре креста) от разведения сыворотки 1:8. В отношении неполных гемагглютинирующих антител, реагирующих с эритроцитами, обработанными трипсином, были получены несколько иные результаты. У экономок наличие неполных антител к эритроцитам зверьков другого, даже близкого к ним вида, устанавливается часто (см. табл. 2). Наряду с этим, к эритроцитам таких видов, как узкочерепная и даже тяньшанская полевка, они обнаруживаются только у отдельных зверьков.

В связи с тем, что у полевок, взятых нами для исследований, естественные полные антитела к антигенам эритроцитов животных, близких по таксономическому положению к ним видов, как правило, отсутствуют, определение специфичности гуморальной реакции на трансплантат проводилось в основном по этой группе антител. Наличие нормальных антител к эритроцитам донора затрудняло бы оценку реакции на трансплантат и особенно гетерологичных реакций, которые также могли проходить в низких разведениях сыворотки.

Гуморальная реакция полевок на гетеротрансплантат показана на табл. 3. Видно, что на 14—15-й день у всех зверьков-реципиентов отмечалась четкая реакция с появлением в крови полных гемагглютинирующих антител к антигенам эритроцитов животных, относящихся к виду донора. Колебания титров, в которых проходила реакция с эритроцитами отдельных зверьков, были значительны. В одних случаях реакция отмечалась только с цельной сывороткой, эритроциты других зверьков агглю-

Таблица 3
Частота появления антител к разным видам полевок в реакции на гетеротрансплантат

Реципиент	Донор	Эритроциты (нетрипсинизированные)											
		Экономка			Узкочерепная			Обыкновенная			Тяньшанская		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Экономка	Обыкновенная полевка	6	0	0	10	10,0	НР	16	93	НР—1:16	—	—	—
	Тяньшанская полевка	13	0	0	10	20,0	НР	10	30,0	НР	13	100	1:8—1:16
Обыкновенная полевка	Экономка	22	100	1:4—1:256	13	25,0	НР	17	0	0	—	—	—
	Тяньшанская полевка	4	0	0	4	0	0	4	0	0	4	100	1:2—1:32
Тяньшанская полевка	Экономка	15	100	1:8—1:64	11	80,0	НР 1:2	11	80,0	НР—1:4	12	0	0

Примечание. I—III пробы: I—общее число, II—положительные, %, III—предел титра.

тинирировались сывороткой этого же реципиента до разведения ее 1:64—1:256. Гуморальная реакция у полевок отмечалась даже в предельно короткие сроки выживания гетеротрансплантата, гибель которого без признаков восстановления кровообращения наблюдалась уже на 4-й день после операции.

При обсуждении видоспецифичности этой реакции важно было исследовать позитивные сыворотки реципиентов на наличие антител к эритроцитам других видов полевок, отличных от донора. Если сравнить данные, полученные при обследовании неоперированных полевок (см. табл. 2) и после трансплантации (см. табл. 3), то можно заметить, что, наряду с появлением антител к эритроцитам донора, учащаются и случаи выявления антител к эритроцитам полевок других видов. Так, если у неоперированных, нормальных экономок крайне редко обнаруживаются антитела к эритроцитам узкочерепных полевок (в 1,2% случаев), то после трансплантации им лоскута кожи от обыкновенных полевок заметно повышается и частота положительных реакций с ними (до 10%). На лоскут тяньшанской полевки гетерологичная реакция к эритроцитам узкочерепной полевки выражена еще заметнее (до 20%). В последнем случае у экономок начали выявляться антитела и к эритроцитам обыкновенных полевок (также в 20% случаев). Однако ко всем гетерологичным эритроцитам реакция проявлялась в основном только с цельными сыворотками или в разведении их 1:2—1:4 (пределы). Различия этих реакций от гомологичных, несмотря на единичные совпадения титров, достаточно отчетливы. Прямой связи между высотой титра к гомологичным и гетерологичным эритроцитам чаще всего не наблюдалось. Отдельные высокоактивные к эритроцитам донора сыворотки давали отрицательную реакцию с эритроцитами других видов полевок, и, напротив, слабо активные сыворотки могли с ними реагировать. Индивидуальные различия в гуморальной реакции реципиента на гетеротрансплантат при этом были очень высоки.

Гетерологичная реакция с появлением антител к антигенам ряда видов зверьков, отличных от донора, отмечалась у полевок и по группе непол-

ных гемагглютининов. По сравнению с естественными антителами наблюдалось повышение, правда незначительное, титров. Это особенно характерно для реакции тьяншанской полевки на трансплантат экономки. В других сочетаниях донора и реципиента, например у экономок на трансплантат тьяншанских полевок, неполные антитела к эритроцитам обыкновенных полевок обнаруживаются не чаще, чем у интактных, неоперированных зверьков. На трансплантат обыкновенных полевок у экономок обычно не устанавливается неполных антител к эритроцитам узкоcherенных полевок. В следовых реакциях определяется появление полных антител. В целом у всех представителей рода полевок отмечена очень слабая гетерологичная реакция, что заметно отличало их от других форм (лесных полевок и мышей).

В отличие от гетерологичных реакций реакции с гомологичными виду донора эритроцитами всегда проходили четко. Специфичность антигенного воздействия гетеротрансплантата проявлялась на продукции антител не только к эритроцитам донора, но и большинства животных этого вида. Проявление этой реакции, по данным исследования сывороток реципиен-

Таблица 4

Гуморальная реакция полевок на гетеротрансплантат

Эритроциты	Сыворотка реципиента			РГА с положительными сыворотками		
	всего проб	из них положит.		число поставленных реакций	из них положительные	
		колич.	%		колич.	%
Реакция <i>M. oeconomus</i> на трансплантат <i>M. arvalis</i> (учеб. хоз.)						
<i>M. arvalis</i> (учеб. хоз.)	16	15	93	38	38	100
<i>M. arvalis</i> (Бот. сад)	14	13	92	14	13	92
<i>M. o. oeconomus</i>	6	0	0	12	0	0
<i>M. o. chachlovi</i>	12	0	0	12	0	0
Реакция <i>M. o. oeconomus</i> на трансплантат <i>M. gregalis</i>						
<i>M. o. oeconomus</i>	10	0	0	39	0	0
<i>M. o. chachlovi</i>	5	0	0	14	0	0
<i>M. gregalis</i>	10	8	80	22	19	86
Реакция <i>M. o. oeconomus</i> на трансплантат мыши						
<i>M. o. oeconomus</i>	14	0	0	31	0	0
<i>M. musculus</i> , CBA	5	5	100	17	17	100
<i>M. musculus</i> , C57	5	5	100	12	12	100
<i>M. musculus</i> , аутбредная	12	12	100	26	26	100
Реакция <i>M. arvalis</i> (учеб. хоз.) на трансплантат <i>M. o. oeconomus</i>						
<i>M. arvalis</i> (Бот. сад)	11	0	0	11	0	0
<i>M. arvalis</i>	17	0	0	29	0	0
<i>M. o. oeconomus</i>	18	18	100	42	42	100
<i>M. o. chachlovi</i>	18	18	100	18	17	94
Реакция <i>M. gregalis</i> на трансплантат <i>M. o. oeconomus</i>						
<i>M. gregalis</i>	9	0	0	22	0	0
<i>M. o. oeconomus</i> (трипсинозирова- ваны)	10	8	80	46	24	52

тов на содержание полных антител к эритроцитам донора и животных его вида, показано на табл. 4. По количеству положительных сывороток видно, что гемагглютинирующие антитела обнаруживаются у всех животных, за редким исключением. Последним может быть реакция экономки на трансплантат узкоcherенной полевки и особенно их обратное сочетание. Гуморальная реакция в этих опытах проходила с некоторым выпадением группы полных антител, и в случае оценки реакции узкоcherенной полевки на трансплантат экономки из-за нечеткости проявления действия полных антител приводятся материалы обследования неполных антител (см. табл. 4).

Видовая специфичность гуморальной реакции на гетеротрансплантат подтверждается всеми результатами исследования положительных сывороток. Ни в одном случае в сыворотке реципиентов не было обнаружено антител к эритроцитам зверьков собственного вида (см. табл. 4). Антигенное воздействие трансплантата даже от близкого реципиенту вида не вызывало образования гемагглютинирующих антител, даже в следовых количествах, к антигенам животных одной колонии или животных географически изолированных популяций разных подвидов, как южная и северная формы экономок. С другой стороны, видовая специфичность этой группы антител подтверждается и общностью их действия, степенью их avidности с эритроцитами всех взятых внутривидовых групп. Полные гемагглютинирующие антитела у обыкновенных полевок, получив трансплантат от южной формы экономок, в одинаковой степени реагировали как с эритроцитами зверьков южной, так и северной формы. На трансплантат аутбредных мышей у экономок появляются антитела, реагирующие как с эритроцитами любого зверька из колонии донора, так и с эритроцитами мышей линии CBA и C57 (см. табл. 4). При этом не отмечается даже различий в титрах реакции между отдельными формами вида. Внутрigrupповые колебания титров обычно перекрывали средние различия между опытными группами.

Определенная специфичность обнаруживалась и в динамике неполных антител. Содержание их после отторжения трансплантатов у полевок, как правило, было высоким к эритроцитам донора и особой его вида. Реакция проходила в основном в титрах 1:64—1:256. Чаще титр неполных антител превышал значение его с полными антителами, либо обе группы антител обнаруживались в одних разведениях сыворотки. Как и полные антитела, при взаимодействии с эритроцитами разных внутривидовых форм они проявляли видовую специфичность. Антигены гетеротрансплантата никогда не вызывали образования неполных антител к эритроцитам географически отдаленных, давно обособившихся подвидовых форм реципиента.

Глубокий анализ видовой специфичности, процессов ее становления и основных характеристик специфичности вида в сравнении с внутривидовыми формами проведен в монографии С. С. Шварца «Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных» (1959).

В ней на основании обобщения огромного материала литературы и собственных исследований подчеркивается, что «у разных видов существуют глубокие биохимические отличия, отражающие специфичность их обмена веществ». Подвидовые различия и изменения их сохраняют постоянной видовую специфику. В этом отношении изучение видовой специфичности тканевых антигенов, отражающих биохимические особенности тканевого метаболизма у разных видов, может дать новый материал для развития и подтверждения этих положений.

ОБСУЖДЕНИЕ

В сложной антигенной структуре тканей выделяется комплекс антигенов, характерных для вида в целом. На видовую специфичность антител при реакции на гомотрансплантат уже указывали исследования Штейнмюллера (Steinmuller, 1961). В его опытах иммунизация крыс тканями хомяков одного штамма вызывала образование антител, реагирующих с клетками своего и других штаммов хомяков. Реакция с клетками мышей была отрицательной. Аналогичные проявления отмечены и при изучении цитотоксического эффекта в культуре ткани (Harris, 1943; Hornibrook, Gregg, Habel, 1957) и явлений толерантности у эмбриональных парабрионтов патицах (Hasek, Hort, 1962; Hasek, 1964). Естественно полагать, что эпителиальная ткань, обладающая наиболее выраженной способностью вызывать трансплантационный иммунитет (Barnes, 1964), содержит и широкий комплекс антигенов, отражающих как видовые особенности биосинтеза, так и филогенетические связи и общность с близкими видами.

В настоящих исследованиях, как нам представляется, наличие этого сложного комплекса антигенов, общих для близких форм животных, доказывается появлением в крови у реципиентов антител, реагирующих с гетерологичными виду донора эритроцитами. Особенно это выражено в случаях трансплантации между относительно далекими видами, например видами разных родов (тяньшанская полевка — экономка). Многие стороны этого процесса и, в частности, роли отдельных групп антител (естественных, полных, неполных) так же, как и их участие в процессах отторжения, требуют дальнейшего изучения.

Между тем настоящие исследования характера проявления и частоты возникновения антител, реагирующих с гетерологичными антигенами, позволяют отметить ряд общих, объединяющих эти реакции, черт. Во-первых, широкая вариабельность в проявлении реакции, и особенно на гетеротрансплантат близкого вида, одного с реципиентом рода животного. Трансплантат, взятый от одного зверька и пересаженный нескольким животным другого вида, оказывает различное антигенное воздействие. У одних зверьков-реципиентов гетерологичных антител не обнаруживается, тогда как у небольшого числа других они появляются. Можно предположить, что на фоне общности этого комплекса у близких видов незначительные различия определяются только индивидуальными генетическими особенностями антителогенеза у реципиентов. На роль генетических факторов в антителообразовании в настоящее время обращается серьезное внимание (Петров, Манько, Егоров, 1963; Рохин, 1966, и др.). Во-вторых, для всех случаев гетерологичных реакций характерны низкие значения. Антитела у реципиентов появляются обычно в низких титрах, намного уступающих титрам антител к эритроцитам донора. Это подтверждается результатами анализа динамики полных и неполных гемагглютинирующих антител.

Наконец, можно указать и на различия в самом характере агглютината, который в гетерологичных реакциях почти всегда более рыхлый, без плотных, крупных, трудно разбивающихся конгломератов. В целом гетерологичная реакция между близкими видами была достаточно отличимой от реакции с гомологичными виду донора эритроцитами по своей вариабельности и низким показателям. На ее проявление большое влияние оказывали индивидуальные и, видимо, межродовые особенности биосинтеза антител.

Видовая специфичность гуморальной реакции на гетеротрансплантат, даже близкого вида, определяется по всей вероятности комплексом сильных антигенов, который не проявляет своего действия в реакции на гомотрансплантат. В этом отношении вполне понятна однотипность реакции от-

торжения гетеротрансплантатов в ответ на сильное антигенное воздействие, независимо от систематического положения донора. Наш материал конкретизирует это положение данными реакции между близкими видами. По срокам и интенсивности отторжения эта реакция может совпадать со случаями раннего отторжения гомотрансплантатов, которое, как известно, также определяется несовместимостью по группе сильных антигенов. Однако в реакции на этот сильный антигенный комплекс можно заметить и некоторые различия у разных животных. В наших опытах интенсивная реакция и отторжение в предельно короткие сроки характерны для всех полевок, включая и представителей разных родов. У мышей трансплантаты отторгались позднее. Это обусловлено, видимо, различной способностью их организма к мобилизации комплекса физиологических, иммунореактивных механизмов в ответ на антигенное раздражение.

Можно полагать, что реакция на трансплантат другого вида не связана с группой сильных антигенов, подобных системе H-2 у мышей, которые вызывают интенсивную реакцию отторжения при внутривидовых пересадках тканей. Действительно, обе формы полевок-экономок, как показано в наших предыдущих работах (Сюзюмова, 1966, 1967 а, б), имеют достаточно четкие антигенные различия, которые, судя по срокам отторжения лоскутов кожи при пересадках между двумя подвидами и гуморальной реакции, связаны с несовместимостью по группе сильных антигенов, подобной системе H-2 у мышей.

В реакции на гетеротрансплантат эти подвиговые антигенные различия стираются. Гемагглютинирующие антитела, появляющиеся на трансплантат экономки у близких к ней видов зверьков, в одинаковой степени реагируют как с эритроцитами южного, так и северного подвида. Ни одна из сывороток реципиентов, получивших трансплантат от экономок, не дала возможности дифференцировать эти формы. Высокая специфичность полных и неполных антител к антигенному комплексу эритроцитов всех зверьков, принадлежащих к одному с донором виду, таким образом выявляет «видовой дифференциал» (Loeb, 1930), одну из биохимических констант вида в целом.

В приложении этого материала к общей теории биологической сущности вида, как нам представляется, создается возможность на конкретных данных еще раз подтвердить положение о сохранении видовой специфики при подвиговой дифференциации.

ЛИТЕРАТУРА

- Анфинсен К. Молекулярные основы эволюции. Перев. с англ. В. В. Хватовой, Н. А. Родионовой. М., ИЛ, 1962.
- Бойд В. Основы иммунологии. Перев. с англ. Е. С. Геронимуса. М., ИЛ, 1949.
- Горер Н. Некоторые новые данные по иммунологии опухолей. — Успехи в изучении рака, т. 4. Перевод с англ. М., ИЛ, 1958.
- Жуков-Вережников Н. Н., Капичников М. М., Чепов П. И., Зотиков Е. А. Иммунологическая несовместимость тканей при гомопластических пересадках. — Эксперим. хирургия, 1957, № 2.
- Косыков П. Н. Антигенные вещества организма и их значение в биологии и медицине. М., Медгиз, 1954.
- Косыков П. Н., Кузнецова Н. И. Антигенная дифференцировка тканей и вопросы тканевой несовместимости. — Проблемы пересадки и консервирования органов и тканей. М., Медгиз, 1959.
- Лопашев Г. В., Строева О. Г. Развитие иммунологических реакций и проблемы несовместимости тканей при пересадках. — Усп. совр. биол., 1950, т. 30, вып. 2.
- Петров Р. В., Манько В. М., Егоров И. К. О различной антителообразующей способности у мышей высокоинбредных линий. — Докл. АН СССР, 1963, т. 153, № 3.
- Рохин О. В. Роль наследственности в образовании антител у мышей инбредных линий. — Бюлл. МОИП, 1966, т. 71, вып. 2.

