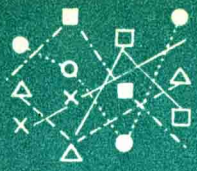


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ

СВЕРДЛОВСК, 1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР • 1979

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ · ВЫП. 119

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ

СВЕРДЛОВСК

УДК 578.087

«Применение количественных методов в экологии». Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обсуждены вопросы выбора признаков, сбора и анализа материала в экологической работе. На конкретном материале показано применение оригинальных или новых для экологии методов: последовательного анализа и вычисления расстояния Махаланобиса для черепных признаков песцов из разных фаз численности, определения характера связи между варьирующими признаками, определения объема мозга млекопитающих и связи его с весом тела, простых методов изучения поведения грызунов, определения погрызов листьев и вычисления индексов биоценотического сходства.

При обсуждении ряда методических вопросов, таких как выбор показателя для оценки метаболизма животных, использование «эпигенетических» признаков черепа и оценка сочетанности функций по сезонным колебаниям признаков, затронуты вопросы общебиологического характера.

Сборник представляет интерес для экологов и зоологов широкого профиля.

Ответственный редактор
В. С. Безель

© УНЦ АН СССР, 1979. П $\frac{21004—906}{055(02)7}$ 24—1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

В. С. СМИРНОВ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ХАРАКТЕРА СВЯЗИ МЕЖДУ ПРИЗНАКАМИ И ВЫЧИСЛЕНИЕ СОПРЯЖЕННОЙ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ

Количественная оценка величины любого изучаемого признака (например, через среднюю арифметическую) является в любом экологическом исследовании первым этапом. Воздействие того или иного фактора среды на объект исследования может быть установлено при сравнении средних значений признака у объектов, находившихся в разных условиях. Наиболее совершенный количественный способ выражения зависимости между величиной признака и силой действия фактора — вычисление уравнений регрессии. Применение этого метода в строгой форме предусмотрено статистикой при соблюдении как минимум двух условий: 1) точное, без случайных отклонений измерение действующего фактора (одного из параметров, характеризующих среду обитания, если исследуемый признак подвержен изменениям под влиянием внешних условий); 2) наличие достаточно большого диапазона изменения действующего фактора, обеспечивающего изменения изучаемого признака в большей мере, чем по причинам случайного характера. В таком случае исходные данные в графическом выражении выглядят как узкая полоса точек с четко выраженным наклоном. Коэффициент корреляции (или корреляционное отношение, если зависимость существенно криволинейна) близок к единице.

Особого внимания заслуживает вычисление уравнений регрессии между двумя переменными величинами, если обе они обнаруживают случайные отклонения. Это могут быть два промера тела животного или его частей, вес органа и всего тела; это может быть и изменение того или иного промера тела под действием одного из внешних факторов, если последний измерен со случайными погрешностями либо действует на организм с некоторой долей неоднозначности. Во всех подобных случаях каждая из анализируемых величин, несмотря на существующую между ними связь, содержит непредвиденные (непредсказуемые в каждом конкретном случае) отклонения. Широкое использо-

вание уравнений регрессии для таких случаев заставляет с большей ответственностью относиться к получаемым при этом результатам.

Уравнение линейной регрессии позволяет свернуть информацию о количественной зависимости между двумя явлениями до краткого математического выражения. Свертывание проводится по стандартной, заранее определенной схеме, поэтому при любом повторном изучении явления и неизменности всех сопутствующих обстоятельств, включая технику измерения и обработки данных, можно получить то же самое уравнение, коэффициенты которого не выйдут за пределы статистических (случайных) погрешностей. Наличие существенных различий в коэффициентах можно расценивать как свидетельство изменившегося характера связи между признаками при данном сочетании условий.

Вычисление уравнения линейной регрессии с помощью метода наименьших квадратов предполагает одно обязательное условие: одной из двух анализируемых величин придается смысл аргумента со строго фиксированными или заранее задаваемыми значениями, тогда как другая величина является функцией от первой, но в отличие от строгих функциональных зависимостей обладает некоторой свободой за счет случайных отклонений. Только при большом числе повторных наблюдений для каждого значения аргумента среднее арифметическое зависимой переменной y лежит на линии, описываемой уравнением.

При использовании метода наименьших квадратов возможны два варианта свертывания информации: за агрумент x принимается либо одна, либо другая из двух анализируемых величин. Полученные уравнения на графике соответствуют двум линиям регрессии, пересекающимся в точке с координатами средних арифметических аргумента и функции ($\bar{x}$ и $\bar{y}$). Одно из двух уравнений (одну из двух линий на графике) выбирает сам исследователь, как правило, до начала вычислительной работы. В отдельных случаях для такого выбора имеется достаточно оснований. Например, темп роста животного можно изучать, измеряя или взвешивая каждую особь через строго определенные промежутки времени. При этом время взвешивания (возраст) может рассматриваться в роли аргумента. Другой вариант кажется бессмысленным. Точно так же можно принимать за аргумент рост отцов, а за функцию рост взрослых дочерей (исследования Пирсона и Ли, цит. по Фишеру, 1958) или рост сыновей (Бейли, 1963). Кажется абсурдной даже постановка вопроса о том, чтобы рост детей был аргументом для роста родителей. Однако надо помнить, что в анализах, подобных этому, речь идет не о причинной зависимости, а лишь о статистической связи. И если для определенной группы лиц, взятых под наблюдение, регистрировать рост их отцов, эту величину следует рассматривать как функцию от роста детей. Аргу-

мент и функция меняются местами. В конце прошлого века Гальтоном был сформулирован закон, гласящий, что не только у человека, но и у всех животных и растений наблюдается стягивание ряда распределения роста потомков к среднему значению: у низкорослых родителей дети в среднем несколько более высокорослые, а у высоких наоборот. Но изменение способа сбора информации (от детей к родителям) покажет стягивание ряда распределения роста родителей к среднему. У низкорослых детей родители окажутся более высокорослыми, у высокорослых — наоборот. У группы, которая будет рассматриваться в роли функции, рост приближается к средним значениям для исследуемой демографической группы. Только у особей, имеющих рост, вес или размер, близкий к среднему, и потомки, и предки окажутся такими же.

С позиций здравого смысла кажется нелогичным выяснение зависимости роста отцов от роста детей. Но если даже остаться на этих позициях (рост детей зависит от роста отцов), мы не в состоянии объяснить, почему стягивание ряда распределения от предков к потомкам (закон Гальтона) не заканчивается в течение жизни нескольких поколений полным «захлопыванием» ряда распределения на уровне среднего арифметического.

Аналогичная картина показана в примере, разобранном нами ранее (Смирнов, 1971). Если принять за аргумент правую почку песца, то ряд распределения веса левой почки оказывается стянутым к средним значениям. У животных с крупной правой почкой вес левой почки оказывается в среднем несколько меньше. По мере изменения веса правой почки от животного к животному левая испытывает меньшие изменения. Но приняв за аргумент левую почку песца, обнаружим, что меньшие изменения испытывает правая почка. Интересен также пример с процентным содержанием воды и сухого остатка в организме рыб, приведенный Л. П. Рыжковым (1970). Из уравнений, полученных этим автором, следует, что у рыб весом меньше среднего арифметического сумма процентов воды и сухого остатка закономерно превышает 100%, тогда как у рыб, имеющих вес больше среднего арифметического, меньше 100%. Чем значительнее отклонения в весе рыбы от среднего для группы, тем больше это расхождение. Его можно считать закономерным, выходящим за пределы случайных погрешностей.

Мы всюду сталкиваемся с одним и тем же эффектом: угол наклона любой линии регрессии, вычисленной при строгом соблюдении требований статистики, оказывается заниженным. В уравнении недоучтены изменения функции, происходящие с изменением величины, принятой за аргумент. И если попытаться предсказывать на основании полученного уравнения, какими должны быть значения функции для пределов исследованного интервала, то минимальные значения окажутся завышенными по сравнению с фактическими, а максимальные — заниженными.

Обратимся к мнению специалистов в области статистики. В. В. Романовский (1938, стр. 317) писал: «Очень важно исследовать расхождение между уравнениями. Если расхождение мало, то исследование проведено хорошо». В противном случае «...исследование неудовлетворительно, и надо искать дальнейших средств к установлению связи между x и y».

В биологии, в отличие от точных наук, наблюдаемые величины подвержены сильному случайному варьированию (отклонениям под действием причин, не поддающихся учету и анализу). Поэтому применение стандартных статистических приемов может приводить к существенным искажениям, а в отдельных случаях даже к абсурдным результатам. Поэтому, говоря словами В. В. Романовского, «надо искать дальнейших средств к установлению связи между x и y» в тех случаях, когда расхождение между двумя уравнениями регрессии велико.

Случайному варьированию подвержены обе анализируемые величины. При изучении обменных процессов в организме в зависимости от температуры современные термометры позволяют измерить ее с высокой точностью. Случайные погрешности состоят в том, что поток тепла, теряемого животным, зависит не только от температуры воздуха возле термометра, но и от того, в какой части камеры, на каком расстоянии от термометра находится животное, и от его подвижности, выбранной позы, от особенностей теплоизоляционных свойств покровов данного животного, и от многих других причин. Температура, зафиксированная термометром, не является функцией от обменных процессов в организме. Но не является она и «чистым» аргументом. Не может быть аргументом ни вес, ни длина тела при их попарном сравнении, и во многих других случаях обоснованность принятия одной из двух величин в качестве аргумента может оказаться недостаточной. Целесообразно принять условие, что обе анализируемые величины, связанные в своих изменениях, в той или иной мере обладают свободным, независимым варьированием. Поэтому следует отказаться от стандартного приема вычислений и заменить его другим, точнее отражающим сущность анализируемой связи. Новый прием должен быть простым, чтобы им воспользовался широкий круг исследователей.

В уравнении линейной регрессии

$$y = ax + b \qquad (1)$$

коэффициент регресии a является тангенсом угла наклона линии. Если величина x возрастает или уменьшается на единицу, то y — на a-единиц. Трактовка коэффициента b в уравнении (1) менее определенная. В формальном математическом представлении функция y принимает значение b, если аргумент x равен нулю. При исследовании реальных объектов такое представление условно. Ни длина, ни вес тела или органа не могут принимать таких значений.

В статистических вычислениях основу составляют отклонения $x_i - \bar{x}$ и $y_i - \bar{y}$. И если уравнение (1) преобразуем в разность $[y_i = ax_i + b] - [\bar{y} = a\bar{x} + b]$, получим

$$y_i - \bar{y} = a(x_i - \bar{x}). \qquad (2)$$

Это уравнение в форме центральных отклонений описывает ту же прямую линию, только отсчет ведется не от нуля, а от средних арифметических аргумента и функции. Коэффициент b здесь отсутствует. Если в уравнении (1) изменение этого коэффициента дает параллельное смещение линии регрессии выше или ниже исходной, то в уравнении (2) тот же эффект достигается аналогичным изменением $\bar{y}$. Становится очевидным, что вместо анализа изменений свободного члена уравнения, достаточно ограничиться анализом изменений $\bar{y}$.

Коэффициент линейной регрессии a вычисляется по формуле

$$a = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum (x_i - \bar{x})^2} = \frac{\frac{1}{n}\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sigma_x^2}. \qquad (3)$$

Числитель дроби принято называть ковариацией. Коэффициент корреляции $r = \frac{\text{ков}(x, y)}{\sigma_x \sigma_y}$ не может быть больше ± 1, ковариация же в своем абсолютном значении — произведения средних квадратических отклонений (равна этому произведению или меньше), но может принимать как положительный, так и отрицательный знак. Соответственно и коэффициент регрессии обладает таким же свойством (положительная или отрицательная линейная связь).

Р. А. Фишер (1958, стр. 148), рассматривая зависимость роста дочерей (функция) от роста отцов (аргумент), представлял вариабельность первых в виде двух составляющих. «Общая дисперсия переменной y в своей доле, равной $1 - \rho^2$, не зависит от x; в то время, как в другой оставшейся доле, равной ρ^2, она определяется значением x и может быть вычислена по этому значению». Однако, как мы уже отмечали, нет формальных препятствий для замены местами аргумента и функции. Следовательно, и дисперсию роста отцов также можно представить в виде двух дисперсий (сопряженной и независимой).

Юл и Кендалл (1960) именно так рассматривают обе переменные, каждая из которых — сумма систематического и случайного элементов:

$$\left.\begin{aligned} x &= \xi + e \\ y &= \eta + f \end{aligned}\right\}.$$

«Мы можем представить себе, что существует некоторый причинный фактор, одновременно действующий на ξ и η, в результате чего между x и y возникает корреляция, но что другие компоненты e и f не связаны ни с ξ и η, ни друг с другом» (стр. 361).

Равным образом эти авторы рассматривают ξ и η, e и f как центральные отклонения от средних значений $\bar{x}$ и $\bar{y}$:

$$x_i - \bar{x} = \xi + e, \quad y_i - \bar{y} = \eta + f.$$

Безусловно, в выборке сумма всех систематических и независимых отклонений от среднего арифметического равна нулю:

$$\sum(\xi + e) = 0 \text{ и } \sum(\eta + f) = 0.$$

Однако полная независимость между систематическими и независимыми факторами предполагает, что $\sum e = 0$ и $\sum f = 0$. Поэтому как $\sum\xi$, так и $\sum\eta$ тоже равны нулю. Знаки всех отклонений чередуются от наблюдения к наблюдению, а для e и f — и в каждой паре наблюдений. Поэтому можно записать $x_i - \bar{x} = \pm\xi \pm e$, а $y_i - \bar{y} = \pm\eta \pm f$. По Кендаллу, дисперсия признака x образована суммой дисперсий дисп. ξ + дисп. e. В этом нетрудно убедиться: $(\pm\xi \pm e)^2 = \xi^2 + e^2 \pm 2\xi e$. При суммировании квадратов отклонений произведения ξe аннулируются, поэтому $\sigma_x^2 = \sigma_\xi^2 + \sigma_e^2$.