- Сюзюмова Л. М. Использование метода трансплантации тканей и реакции гемоглютинации для изучения начальных стадий географической изменчивости вида. — Материалы четвертой межвузовской зоогеографической конференции. Тез. докл. Одесса, 1966 (Одесс. гос. ун-т).
- Сюзюмова Л. М. О возможности использования реакции на трансплантат при изучении внутри- и межпопуляционной изменчивости млекопитающих. — Докл. АН СССР, 1967а, т. 173, № 4.
- Сюзюмова Л. М. Материалы к определению внутривидовой дифференциации полевых по трансплантационным антителам. — Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1967б (УФАН СССР).
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959, вып. 11.
- Boydén A. Systematic serology: a critical appreciation. — *Phys. Zool.*, 1942, vol. 15.
- Boydén A. Precipitin testing and classification. — *Syst. Zool.*, 1963, vol. 12, № 1.
- Billingham R. E., Hildemann W. H. Studies of transplantation immunity in hamster. — *Ann. rev. microbiol.*, 1957, vol. 676, № 8.
- Billingham R. E., Silvers W. K. Skin transplantants and the hamster. — *Sci. Amer.*, 1963, vol. 208, № 1.
- Barnes A. D. A quantitative comparison study of immunizing ability of different tissues. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1964, vol. 120, № 1.
- Harris M. The role of humoral antagonism in heteroplastic transplantation in mammals. — *J. Experim. Zool.*, 1943, vol. 93.
- Hasek M. Некоторые вопросы воспроизведения толерантности при трансплантации. — Биологические проблемы трансплантации. Международный симпозиум, Льеж, 18–21 марта 1959 г. М., «Медицина», 1964.
- Hasek M., Hrabá T. Immunological effects of experimental embryonal parabiosis. — *Nature*, 1955, vol. 175.
- Hasek M., Hort Y. Variability of specificity in different models of tolerance. — *Czechosl. Acad. Sci. Publ. House.*, Praga, 1962.
- Hornibrook I. W., Gregg N., Habel K. Cytotoxic effects of antisera against human epithelial cells grown in tissue culture. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1957, vol. 69.
- Loeb L. Transplantation and individuality. — *Phys. Rev.*, 1930, vol. 10.
- Owen K. D. Current Status of mammalian immunogenetics. — *J. Cell. Comp. Phys.*, 1960, vol. 56, № 1.
- Snell G. The homograft reaction. — *Ann. rev. microbiol.*, 1957, vol. 11.
- Steinmuller D. Transplantation immunity in the newborn rat. I. The response at birth and maturation of response capacity. — *J. Experim. Zool.*, 1961, vol. 147, № 3.
- Tostiyuki A., Tokuji Fujinami. Demonstration of tissue-specific soluble antigens in human skin by immunodiffusion. — *J. immunol.*, 1967, vol. 98, № 1.
- Walzer R. A., Einbinder J. M., Nelson C. T. Development of antibodies in response to immunization with heterologous skin. — *Arch. Dermat.*, 1966, vol. 93, № 6.

L. M. SYUSYUMOVA

SPECIES SPECIFICITY

IN RELATION OF ANTIGEN PROPERTIES OF TISSUES REACTING ON HETEROTRANSPLANTAT

SUMMARY

The article deals with the existence of clear species specificity of humoral changes on species of different taxonomic rank (*Microtus oeconomus*, *M. gregalis*, *M. arvalis*, *Clethrionomys frater* and *Mus musculus*) by observation of development of reaction peculiarities on the heterograft and its reaction to recipient. Within one genus the voles have very weak heterological reaction, which is overlapped by the values of antibody titres for donor species. Subspecific differentiation refines antigenetic species specificity.

The article discusses antigenic complex, which determines species specificity of the tissue.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 71

Труды Института экологии растений и животных

1969

УДК 591.5.594

И. М. ХОХУТКИН

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ БОЛОТНОЙ ЖИВОРОДКИ VIVIPARUS CONTECTUS (MILL.)

ВВЕДЕНИЕ

Живородки представляют собой интересный объект для изучения вопросов экологии и изменчивости, о чем свидетельствуют многочисленные работы А. П. Павлова (1925), В. И. Жадиной (1927, 1928 а, б), Франца (Franz, 1932), Спула (Spoel, 1958), А. З. Мирошников (1958), Р. Я. Табояковой (1959, 1960, 1964) и П. В. Терентьева (1961). В. И. Жадин (1927, 1928 а, б) в работах по экологии и изменчивости речной живородки подчеркивает, что каждому типу водоема или даже станции соответствует особая экологическая форма, хорошо характеризующаяся определенными признаками. П. В. Терентьев (1961), касаясь некоторых перечисленных и ряда других работ по изменчивости моллюсков, приходит к аналогичному выводу.

В то же время известно, что экологические особенности различных популяций вида в разных районах ареала оказывают влияние на его морфологический облик, что, в частности, наблюдалось нами (Хохуткин, Бирлов, 1966) при изучении популяций полиморфного наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) и болотной живородки. Как показал С. С. Шварц (1965), определенные методы позволяют изучать зависимость между экологической и генетической структурой популяций. Такого рода анализ применим ко всем видам вообще, но в первую очередь к полиморфным и сильно изменчивым видам. К последним как раз относятся все живородки. В связи с этим нами, наряду с изучением некоторых вопросов изменчивости болотной живородки в условиях Среднего Урала, т. е. в восточной части ее ареала, проведены исследования по экологии этого вида.

Материалом для исследования послужили сборы в двух изолированных друг от друга, заболочивающихся, но питающихся родниковыми водами прудах. Оба они расположены в пойме р. Калиновки, на Среднем Урале, недалеко от Свердловска и относятся к системе р. Оби. Мы условно обозначили эти водоемы как «Совхоз» и «Ломоносово» — по близлежащим от них населенным пунктам. Сбор в «Ломоносово» был произведен 22 апреля 1966 г., в «Совхозе» — 22 мая 1966 г. В середине июля был произведен химический анализ воды на

Таблица 1

Сравнительная характеристика двух популяций живородок по ряду признаков

[illegible]

Эпиграфы

содержание гидрокарбонатов, карбонатов, кальция и магния¹. Содержание некоторых химических ингредиентов в воде исследуемых водоемов характеризуется следующими цифрами, мг/л:

	HCO_3'	CO_3''	Ca^{++}	Mg^{++}
«Ломоносово»	36,6	24,0	14,0	13,4
«Совхоз»	109,8	0	20,0	31,6

Из данных анализа видно, что первый водоем отличается несколько пониженной, а второй, наоборот, повышенной минерализацией (по классификации О. А. Алекина, 1953).

Из водоема «Ломоносово» сделана выборка в количестве 403 экз. (самцы и самцы разных возрастов), из водоема «Совхоз» — 404 экз. Штангенциркулем по общепринятой схеме было произведено измерение параметров раковин, а затем рассчитаны средние значения высоты раковины (x) с их ошибками и коэффициенты вариации (C). Последние вычислялись по формуле $C = \frac{\delta \cdot 100}{x}$, где δ — среднее квадратическое отклонение, мм.

Автор глубоко благодарен И. А. Поблагуеву и В. Е. Береговому за помощь в сборе материала.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОРОДКИ СРАВНИВАЕМЫХ ВОДОЕМОВ

Как обычно бывает у живородок, самцы в обоих водоемах мельче самок (табл. 1). В водоеме «Ломоносово» соотношение полов составило 1:1, а в водоеме из «Совхоза» преобладали самки (1,4:1). Отношение количества эмбрионов, извлеченных из яйцеводов самок, к составило количеству самок в водоеме «Ломоносово» 7,8, а к обоем полам вместе 3,9; в водоеме «Совхоз» 19,8 и 11,6, соответственно. В обоих водоемах встречаются самки и самцы до 6 лет (см. табл. 1). Спул (Spoel, 1958) указывает на продолжительность жизни бо-лотной живородки до 7—10 лет, а речной — до 11. В водоеме «Ломоносово» трехлетние самки и самцы составляют максимальное количество особей, за ними следуют четырехлетки; в водоеме «Совхоз» максимальное количество приходится на долю четырехлеток, а за ними следуют пятилетние особи (табл. 2).

Таблица 2

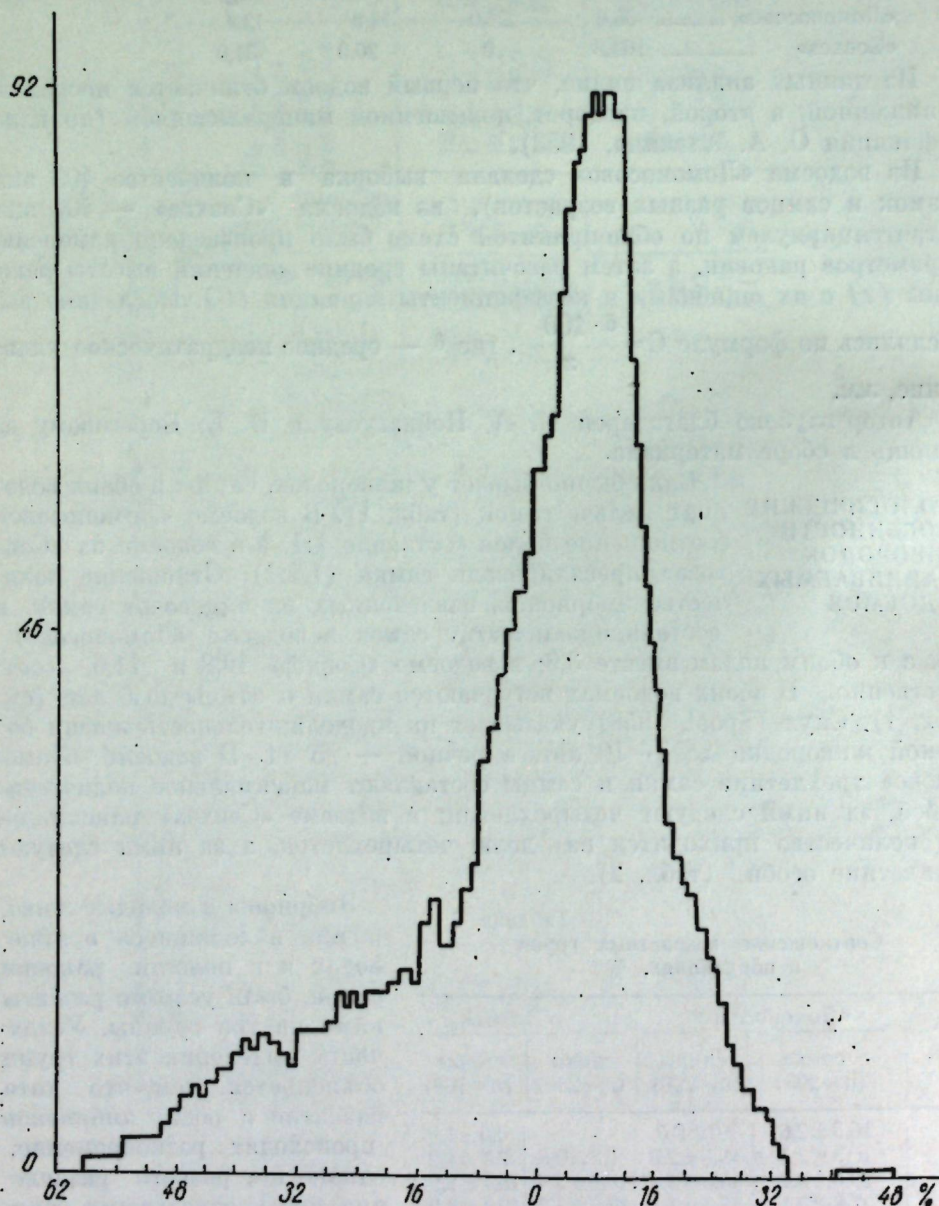
Соотношение возрастных групп
в популяциях, %

Воз- раст, лет	«Ломоносово»		«Совхоз»	
	самки (n=203)	самцы (n=200)	самки (n=236)	самцы (n=168)
1	16,3±2,6	9,0±2,0		0,6±1,9
2	10,3±2,1	15,5±2,6	1,3±0,8	2,4±1,2
3	29,6±3,2	35,5±3,4	16,5±2,4	16,7±2,9
4	27,6±3,1	25,5±3,1	43,6±3,2	49,4±3,9
5	15,3±2,6	14,5±2,5	37,7±3,2	30,4±3,6
6	1,0±0,7	—	0,9±1,9	0,6±1,9

«порция» эмбрионов имеет уже довольно значительные размеры. У одной самки из популяции «Ломоносово» наиболее развитые молодые имели высоту раковины от 4,3 до 5,9 мм и были полностью лишены белковой оболочки, характерной для эмбрионов второй группы. Размеры по-

¹ Анализ проводила мл. науч. сотрудник Института курортологии и физиотерапии Г. Н. Абросимова.

следних в ряде случаев резко отличаются от размеров эмбрионов первой группы (у вышеприведенной самки, например, 2,7 мм). Но у ряда других самок не выражена столь отчетливо граница между разновременно развивающимися эмбрионами (см. рисунок). В то время, как часть наиболее



Распределение высот раковин эмбрионов живородок популяции «Ломоносово» первой и второй группы. По оси абсцисс — отклонения от средней, выраженные в процентах. По оси ординат — суммы частот. График выполнен методом скользящей средней.

развитых эмбрионов первой группы уже вышла из яйцевода самок и находилась в полости раковины, готовясь ее покинуть, у некоторых самок встречались эмбрионы, которые можно отнести к третьей группе. Следовательно, развитие и рост эмбрионов и затем сформировавшихся молодых моллюсков протекает с осени весь зимний период, и к весне не-

которые из них уже готовы вести самостоятельную жизнь, тогда как развитие и рост других еще продолжается (табл. 1 и 3). А. З. Мирошниченко (1958) указывает, что размножение речных живородок происходит в течение всего вегетационного периода, но особенно интенсивно в весенний период (апрель—май). Она делает вывод, что развитие организма протекает как в течение всего вегетационного периода, так и зимой. Таким образом, биология обоих видов в данном отношении совпадает.

Следует отметить, что ряд признаков, имеющихся у раковин молодых живородок, которые находятся в полости тела самок, исчезает через несколько месяцев жизни у свободноживущих моллюсков. К этим признакам относятся кили, ступеньки (выраженные не очень резко) и хитиновые волоски. Взрослые живородки имеют гладкую раковину и лишены хитиновых волосков.

В водоеме «Ломоносово» эмбрионы первой группы численно преобладали (92,9%), эмбрионы второй группы составили 6,7% и третьей 0,4% (см. табл. 3). Максимальное количество эмбрионов всех групп у одной

Таблица 3
Соотношение различных групп молоди в двух популяциях, %

Возраст самок, лет	«Ломоносово» (n=1577)			«Совхоз» (n=4684)		
	I группа (n=1466)	II группа (n=104)	III группа (n=7)	I группа (n=853)	II группа (n=3678)	III группа (n=153)
1	—	—	—	—	—	—
2	0,5±0,2	16,3±3,6	100±0	—	0,1±0,1	—
3	18,8±1,0	31,7±4,6	—	7,5±0,9	10,4±0,5	7,8±2,2
4	43,5±1,3	25,0±4,3	—	45,4±1,7	40,8±0,8	37,0±3,9
5	32,1±1,2	26,0±4,3	—	46,4±1,7	47,7±0,8	47,8±4,0
6	5,1±0,6	1,0±1,0	—	0,7±0,3	1,0±0,2	6,5±2,4
% от общего числа молоди в популяции	93,0±0,6	6,6±0,6	0,4±0,1	18,2±0,6	78,5±0,6	3,3±0,3

самки составило в этой популяции 40 экз. Количество эмбрионов первой группы в пересчете на одну самку увеличивается пропорционально возрасту. Во второй группе количество эмбрионов на одну самку не сильно отличается в трех- и пятилетнем возрасте. Эмбрионы третьей группы обнаружены лишь у одной самки. В водоеме «Совхоз» эмбрионы второй группы (78,5%) преобладают над первой. Повышается количество эмбрионов третьей группы и достигает 3,3%. Это объясняется тем, что сбор материала из водоема «Совхоз» производился месяцем позже, чем из водоема «Ломоносово», когда большая часть молодых первой группы уже покинула материнский организм. К этому же времени получил развитие ряд эмбрионов третьей группы. Это объяснение согласуется и с тем фактом, что количество эмбрионов всех групп во втором водоеме почти вдвое больше, чем в первом (см. табл. 3).

Максимальное количество эмбрионов всех групп у одной самки составило в этой популяции 61 экз. Количество эмбрионов в среднем на одну самку увеличивается с возрастом во всех трех группах. Максимальное количество эмбрионов у одной самки, по Спулу (Spoel, 1958), достигает у болотной живородки 55, у речной 65. В. И. Жадин (1928 б) приводит для последнего вида 85 эмбрионов. Он же отмечает, что половая продуктивность увеличивается с возрастом, а А. З. Мирошниченко (1958) говорит об увеличении плодовитости с увеличением размеров.