По Кендаллу, ковариация ков. (x, y), равная $\frac{1}{n}\sum(x_i - \bar{x}) \times (y_i - \bar{y})$, есть не что иное, как ков. (ξ, η). Тогда $(\pm\xi \pm e)(\pm\eta \pm f) = \pm\xi\eta \pm \xi f \pm e\eta \pm ef$. Три последних члена этого разложения при суммировании по всему ряду наблюдений обращаются в нуль, поскольку по меньшей мере один из сомножителей в них варьирует независимо от другого. Об $\xi\eta$ этого сказать нельзя. При положительном r всякое увеличение x за счет ξ вызывает увеличение y за счет η. Знаки их попарно совпадают, поэтому произведение всегда положительное. При отрицательной корреляции оно, разумеется, всегда отрицательное. Таким образом, ковариация образуется только за счет систематических отклонений; независимые отклонения не играют никакой роли. Кендалл приходит к выводу о том, что коэффициент корреляции (Юл, Кендалл, 1960, стр. 361):

$$r = \frac{\text{ков. } (x, y)}{\sqrt{(\text{дисп. } x)(\text{дисп. } y)}} = \frac{\text{ков. } (\xi, \eta)}{\sqrt{(\text{дисп. } \xi + \text{дисп. } e)(\text{дисп. } \eta + \text{дисп. } f)}}.$$

При строго функциональной связи ($r = \pm 1$), когда e и f равны нулю, ков. $(\xi, \eta) = \sqrt{(\text{дисп. } \xi)(\text{дисп. } \eta)} = \sigma_\xi \sigma_\eta$.

В дальнейшем для большей компактности записи примем следующие обозначения: σ_x^2 и σ_y^2 — общие дисперсии совместно рассматриваемых признаков x и y; $\sigma_{x\,(с)}^2$ и $\sigma_{y\,(с)}^2$ — слагаемые дисперсий, которые обусловлены систематическими причинами (сопряженные дисперсии); $\sigma_{x\,(н)}^2$ и $\sigma_{y\,(н)}^2$ — независимые дисперсии.

Обрабатывая результаты наблюдений раздельно по каждому признаку, можно вычислить лишь общие дисперсии. Совместная попарная обработка позволяет оценить и сопряженные дисперсии, но только в форме ковариации, т. е. произведения $\sigma_{x\,(с)}\sigma_{y\,(с)}$. Ко-

эффициент корреляции покажет, какую долю от общей вариабельности составляет сопряженная для обоих признаков одновременно: $r=\sigma_{x\,(с)}\sigma_{y\,(с)}/\sigma_x\sigma_y$. Если коэффициент корреляции меньше единицы, то можно утверждать, что имеется независимое варьирование. Однако проявляет оно себя полностью в одной или в другой переменной, или сразу в обеих (если так, то в каком соотношении), установить нельзя.

Для дальнейшего анализа целесообразно принять, что отношение независимого среднего квадратического отклонения x к сопряженному $\sigma_{x\,(н)}/\sigma_{x\,(с)}$ равно B. Сопряженную вариабельность зависимой переменной также выразим через вариабельность независимой переменной: $\sigma_{y\,(с)}/\sigma_{x\,(с)}$ равно A. Подставим эти обозначения в формулу (3) и получим

$$a=\frac{\sigma_{x\,(с)}\,\sigma_{y\,(с)}}{\sigma^2_{x\,(с)}+\sigma^2_{x\,(н)}}=\frac{A\sigma^2_{x\,(с)}}{\sigma^2_{x\,(с)}\,(1+B^2)}=\frac{A}{1+B^2}. \qquad (4)$$

Здесь в числителе — только сопряженные отклонения аргумента и функции, а в знаменателе — сопряженное и независимое отклонения аргумента x, вошедшие в величину B. Из этого следует прежде всего, что случайное варьирование переменной y не отражается на величине коэффициента регрессии a закономерными смещениями. Варьирование же аргумента по независимым причинам, если оно имеется, увеличивает знаменатель в $(1+B^2)$ раза. Чем больше доля независимого варьирования x в сравнении с сопряженным, тем меньше будет угол наклона линии регрессии (коэффициент регрессии a). Если вариабельность аргумента состоит целиком из $\sigma_{x(с)}$ (любые отклонения независимой переменной обязательно находят однозначный отклик в величине зависимой переменной), то $a=A$, т. е. угол наклона линии регрессии равен отношению $\sigma_{y(с)}/\sigma_{x(с)}$. При $\sigma_{x(н)}=\sigma_{x(с)}$ и $B=1$ угол наклона линии регрессии окажется заниженным вдвое ($a=0{,}5\ A$). Естественна постановка вопроса о том, какой из двух коэффициентов регрессии может представлять больший интерес: a, вычисляемый стандартным способом, или $A=\sigma_{y(с)}/\sigma_{x(с)}$.

Угол наклона линии регрессии y на x уменьшится, если появится случайно действующий фактор, увеличивающий общую дисперсию x. Возьмем простейший случай, когда случайное варьирование вносится самим исследователем. Результаты взвешивания животных округляются иногда значительно. А. Н. Терехина и другие (1973) предлагают округлять их у водяной полевки до 5 *г*, т. е. вводить случайную дисперсию $\sigma^2_{x(с)}$, равную 2. При исходной дисперсии веса тела, равной 55, такая добавка дисперсии составит 4%. Если потребуется вычислить уравнение регрессии веса любого органа на вес тела, предлагаемое округление уменьшит коэффициент регрессии на 4%. Результаты вычислений, получаемые с округлением и без него, характери-

стика двух разных популяций и оценка состояния популяции в разные сезоны могут оказаться равноценными. Если учесть, что вес тела водяной полевки только за счет наполнения мочевого пузыря изменяется на величину до 30 *г* (Терехина и др., 1973), становится ясным еще большее влияние случайных факторов на результаты вычисления уравнений.

Увеличение силы действия факторов, вызывающих сопряженное варьирование, тоже приведет к изменению величины B, но уже к ее уменьшению. А это может произойти в результате расширения диапазона исследований, например, за счет включения в исследуемую группу более молодых или более старых животных.

Таким образом, угол наклона линии регрессии, найденный с помощью метода наименьших квадратов, может существенно изменяться под действием различных условий, при которых проводится исследование.

В качестве примера можно рассмотреть приведенные в книге Н. Бейли (1963) данные о зависимости между ростом отцов и сыновей. Стандартным методом можно вычислить уравнение регрессии y на x (регрессия роста сыновей на рост отцов). В результате вычислений получаем $a=0{,}49$ и $b=34{,}6$. В другом варианте, рассмотрев уравнение регрессии роста отцов на рост сыновей, получим те же самые коэффициенты. Рост отцов и детей в среднем одинаков ($\bar{x}=67{,}2$ дюйма, $\bar{y}=67{,}6$, расхождение в пределах статистической ошибки). При расположении в ряду роста отцов и роста их сыновей получим следующую картину (первый вариант):

Рост отцов	Рост сыновей	Рост отцов	Рост сыновей
61	65,7	68	68,2
62	65,4	69	68,6
63	65,7	70	69,3
64	66,0	71	69,4
65	66,7	72	70,0
66	66,6	73	69,8
67	67,2	74	71,6

Если же разбить на классы рост сыновей и найти средний рост их отцов, получается такая же закономерность (второй вариант):

Рост сыновей	Рост отцов	Рост сыновей	Рост отцов
61	66,0	68	67,3
62	65,1	69	67,8
63	65,4	70	68,1
64	65,0	71	68,8
65	65,6	72	69,2
66	66,1	73	69,2
67	67,2	74	70,4
		75	72,3

Как видим, в том и другом варианте наблюдается стягивание ряда распределения к среднему (закон Гальтона), в равной мере распространяющееся как на сыновей (первый вариант), так и на отцов (второй). Значит, дело не в том, как сыновья наследуют рост отцов, а лишь в том, какой из двух рядов принят в качестве аргумента. Уравнения линейной регрессии всего лишь представляют имеющуюся информацию в свернутом виде. На рис. 1 оба варианта представлены в графической форме. Напрашивается вопрос, следует ли вычисленные таким способом линии считать направлением изучаемого процесса?