Самки из водоема «Ломоносово» становятся половозрелыми с двухлетнего возраста, при достижении ими размеров в 16, 8—22,1 мм по вы-

соте раковины. Самки из водоема «Совхоз» начинают созревать также в двухлетнем возрасте, при размерах от 18,6 до 19,4 мм, но большинство их становятся половозрелыми в трехлетнем возрасте при высоте раковины от 19,7 до 26,9 (см. табл. 1 и 2). Наиболее продуктивными являются группы четырех- и пятилетних самок; на их долю, за одним незначительным исключением, приходится наибольшее число эмбрионов в обоих водоемах. Это связано не только с большим числом этих групп самок, как, например, в водоеме «Совхоз», но и с тем, что они крупнее самок младших возрастных групп. Так, в водоеме «Ломоносово» пятилетние самки представлены меньшим числом, чем трехлетние, но они содержали большее число молодых (см. табл. 1—3).

В. И. Жадин (1928 а, б) указывает, что половое созревание самок речной живородки происходит на втором году жизни. К аналогичному выводу, хотя и основанному на изучении линейных и весовых размеров, приходит и А. З. Мирошниченко (1958). Так, она указывает на достижение половозрелости самками речной живородки при 17,5—18 мм высоты раковины при весе в 1,5—1,6 г. Среднее количество эмбрионов, приходящееся на одну самку этой величины, составляет 3—6 экз., что соответствует и нашим данным. А. З. Мирошниченко подчеркивает также, что плодовитость тесно связана с различиями в стадиях. Таким образом, в общих чертах биологии эти два вида сходны между собой.

Количество холостых самок уменьшается с возрастом в обоих водоемах. Среди них единично встречались самки, «отметавшие» молодь и не имеющие эмбрионов. У некоторых из них наблюдалась дегенерация яичника. Все эти отметавшие самки относились к двух- и пятилеткам, но преобладали трех- и четырехлетние. Также единично встречались самки двух- и трехлетнего возраста, имеющие в яйцеводах икру на той или иной стадии развития (см. табл. 1).

По средним размерам высоты раковины практически нет никаких отличий между самками и самцами четырех-шестилетнего возраста сравниваемых водоемов. В младших возрастных группах наблюдаются незначительные отличия, связанные, по-видимому, с различным темпом их роста в обоих водоемах. Поскольку установлено, что живородки из двух изолированных в настоящее время водоемов имеют определенные отличия по плодовитости, возрастной и половой структуре, то, очевидно, мы имеем дело с различными популяциями этого вида.

В работах по ископаемым живородкам А. П. Павлов (1925), Франц (Franz, 1932), а особенно В. Я. Табокова (1959, 1960, 1964) касаются вопросов изменчивости живородок. Они оперируют изменчивостью отдельных признаков или их соотношений, приводя при этом предельные значения признаков, средние размеры с их ошибками и квадратические отклонения, а также отношения величин графически.

Исследованные нами популяции болотной живородки в целом были гомогенными по своей окраске. Однако в составе своих выборок они имели по одному самцу и одной самке с двумя цветными полосами на последнем обороте раковины, в отличие от всех остальных особей и всех без исключения молодых с тремя полосами.

Изучение изменчивости раковин живородок проводилось методом сравнения коэффициентов вариации (С). В популяции «Совхоз» в разных возрастных группах самок и самцов не наблюдается значительных отличий этих коэффициентов, указывающих на степень изменчивости. Однако мы ничего не можем сказать по поводу группы однолетних самцов

и самок, так как материал по ним отсутствовал в выборке (табл. 4). В популяции «Ломоносово» у самцов всех возрастных групп, в том числе и однолетней, коэффициенты вариации не сильно отличаются друг от друга. То же самое наблюдается и у самок, начиная с двухлетнего возраста. Но в группе однолетних самок он довольно высок и по своему абсолютному значению приближается к коэффициенту вариации молодых, еще находящихся в теле материнского организма. В обеих популяциях коэффициент вариации высоты раковины молодых имеет высокое и почти одного порядка величин значение. У молодых первой группы, извлеченных из-одной самки из популяции «Ломоносово», т. е. генетически совершенно однородной группы, он не отличается по своему значению от коэффициентов вариации у самцов и самок различных возрастов в обеих популяциях. Исключение составила упоминавшаяся группа однолетних самок.

Таблица 4
Коэффициенты вариации высоты раковины в популяциях

Пол	Возраст, лет	«Ломоносово»				«Совхоз»			
		Колич.	Высота раковины мм	δ	С	К-во	Высота раковины мм	δ	С
Эмбрионы Самки	0	280	4,2	0,92	22,0	177	3,8	0,73	19,4
	1	33	14,0	2,35	16,8	—	—	—	—
	2	21	20,3	1,61	7,9	3	19,0	0,40	2,1
	3	60	22,8	1,73	7,6	39	23,4	2,00	8,6
	4	56	27,5	1,63	5,9	103	27,8	2,02	7,3
	5	31	31,6	1,64	5,2	89	31,2	1,62	5,2
Самцы	6	2	34,8	—	—	2	34,8	—	—
	1	18	14,4	0,94	6,5	1	17,3	—	—
	2	31	18,5	1,12	6,1	4	19,1	0,44	2,3
	3	71	21,4	1,44	6,7	28	22,5	1,74	7,7
	4	51	25,1	1,80	7,2	83	25,2	1,45	5,8
	5	29	27,2	1,78	6,6	51	27,9	1,63	5,8
	6	—	—	—	—	1	33,6	—	—

Таким образом, отличия в степени изменчивости, связанные с различными сроками рождения, исчезают у самцов в однолетнем, а у самок в двухлетнем возрасте. Иными словами, у самок-первогодок еще сказывается разница в сроках рождения, затем исчезающая.

1. Изучено две популяции *Viviparus contectus* из прудов бассейна р. Калиновки (Средний Урал), принадлежащей Обской системе, выборки из которых сделаны в апреле и мае 1966 г.

2. Несмотря на различия в химическом составе обследованных водоемов, популяции не имели достоверных отличий между средними величинами высоты раковины одинаковых возрастных групп. Были констатированы определенные отличия в плодовитости одинаковых возрастных групп самок сравниваемых популяций и различная возрастная структура самок и самцов, а также их различный состав. Обе популяции имели совершенно одинаковый характер окраски раковин.

3. Развитие и рост эмбрионов, а затем молодых живородок в обеих популяциях протекает с осени в течение всего зимнего сезона. Состав молоди зависит от сезона года, чем определяются его отличия у популяций, собранных в разное время.

4. Установлено, что самки становятся половозрелыми на втором году жизни и плодовитость их увеличивается с возрастом и увеличением размеров. Наиболее плодовитыми оказываются группы четырех- и пятилетних самок. Количество холостых самок уменьшается с возрастом.

5. Изучение степени изменчивости показало, что разница в коэффициентах вариации высоты раковины, обусловленная сроками рождения, исчезает у самцов в однолетнем, а у самок в двухлетнем возрасте. В последующих возрастных группах степень изменчивости высоты раковины невелика и однородна по своему значению.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексин О. А. Основы гидрохимии. Л., Гидрометиздат, 1953.
Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости лужанки. — Труды III съезда зоологов, анатомов, гистологов. Л., 1927.
Жадин В. И. Исследования по изменчивости *Vivipara fasciata*. — Там же, 1928а.
Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata*. — Монография Волжской биологической станции, т. 3. Саратов, 1928б.
Мирошниченко А. З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 11.
Павлов А. П. Неогеновые и послетретичные отложения южной и восточной Европы. — Мемуары геологического отделения общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, т. 5, 1925.
Табоякова В. Я. Биометрическое изучение рода *Viviparus* из понтических отложений Керченского полуострова и юга Бессарабии. — Палеонтол. ж., 1959, № 1.
Табоякова В. Я. Биометрическое изучение киммерийских представителей рода *Viviparus*. — Палеонтол. ж., 1960, № 2.
Табоякова В. Я. Опыт биометрического изучения плиоценовых вивипарусов юга СССР. М., «Наука», 1964.
Терентьев П. В. Изменчивость раковин большого прудовика (*Limnaea stagnalis* L.). — Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1961, т. 72, вып. 1.
Хохуткин И. М., Бирлов Р. И. О соотношении внутривидовой и географической изменчивости двух видов моллюсков *Viviparus conlectus* (Mill.) и *Bradybaena fruticosa* (Müll.). Тезисы докладов IV межвузовской зоогеографической конференции. Одесса, 1966 (Одесск. гос. ун-т).
Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи. — Ж. общ. биол., 1965, т. 26, № 5.
Franz V. *Viviparus*. Morphometrie, Phylogenie und Geographie der europäischen fossilen und rezenten Paludinen. Denkschriften der Medizinischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft, 1932, Bd 18.
Spoel S. Groei en ouderdom bij *Viviparus conlectus* (Millet) en *Viviparus viviparus* (L.). — Basteria, 1958, vol. 22, № 4-5.

I. M. KNOKHUTKIN

THE MATERIALS ON ECOLOGY OF *VIVIPARUS CONLECTUS* (MILL.)

SUMMARY

Under investigation were two populations of *Viviparus conlectus* from the ponds of Middle Urals. The samples from both populations counted 807 adults and 457 embryo species. It was established, that the populations despite of their habitation in waters of different chemical composition, display uniform morphology and coloration though differ in fertility and age structure. The degree of variation depending time of birth disappears from males after one year and from females after two years.

М. В. МИХАЛЕВ

МАТЕРИАЛЫ ПО СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СЫВОРОТОЧНЫХ БЕЛКОВ У НЕКОТОРЫХ ГРЫЗУНОВ

В отечественной и зарубежной литературе немало работ посвящено изменениям в составе сывороточных белков при различных физиологических и патологических состояниях, а также в онтогенезе. Так, например, Ф. Нагурски (1962) указывает на то, что в онтогенезе происходит далеко идущие изменения по составу белков сыворотки крови. Делленбек и Рингль (Dellenback, Ringle, 1963) проследили динамику возрастной изменчивости гликопротеидов у песчанок.

Другая группа работ ставит целью изучение изменений в белковом составе у животных с ярко выраженными сезонными циклами (например у зимоспящих). Интересные данные приводят В. П. Денисов и И. А. Денисова (1966). Методом электрофореза на бумаге они исследовали сезонную динамику белков сыворотки крови у малого суслика. Показана тесная связь между половыми и сезонными изменениями белков. Бораль, Шакраварти и Даб (Boral, Chakravarty, Deb, 1966) выявили у жабы увеличение общего содержания белка во время спячки. При этом концентрация альбуминов снижается, а глобулинов повышается, что связано с изменением функциональной активности клеточной паренхимы. Аналогичную работу проделали Суомолайнен и Карпанен (Suomolainen, Karppanen, 1961), которые изучали изменения сывороточных белков ежей во время спячки и в активном состоянии.

В своей работе мы делаем попытку исследовать сезонные изменения белковых фракций у животных, не впадающих в спячку, имеющих одинаковый возраст, но родившихся в разное время года. В просмотренной литературе мы не смогли найти аналогичных работ. В большинстве случаев авторы изучают сезонные изменения на фоне возрастной изменчивости или при различных физиологических состояниях. Типична работа В. И. Карелина (1964), изучавшего влияние сезонных факторов внешней среды на устойчивость к заболеваниям и рост поросят. Он отмечает увеличение содержания гемоглобина, общего белка и γ -глобулинов с марта по июль у животных с 14-дневного возраста. Но остается совершенно неясным — вызваны ли происшедшие изменения действительно сезонностью или это результат возрастной изменчивости.

В качестве объекта исследования нами выбраны теньшанские полевки (*Clethrionomys frater* Thos.), содержащиеся в виварии Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Методом

электрофореза на агаровом геле изучались белки сыворотки крови, взятой у здоровых самцов в возрасте трех месяцев. Наблюдения охватывают период январь—август. Полученные данные позволяют говорить об определенных достоверных изменениях, происходящих в соотношении белковых фракций (табл. 1). Количество общего белка, довольно высокое весной ($7,52 \pm 0,22$), падает в летние месяцы до $5,5 \pm 0,31\%$. Мы относим это уменьшение за счет альбуминов, а также α_2 - и α_3 -глобулиновых

Таблица 1

Сезонная изменчивость количественного соотношения белковых фракций у тьяншанской полевки

Белковая фракция	Статистическая величина	Январь	Март	Май	Июль	Август	
Альбумины	M	57,08	58,09	62,17	57,46	55,59	
	$\pm m$	1,24	0,67	0,27	0,72	1,205	
	δ	2,15	0,95	0,47	2,17	3,61	
	C, %	3,8	1,6	0,8	3,7	6,5	
	n	3	2	3	9	8	
	t	0,72	5,64	6,11	1,33		
Глобулины	α_1	M	14,34	13,90	11,75	13,67	14,76
		$\pm m$	0,84	0,37	0,53	0,66	0,59
		δ	1,46	0,53	0,92	1,98	1,77
		C, %	10,2	3,8	7,7	14,5	11,9
		n	3	2	3	9	8
		t	0,48	3,30	2,26	1,23	
	$\alpha_2 + \alpha_3$	M	12,64	14,46	12,90	12,33	10,80
		$\pm m$	0,70	0,575	0,53	0,35	0,45
		δ	1,206	0,813	0,92	1,04	1,35
		C, %	9,5	5,6	7,1	8,4	12,5
		n	3	2	3	9	8
		t	2,02	1,99	0,90	2,69	
	β_1	M	6,83	7,09	6,19	6,82	8,04
		$\pm m$	0,07	0,22	0,40	0,21	0,40
		δ	0,12	0,31	0,69	0,62	1,19
		C, %	1,8	4,4	11,1	9,1	14,8
		n	3	2	3	9	8
		t	1,13	1,96	1,39	2,73	
	β_2	M	2,78	2,31	2,53	2,65	2,60
		$\pm m$	0,39	0,24	0,19	0,22	0,14
		δ	0,68	0,34	0,32	0,65	0,42
		C, %	24,4	14,7	12,6	24,5	16,2
		n	3	2	3	9	8
		t	1,02	0,72	0,42	0,19	
	γ	M	6,32	4,15	4,46	7,07	8,21
		$\pm m$	0,73	0,18	0,36	0,62	1,11
		δ	1,26	0,25	0,62	1,85	3,33
		C, %	19,9	6,0	13,9	26,2	40,6
		n	3	2	3	9	8
		t	2,90	0,77	3,66	0,90	
Альбумин-глобулиновый индекс	M	1,079	1,119	1,643	1,351	1,252	

фракций. Видно, что количество альбуминов, увеличиваясь с января, достигает максимума к маю, после чего начинается постепенное уменьшение процентного содержания этой фракции. Данные И. А. Денисовой (1965) свидетельствуют о том, что у сусликов в апреле—мае количество альбуминов наименьшее. Такое несовпадение с нашими данными объясняется, возможно, истощением организма зимоспящих животных к моменту пробуждения.

Фракции α_2 - и α_3 -глобулинов достигают наибольшей концентрации несколько раньше — в марте; в мае их остается почти столько же, после чего начинается постепенное уменьшение. Количество β_1 - и β_2 -глобулинов практически остается неизменным и не зависит от сезона. Содержание α_1 - и γ -глобулинов в летние месяцы повышается. Возможно, однако, что это увеличение — кажущееся (поскольку общее количество белка всегда приравнивается к 100%) и связано с уменьшением количества других фракций. Столь же четко прослеживаются сезонные изменения альбумин-глобулинового индекса.

Таблица 2

Сезонная изменчивость относительной подвижности белковых фракций у тьяншанской полевки

Глобулины	Статистическая величина	Январь	Март	Май	Июль	Август
α_1	M	0,704	0,705	0,727	0,717	0,683
	$\pm m$	0,0062	0,0038	0,0084	0,0028	0,0046
	δ	0,0163	0,0064	0,0145	0,0079	0,0129
	C, %	2,3	0,91	2,0	1,10	1,9
	n	7	3	3	8	8
	t	—	2,39	—	6,34	
α_2	M	0,395	0,472	0,537	0,547	0,474
	$\pm m$	0,017	0,0051	0,0152	0,0063	0,0108
	δ	0,045	0,0087	0,0264	0,0110	0,0305
	C, %	11,4	1,9	4,91	2,00	6,4
	n	7	3	3	3	8
	t	4,34	4,05	0,61	5,83	
α_3	M	0,275	0,312	0,279	0,291	0,261
	$\pm m$	0,0189	0,0084	0,0135	0,0025	0,0050
	δ	0,0462	0,0144	0,0234	0,0071	0,0114
	C, %	16,8	4,6	8,40	0,43	5,37
	n	6	3	3	8	8
	t	1,79	2,07	1,45	5,3	
β_1	M	-0,233	-0,300	-0,238	-0,279	-0,300
	$\pm m$	0,0125	0,0067	0,0126	0,0068	0,0104
	δ	0,0332	0,0115	0,0218	0,0193	0,0291
	C, %	14,2	3,84	9,15	6,93	9,71
	n	7	3	3	8	8
	t	4,72	4,35	2,87	1,69	
β_2	M	-0,384	-0,481	-0,420	-0,444	-0,460
	$\pm m$	0,0173	0,0050	0,0226	0,0111	0,0098
	δ	0,0458	0,0085	0,0391	0,0315	0,0174
	C, %	11,9	1,8	9,32	7,10	3,79
	n	7	3	3	8	8
	t	5,38	2,64	0,95	1,06	

В течение года наблюдаются определенные изменения и в относительной подвижности белковых фракций, или R-факторе (табл. 2). В частности, подвижность α_1 - и особенно α_2 -глобулиновых фракций увеличивается к маю, остается неизменной в течение всего лета и снова уменьшается к осени. Подвижность β_1 - и β_2 -глобулинов в мае, наоборот, невелика, тогда как в марте она достигает максимальной величины. Таким образом, в мае наблюдается высокая скорость относительной подвижности фракций, движущихся к аноду, и низкая — движущихся к катоду. Как известно, при постоянном pH скорость и направление движения коллоидной частицы зависят от величины дзета-потенциала (иначе говоря, от избытка заряда частицы). В свою очередь, величина дзета-потенциала белков определяется главным образом соотношением диссоциировавших карбоксильных и аминных групп, входящих в состав аминокислот. Можно предположить, что в состав сывороточных белков в разные сезоны могут включаться различные аминокислоты. В частности, вполне вероятно, что в мае увеличивается количество диаминомонокарбоновых кислот (лизин, аргинин), а к августу — количество дикарбоновых кислот (аспарагин, глутамин). Конечно, это априорное предположение требует тщательного хроматографического анализа.