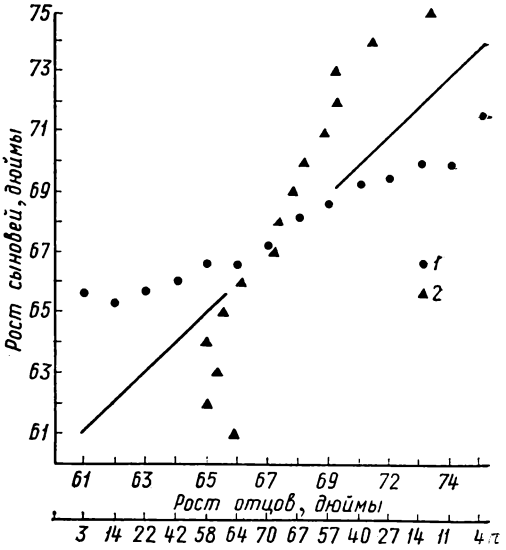


Рис. 1. Зависимость между ростом отцов и ростом сыновей, по Н. Бейли (1963).
1 — рост сыновей при заданном росте отцов.
2 — рост отцов при заданном росте сыновей.

Чтобы глубже понять причину обнаруженного смещения, рассмотрим простую числовую модель. Условимся, что два явления связаны между собой функционально, и любые (даже самые малые) изменения одного сопровождаются пропорциональными изменениями другого. Зависимость линейная на всем доступном нам протяжении, так что даже за пределами «исследуемого» (заданного нами) интервала по значению аргумента можно вычислить значение функции. Примем, что $y=0{,}5\ x+4{,}5$. Зададим величине x биномиальное распределение с $\sigma^2_{x(c)}=1{,}0$. Конкретные значения аргумента следующие: $x_1=3{,}0$ $(n=1)$, $x_2=4{,}0$ $(n=4)$, $x_3=5{,}0$ $(n=6)$, $x_4=6{,}0$ $(n=4)$ и $x_5=7{,}0$ $(n=1)$. Заданное нами уравнение определит значения y_i: 6,0; 6,5; 7,0; 7,5; 8,0. Дисперсия равна 0,25; это следует из того, что коэффициент регрессии a равен 0,5, и отклонения y_i от среднего арифметического вдвое меньше отклонений x_i. Можно вычислять регрессию y на x, или наоборот. Обе линии сольются в одну, заданную первоначально. Даже постановка вопроса о вычислении коэффициента корреляции здесь нецелесообразна, поскольку имеется функциональная связь с коэффициентом корреляции, равным единице.

Теперь зададим нашим данным независимые отклонения. Для простоты ограничимся лишь двумя отклонениями: на одну единицу в меньшую и большую сторону. Так, для первой точки

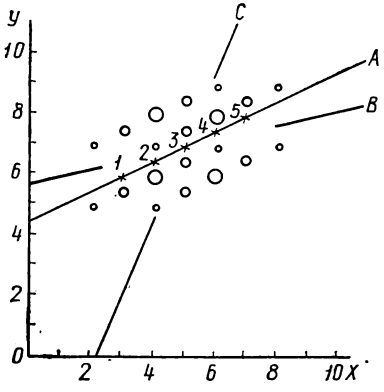


Рис. 2. Отклонение линий регрессии от линии математических ожиданий под воздействием случайных отклонений.

A — линия математических ожиданий $y=0{,}5\,x+4{,}5$; *B* — линия регрессии $y=0{,}25\,x+5{,}75$; *C* — линия регрессии $x=0{,}4\,y+2{,}2$ или $y=2{,}5\,x-5{,}5$; *1—5* — заданные точки математических ожиданий.

вместо 3,0 по оси абсцисс будет 2,0 и 4,0, а по оси ординат вместо 6,0—5,0 и 7,0. Задав всем точкам подобные случайные отклонения, мы не изменили их местоположения в среднем, но ввели независимые дисперсии $\sigma^2_{x(н)} = \sigma^2_{y(н)} = 1$.

Варьирование возросло, что заметно и по границам ряда распределения, и по общей дисперсии ($\sigma^2_x=2$, $\sigma^2_y=1{,}25$). Первоначальное значение дисперсий стало недоступным для прямого вычисления.

Вычисление уравнений регрессии дает следующие результаты. Приняв за аргумент x, получаем $y=0{,}25\,x+5{,}75$; приняв за аргумент y, получаем $x=0{,}4\,y+2{,}2$ или $y=2{,}5\,x-5{,}5$. Из построенного графика видно, что линия регрессии y на x отклонилась от исходной линии заметно меньше, чем линия регрессии x на y (рис. 2). Мы показали, что степень отклонения вычисленной линии от ожидаемой зависит не от величины случайных отклонений, а от соотношения независимой и сопряженной вариабельности независимой переменной. В нашем примере для величины x это соотношение равно 1 : 1, а для y 4 : 1, и знаменатель выражения (4) в первом случае 2, а во втором 5.

Рассмотренная модель настолько проста в исполнении, что можно исследовать ее в разных вариантах: взять исходный ряд более длинным, вместо биномиального, использовать двувершинное или равномерное распределение, задавать случайные отклонения разной величины, разнообразить их для каждой переменной. Во всех вариантах смещение вычисляемой линии регрессии от исходной подчиняется одной и той же закономерности: чем больше доля случайной вариабельности по отношению к сопряженной у независимой переменной, тем оно больше. Следовательно, угол наклона этой линии характеризует не только взаимодействие двух процессов и явлений, но и многие неучитываемые обстоятельства. Чтобы избежать влияния случайных причин на результаты вычислений, нужно суметь исключить их из анализа. Нужна дополнительная информация, которая помогла бы разделению сопряженных дисперсий, содержащихся в ковариации.

Дополнительную информацию может дать третий признак z,

коррелированный с двумя первыми, т. е. изменяющийся под действием факторов, которые вызывают изменения x и y. Если три признака попарно коррелированы между собой, для каждой пары признаков можно вычислить ковариации, являющиеся произведениями сопряженных средних квадратических отклонений: ков. $(x, y)=\sigma_{x(c)}\sigma_{y(c)}$; ков. $(x, z)=\sigma_{x(c)}\sigma_{z(c)}$; ков. $(y, z)=\sigma_{y(c)}\sigma_{z(c)}$. Разделив третью из этих ковариаций на вторую, получим коэффициент регрессии A для уравнения $y=f(x)$. Подобным образом получаются и коэффициенты регрессии для двух других уравнений, связывающих z с x и z с y. Можно также вычислить сопряженные и независимые дисперсии для каждого из признаков. Третий признак используется как вспомогательный (реперный). Опираясь на него, мы получаем дополнительную информацию, позволяющую разделить сопряженные дисперсии, представленные в ковариациях отдельных пар признаков в форме произведений, нераздельно. Зная общую и сопряженную дисперсию каждого признака, простым вычитанием можно найти и независимую дисперсию. Появляются новые возможности для анализа количественной оценки связи между признаками и для установления причинности. Если один из признаков варьирует преимущественно по сопряженным причинам с небольшой независимой составляющей, а другой — значительно больше по независимым причинам, появляются основания считать, что аргументом (действующим фактором или, по крайней мере, явлением, теснее связанным с фактором, вызывающим изменения той и другой величины) является первый.