Сравнивая наши данные с аналогичными материалами А. В. Покровского (1968) по сезонным колебаниям веса тела у тьяньшанских полевок, мы убеждаемся, что эти показатели хорошо совпадают. Например, максимальный вес полевок отмечается этим автором в мае. В это же время у животных, исследованных нами, происходят наибольшие изменения в скорости движения и в количественном соотношении белковых а также отмечается максимальная величина альбумин-глобулинового индекса. Некоторые авторы (например Ф. Нагурски, 1962) считают величину альбумин-глобулинового индекса показателем активности биологических процессов в организме. По-видимому, май — это особый период в жизни ряда грызунов, когда идет интенсивная перестройка всего организма, подготовка к размножению.

Возникает вопрос — нельзя ли объяснить подмеченные нами закономерности в изменении сывороточных белков непосредственным влиянием изменяющихся факторов внешней среды? Безусловно, биохимическая реактивность организма, как часть общих физиологических функций, находится в определенной связи с состоянием теплового обмена в организме. Так, у свиней под влиянием низких температур наблюдается повышенное содержание глобулинов (Струк, 1956). Не следует сбрасывать со счета и увеличение инсоляции в весеннее время. М. А. Раздобудько (1956), например, указывает на то, что у кроликов, подвергающихся облучению ультрафиолетовыми лучами, незначительно снижается количество общего белка и альбуминов; при этом резко увеличивается способность организма образовывать агглютинины. Однако наши животные содержались в закрытом помещении, в условиях довольно постоянной температуры. Предположение о влиянии рациона также не подтверждается, поскольку изменения белков начинаются до того, как животные переходят с сухих кормов на зеленые сочные или наоборот. Очевидно, в данном случае мы имеем дело с устойчивым, наследственно закрепленным циклом в жизнедеятельности грызунов.

Приведенные материалы свидетельствуют о значительной лабильности белкового состава сыворотки крови у тьяньшанской полевки. Аналогичные данные получены нами и при изучении алтайских горных полевок (*Alticola strelzovi*, *A. argentatus*). Это обстоятельство вынуждает нас учитывать сезон постановки опыта во всех электрофоретических исследованиях в целях зоологической систематики.

ЛИТЕРАТУРА

- Денисов В. П., Денисова И. А. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови некоторых зимоспящих млекопитающих. — Ж. общ. биол., 1966, вып. 27, № 3.
- Денисова И. А. Изменчивость белкового состава сыворотки крови у некоторых грызунов. Автореф. канд. дисс. Саратов, 1965.
- Карелин В. И. Влияние сезонных факторов внешней среды на устойчивость к заболеваниям и рост поросят. — Тр. ВИЭВ, 1964, т. 30.
- Нагурски Ф. Динамика белков сыворотки крови крупного рогатого скота в онтогенезе с учетом некоторых физиологических и патологических факторов. Автореф. докт. дисс. Москва, 1962.
- Покровский А. В. Особенности роста и сезонных изменений веса тела некоторых горных видов полевок. — Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, вып. 2. Свердловск, 1968 (Урал фил. АН СССР).
- Раздобудько М. А. Влияние некоторых физических факторов внешней среды на иммунологическую реактивность животных. Автореф. канд. дисс. Харьков, 1956.
- Струк В. М. Белковый состав крови свиней в связи с породностью, возрастом и условиями содержания. — Тр. Новочеркас. зоотехн.-вет. ин-та, 1956, вып. 9.
- Bogal M. C., Chakravarty B., Deb C. Plasma proteins and non-protein nitrogen in toad (*Bufo melanostictus*) during hibernation and non-hibernation. — Indian J. Exptl. Biol., 1966, vol. 4, № 1.
- Suomolainen P., Karppanen E. The serum proteins in non-hibernating and hibernating hedgehogs. — Bull. Res. Council Israel, 1961, № 1-3.
- Deilenback R., Ringle D. Age changes in plasma glycoproteins the Mongolian gerbil. — Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med., 1963, vol. 114, № 3.

M. V. MICHALEV

THE MATERIALS ON THE SEASONAL VARIATIONS OF THE SERUM PROTEINS OF RODENTS

SUMMARY

It was studied the serum proteins of the voles *Clethrionomys frater* Thos. (animals of the same age, but born at different seasons). There are seasonal differences in quantitative proportions of protein patterns and relative mobility of them.

The similar data are available on the *Alticola strelzovi* Kastsch. and *Alticola argentatus* Severtzov.

В. Г. КРИВОШЕЕВ, В. Н. БУРМАКИН

ОБ ОСНОВНЫХ НАПРАВЛЕНИЯХ
МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ
СУБАРКТИЧЕСКИХ ПОЛЕВОК

Основой морфофизиологических и экологических адаптаций животных служит сохранение энергетического баланса организма со средой (Калабухов, 1946). Исследованиями по энергетике полярных и тропических млекопитающих и птиц, выполненными американскими физиологами (Scholander и др., 1950 а, б, в; Irving, 1955), убедительно показано, что на Аляске при низких температурах окружающей среды южные по происхождению виды в 2—4 раза (по сравнению с основным обменом) увеличивают потребление кислорода, в то время как у северных аборигенных животных в тех же условиях отмечена лишь незначительная интенсификация метаболизма. Обосновывается вывод о том, что выносливость наземных арктических млекопитающих к холоду объясняется исключительно высокими теплоизоляционными свойствами их мехового покрова. С категоричностью подобных выводов не согласен А. Д. Слоним (1962), который, опираясь на ряд исследований (Ольнянская, Слоним, 1947; Исаакян, Актурина, 1953, и др.), утверждает, что «...специфические для полярных животных реакции не могут объясняться только физическими свойствами кожных покровов...» (стр. 46).

С. С. Шварц (1963) сделал вывод о том, что в процессе эволюции приспособления автохтонов Субарктики были направлены на сокращение энергетических затрат и поддержание гомотермии на более низком энергетическом уровне, чем у форм с широкими ареалами, относящимся к иным фаунистическим комплексам и, по-видимому, позднее заселившим типичные тундровые ландшафты. Это заключение до настоящего времени недостаточно обосновано физиологическими экспериментами. В задачи нашего исследования входило изучение реакций преимущественно на температурный фактор двух субарктических представителей подсемейства полевок (*Microtinae*) — сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) — автохтона Субарктики с узким циркумполярным ареалом и северной формы широко распространенной полевки-экономки (*Microtus oeconomus chachlovi* Scalon.) — представителя таежного фаунистического комплекса в фауне тундр. Полученные результаты, как нам кажется, позволяют с большей определенностью высказаться об эволюционном направлении адаптаций полярных млекопитающих к усло-

виям холодного климата, о характере и степени развития основных терморегуляторных механизмов у автохтонных субарктических видов и широко распространенных животных иных фаунистических комплексов, населяющих тундровые и лесотундровые ландшафты.

Полевой материал был собран на левобережье низовий р. Енисея (70° с. ш.) в августе—сентябре, а лабораторные исследования проведены в г. Новосибирске в ноябре—декабре 1966 г. Экспериментальные животные содержались в неотапливаемом помещении при отрицательных температурах наружного воздуха на стандартном рационе, состоящем из сена, моркови, овса с добавлением картофеля и кашу.

Газообмен определяли по методике Н. И. Калабухова (1951) с модификациями Г. Н. Скворцова (1957) с одновременной регистрацией частоты пульса и дыхания по методике О. А. Монастырского, А. В. Якименко и В. Н. Бурмакина (1966). Для сравнения использованы любезно предоставленные нам В. А. Куксовым данные по потреблению кислорода сибирскими леммингами, полученные одновременно для тех же животных, но с использованием газоанализатора Холдена.

В лабораторных опытах исследованы 14 сибирских леммингов и 35 экз. полевок-экономок, относящихся к летним пометам 1966 г. Все исследовавшиеся зверьки находились в зимнем меху. Изучено поведение сибирских леммингов и полевок-экономок в кольцевом термоградиентном приборе с градиентом создаваемых температур от 0 до 50°C. Опыты проводились в двух вариантах: по методике Н. В. Башенной (1958) с незначительными изменениями и по видоизмененной методике Джелинео (Gelineo, 1964), разработанной О. А. Монастырским и В. Н. Бурмакиным (1967) применительно к термоградиентному прибору. В первом варианте опытов одиночные зверьки наблюдались в термоградиентном приборе в течение 1,5 ч с предварительной их адаптацией (15 мин). Регистрировались лишь отдыхающие (хотя бы кратковременно) животные. «Предпочитаемые температуры воздуха» вычислялись по моде получавшегося в каждом индивидуальном опыте распределения предпочитаемых температур. Полученные величины мы называем «предпочитаемыми температурами воздуха» (или правильнее — среды), так как на высоте 2—3 см от поверхности дна прибора температура воздуха равнялась температуре дна.

При втором варианте опыта по дну прибора через равные интервалы в восемь точек раскладывались небольшие клочки ваты и в четырех—морковь. Зверьки (парами или поодиночке) с вечера оставались в приборе на ночь, причем градиент температур автоматически поддерживался на одном уровне. Утром регистрировали положение «гнезда», сделанного грызунами из клочков ваты, и по нему судили о «предпочитаемой температуре субстрата». По-видимому, эти температуры близко соответствуют температурному режиму, создающемуся в гнездах зверьков в естественных условиях и так же специфичны для вида, как и «предпочитаемые температуры воздуха».

В работе использованы материалы по характеристике суммарной реакции животных на задаваемые температуры среды в климатической камере с регулируемыми и автоматически поддерживаемыми параметрами. В течение 1 ч пребывания животных в камере у них с помощью хромкопеллиновых термпар непрерывно регистрировалась ректальная температура с одновременной записью ее на ленту электрического потенциометра. Во время опыта зверьки фиксировались за конечности на небольших пластинках из органического стекла.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследовавшиеся лемминги были несколько крупнее полевков-экономок и имели меньшую удельную поверхность тела. Размеры тела тех и других характеризуются следующими данными:

	Сибирский лемминг (n=14)	Полевка-экономка (n=35)
Вес тела, г	42,3±2,1	31,9±1,0
Поверхность тела, см ²	110,7	91,6
Удельная поверхность тела*, см ² /г	2,6	2,9

* Вычислена по формуле Мея (Слоним, 1952).

Если учесть, что в зимнем меху сибирские лемминги характеризуются большей густотой волосяного покрова, чем серые полевки (Шварц, 1963), то следует отметить, что при прочих равных условиях теплопотери первого вида будут ниже, чем второго.

В результате полевых исследований в низовьях р. Енисея установлено, что сибирскому леммингу и полевке-экономке из этого района свойственны сходные гематологические показатели. Количество эритроцитов и гемоглобина в крови данных видов статистически достоверно не различается (табл. 1). Из особенностей развития внутренних органов необходимо отметить увеличенный индекс почки у полевков-экономок по сравнению с леммингами, что косвенно указывает на более низкий уровень обменных процессов у последних (табл. 2). Сходные соотношения в раз-

Таблица 1
Содержание эритроцитов и гемоглобина в крови сибирских леммингов и полевков-экономок

Показатель	Сибирский лемминг		Полевка-экономка		t	P
	n	M±m	n	M±m		
Эритроциты, тыс. шт./мм ³	9	7812±653	21	9040±331	1,68	<0,95
Гемоглобин, г%	9	15,96±0,43	10	15,84±0,76	0,14	<0,95

Примечание. t — критерий достоверности разницы средних; P — вероятность.

Таблица 2
Относительный вес внутренних органов и индекс кишечника сибирского лемминга и полевки-экономки

Индекс органа	Сибирский лемминг (n=11)	Полевка-экономка (n=15)	t	P
M±m, %:				
сердце	6,0±0,2	5,4±0,3	1,67	<0,95
печень	63,6±3,9	72,4±1,7	2,07	<0,95
почка	5,6±0,2	7,0±0,3	3,89	<0,999
Кишечник, %	1152±6	730±20	20,19	<0,999

витии интерьерных признаков этих видов отмечены также в тундрах Ямала и Северной Якутии (Копен, 1958; Шварц, 1959; Кривошеев, Красильникова, 1966). Следует также отметить, что удлинённый кишечник сибирского лемминга, так же как и других близких видов, например лесного лемминга, отнюдь не свидетельствует о их повышенной потребности в питательных веществах. Удлинение кишечника, особенно его толстого и слепого отделов, скоррелировано с низкой калорийностью и труд-

ной усвояемостью основных кормов (мхи, осоки, пушицы), богатых клетчаткой.

Определение газообмена сравниваемых видов показало значительную устойчивость метаболизма сибирского лемминга в интервалах температур от 20 до 30°С. Заметная интенсификация метаболизма отмечается лишь при температурах, близких к 0°С (рис. 1 А). На рис. 1 А представ-

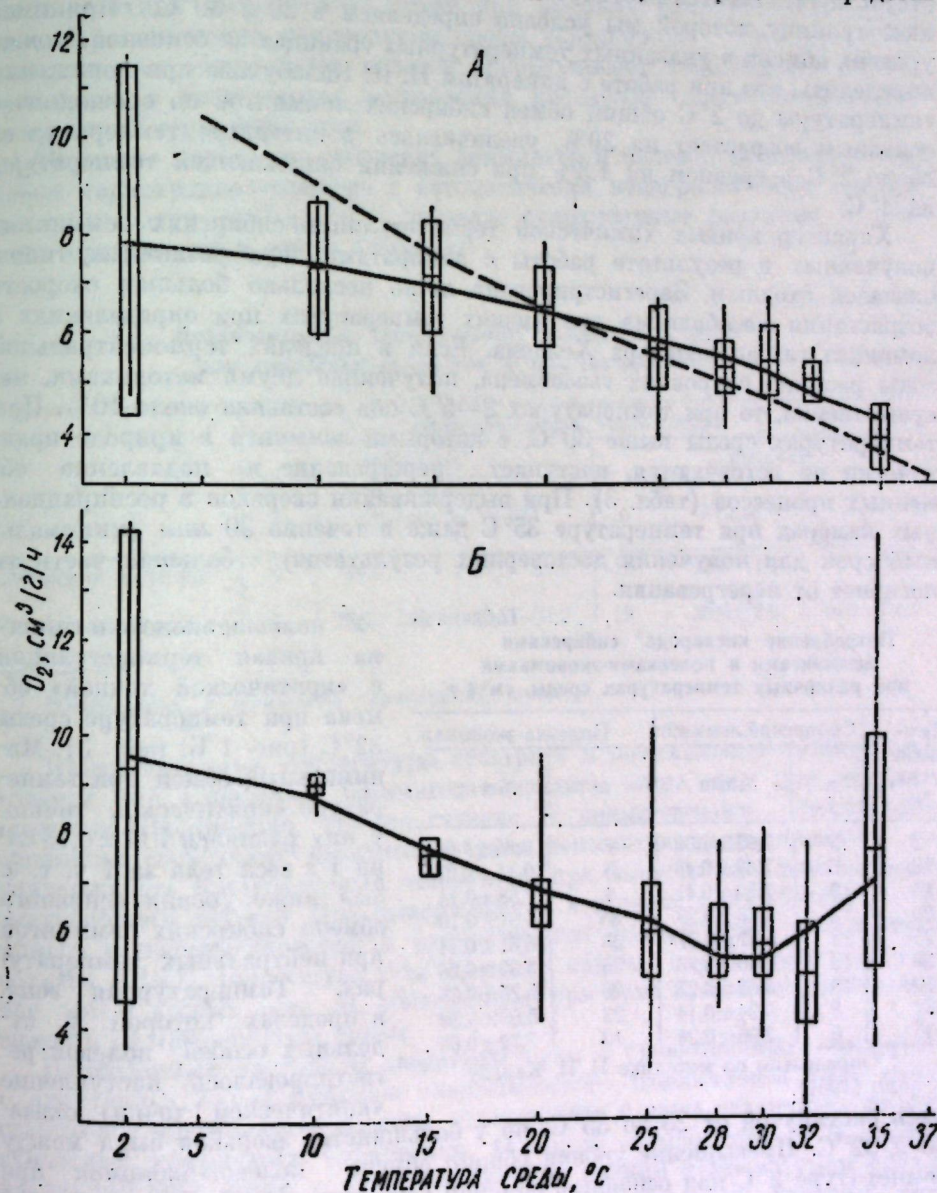


Рис. 1. Изменение потребления кислорода сибирскими леммингами (А) и полевками-экономками (Б) при различных температурах среды. Условные обозначения — в тексте.