В отдельных случаях достаточно ясные общие представления о исследуемых явлениях позволяют обойтись без реперного признака. Так, при анализе роста отцов и детей очевидно, что отклонения роста данного индивидуума от наследственно заданной программы, т. е. факторы, создающие независимые отклонения, в равной мере проявляются в той и другой категории лиц (отцы сами тоже являются сыновьями). Следовательно, независимые дисперсии у тех и других одинаковые. Коэффициенты регрессии a в обоих вариантах решения уравнения регрессии тоже одинаковы и равны 0,5. Значит, независимая дисперсия равна сопряженной, и обе сопряженные дисперсии равны между собой. Коэффициент регрессии A равен 1, т. е. наследственная информация о росте в той части, которая передается от отца к сыну, в процессе передачи не претерпевает изменений. Но это лишь половина всей информации, имеющейся у того и другого: их объединяет лишь одна гаплоидная гамета. Следует вывод, не вытекающий из обычных уравнений регрессии, а именно: в любой демографической группе рост сыновей окажется таким же, как и рост их отцов, независимо от того, является ли эта группа наследственно высокорослой или низкорослой. Не будет той абсурдной ситуации, когда по мере стремления роста отца к нулю, рост сына стремится к 34,6 дюйма (к величине b).

Зависимости между весом тела, весом тела без пищеварительного тракта, весом кишечника и сердца

Уравнение	r	a_1	$\frac{1}{a_2}$	A_1	A_2	E
$y=f(x)$	+0,994	0,880	0,890	0,908	0,840	0,885
$u=f(x)$	+0,700	0,0127	0,0618	0,0107	0,0111	0,0115
$u=f(y)$	+0,586	0,0120	0,0350	0,0144	0,0120	0,0130
$z=f(y)$	+0,512	0,0059	0,0223	0,0057	0,0053	0,0142
$z=f(x)$	+0,501	0,0050	0,0202	0,0052	0,0046	0,0126
$u=f(z)$	+0,250	0,450	7,203	2,510	2,050	0,9130

В отличие от уравнения линейной регрессии предлагаемое нами уравнение $y=Ax+b$ или $y_i-\bar{y}=A(x_i-\bar{x})$ можно назвать уравнением функциональной связи. Оно отражает тенденцию, проявляющуюся между взаимодействующими величинами, тогда как обычное уравнение линейной регрессии позволяет лишь свернуть полученную информацию, представить все разнообразие наблюденных данных в виде простого уравнения.

Раньше мы (Смирнов и др., 1972), применяя графический способ анализа, показывали, что при вычислении двух уравнений регрессии для веса тела и сердца окуня можно получить две линии регрессии, пересекающие эллипс рассеивания под углом к его продольной оси $y_i-\bar{y}=0{,}94\ (x_i-\bar{x})$ и $y_i-\bar{y}=1{,}96\ (x_i-\bar{x})$, а также уравнение $y_i-\bar{y}=1{,}35,\ (x_i-\bar{x})$, совпадающее с длинной осью этого эллипса. Нетрудно убедиться в том, что независимые отклонения, случайным образом проявляющиеся в результатах отдельных наблюдений, уменьшают угол наклона линии регрессии.

Рассмотрим пример обработки эмпирических данных по трехкомпонентной схеме, сопоставляя полученные результаты с вычисленными обычным уравнением (см. таблицу). В нашем распоряжении имеются данные по 120 песцам с Ямала. Известен вес тушки x, тушки без пищеварительного тракта y, кишечника u и сердца z. Наша задача состоит в том, чтобы показать преимущество уравнений функциональной зависимости, поэтому для каждой пары признаков найдены коэффициенты регрессии a_1, a_2 (в результате замены мест аргумента и функции) и коэффициенты A_1 и A_2, а также коэффициенты корреляции и отношения средних арифметических E для каждой пары. В обработке находятся четыре признака, в качестве третьего (реперного) признака использован поочередно тот и другой из оставшихся свободными.

Коэффициенты a_1 и a_2 при полной корреляции ($r=\pm 1$) — взаимно-обратные величины, поэтому при их сравнении между собой для сопоставления степени их сходства удобно использовать, a_1 и $\frac{1}{a_2}$. Что касается отношения средних арифметических,

то мы вычисляли их по следующим соображениям. Если линейная зависимость между двумя величинами близка к прямой пропорциональности, т. е. отношение между ними сохраняется неизменным от мелких животных до крупных (наиболее простой случай связи, выражаемый уравнением $y=ax$), то отношение средних арифметических будет равно коэффициенту регрессии. Поскольку коэффициент регрессии a в результате вычислений получается заниженным, он компенсируется свободным членом уравнения b, имеющим положительный знак. Не утверждая, что соотношение веса тела и органа или двух органов подчиняется простейшей закономерности, можно предположить, что коэффициент, стоящий ближе к этому соотношению, более реально отражает ситуацию. Сопоставление всех вычисленных результатов позволяет оценить достоинства и недостатки каждого способа на конкретном примере.

y=f(x). Вес тушки песца x и вес ее без кишечника y тесно коррелированы между собой, и в этом нет ничего неожиданного. Кишечник u составил всего лишь 11,5% от веса тушки x, а оставшаяся часть y — 88,5%. Все коэффициенты близки по величине между собой и мало отличаются от отношения средних арифметических. A_1 и A_2 отклоняются больше, хотя при их усреднении тоже получается 0,874. Во всяком случае, включение в качестве реперных признаков веса сердца и веса кишечника, слабее коррелированных с весом тушки, по-видимому, не улучшило результатов, получаемых по двухкомпонентной схеме.

u=f(x). Корреляция несколько слабее, но еще достаточно высокая, +0,7. A_1, A_2 и отношение средних E очень сходны, a_1 лишь немного больше, но a_2 больше в пять раз. Для веса кишечника в роли аргумента можно принять вес тела, но не наоборот.

u=f(y). Корреляция меньше +0,6. Здесь снова только a_2 отличается от остальных величин в три раза.

z=f(y). Снова совпали a_1, A_1 и A_2, но отношение средних E оказалось больше втрое, а a_2 — вчетверо. Можно принять, что эти коэффициенты верно оценивают зависимость между весом сердца и весом тушки без кишечника, т. е. прибавка веса сердца на единицу увеличивает вес тела на 0,005 единиц (или наоборот, является следствием увеличения веса тушки на такую величину). Тогда по величине отношения средних (E) можно заключить, что сердце в своем увеличении отстает от темпа увеличения веса тушки. У мелких песцов сердце относительно больше, а у крупных — относительно меньше.

z=f(x). Наблюдаются те же закономерности, что и в предыдущем уравнении.