лены кривые терморегуляции, выравненные способом взвешенной скользящей средней и полученные по методике Н. И. Калабухова (1951) — сплошная линия и с помощью газоанализатора Холдена — пунктирная. Для первой из них приведены пределы изменчивости газообмена при темпера-

турах среды 2—35°С (вертикальные линии), эмпирические средние (горизонтальные) и их тройная ошибка (прямоугольники по обе стороны от средних). «Критическая точка» обмена, т. е. температура внешней среды, «...при которой наблюдается наименьший обмен веществ» (Быков, Слоним, 1949), на обеих кривых терморегуляции сибирских леммингов отсутствует. Имеется растянутая термонеутральная зона, верхнюю и нижнюю границу которой мы условно определяем в 20 и 30°С. Принимая уровень обмена в указанных температурных границах за основной, можно определить, что при работе с аппаратом Н. И. Калабухова при понижении температуры до 2°С общий обмен сибирских леммингов по сравнению с основным возрастает на 29%, увеличиваясь в интервале температур от 25 до 2°С в среднем на 1,3% при снижении окружающей температуры на 1°С.

Характер кривых химической терморегуляции сибирских леммингов, полученных в результате работы с аппаратами двух различных типов, оказался сходным. Зарегистрирована лишь несколько большая скорость возрастания метаболизма при низких температурах при определениях с помощью газоанализатора Холдена. Если в пределах термонеutralной зоны разница в уровнях газообмена, полученная двумя методиками, не существенна, то при температурах 2—5°С она составила около 10%. При температурах среды выше 30°С, с которыми лемминги в природе практически не встречаются, наступает перегревание и подавление обменных процессов (табл. 3). При выдерживании зверьков в респирационных камерах при температуре 35°С даже в течение 20 мин (минимальный срок для получения достоверных результатов) большая часть их погибнет от перегревания.

Таблица 3

Потребление кислорода* сибирскими леммингами и полевками-экономами при различных температурах среды, см³/г·ч

Температура, °С	Сибирский лемминг		Полевка-экономка	
	n	M±m	n	M±m
2	5	7,95±1,36	6	9,36±1,64
10	6	7,45±0,49	5	9,11±0,07
15	10	7,30±0,41	4	7,58±0,14
20	13	6,73±0,29	35	6,61±0,18
25	12	5,87±0,27	35	6,01±0,31
28	13	5,45±0,23	33	5,85±0,26
30	13	5,62±0,25	26	5,75±0,25
32	8	5,24±0,14	23	5,08±0,39
35	6	3,96±0,24	13	7,72±0,83

* Определено по методике Н. И. Калабухова (1951).

лась растянутой от 25 до 35°С, но у большинства зверьков была между 30 и 32°С. Превышение уровня общего обмена полевки-экономок при температуре 2°С над основным составляет 122%. Таким образом нарастание интенсивности химической терморегуляции при снижении температуры от 32 до 2°С составляет 4,1% на 1°С. Резкое сокращение теплопродукции при температуре «критической точки», очевидно достигается крайним напряжением нейро-гуморальных механизмов «второй химической терморегуляции» (Wolpert, 1896 — по Gelineo, 1964; Башенина, 1958), приводящей к кратковременному подавлению теплообразования. Одновременно при температурах среды выше «критической точки» у полевки-экономок увеличивается частота дыхания, по-видимому способствующая увеличению теплоотдачи испарением с верхних дыхатель-

ных путей (рис. 2). Как показали В. В. Черномординов и Н. З. Боркум (1967), у белых мышей при высоких температурах среды не только учащается дыхание, но и уменьшается глубина вдоха. По-видимому, поверхностное учащенное дыхание (полипноэ) — общее явление для многих мелких грызунов. Однако, как видно из рис. 2, сибирские лемминги, по-видимому, не обладают механизмом увеличения теплоотдачи с поверхности верхних дыхательных путей при высоких температурах (полипноэ). При снижении температуры среды усредненные кривые частоты дыхания для обоих видов полевок обнаруживают тенденцию к росту, связанную с увеличением потребления кислорода и интенсификацией химической терморегуляции.

Изучение поведения сибирских леммингов и полевок-экономок в кольцевом термоградиентприборе с автоматически поддерживаемым градиентом температур от 0 до 50°С показало существенные различия в реакциях сравниваемых видов (табл. 4).

Таблица 4

Предпочитаемые (оптимальные) температуры среды для сибирских леммингов и полевок-экономок*

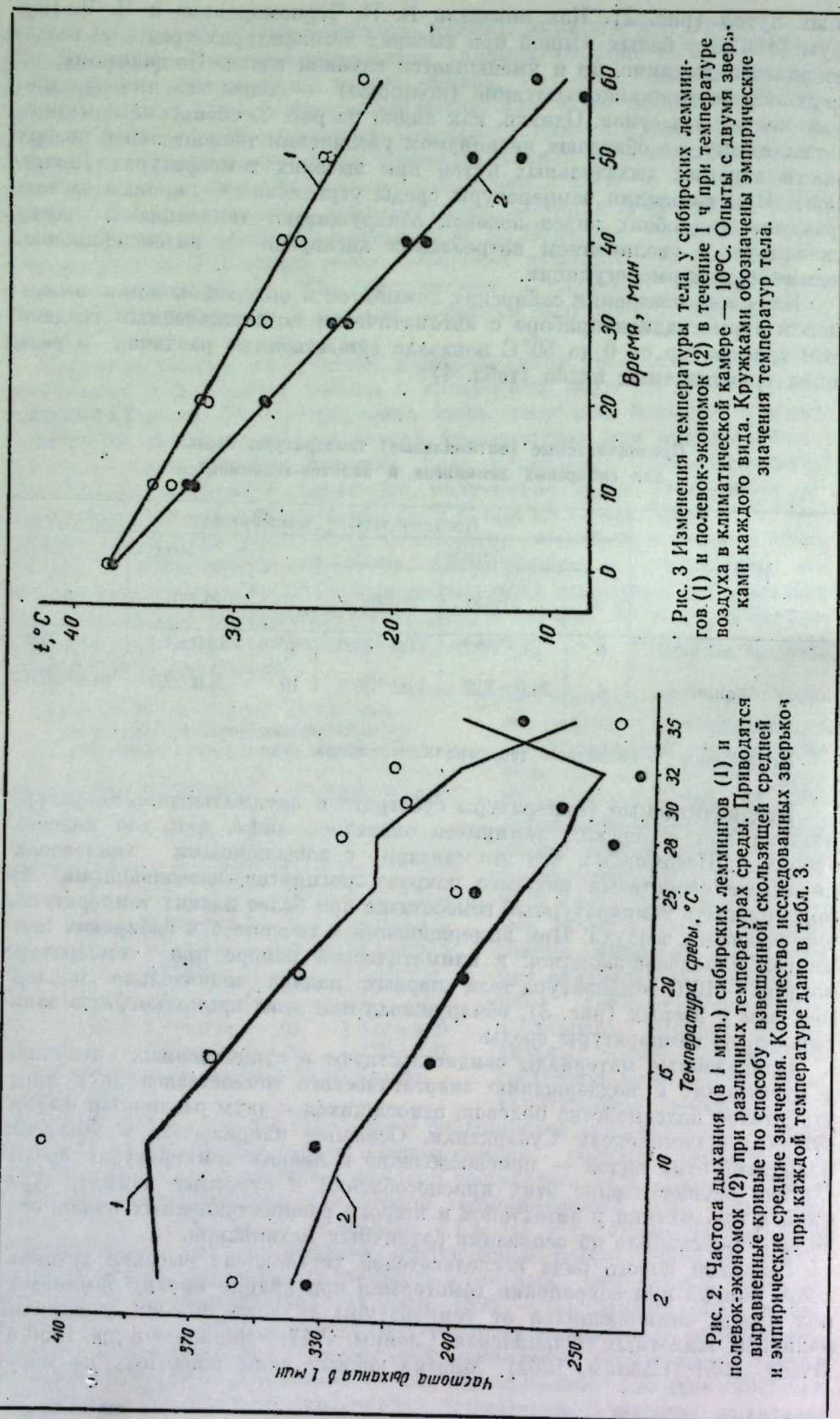
Вид	Предпочитаемая температура, °С					
	субстрата			воздуха		
	n	M±m	lim	n	M±m	lim
Сибирский лемминг	6	24,5±1,7	11,5—34,0	25	13,9±1,1	5,1—24,0
Полевка-экономка	6	29,0±3,22	19,2—39,2	19	26,0±2,9	10,8—39,0

* Наблюдения в кольцевом термоградиентприборе.

Предпочитаемые температуры субстрата и оптимальные температуры воздуха для сибирских леммингов оказались ниже, чем для полевки-экономок. Несомненно, что это связано с повышенными теплоизоляционными свойствами мехового покрова леммингов, позволяющими им поддерживать температурный гомеостазис при более низких температурах окружающего воздуха. При выдерживании в течение 1 ч сибирских леммингов и полевки-экономок в климатической камере при температуре воздуха —10°С температура тела первых падала значительно медленнее, чем у вторых (рис. 3), обнаруживая при этом прямолинейную зависимость от температуры среды.

Приведенные материалы свидетельствуют о существенных отличиях в адаптациях к поддержанию энергетического гомеостазиса двух представителей подсемейства полевок, относящихся к двум различным фаунистическим комплексам Субарктики. Основное направление в эволюции адаптаций этих видов — приспособление к низким температурам среды. Однако осуществление этих приспособлений к суровому климату Арктики и Субарктики у автохтонов и широко распространенных видов, очевидно, происходило на основании различных механизмов.

Работами целого ряда исследователей установлена высокая устойчивость обмена при сохранении гомотермии при крайне низких температурах среды, отличающихся от температуры тела на 80—90° у типично полярных животных (Ольгинская, Слоним, 1947; Scholander и др., 1950 а; Irving, 1951; Слоним, 1962). Многие южные виды животных не могут



существовать в условиях Крайнего Севера, а те из них, которые в течение антропогена проникли в тундровые ландшафты, характеризуются прежде всего заметной интенсификацией обменных процессов. Кроме приведенных выше данных, Г. Б. Ливчак (1960) установлено, что большая узкочерепная полевка из тундр Ямала, относящаяся к широко распространенному палеарктическому виду степного происхождения, характеризуется более высоким уровнем обменных процессов, чем сибирский лемминг и полевка Миддендорфа — автохтоны тундры. При равных температурных условиях энергетические затраты аборигенов тундр всегда ниже, чем у широко распространенных видов иных фаунистических комплексов. При сравнительно одинаковой температуре тела у млекопитающих разных видов компенсация недостаточной теплопродукции в организме автохтонных полярных видов осуществляется преимущественно за счет повышенной теплоизоляционной способности их кожи, под кожного жирового слоя и волосного покрова (Irving a. Krog, 1955). Однако, как справедливо отмечает А. Д. Слоним (1966), было бы неправильным сбрасывать со счета и специфические физиологические и биохимические механизмы адаптации к холоду. У ряда северных млекопитающих и птиц отмечена гетеротермия поверхностных тканей и способность к их нормальной жизнедеятельности при пониженных, по сравнению с внутренними частями тела, температурах.

Тем не менее повышение теплоизоляции тела за счет специфических изменений в структуре, длине и густоте мехового покрова, а также структуре кожи — ведущее направление в адаптации всех северных животных к холодному климату. По данным С. С. Шварца (1963), густота волосного покрова сибирского лемминга в зимнее время выше, чем у представителей тундровых популяций узкочерепной, красной, рыжей и красно-серой полевок. Таким образом, широкая термонейтральная зона, повышенные теплоизоляционные свойства кожи и мехового покрова, незначительные энергетические затраты на химическую терморегуляцию — характерные особенности арктических животных, прослеженные на многих видах млекопитающих.

В ряде работ можно встретить также утверждения о том, что обмен арктических животных характеризуется низкой температурой «критической точки». Так, А. Д. Слоним (1962) отмечает, что отсутствие химической терморегуляции при температурах до -10 , -15°C свидетельствует о чрезвычайно низкой критической точке обмена у полярных млекопитающих. Он (1966) приводит и температуру «критической точки» для песка, равную -30 , -40°C , а для снежной козы (*Oreamnos americanus*) Скалистых гор Северной Америки (Krog a. Monson, 1954) -20°C . Г. Б. Ливчак (1960) приводит для сибирского лемминга температуру «критической точки», равную примерно 16°C , а предпочитаемую (оптимальную) — около 17°C . Представление о термонейтральной «критической точке» у животных с хорошо выраженной термонейтральной зоной относительно постоянного обмена лишено смысла, как это и явствует из определения А. Д. Слонима (1952). «Критическая точка», по определению Н. В. Башениной (1958), характеризует наименьший обмен животных в период крайнего напряжения нервно-гуморальных механизмов подавления теплопродукции в узкой зоне температур среды, непосредственно предшествующих перегреванию организма. Она соответствует температурным пределам так называемой второй (верхней) химической терморегуляции, являющейся приспособлением к воздействию высоких температур среды (Gelineo, 1964).

При описании энергетических процессов у животных с хорошо выра-

женной термонеutralной зоной относительно постоянного обмена, по Желинео (Gelineo, 1964), удобно использовать понятия верхней и нижней критических температур воздуха, предшествующих гипер- и гипотермии. В цитирувавшихся выше работах зарубежных авторов широко применяется понятие критической температуры нижней границы термонеutralной зоны. Последствия в некоторых работах А. Д. Слонима (1962) и в статье Г. Б. Ливчак (1960) переводится как температура «критической точки». Как нижняя, так и верхняя границы термонеutralной зоны в значительной мере условны и в работах многих американских авторов определяются по пересечению прямых, являющихся усреднением эмпирических данных по отдельным отрезкам кривой терморегуляции — отрезка химической терморегуляции, основного обмена и т. д. Не говоря уже о правомочности сведения энергетических зависимостей организма и среды к прямолинейным, необходимо указать, что простое усреднение эмпирических данных по методу взвешенной скользящей средней позволяет отметить тенденции в изменении газообмена и условные границы термонеutralной зоны.

ВЫВОДЫ

1. Основными направлениями в эволюции адаптаций к поддержанию энергетического гомеостаза у субарктических видов полевок были приспособления к холодному климату, в частности к низким температурам среды.

2. Повышенные теплоизоляционные свойства мехового покрова сибирских леммингов по сравнению с серыми полевками позволили автохтонным тундровым формам поддерживать температурный гомеостазис при более низких энергетических затратах, чем полярным представителям иных фаунистических комплексов.

3. При снижении температуры воздуха обменные процессы у полевок-экономов возрастают быстрее, чем у сибирских леммингов, но при длительном выдерживании зверьков в климатической камере при отрицательных температурах (до -10°C) оба вида неспособны поддерживать температуру тела на постоянном уровне. Однако сибирские лемминги более холодостойки. Температура их тела при отрицательных температурах воздуха падает медленнее, чем у полевок-экономов.

4. Широкая термонеutralная зона относительно постоянного обмена сибирских леммингов позволяет им в определенных пределах выдерживать колебания внешних температур без значительных изменений внутреннего обмена, что способствует значительной экономизации энергетических затрат организма в суровых климатических условиях и является характерной физиологической адаптацией этого вида, свойственной также и другим типично полярным млекопитающим.

5. В связи с хорошим развитием теплоизоляции, наличием широкой термонеutralной зоны при описании обменных процессов автохтонных субарктических млекопитающих нет оснований к выделению единственной «критической точки» обмена по аналогии с широко распространенными и южными формами. Для энергетики полярных млекопитающих с хорошо выраженной физической терморегуляцией характерны «критические температуры» верхней и нижней границ термонеutralной зоны.

6. Под действием естественного отбора в процессе эволюции в условиях субарктических ландшафтов сибирские лемминги утратили специфические адаптации к воздействию высоких температур воздуха, с которыми они в природе практически не встречаются (механизм подавления теплопродукции в зоне второй химической терморегуляции и механизм повышения теплоотдачи в результате термического полипноэ).