Наконец ***u=f(z).*** Коэффициент корреляции невелик (+0,25). Коэффициенты A_1 и A_2 различаются между собой на 20%. Судя по величине этих коэффициентов, увеличение веса кишечника на единицу сопровождается увеличением веса сердца на

2—2,5 единицы. Но вес кишечника в среднем составляет лишь 0,913 единицы от веса сердца. Судя по этим данным, от мелких песцов к крупным сердце увеличивается значительно медленнее, чем кишечник. Коэффициент a_2, как и прежде, не приходится принимать во внимание, настолько он отличается от других. Однако здесь и a_1 в 4,5—5,5 раза меньше, чем A_1 и A_2. Если сравнить его с отношением средних, можно прийти к выводу, что вес кишечника увеличивается от мелких песцов к крупным значительно медленнее, чем сердца: вес кишечника в среднем составляет 91% от веса сердца, но прибавка веса сердца на одну весовую единицу (на 1 *г*) сопровождается прибавкой веса кишечника не на 0,91, а только на 0,45 единицы.

Итак, коэффициент регрессии a_2 дал удовлетворительный результат только при самой высокой корреляции +0,99. Во всех остальных случаях его использовать не следует. В практике вычислений любой исследователь использовал бы коэффициент a_1, т. е. принял бы за аргумент вес тела, а не органа. Но и этот коэффициент a_1, свидетельствуя наравне с A_1 и A_2 о том, что кишечник увеличивается пропорционально весу тела, а сердце в своем увеличении отстает от веса тела, тем не менее, заставляет нас думать, что сердце увеличивается заметнее, чем кишечник. Коэффициенты функциональной зависимости к такому абсурдному результату не приводят даже в случае, когда корреляция низкая. Таким образом, эти уравнения не противоречат одно другому и позволяют получить однозначное представление о соотношениях частей организма.

Все изложенные взгляды и рассмотренные примеры позволяют считать, что использование уравнений линейной регрессии в общепринятой форме должно быть ограничено. Их можно использовать в тех случаях, когда коэффициент корреляции близок к единице. При этом любая из двух переменных может выполнять роль аргумента; оба уравнения регрессии дадут сходный результат. При умеренных корреляциях у исследователя должна быть уверенность в том, что независимое варьирование переменной, принимаемой за аргумент, невелико, а неполная корреляция обусловлена независимым варьированием другой переменной. Если такой уверенности нет, то целесообразно проанализировать это по трехкомпонентной схеме.

У нас недостаточно оснований категорически утверждать, что трехкомпонентная схема является надежной для величин, слабо коррелированных между собой. Этот вопрос может быть решен только после многократных проверок на самом разнообразном материале. Так, при умеренной корреляции трехкомпонентная схема, использующая третий признак как реперный, лучше.

Объем биологических исследований постоянно возрастает, и поэтому к результатам предъявляются высокие требования. Вычислительные приемы, удовлетворявшие на первых этапах, при малом объеме наблюдений, сейчас не всегда совершенны.

ЛИТЕРАТУРА

Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., «Мир», 1963.

Романовский В. В. Математическая статистика. М.-Л., ГОНТИ, НКТП, 1938.

Рыжков Л. П. Основные физиологические закономерности раннего онтогенеза севанской форели из различных условий обитания.— Рыбное хозяйство Карелии, вып. 9. Петрозаводск, «Карелия», 1970.

Смирнов В. С. Зависимость между двумя признаками и использование уравнений линейной регрессии.— Ж. общ. биологии, 1971, т. 28, вып. 6.

Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб.— Труды СевНИОРХ, т. 7. Петрозаводск, «Карелия», 1972.

Терехина А. Н., Елисеев Л. Н., Пантелеев П. А. Индивидуальная изменчивость веса водяной полевки в природной популяции.— Экология, 1973, № 5.

Фишер Р. А. Статистические методы для исследователей. М., Госстатиздат, 1958.

Юл Д. Э., Кендалл М. Д. Теория статистики. М., Госстатиздат, 1960.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

С. Е. РЫБЦОВ

ИНФОРМАТИВНОСТЬ И НАДЕЖНОСТЬ ПРИЗНАКОВ И ВОПРОСЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ПРИМЕНЕНИЯ КОРРЕЛЯЦИОННОГО АНАЛИЗА

Большое практическое и теоретическое значение имеют работы, в которых по какому-то признаку (или группе признаков) получают сведения о другом параметре. Значения последнего представляют особый интерес и не могут быть по каким-либо причинам непосредственно измерены. К задачам такого типа относится выделение параметров, тесно связанных с численностью, и прогнозирование по ним численности (Сергеев, 1970; Поляков и др., 1972; Васильев и др., 1973); определение работоспособности и прогнозирование отказов радиоэлектронных приборов (Степанов, 1972; Шишонок и др., 1964); селекция животных (Беляев, 1962); профессиональный отбор (Гуревич, 1970).

Принципиально важно, чтобы между измеряемыми и оцениваемыми параметрами существовала сильная и устойчивая связь. Признаки, по которым достаточно точно оценивается интересующий нас параметр, называются информативными относительно данного параметра (Бечтолд, 1963; Гуревич, 1965; Борисова и др., 1969). Признаки, результаты измерений которых дают устойчивые оценки при постоянных или незначительно меняющихся значениях оцениваемого параметра, называются надежными относительно этого параметра (Бечтолд, 1963; Гуревич, 1969).

Известно, что при выборе удачной системы информативных признаков обычно достигается требуемая точность классификации. При этом, чем меньше число выбранных признаков, тем меньше надо времени машине для классификации, и можно использовать более простую вычислительную технику. Кроме того, в пространстве наиболее информативных признаков объекты классификации, как правило, достаточно разнесены друг от друга. Это позволяет использовать более простые методы распознавания (Лбов, 1965). Перед проведением классификации необходимо отдельно оценить надежность признаков.

Полная теория выбора информативных и надежных признаков еще не создана, хотя в ней ощущается острая необходимость (Харкевич, 1963; Меерсон, 1976). Некоторые вопросы этой теории с точки зрения корреляционного анализа рассматриваются в этой статье.

МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для анализа используются результаты промеров куниц, добытых за три промысловых сезона с 1967 по 1970 гг. в трех географических районах: в Предуралье Пермской области, в юго-западных предгорьях и равнинном Зауралье Свердловской области. Всего промерено 202 экземпляра (материал был собран Н. Б. Дубравиной, ею же были сделаны промеры). После разделения по полу, возрасту и району добычи количество животных в однородных группах (выборках) получилось следующее:

Район	Самки		Самцы		Всего
	молодые	взрослые	молодые	взрослые	
Предуралье . .	9	5	22	11	47
Предгорье . .	30	21	38	17	106
Зауралье . . .	13	7	14	15	49

В настоящей статье анализируются значения коэффициентов корреляции между результатами следующих промеров: 1) кондилобазальной длиной черепа, 2) общей длиной черепа, 3) длиной лицевого отдела, 4) длиной твердого неба с отростком, 5) длиной твердого неба без отростка, 6) длиной заднеребной вырезки, 7) скуловой шириной, 8) заглазничной шириной, 9) затылочной высотой, 10) наибольшей высотой черепа, 11) длиной зубного ряда, 12) мастоидной шириной, 13) длиной тушки со спинной стороны, 14) длиной тушки с брюшной стороны, 15) длиной хвоста.