7. Эволюция основных морфофизиологических приспособлений автохтонных видов полевок Субарктики к холодному климату направлена на развитие взаимосочетающихся специфических физических и физиологических механизмов терморегуляции. Одно из основных направлений — усиление термоизолирующих свойств мехового покрова, обусловившее компенсаторное снижение энергетических затрат организма на поддержание гомотермии и развитие специфической регуляции обменных физиологических функций, при которой температурные колебания внешней среды в известных пределах не нарушают нормальных процессов жизнедеятельности.

8. Широко распространенные виды полевок степного и тасжского фаунистических комплексов, населяющих в настоящее время субарктические ландшафты, не обладают столь совершенной физической регуляцией теплоотдачи, как автохтонные тундровые виды. Их приспособление к низким температурам среды связано с интенсификацией энергетического обмена, что определяет физиологические барьеры, препятствующие широкому освоению этими видами разнообразных тундровых ландшафтов.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. О «критической точке» у мелких полевок. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 12.
- Быков К. М., Слоим А. Д. Среда обитания и физиологические функции у млекопитающих. — Вест. АН СССР, 1949, № 9.
- Исаакян Л. А., Акчурина Р. И. Сезонные изменения газообмена у хищных млекопитающих. — Опыт изучения регуляции физиологических функций, т. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма, как основа процесса адаптации. — Ж. общ. биол., 1946, т. 7, № 6.
- Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М., «Советская наука», 1951.
- Копен К. И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкохвостой полвки. — Бюлл. Урал. отд. МОИП, 1958, вып. 1.
- Кривошеев В. Г., Красильникова И. Н. Об интерьерных особенностях мышечных грызунов Якутии. — Зоол. ж., 1966, т. 45, вып. 7.
- Ливчак Г. Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья. — Проблемы флоры и фауны Урала. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1960, вып. 14.
- Монастырский О. А., Якименко А. В., Бурмакин В. Н. Метод одновременной регистрации пульса, частоты и относительной глубины дыхания у мелких животных. — Зоол. ж., 1966, т. 45, вып. 11.
- Монастырский О. А., Бурмакин В. Н. Методика определения предпочитаемой температуры у грызунов. — Общие вопросы физиологии адаптаций. Реф. докл. к III Всесоюз. совещ. по экологич. физиол., биохим. и морфол. Новосибирск, 1967 (СО АН СССР).
- Ольнянская Р. П., Слоим А. Д. О приспособлении организмов к очень низким температурам среды. — Изв. АН СССР, серия биол., 1947, № 2.
- Скворцов Г. Н. Усовершенствованная методика определения интенсивности потребления кислорода у грызунов и других мелких животных. — Грызуны и борьба с ними, вып. 5. Саратов, 1957.
- Слоим А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Слоим А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Слоим А. Д. Физиология терморегуляции и термической адаптации у сельскохозяйственных животных. М.—Л., «Наука», 1966.
- Черномордиков В. В., Боркум Н. З. Адаптивные изменения темпа и глубины дыхания грызунов при различных температурах субстрата. — Физиологические механизмы индивидуальных адаптаций. Реф. докл. к III Всесоюз. совещ. по экологич. физиол., биохим. и морфол. Новосибирск, 1967 (СО АН СССР).
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно Micromammalia) к условиям существования в Субарктике. — Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию, т. 1. Тр. Салехард. стан. УФАИ СССР, 1959, вып. 1.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1. Млекопитающие. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1963, вып. 33.

Irving L. Physiological adaptation to cold in arctic and tropic mammals. — Fed. Proc., 1951, vol. 10.

Irving L. Temperature of skin in the arctic as a regulator of heat. — J. Appl. Phys., 1955, vol. 7, № 4.

Irving L., Krog J. Skin Temperature as Heat Regulator. — J. Appl. Phys., 1955, vol. 7, № 4.

Gelineo S. Organ systems in adaptation: the temperature regulating system. — Handbook of Physiology, sect. 4: A adaptation to the Environment. Chapter 15. Washington, 1964.

Krog H. a. Monson M. Notes on metabolism of a mountain goat. — Amer. j. Phys., 1954, vol. 178.

Scholander P. F., Hock R., Walters V. a. Irving L. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. — Biol. Bull., 1950 a, vol. 99.

Scholander P. F., Hock R., Walters V., Johnson F. a. Irving L. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. — Biol. Bull., 1950 б, vol. 99.

Scholander P. F., Walters V., Hock R. a. Irving L. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. — Biol. Bull., 1950 в, vol. 99.

V. G. KRIVOSHEJEV, V. N. BURMAKIN

ON THE FUNDAMENTAL DIRECTION OF MORPHOPHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS IN SUBARCTIC VOLES

SUMMARY

Field and laboratory studies of tundra representatives of vole families — Siberian lemming (*Lemmus sibiricus* Kerr.) and Tundra vole (*Microtus oeconomus chahlovi* Scalon) from the region in the lower parts of the Yenisei river were carried out. Interior peculiarities, hematological indexes, gas-energetical metabolism, adaptive behaviour in thermogradient apparatus, reactions of body temperatures in climatic chamber were studied. The main differences in adaptations to maintaining temperature homeostasis in lemmings and tundra voles were established.

In the process of evolution, in subarctical altitude the Siberian lemmings have lost specific adaptations to the treatment of high air temperatures. One of the main directions in the evolution of adaptations of typical tundra species to cold climate is reinforcing of thermoisolating properties of fur causing the compensatory lowering of energetical expenditure of organism for maintaining homothermy.

Widely-spread species of tundra vole at present inhabiting subarctical areas have no physical thermoregulations of such effective kind. Their adaptation to the low temperatures of the environment is due to intensification of the energetical metabolism.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 71

Труды Института экологии растений и животных

1969

УДК 598.2:591.4

Л. Н. ДОБРинский, Р. И. БИРЛОВ

О ПОЛОВОМ ДИМОРФИЗМЕ ПТИЦ В СВЯЗИ С ДИНАМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКОЙ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Исследования последних лет по экологической физиологии и функциональной морфологии свидетельствуют о том, что в процессе роста, развития животных и приспособления их к смене условий среды особенности даже близких видов нередко изменяются в различных направлениях. Направленность этих изменений в ряде случаев может быть отнесена к наиболее важным биологическим особенностям видов. Поэтому привлечение динамики комплекса признаков для характеристики различных форм позволит пополнить наши знания об их биологической специфике. Динамический подход к решению интересующего нас вопроса о половом диморфизме птиц по морфологическим признакам даст возможность осветить его с новой точки зрения. В данном случае под динамическим критерием мы имеем в виду ход географической изменчивости полового диморфизма птиц. При этом предполагается, что если самки и самцы птиц не одинаково реагируют на изменение условий среды, то это должно найти отражение в характере географической изменчивости их интерьерных признаков.

Географическая изменчивость полового диморфизма особенно хорошо изучена у насекомых. Э. Майр (1947) указывает, что это явление свойственно и некоторым видам птиц. В качестве примера он приводит широко распространенный вид *Pachycephala pectoralis*. Для самцов этого вида птиц характерна яркая окраска, а оперение самок имеет тусклые тона. Однако у расы (*feminina*), обитающей на о. Реннел, самцы почти неотличимы от самок. Не менее интересна и австралийская мухоловка (*Petroica multicolor*). Этот вид заселил многие острова южной части Тихого океана. У австралийской (родительской) расы и у нескольких рас, колонизировавших тихоокеанские острова, наблюдается нормальный половой диморфизм. Однако в двух местах ареала произошла утрата полового диморфизма путем феминизации самцового оперения, а на Соломоновых островах, напротив, самки приобрели оперение, сходное с оперением самцов. Явление географической изменчивости полового диморфизма птиц особенно четко выражено у жаворонков. Можно привести еще ряд примеров географической изменчивости полового диморфизма птиц, но во всех случаях, как отмечает Э. Майр, это явление протекает по типу, свойственному для *Pachycephala* и *Petroica*.

Географическая изменчивость полового диморфизма птиц изучалась главным образом на экстерьерных признаках. Интерьерные признаки почти не использовались. Поэтому, как нам кажется, не лишена интереса попытка проанализировать географическую изменчивость полового диморфизма птиц по общему весу тела и индексам внутренних органов. В качестве объектов исследования нами выбраны два вида крачек — *Sterna hirundo* L. и *S. paradisaea* Pontopp. Выбор сделан не случайно. Прежде всего мы имели в виду характер распространения этих близких и в экологическом, и в морфологическом отношении видов. Оба вида встречаются непрерывно от степей до арктических пустынь. Причем северная граница ареала речной крачки совпадает с южной границей распространения полярной. Последнее обстоятельство дает возможность провести сравнение степени выраженности полового диморфизма у полярной и речной крачек, обитающих в одинаковых климатических условиях (на стыке их ареалов). Кроме того, последняя в Палеарктической области образует пять подвидов, а первая характеризуется отсутствием подвидовой дифференцировки.

Определить характер географической изменчивости полового диморфизма птиц по интерьерным признакам представляется возможным только при анализе вполне однородного и достаточно полного материала. Исходя из этого, мы определяли объем полевых сборов, сроки и места проведения работ. Изучена географическая изменчивость общего веса тела, интерьерных (сердце, печень, почки) и экстерьерных (длина крыла, плюсны, клюва) признаков у самцов и самок речной и полярной крачек. По первому виду сбор материала проводили в районе оз. Черного (Армизонский район Тюменской области, 56° с. ш.), где обработана серия в 100 экз. (55 самцов и 45 самок), и в окрестностях пос. Лабытнанги (Ямало-Ненецкий округ, 67° с. ш.) — серия 35 птиц (25 самцов и 10 самок). Материал по полярной крачке собран на Южном Ямале (67° с. ш.) и о. Каменном (74° с. ш.). В первом пункте обработан 41 экз. (24 самца и 17 самок), во втором — 95 (53 самца и 42 самки). Можно было сравнить морфологические особенности самок и самцов крачек из географически удаленных районов, климатические условия которых резко различны. При сравнительном анализе морфологических особенностей крачек применены методы вариационной статистики.

Анализ материала, имеющегося в нашем распоряжении, позволяет судить о степени выраженности полового диморфизма крачек по интерьерным и экстерьерным признакам в различных климатических зонах (табл. 1). Можно с достаточной степенью достоверности говорить о том, что у полярных крачек между самцами и самками не обнаруживается отличий по общему весу тела и интерьерным признакам (сердцу, печени, почкам). Нет этих отличий ни у крачек северной популяции (74° с. ш.), ни у птиц с южного Ямала (67° с. ш., южная граница ареала). Иными словами, для полярной крачки не характерна географическая изменчивость полового диморфизма по общему весу тела и изученным интерьерным признакам. То же самое наблюдается при аналогичном анализе экстерьерных признаков. В обследованных районах самки и самцы этого вида не отличаются по длине крыла, плюсны и клюва.

Рассматривая в этом же плане данные по речной крачке, можно констатировать, что самцы с оз. Черного (56° с. ш.) отличаются от самок значительно меньшим общим весом тела и пониженным индексом печени (статистическая обработка материала не вызывает в этом сомне-

Таблица 1
Географическая изменчивость полового диморфизма у речных и полярных крачек по интерьерным и экстерьерным признакам

Пункт сбора материала	п	Пол	Общий вес птицы, г.	Индекс органа, ‰				Длина, мм		
				сердце	печень	почки	крыла	плюсны	клюва	
Речная крачка										
Южный Ямал, 67° с. ш.	25	Самцы	127,6±3,2	12,4±0,2	53,5±1,7	8,6±0,2	26,7±0,2	2,2±0,02	3,5±0,03	
	10	Самки	132,1±4,3	11,9±0,4	49,3±1,9	7,5±0,31	27,1±0,23	2,27±0,03	3,5±0,07	
Оз. Черное, 56° с. ш.	55	Самцы	119,2±1,4	10,0±0,15	43,4±1,6	7,6±0,2	26,6±0,11	2,0±0,02	3,5±0,03	
	45	Самки	128,7±2,0	9,9±0,13	50,8±1,2	7,5±0,13	26,5±0,11	2,0±0,013	3,4±0,023	
Полярная крачка										
О. Каменный, 74° с. ш.	53	Самцы	111,0±1,0	14,5±0,17	51,9±0,63	9,2±0,13	27,0±0,13	1,6±0,012	3,1±0,03	
	42	Самки	109,7±1,1	14,6±0,2	52,9±0,8	9,1±0,16	26,8±0,13	1,6±0,01	3,0±0,024	
Южный Ямал, 67° с. ш.	24	Самцы	94,0±2,0	13,2±0,9	44,6±1,6	8,2±0,2	26,7±0,15	1,7±0,013	3,1±0,03	
	17	Самки	94,0±1,6	14,1±0,5	44,0±1,3	8,3±0,2	26,9±0,13	1,7±0,03	3,1±0,044	

ний). По остальным внутренним признакам у них полового диморфизма нет. Как видно из табл. 1, у северной границы ареала самки и самцы речной крачки отличаются по относительному весу почек (индекс этого органа у самцов выше). В данном случае обнаруживается четко выраженная географическая изменчивость полового диморфизма птиц по общему весу тела, размерам печени и почек. Длина крыла, плюсны и клюва у самцов и самок речных крачек одинакова как на севере, так и на юге.

Таким образом, выявляется любопытная закономерность: у полярных крачек отсутствует географическая изменчивость полового диморфизма по обеим группам изученных признаков. У близкого же им во многих отношениях вида — речной крачки обнаруживается четко выраженная географическая изменчивость полового диморфизма по некоторым интерьерным показателям. Следовательно, отличие речных и полярных крачек проявляется не в направленности хода изменения комплекса признаков при смене условий среды, а в характере географической изменчивости полового диморфизма. Изучая последнюю, мы тем самым вносим элемент динамичности в морфологические исследования, что позволяет полнее оценить специфику сравниваемых близких видов.

Установив факт географической изменчивости полового диморфизма у речных крачек по ряду интерьерных признаков, мы попытались выяснить причину отмеченного явления. С этой целью была прослежена географическая изменчивость внутренних признаков у самок и самцов обследованных видов. Оказалось, что общая направленность и масштабы географической изменчивости веса тела, индексов сердца, печени, почек, длины крыла, плюсны и клюва у самцов и самок полярных крачек в принципе одинаковы (см. табл. 1). Иначе идет приспособление речных крачек к изменению условий среды. У самок этого вида с продвижением на север увеличивается только относительный вес сердца. Общий вес тела и индексы всех остальных внутренних органов остаются на прежнем уровне. Реакция самцов речных крачек на условия Субарктики выражается в значительном увеличении всех интерьерных показателей.

Касаясь изменчивости морфологических признаков у полярной крачки, следует подчеркнуть, что характерные черты интерьера крачек северных и южных популяций формируются довольно рано. Молодые, только что поднявшиеся на крыло птицы с о. Каменного по сравнению с птицами южных популяций имеют более высокий общий вес тела и повышенный индекс печени. Если учесть некоторую разницу в возрасте птенцов, о чем отчасти свидетельствуют данные по экстерьерным признакам, то констатируемые различия в интерьере молодых птиц сравниваемых популяций выступают еще резче (табл. 2). Ранее нами высказывалось предположение (Добринский, 1964), что особенности популяций полярных крачек по интерьерным признакам, селективное значение которых не вызывает сомнений, формируются в процессе направленного естественного отбора. Однако мы не исключали и фенотипическую обусловленность этих показателей. Приведенные данные по географической изменчивости молодых полярных крачек по внутренним признакам требуют также учитывать возможность генетической закрепленности особенностей сопоставляемых популяций. По всей вероятности, отличия в интерьере полярных крачек, обитающих в различных частях ареала, нельзя объяснять действием какого-либо одного фактора. В данном случае, по-видимому, сказывается влияние условий среды и естественного отбора, нашедшего свое выражение в генетической закрепленности признаков. В связи с этим целесообразно ставить вопрос не о том, за счет

Таблица 2

Географическая изменчивость интерьерных и экстерьерных признаков у молодых полярных крачек

Пункт сбора материала	п	Общий вес птицы, г	Индекс органа, ‰			Длина, мм		
			сердце	печень	почка	крыла	плюсны	клюва
Южный Ямал, 67° с. ш.	10	86,0 ± 3,4	12,2 ± 0,62	48,0 ± 2,1	8,7 ± 0,34	23,1 ± 0,44	1,8 ± 0,033	2,6 ± 0,07
Остров Каменный, 74° с. ш.	30	103,1 ± 1,7	13,1 ± 0,21	56,2 ± 1,4	9,0 ± 0,21	21,2 ± 0,41	1,6 ± 0,011	2,5 ± 0,03

действия какого фактора формируются межпопуляционные различия, а об относительной роли каждого из них в этом процессе. Такая постановка вопроса требует, помимо полевых экологических исследований, экспериментальных работ в виварии. Представляет интерес, например, инкубирование яиц и выращивание птенцов разных популяций в одинаковых условиях, исключение или уменьшение тренинга и т. п.