Как правило, асимметрия и эксцесс в каждой выборке были недостоверны. Это позволило использовать нормальный закон распределения для описания результатов измерений каждого отдельного параметра (Плохинский, 1970) и дало некоторые основания для применения линейного коэффициента корреляции для оценки связей между признаками (Гнеденко, 1969).

ИССЛЕДОВАНИЕ СТЕПЕНИ СВЯЗАННОСТИ ПРИЗНАКОВ

При изучении связей между разнообразными признаками можно найти отдельные группы промеров, более тесно связанных на общем фоне (по терминологии П. В. Терентьева, «плеяды»). Например, для морфологических признаков это показано в работах П. В. Терентьева (1959, 1960), Р. Л. Берг (1959)

и В. М. Шмидта (1963), Л. Д. Колосовой (1971) и Е. Б. Попов (1973). Одна из причин существования таких групп — сравнительно независимое развитие отдельных частей тела в онтогенезе (Северцев, 1949; Адольф, 1971; Иберт, 1968). Очевидно, эта сравнительная обособленность органов, целых систем остается и у взрослого организма.

Обычно с помощью общепринятых методик выделения плеяд мы не можем однозначно ответить на самые главные вопросы: из какого количества плеяд взяты признаки и какие именно промеры входят в каждую плеяду. Не всегда оправдано применение только достоверных коэффициентов линейной корреляции r_{XY}. Величина коэффициента линейной корреляции, выше которой связь может рассматриваться уже как достоверная при выбранном уровне значимости, зависит от числа элементов выборки. При большом числе элементов выборки даже незначительные по абсолютной величине r_{XY} оказываются достоверными. Поэтому сильные («внутриплеядные») и слабые («межплеядные») связи признаков (большие и маленькие по величине r_{XY},) по Терентьеву, часто «разделяющиеся хиатусом», не имеют прямого отношения к достоверности.

Глубокое впечатление производит следующий факт. Возьмем ряды чисел сколь угодно большой длины, полученные при помощи таблицы нормально распределенных случайных чисел. Другими словами, созданные ряды чисел («признаки») по своей природе не связаны между собой. Оказывается (Кудрин и др., 1976), если подсчитать коэффициенты корреляции между такими «признаками», то среди них окажутся достоверные на любом малом уровне значимости и будут выделяться вполне «представительные» плеяды.

Во избежание появления таких «ложных» плеяд при изучении связанности признаков были использованы три различных по математическому аппарату метода: метод подвижного уровня Терентьева, центроидный метод факторного анализа и анализ сгруппированности признаков, связанных значениями r_{XY} постоянного знака у всех 12 групп животных (Рыбцов и др., 1976). Последний метод предложен впервые. Применение этих методов дает взаимно согласующиеся результаты и позволяет выделять группировки, состоящие из сильно связанных признаков. Центроидный метод показал, что связи между признаками каждой такой группы могут быть объяснены одним фактором. Оказалось, что в ряде случаев плеяды, выделяемые «способом подвижного уровня», могут быть разложены другими методами на несколько неслучайных группировок[1]. Выделялись группировки признаков, имеющие состав, не зависящий от пола,

[1] Такие группировки при помощи метода Терентьева ни при каком пороге не выделялись. Более того, в большинстве случаев межплеядные связи оказывались сильнее внутриплеядных, объединяющих признаки некоторых плеяд.

Таблица 1

Количество отрицательных r_{xy} среди внутриплеядных (n_i, в) и межплеядных (n_i, м) связей признаков большой черепной плеяды

Группа	n_i, в	1,75·n_i, в	n_i, м
	Предуралье		
♀, juv.	4	7	21
♀, ad.	18	31,5	16
♂, juv.	4	7	34
♂, ad.	1	1,75	16
	Предгорья		
♀, juv.	1	1,75	2
♀, ad.	3	5,25	23
♂, juv.	0	0	2
♂, ad.	2	3,5	18
	Зауралье		
♀, juv.	12	21	11
♀, ad.	2	3,5	11
♂, juv.	2	3,5	19
♂, ad.	6	10,5	18
Всего . . .	55	96,25	191

возраста и условий обитания животных. Такие группы признаков мы назвали «плеядами»; при этом в понятие был вложен смысл, отличный от того, который вкладывал П. В. Терентьев (1959, 1960). Таким образом, под плеядой мы понимаем постоянную группировку признаков, связанных достаточно сильными на общем фоне связями, которые могут быть объяснены при помощи одного фактора. Соответствующим образом изменяется состав внутриплеядных и межплеядных связей. Всего выделено три плеяды: большая черепная (признаки 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 11, 12), малая черепная (признаки 8, 9, 10) и плеяда длин тела (признаки 13, 14, 15).

Легко увидеть, что большая черепная плеяда образована главным образом промерами, характеризующими общую длину черепа и его висцерального отдела, малая черепная плеяда — тремя промерами мозговой коробки. Как известно, висцеральный и мозговой отделы черепа имеют разное происхождение, что подтверждает закономерность (неслучайность) такой сгруппированности признаков. Промеры общей длины черепа больше связаны с промерами висцерального отдела черепа, чем мозго-

вого. Это можно объяснить тем, что мозговой отдел перестает расти раньше, и общая длина черепа, начиная с некоторого момента, увеличивается в основном за счет роста висцерального отдела. Более подробно примененные методы определения возраста животных, условия их обитания и проделанная статистическая обработка материала были описаны нами ранее (Рыбцов и др., 1976).

ИЗУЧЕНИЕ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ КОЭФФИЦИЕНТОВ КОРРЕЛЯЦИИ

Изучение статистических связей между морфологическими признаками у однородных половозрастных групп животных, обитающих в разных природных условиях, представляет определенный интерес. Анализ изменений таких связей позволяет глубже понять способы приспособления организмов к внешней среде. Известно, что в работах по исследованию связанности признаков отрицательные коэффициенты корреляции до сих пор специально не изучались. Между тем они (как и положительные коэффициенты корреляции) могут быть рассмотрены как следы процессов, имевших место при формировании организма вплоть до момента гибели животного.

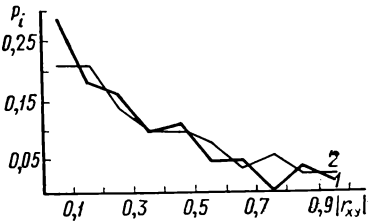
Рассмотрим число отрицательных r_{XY}, их долю среди общего количества оценок внутри- и межплеядных связей для каждой группы животных (табл. 1). Общее число внутриплеядных связей большой черепной плеяды равно 36, а межплеядных — 63. Для того, чтобы получить возможность сравнивать количества отрицательных r_{XY} среди внутри- и межплеядных связей, мы сделали пересчет $(1{,}75 \cdot n_{iв})$, предполагая, что при такой же доле отрицательных связей в общем количестве внутриплеядных r_{XY}, последних было бы не 36, а 63.

Как видно из табл. 1, общее количество $r_{XY}<0$ среди межплеядных связей почти в два раза больше расчетного числа отрицательных r_{XY} среди внутриплеядных связей.