Предыдущие рассуждения о географической изменчивости полового диморфизма базировались на результатах изучения интерьера у полярных и речных крачек. К сожалению, из-за недостатка сравнимых материалов мы не можем проанализировать в этом же плане другие виды птиц. Считаем уместным привести некоторые данные, которые следует рассматривать как материал для будущих обобщений (имеются в виду данные по общему весу тела у самок и самцов субарктических популяций птиц). Правило Бергмана, определяющее связь между общей величиной гомойотермных животных и их распространением, говорит о том, что северные популяции птиц должны быть представлены более крупными особями, чем южные. Справедливость этого правила подтверждена на ряде видов, что дало основание для описания северных и южных подвидов, отличающихся по размерам. Однако такой количественный признак, как величина, варьирует довольно сильно, поэтому учет его возможен только после биометрической обработки материала. Отсюда понятно значение накопления данных по общему весу птиц различных видов и различных подвидов одного вида. Кроме значения рассматриваемого признака для внутривидовой систематики, он имеет ценность и для практики охотничьего хозяйства, так как при планировании заготовок дичи не могут не учитываться данные по весу промысловых птиц. В табл. 3 приводятся средние данные по общему весу тела у 23 видов птиц субарктических популяций. У 12 из них (чернети хохлатой, синьги, шилохвости, глухаря, тетерева, тундряной и белой куропатки, фифи, турухтана, чернозобой гагары, сороки и пупочки) между самками и самцами имеется значительная разница по весу. Для чернети хохлатой, синьги, шилохвости, глухаря, тетерева, белой куропатки, фифи, турухтана, сороки и пупочки эта разница статистически достоверна, а для тундряной куропатки и чернозобой гагары — очень близка к достоверной. У остальных обследованных видов (чернети морской, чирка-сизистунка, рябчика, золотистой ржанки, обыкновенной и длиннохвостой крачек, чечетки, белой и желтой трясогузок, рогатого жаворонка и варакушки) половой диморфизм по весу тела нами не обнаружен. Причем, имея сравнительно большой материал по таким видам, как обыкновенная и длиннохвостая крачки, рогатый жаворонок, рябчик и чечетка, мы можем с достаточной степенью достоверности говорить об отсутствии у них раз-

Общий вес тела некоторых видов птиц субарктических популяций*

Таблица 3

В и д	Самцы		Самки	
	число особей	средний вес, г	число особей	средний вес, г
Черныть хохлатая	23	734,0±10,6	11	649,0±21,0
Черныть морская	6	1091,0±34,5	4	1017,0±39,0
Синьга	11	1124,0±29,0	25	971,0±36,0
Шилохвость	41	872,0±9,5	6	772,0±21,0
Чирок-свистунок	15	344,0±8,7	9	320,0±7,6
Глухарь	26	3164,0±180,2	24	1758,0±54,6
Тетерев	5	1228,0±22,3	5	870,0±47,0
Рябчик	13	368,0±9,0	9	366,0±18,5
Тундрная куропатка	6	550,0±25,0	5	479,0±16,0
Белая куропатка	20	705,0±12,6	30	610,0±9,1
Золотистая ржанка	4	184,0±3,2	5	189,0±7,7
Фифи	19	56,0±1,3	9	66,0±2,1
Турухтан	8	161,0±11,0	8	109,0±7,3
Чернозобая гагара	7	2413,0±106,0	4	1965,0±119,0
Обыкновенная крачка	25	127,6±3,2	10	132,1±4,3
Длиннохвостая крачка	53	111,0±1,0	42	109,7±1,1
Сорока	4	298,0±10,2	5	227,0±3,2
Чечетка	17	12,7±0,3	17	12,7±0,8
Белая трюсогузка	5	23,4±0,7	6	21,7±1,7
Желтая трюсогузка	16	18,4±0,34	14	18,0±0,41
Рогатый жаворонок	17	42,8±1,1	29	41,5±1,0
Пуночка	13	40,6±1,5	18	34,0±0,7
Варакуша	13	16,8±0,3	7	16,2±0,36

* Материалы собирались в течение одного сезона, преимущественно весной.

птицы в весе между самками и самцами. У 11 видов обследованных птиц, для которых характерно различие в размерах между особями разного пола, самцы весят больше, чем самки, и лишь у одного вида (фифи) — наоборот.

Динамический подход к изучению широкого спектра признаков животных позволяет предполагать, что географическая изменчивость полового диморфизма характерна для многих видов птиц. Видовая специфика птиц может проявляться в характере географической изменчивости полового диморфизма. Следует различать

стабильный половой диморфизм (глухарь, тетерев, некоторые хищные и другие птицы), когда отличия между самками и самцами по комплексу признаков сохраняются во все сезоны года, в любых географических зонах, и варьирующий половой диморфизм (речная крачка), обнаруживаемый чаще всего по признакам, чутко реагирующим на внешние воздействия. Явление последнего по внутренним признакам может быть истолковано как результат различной реакции самок и самцов птиц на изменение градиента среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Добринский Л. Н. Географическая изменчивость варьирования морфологических признаков птиц и некоторые вопросы систематики. — Тезисы докладов совещания по вопросам внутривидовой изменчивости позвоночных животных и микроорганизмов. Свердловск, 1964.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. Перев. с англ. Н. О. Юзбашевой. М., ИЛ, 1947.

L. N. DOBRINSKY, R. I. BIRLOV

ON THE SEXUAL DIMORPHISM IN BIRDS AND THE DYNAMICAL CHARACTERISTIC OF THE ANIMAL MORPHOLOGY

SUMMARY

In the article is considered the geographical variation of the relative weights indices of males and females of the common and arctic terns.

The available data shows species difference can be expressed in the geographical variation of the sexual dimorphism. The phenomenon of the sexual dimorphism variation can be considered as a different reaction of males and females in different environment.

В. С. СМЕРНОВ

ФОРМУЛА ФОРМОВОЗА ДЛЯ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ ПО СЛЕДАМ, ЕЕ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ТРАКТОВКА И ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ

Численность животных можно установить путем прямого подсчета их на учетных площадках. Разделив количество зарегистрированных животных на размер обследованной площади, получим плотность животных. Обследованная площадь может быть в форме круга, квадрата или иметь неправильные очертания. На результатах учета это не отражается. Как частный случай она может иметь форму узкой и длинной ленты. Следовательно, пройдя по маршруту 10—20 км и зарегистрировав всех животных, которые окажутся на расстоянии не дальше прямой видимости, мы вправе считать, что учли всех животных на площади прямоугольника, длина которого равна протяженности маршрута, а ширина — удвоенному расстоянию прямой видимости. Так просто, казалось бы, можно проводить учет численности. Однако если длину пройденного маршрута определить нетрудно, то пределы прямой видимости не поддаются точному учету. По пути следования они могут увеличиваться до сотен метров и уменьшаться до немногих десятков метров из-за неровностей рельефа, деревьев и кустарников. При малой ширине полосы обзора животные увидят учетчика раньше, чем попадутся ему на глаза, и успеют скрыться незамеченными. Поэтому часто такой способ учета оказывается совсем неприемлемым или, по крайней мере, очень приближенным. В таком случае прибегают к косвенным методам учета.

Одним из путей определения абсолютной численности по встречаемости животных на маршрутах и является формула Формозова (Формозов, 1932):

$$z = \frac{s}{dm}$$

Эту формулу следует понимать так: плотность животных на единицу площади (z) равна количеству учтенных на маршруте следов (s), деленному на площадь (dm), которую эти животные занимают. Здесь m — протяженность маршрута, т. е. длина учетной ленты, а d — ширина этой ленты, равная средней протяженности суточного следа. За тридцать с лишним лет формула подвергалась многочисленным пере-

смотрам, дополнениям и модификациям. Некоторые дополнения были вполне обоснованными, другие излишне усложняли ее, третьи же основаны на явно ошибочных отправных установках. Поэтому имеет смысл разобрать математическую суть этой формулы и отметить все лишние наложения, так как по существу эта формула может применяться для всех случаев учета животных по следам. По сложившейся традиции ее чаще всего рекомендуют для учета численности соболя, частично — других куных. Но в равной мере допустимо применять ее для учета любых животных, оставляющих непрерывный след. Более того, она используется даже при комбинированном маршрутно-окладном способе учета. Ведь отыскание пересчетных коэффициентов для перевода встречаемости следов на единицу маршрута в соответствующую ей плотность животных на единицу площади есть не что иное, как отыскание ширины учетной ленты. Поиски коэффициентов, приводящих получаемый по формуле результат в большее соответствие с истинной численностью, продолжаются с появления статьи А. Н. Формозова (1932) и по сей день.

Наиболее существенное и математически обоснованное дополнение в первоначальную трактовку формулы внес С. Д. Перелешин (1950). Другие авторы вносили изменения уже не в трактовку ее, а в само содержание: длина суточного следа заменялась другими, более доступными для исследователя показателями.

Для начала разберем, насколько обоснована и для каких случаев применима формула в первоначальной трактовке А. Н. Формозова. Допустим, что длина суточного следа животного равна 6 км. Маршрут может пересечь след животного. Это значит, что в какой-то момент на протяжении последних суток животное находилось в точке пересечения, и если бы учетчик попал в эту точку в тот самый момент, он увидел бы животное перед собой, буквально «наступил бы на него».

Учетчик мог пересечь маршрутом след животного в любой точке длины следа; он регистрировал бы наличие животного где-то поблизости. При этом не имеет значения, произошло ли пересечение в самом начале следа, в средней части или даже в конце его, в непосредственной близости от самого животного. Маршрут мог отклониться на какое-то расстояние вправо или влево. Регистрация следа, т. е. самого животного, все равно состоялась бы. Возьмем частный случай, когда суточные следы совершенно прямолинейны и идут под прямым углом к маршруту. Сумма возможного отклонения вправо с таким же отклонением влево равна длине следа, в нашем случае 6 км. Это равноценно тому, как если бы сам след представлял собой точку, а ширина учетной ленты была бы равна 6 км. Следовательно, для этого частного случая факт пересечения следа надо рассматривать как регистрацию животного в полосе, ширина которой равна длине суточного следа. Всякое повторное пересечение следа при принятом нами условии (прямолинейность и перпендикулярность следов) будет регистрацией нового животного. В данном случае первоначальный вариант формулы полностью оправдан. Хотя в природе оба эти условия либо совсем не осуществляются, либо обнаружатся лишь в одном случае на многие сотни других, для всех дальнейших рассуждений мы будем опираться именно на него, последовательно вводя в этот вариант необходимые дополнения, чтобы приблизиться к реальной естественной обстановке.

Первый шаг этого приближения — учет того, что пересечение прямолинейного следа может произойти под каким угодно углом, как частный случай, — и под прямым, но с равной долей вероятности и под острым любой величины. Направление следа может оказаться даже на-

параллельным маршруту. Во всех случаях, когда угол не будет прямым, ширина полосы будет равна уже не длине суточного наследа, а проекции этой длины на линию, перпендикулярную маршруту. Для того чтобы наслед был обнаружен, маршрут мог бы пройти и с отклонением вправо или влево, но в сумме этих отклонений — не больше чем на расстояние, равное проекции маршрута на эту линию. Если наслед пересекает маршрут под некоторым углом α , то проекция на перпендикуляр будет равна длине наследа, умноженной на $\sin \alpha$. В пределах от 0 до $90^\circ \sin \alpha$ изменяется от 0 до 1. Значит, величина проекции может быть равна и длине наследа ($\alpha = 90^\circ$), и нулю ($\alpha = 0^\circ$), и любому другому промежуточному значению. Поскольку угол α совершенно произвольный, по одному наследу мы не вправе судить о ширине учетной ленты. Но если учтено достаточно большое число пересечений, можно, даже не измеряя углов, сказать, что с равной вероятностью будут встречаться все значения углов. С. Д. Перелешин (1950) для доказательства коэффициента $\pi:2$ приводил приемы дифференцирования. По-видимому, этот способ доказательства для многих остался непонятным, поэтому указанный коэффициент некоторыми авторами понимается ошибочно и сохраняется даже в тех случаях, когда для этого нет оснований (Дулькейт, 1964 а, б, в; Тавровский, 1964; Граков, 1960, 1962).

Если отрезки некоторой длины d будут пересекать прямую под произвольным углом, то в среднем величина проекции таких отрезков на прямую будет равна длине отрезка, умноженной на среднее арифметическое из синусов всех возможных углов. По таблице синусов углов можно вычислить среднее арифметическое всех синусов от 0 до 90° и убедиться, что оно равно $2:\pi$. Значит, истинная средняя ширина учетной полосы меньше длины суточного наследа и равна $2d:\pi$. Тогда в формуле $z = \frac{s}{dm}$ придется подставить в знаменатель $2:\pi$, или, что то

же самое, в числитель поставить $\pi:2$. А это и есть коэффициент 1,57. Он верен, если речь идет о многих прямолинейных наследах, пересекающих маршрут под любыми углами. Спрашивается, приемлем ли этот коэффициент в случаях, когда: 1) наслед извилист, имеет вид замкнутого многоугольника, круга и т. д. и следует ли при этом брать протяженность наследа по всем изгибам или же его поперечник; 2) учитывать ли каждое пересечение следов животного или брать только первое пересечение, а все последующие отбрасывать? Именно эти вопросы и вызвали разные и подчас противоречивые трактовки.

Рассмотрим случай, когда наслед умеренно извилист (не образует петель, в которых можно было бы один и тот же наслед пересечь прямолинейным маршрутом несколько раз). Любую извилистую линию можно разбить на достаточно большое число отрезков, которые окажутся практически прямыми. Проекция такой извилистой линии равна сумме проекций всех отдельных отрезков. Общее направление такой линии — произвольное, значит, произвольным может быть и направление каждого отрезка. Значит, любой из прямых отрезков наследа может соединяться со смежными отрезками под любым углом. Коэффициент 1,57 остается неизменным, даже если последовательность направлений отрезков будет такой, что в наследе образуются замкнутые петли. Но если маршрут пройдет в таких местах, то след животного будет пересечен трижды. Как поступать в этом случае?

Возьмем снова первый вариант (прямой след, перпендикулярный к маршруту) и представим, что суточный наслед оказался сложным вдвое. В этом варианте реальная ширина учетной полосы уменьшится

вдвое, до 3 км против 6 — в первоначальном. Ясно, что регистрация одинакового числа животных в этом варианте по сравнению с исходным равноценна вдвое более высокой численности (на остальных 3 км ширины прежней учетной полосы мы можем обнаружить их еще столько же), и каждое будет зарегистрировано дважды. Либо нам следует не учитывать повторные следы одних и тех же животных, либо принять, что ширина учетной полосы вдвое больше истинной и равна протяженности суточного хода животного. При выборе решения надо учесть, что подобный, пусть даже гипотетический, наслед может быть не только двух-, но и трех- и четырехсложным; могут быть наследы, сложность которых неодинакова на разных участках, поэтому истинная протяженность наследа может быть самой различной, а протяженность суточного хода более устойчива. Значит, лучше пользоваться этой последней величиной, как бы распрямляя сдвоенный участок, представляя его односложным. При этом не потребуется проводить анализ индивидуальной принадлежности следов. Все пересечения, в том числе и повторные, будут приравниваться встрече с новым животным.

Для сдвоенного наследа перпендикулярность к маршруту не обязательна точно так же, как и для одинарного. Но если угол произвольный, то вводится множитель 1,57. Относительно извилистости о прямом наследе можно сказать то же, что о сдвоенном (строеном, счетверенном и т. д.).

Если мы допускаем произвольный угол встречи с маршрутом для всего наследа, то можем допустить произвольность этого угла и для отдельных его прямых отрезков. Формула Формозова—Перелешина и для этого варианта остается правомочной. Наконец, если путь животного «туда» и «обратно» не совпадает, это сути дела не изменит. В теории вероятностей, например в учебнике Б. В. Гнеденко (1961), разбирается пример с выпуклым замкнутым контуром любых очертаний, пересекаемых прямой линией. Разберем случай, когда выпуклый контур имеет форму правильного круга. Реальная ширина полосы учета равна диаметру, следовательно, длине окружности, деленной на 3,14. Но если мы не можем или не желаем выделять повторные следы, то каждое животное будет регистрироваться дважды. Чтобы не было искажения в конечных результатах, ширину полосы надо условно принять равной не одному, а двум диаметрам, т. е. протяженность наследа разделить опять же на 1,57. Площадь, заключенная внутри наследа, для определения ширины полосы никакого значения не имеет. Путь одного животного может быть круговым, а другого — крестообразным или звездообразным, вероятность обнаружения того и другого может быть одинаковой, хотя в первом случае площадь, заключенная внутри очертания наследа, окажется максимальной, а во втором — минимальной. Следовательно, неверны установки Г. Д. Дулькейта (1964 в), что ширину полосы можно приравнивать к стороне квадрата, равновеликого с заключенной внутри наследа площадью. Это может быть приближенно верно лишь для ограниченного числа случаев и не должно возводиться в правило. Г. Д. Дулькейт (1964 в), исходя из этой неверной предпосылки, приходит к заключению: «Поскольку длина суточного наследа животного далеко не всегда пропорциональна размерам площади, занятой абрисом наследа, постольку эту величину (длину суточного наследа) нельзя использовать в формуле Формозова—Перелешина: результаты будут занижены». Фактически это отрицание всеобщего значения формулы Формозова — Перелешина, перевод ее в ранг частных решений и выдвижение в качестве основного принципа представления о том, что встречаемость следов животных пропорциональна площади, охваченной наследом.

Мы отнюдь не исключаем вариантов формулы, в которых предлагается учитывать число наследов вместо числа следов и реальную ширину наследов вместо протяженности суточного хода. Только при принятии такого рода вариантов следует проявлять большую осторожность, чтобы не впасть в заблуждение. Так, если наследы круговые, то при подобном способе учета, взяв за основу число наследов и их диаметр, не нужно вводить коэффициент 1,57. Если они удлиненной, овальной или просто неправильной формы, то при произвольной их ориентации на местности нужен какой-то коэффициент, но не 1,57, а меньше, так как при изменении угла между продольной осью наследа и маршрутом от 90 до 0° их проекции будут изменяться в пределах от длины продольной оси в максимуме до длины поперечной оси в минимуме, но никак не до нуля.

Следует сказать несколько слов о варианте формулы, предложенном А. А. Вершининым (1961), и критике его Г. Д. Дулькейтом (1964 а, б, в). Мы видим ошибку А. А. Вершинина лишь в том, что он не оговорил, что предложенная им формула верна лишь в некоторых частных случаях. Делением протяженности маршрута на число учетных наследов он определяет среднее расстояние между центрами наследов. Если принять, что наследы *всегда сомкнуты*, т. е. соболи ежедневно обходят свои участки по наибольшему из возможных периметров, пока не наткнутся на следы обитающих по соседству соболей, тогда среднее расстояние между центрами наследов можно считать средним поперечником наследа в произвольно взятом направлении, той самой величиной, которую следовало бы приравнять к ширине учетной полосы без всяких дополнительных коэффициентов. Тогда обоснованно было бы и возведение в квадрат частного от деления числа учтенных наследов на протяженность маршрута. Осуществляется ли когда-нибудь хотя бы в приближенной форме смыкание суточных наследов животных? Даже не имея личного опыта учета соболя, мы полагаем, что так не бывает. Ведь если даже индивидуальные участки животных сомкнуты, все равно они не каждый день «обходят дозором» весь свой участок. Но если такое допущение сделать, все остальные выкладки А. А. Вершинина вполне приемлемы. Если при этом обязательном условии (без которого вариант А. А. Вершинина теряет смысл) принять исходные предпосылки Г. Д. Дулькейта, что плотность населения животных возрастает последовательно в 4, а затем еще в 3 раза, тогда на каждое животное придется площадь в 4 и 3 раза меньше; расстояния между центрами наследов при этом уменьшаются в $\sqrt{4}$ и $\sqrt{3}$ раз. Естественно, тогда линейную плотность наследов и нужно возводить в квадрат, чтобы получить плотности животных, сопоставимые с истинными. Не прав Г. Д. Дулькейт (1964 а), когда утверждает, что по формулам Вершинина и Гусева показатели численности увеличены в 16 и 144 раза. Тогда почему же при вычислениях по основной формуле Формозова не требуется возведения в квадрат?

При увеличении численности в 4 раза частота встреч наследов возрастает только вдвое. Наследы оказываются вдвое меньше как в длину, так и в ширину (иначе нарушится основное условие — полная сомкнутость наследов, и они начнут заходить один на другой). Но если протяженность суточного наследа остается неизменной, тогда животному придется «укладывать» петли суточного наследа более компактно, более густо, или обходить свой участок по периметру же, но неоднократно. Значит, вдвое увеличится количество повторных пересечений, которые А. А. Вершинин и Н. Н. Граков не принимают в расчет, а основная формула Формозова принимает. В результате удвоения числа наследов на едини-

цу маршрута и удвоения числа встреч следов каждого соболя общее число пересечений возрастет именно в 4 раза. Изменение плотности животных в этом случае пропорционально квадрату числа наследов на единицу маршрута, но если мы будем учитывать все пересечения, то изменение плотности пропорционально только первой степени количества пересекаемых следов.

Из разобранных примеров видно, что число учитываемых пересечений следов прямо пропорционально длине суточного наследа во всех случаях, независимо от того, сомкнуты наследы или нет, налегают ли один на другой, пересекаются ли маршрутом наследы отдельных животных по одному разу или больше. Только следует помнить, что хотя наследы и могут иметь произвольные очертания, в том числе быть и сильно удлиненными, ориентация их длинной оси должна быть произвольной. Это условие может и не соблюдаться: в поймах рек наследы горностаев ориентированы параллельно берегу (Жарков, 1941), участки соболя в горных лесах при небольшой ширине вытянуты поперек склонов (Дулькейт, 1964 в). Если пересекать такие биотопы маршрутами поперек преобладающего направления длинных осей наследов, ширина полосы учета будет большей (равна средней протяженности длинной оси), а если пересекать вдоль, то ширина будет меньшей (равна средней протяженности короткой оси). Плотность в обоих вариантах должна получиться одинаковой, так как в первом из них будет встречаться больше наследов, чем во втором.

На основании всего изложенного может показаться, что приемлем один основной вариант формулы: нужно учитывать все следы, не различая их индивидуальной принадлежности, и всю протяженность дневного хода животного, не придавая значения очертаниям наследа. Нужно только пересчитать все следы на маршруте определенной длины, а затем провести несколько троплений. Формально это так, но погрешности возникают из-за того, что реальные наследы ориентированы не произвольно, а каждый строго определенно. Только при достаточно большом числе учтенных наследов будет примерно поровну наследов всех возможных направлений. Для такого случая и годятся все наши тригонометрические выкладки, подтверждающие правомочность введения коэффициента 1,57.

Маршрутный учет несложен. Проводится он при учете многих видов животных. Суммарная протяженность всех учтенных маршрутов достигает тысяч километров. Значит, число учтенных наследов достаточно велико, чтобы охватить все возможные варианты ориентации наследов. Но до сих пор мы ничего не говорили о истинной протяженности суточного хода животных. Ведь она даже у животных в одной и той же местности и в один и тот же сезон сильно варьирует. Значит, определить среднюю протяженность наследа можно только при достаточно большом числе троплений. Зная конкретные результаты троплений, нетрудно найти и величину ошибки среднего арифметического. Следовательно, нужно определить, какое число троплений можно считать «достаточно большим».

Выясним, как варьирует протяженность суточного наследа соболя, взяв за основу данные Г. Д. Дулькейта (1957). Им было вытروплено 48 соболей. Средняя протяженность оказалась равной 5,21 км, варьируя от нуля (2 экз.) до 10 км (2 экз.). Дисперсия равна 6,29, а средняя квадратическая ошибка $\pm 0,36$ км, или 6,9% от среднего арифметического. На основании данных, полученных Г. Д. Дулькейтом, лишь с уверенностью в 95% можно утверждать, что истинная средняя протяженность наследа соболей в исследованной им популяции не меньше 4,5

и не больше 5,9 км. Чтобы определить эту величину точнее, потребовалось бы значительно больше троплений. А ведь от точности определения ее зависит конечный результат вычислений. Ничем не оправдана рекомендация Н. Н. Гракова (1960), Б. Т. Семенова (1963) ограничиваться 3—5 троплениями. В результате приходится ставить вопрос: либо нужно намного увеличить число троплений, либо совсем отказаться от них. Иногда можно и не проводить тропления при каждом учете, а заранее определить средние многолетние значения и пользоваться ими. Хотя в разные годы среднее значение этого показателя и варьирует, случайная ошибка из-за малого числа троплений при учете может превзойти различия в средних показателях в эти годы. По-видимому, для лося средняя протяженность следа не очень сильно изменяется в разные годы (Капланов, 1935; Калецкая, 1961). В. П. Теплов и В. Н. Карпович (1959) не без основания предлагали пользоваться постоянными пересчетными коэффициентами для перевода данных маршрутного учета следов в плотности лосей. Что же касается соболя, то в Приморском крае, по данным Г. Ф. Бромлей (1956), средняя протяженность следов составила 2400 м (шесть наблюдений), т. е. в два с лишним раза меньше полученной Г. Д. Дулькейтом (1957) в Саянах. Если условно принимать протяженность суточного следа постоянной (Тавровский, 1964), можно прийти к существенно ошибочным заключениям о численности. Возникает вопрос, как наиболее простым способом можно определить протяженность суточных следов большого числа животных или, хотя бы косвенным путем, но по возможности точнее, вычислить ширину полосы. По-видимому, правильнее пользоваться маршрутно-окладным способом.

В способе учета, описанном А. А. Вершининым, несмотря на существенные ошибки, есть одно весьма важное преимущество. По данным, получаемым этим способом, можно без тропления определить среднюю ширину суточного следа. Для этого надо только знать расстояния между двумя самыми удаленными одно от другого пересечениями следов каждого животного с маршрутом. Поскольку следы на местности ориентированы произвольно, проекции следов на линию, перпендикулярную маршруту, можно с полным основанием заменить проекциями на сам маршрут. В таком случае ширина полосы учета будет равна длине проекции следа на маршрут, а регистрацию встреч следует вести уже не по всем пересечениям следов, а только по пересечениям следов (как и рекомендовалось А. А. Вершининым). Неточность будет только в том, что отрезок маршрута, ограниченный крайними пересечениями каждого следа, является не проекцией следа на маршрут, а лишь сечением, и далеко не всегда в самой широкой его части. Некоторые пересечения будут близкими к касательной. Если очертания многих реальных следов совместить так, чтобы центры их совпали, то суммарное очертание полученной фигуры примет форму круга. Тогда сечения через след будут в среднем во столько раз меньше проекции, во сколько наудачу взятая хорда меньше диаметра окружности. Следовательно, зная среднюю длину отрезков маршрута, заключенных внутри следа, можно путем подстановки соответствующего коэффициента вычислить и среднюю длину проекции, а значит, и ширину учетной полосы. Если измерить таким способом нужное количество сечений легче, чем вытропить такое же количество следов, то применение его будет оправдано. Этот способ вычислений приемлем для случаев с любой сомнительностью следов, от очень малой сомнительности и до случаев, когда следы в значительной мере перекрываются. Не приводя математических вычислений

(они несложны), укажем, что произвольно взятые хорды в среднем в 4:1 раза короче диаметра круга. Если будут известны длины указанных отрезков маршрута, пересекающих след, тогда ширину полосы можно определить, умножив среднюю длину этих отрезков на 4:1, т. е. на 1,27, или же, как мы уже предлагали (Смирнов, 1964), отбросить половину полученных результатов (самые короткие из них), а другую половину считать близкой по длине к поперечнику следа и никаких коэффициентов не вводить.

В заключение следует отметить, что формула Формозова с дополнением, внесенным С. Д. Перелешиним (1950), математически верна, но применима лишь для большой совокупности наблюдений. Поэтому поиски косвенных решений вполне оправданы, тем более, что в принципе эта формула позволяет определять численность с достаточно высокой точностью.

ЛИТЕРАТУРА

- Бромлей Г. Ф. Материалы по экологии соболя и харзы, распространенных в Приморском крае. — Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М., 1956 (МСХ СССР).
- Вершинин А. А. Маршрутный количественный учет соболей на больших площадях. — Сб. научн.-техн. информ. ВНИИЖП. Киров, 1961, вып. 3 (6).
- Гнеденко Б. В. Курс теории вероятностей. М., Физматгиз, 1961.
- Граков Н. Н. К методике количественного учета лесной куницы и лося. — Сб. научн.-техн. информ. ВНИИЖП. Киров, 1960, вып. 1 (4).
- Граков Н. Н. Опыт количественного учета лесной куницы на больших площадях. — Рационализация охоты. промысла, 1962, вып. 10.
- Дулькейт Г. Д. Вопросы экологии и количественного учета соболя. М., 1957 (Гл. упр. охот. хоз-ва и заповед. при СМ РСФСР).
- Дулькейт Г. Д. О маршрутных методах абсолютного учета численности соболя. — Сб. научн.-техн. информ. ВНИИЖП. Киров, 1964 а, вып. 10.
- Дулькейт Г. Д. Маршрутный метод учета численности соболя. — Методы количественного учета охотничьих животных. М., Главохота, 1964 б.
- Дулькейт Г. Д. Охотничья фауна, вопросы и методы оценки производительности охотничьих угодий алтайско-саянской горной тайги. — Тр. заповед. «Столбы». Красноярск, 1964 в, вып. 4.
- Жарков И. В. Новые методы учета горностая. — Науч.-метод. зап. Главн. упр. по заповед., 1941, вып. 8.
- Калецкая М. Л. Экология и хозяйственное значение лося на побережьях Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. заповед., 1961, вып. 7.
- Капланов Л. Г. Биология и промысел лосей в бассейне р. Демьянки. — Лось и его промысел. М., 1935.
- Перелешин С. Д. Анализ формулы для количественного учета млекопитающих по следам. — Бюлл. МОИП, 1950, т. 55, вып. 3.
- Семенов Б. Т. Количественный учет некоторых промысловых животных северной тайги по участкам их обитания и суточной деятельности. — Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1964, вып. 39.
- Тавровский В. А. К методике количественного учета соболя в производственных условиях. — Позвоночные животные Якутии. Якутск, 1964 (Ин-т биол. Якутск. фил. АН СССР).
- Теплов В. П. и Карпович В. Н. О возможности использования маршрутного учета лося по следам для установления его абсолютной численности. — Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 13.
- Формозов А. Н. Формула для количественного учета млекопитающих по следам. — Зоол. ж., 1932, т. 11, вып. 2.

V.S. SMIRNOV

**FORMOSOV'S FORMULA FOR THE REGISTRATION
OF ANIMALS DENSITY BY TRACKS,
ITS MATHEMATICAL INTERPRETATION
AND APPLICATION**

SUMMARY

The author analyses the availability of the A. N. Formosov's formula with the correcting factor of S. D. Pereleshin for the recording the numbers of animals by their tracks, when the length of the tracking activity of animals per 24 hours is known. It is shown, that this formula is available in all cases irrespective of pattern of the tracks: linear ones of different orientation, curveshaped, waved, looped and doubled. It is necessary to take into consideration the tracks of one animals, which cross the route several times.

The precision of the results from calculation by the formula depends of the indexes: length of the route, number of tracks per unit of route and mean length of tracks per 24 hours. The broad application of this method provides accurate determination of the first two indices while the length of the track per 24 hours is determined usually by the means of the visual observations and includes statistical error. All that makes the main obstacle for the effective application of the formula.

СОДЕРЖАНИЕ

В. Н. Павлинин. Станислав Семенович Шварц. (К пятидесятилетию со дня рождения)	5
В. Г. Ищенко. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных	8
В. Е. Береговой. Географическая изменчивость и популяционная структура вида	16
В. Н. Большаков. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих	28
Ю. И. Новоженев. Роль пространственной и временной изоляции в дифференциации природных популяций <i>Melolontha hippocastani</i> F.	37
В. Н. Павлинин. К характеристике популяции корсака на границе его ареала в Зауралье	45
В. Г. Оленев. К изучению энергетического баланса популяций грызунов	58
Н. Н. Данилов. О возрастной структуре популяций птиц	72
Л. Н. Добринский. Опыт анализа изменчивости популяций турухтана (<i>Phylomachus pugnax</i> L.)	85
П. В. Терентьев. Степень оседлости и изменчивость размеров птиц	97
К. И. Копенин. Соотношение возрастной и индивидуальной изменчивости у горностая	106
Л. М. Сюзюмова. Видовая специфичность в проявлении антигенных свойств тканей при реакции на гетеротрансплантат	113
И. М. Хохуткин. Материалы по экологии болотной живородки <i>Viviparus contectus</i> (Mill.).	125
М. В. Михалев. Материалы по сезонной изменчивости сывороточных белков у некоторых грызунов	133
В. Г. Кривошеев, В. Н. Бурмакин. Об основных направлениях морфофизиологических адаптаций субарктических полевок	138
Л. Н. Добринский, Р. И. Бирлов. О половом диморфизме птиц в связи с динамической характеристикой морфологии животных	149
В. С. Смирнов. Формула Формозова для учета численности животных по следам, ее математическая трактовка и возможности применения	156

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ
ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Труды Института экологии растений и животных, вып. 71

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
24	19-я снизу	Telolontha	Melolontha
58	11-я снизу	самок	самых
116	Табл. 1, графа 5, 9-я снизу	4—Б	4—5
116	Там же, 7-я снизу	Полевка	Обыкновенная полевка
140	Табл. 2, гра- фа 5, 3 и 4-я снизу	$<0,999$ $<0,999$	$>0,999$ $>0,999$

РИСО УФАИ СССР
Свердловск, К-49,
Первомайская, 91

Редактор изд-ва Т. И. Слесарева

Техн. редакторы В. В. Шихалева,
Н. Р. Рабинович.

Корректоры Г. Е. Никитюк, Н. Д. Махнева,
М. И. Зубринская

РИСО УФАИ СССР

№ 3/2—2(69)

Подписано в печать 15/VIII-1969 г.

ИС 13257

Печ. л. 10,5

Уч.-изд. л. 15

Формат 70×108¹/₁₆

Тираж 1100

Цена 1 р. 15. к.

Заказ 3931

Типография управления по печати, г. Сысерть, ул. К. Либкнехта, 40.