Для определения достоверности различия количества отрицательных r_{XY} среди внутри- и межплеядных связей (см. столбцы 3 и 4 табл. 1) был использован критерий χ^2. При этом, следуя рекомендации Н. П. Плохинского (1970, стр. 294) о минимальном количестве попаданий в крайний класс при использовании χ^2, данные у самцов из Предгорьев были объединены. В результате подсчета оказалось, что $\chi^2=83{,}7$. Это означает, что процент отрицательных r_{XY} в межплеядных связях достоверно больше, чем во внутриплеядных ($p \ll 0{,}001$).

Чтобы выяснить, насколько различные значения $r_{XY}<0$ входят в состав меж- и внутриплеядных связей, мы нарисовали соответствующие вариационные кривые для связей большой черепной плеяды (см. рисунок). При этом все отрицательные коэффициенты корреляции, полученные для 12 групп жи-

вотных, были объединены. По оси ординат изображены эмпирические вероятности для внутриплеядных $p_{i,\,в}=\frac{n_{i,\,в}}{\sum_{i=1}^{10} n_{i,\,в}}$ и межплеядных $p_{i,\,м}=\frac{n_{i,\,м}}{\sum_{i=1}^{10} n_{i,\,м}}$ связей.



Полигон частот значений $r_{xy}<0$ (взятых по абсолютной величине) внутри-(1) и межплеядных (2) связей большой черепной плеяды для 12 групп животных одновременно.

Обращает на себя внимание сходство в характере ломаных линий на рисунке. Обе линии имеют максимум в первом интервале разбиения, а затем начинают монотонно убывать, принимая близкие значения. Значение χ^2, подсчитанное по формуле и рекомендациям, приведенным у Г. В. Суходольского (1972), оказалось 3,3. Число степеней свободы $\nu=9$, $\chi^2_{0,05}=16{,}9$. Различия между соответствующими группами чисел недостоверны, т. е. можно допустить, что значения $r_{XY}<0$ внутри- и межплеядных связей описываются при помощи одного и того же закона распределения. Возможно, это говорит об отражении отрицательными коэффициентами корреляции принципиально сходных процессов, протекающих внутри плеяд и между плеядами.

Межплеядные отрицательные коэффициенты корреляции остальных двух плеяд не рассматривались, так как большая часть из них входит в уже рассмотренные межплеядные связи большой черепной плеяды. Среди внутриплеядных связей плеяды длин тела во всех 12 случаях нет ни одной отрицательной, а среди внутриплеядных связей плеяды промеров мозговой коробки — одна отрицательная.

СТЕПЕНЬ ОТРАЖЕНИЯ МЕЖ- И ВНУТРИПЛЕЯДНЫМИ СВЯЗЯМИ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНИЗМА

Итак, между признаками разных плеяд чаще, чем между признаками одной плеяды, наблюдается обратная зависимость. Интересный подход к объяснению роли отрицательных коэффициентов корреляции предложил М. М. Камшилов (1974, стр. 147—148). Из курса статистики известно, что если имеются два признака X и Y со своими дисперсиями σ^2_X и σ^2_y, а третий признак Z равен сумме признаков X и Y, тогда дисперсия признака z будет равна $\sigma^2_Z=\sigma^2_X+\sigma^2_Y+2r_{XY}\cdot\sigma_X\cdot\sigma_Y$, где r_{XY} — коэффициент корреляции между признаками X и Y. Пусть $r_{XY}\geqslant 0$, тогда $\sigma^2_Z\geqslant\sigma^2_X+\sigma^2_Y$, , т. е. дисперсия «составного» при-

знака Z больше или равна сумме дисперсии составляющих его частей и, конечно, больше дисперсии каждой составной части. Допустим, что $r_{XY}<0$, тогда $\sigma_Z^2=\sigma_X^2+\sigma_Y^2-2\cdot r_{XY}\cdot\sigma_X\cdot\sigma_Y$.

При определенных соотношениях величин σ_X, σ_Y, r_{XY} дисперсия признака Z может быть меньше σ_X^2 и σ_Y^2. В предельном случае $\sigma_Z^2=0$ (при условии, что $\sigma_X=\sigma_Y$, $r_{XY}=-1$).

Из наших рассуждений вытекает следующий вывод. Вероятность уменьшения вариабельности признака за счет межплеядных связей существенно выше, чем за счет внутриплеядных. Возможно, что процессы, обеспечивающие необходимую степень постоянства внутренних параметров организма и проявляющиеся в отрицательных r_{XY}, находят большее отражение в межплеядных связях, чем во внутриплеядных.

Как уже говорилось, каждая связь между всеми признаками попарно оценивалась 12 раз при помощи линейного коэффициента корреляции (рассматривалось 12 групп животных). Вариабельность этих оценок для каждой связи подсчитывалась через размах ρ, т. е. через разницу между наибольшим и наименьшим значениями (Плохинский, 1970, стр. 100). Коэффициент вариации для оценки вариабельности не мог использоваться по следующей причине. Известно, что $CV=\frac{\sigma}{\overline{X}}\cdot 100\%$, где σ — среднеквадратичное отклонение, а $\overline{X}$ — среднее значение коэффициентов корреляции. Последняя величина (знаменатель выражения для CV) из-за разных знаков r_{XY} часто оказывалась близка к нулю. При вычислении σ происходит суммирование квадратов отклонений элементов выборки от среднего значения; поэтому величина σ, как правило, существенно отличается от нуля. Естественно, что CV при вычислениях часто оказывалась около 1000%. Для квартильных оценок (Бернстейн, 1968) 12 чисел все-таки недостаточно.

Затем для всех плеяд по отдельности сравнили достоверность отличий средней вариабельности внутриплеядных связей ($\overline{\rho}$) от средней вариабельности межплеядных связей. Такой анализ приближенный хотя бы потому, что большая часть изменчивости межплеядных связей малой черепной и плеяды длин тела (табл. 2) уже используется в оценке средней вариабельности межплеядных связей большой черепной плеяды. Как видно из табл. 2, во всех случаях изменчивость межплеядных связей ($\overline{\rho}$) достоверно больше, чем внутриплеядных. Возможно, что соотношения внутри группы сильно связанных признаков меньше подвержены воздействию (в частности внешней среды), чем между этими группировками.

Таким образом, результаты анализа отрицательных r_{XY} и вариабельности оценок связей позволяют предположить, что изменения, связанные с возрастом и полом, приспособлением к внешней среде, оказывают большее влияние на межплеядные связи, чем на внутриплеядные. Это означает, что указанные

Таблица 2

Достоверность отличий средних значений размахов оценок внутриплеядных и межплеядных коэффициентов корреляции

Плеяда	Связи	$\bar{\rho} \pm m_\rho$	t критерий	Число степеней свободы * $\nu = n_1 + n_2 - 2$	Уровень значимости различий (p)
Большая черепная	Межплеядные	1,300±0,030	3,37	54+36−2=88	< 0,001
	Внутриплеядные	1,062±0,64			
Малая черепная	Межплеядные	1,313±0,046	2,05	36+3−2=37	<0,05
	Внутриплеядные	0,910±0,190			
Длин тела	Межплеядные	1,419±0,036	11,00	36+3−2=37	≪0,001
	Внутриплеядные	0,619±0,063			

* n_i — число сравниваемых значений коэффициентов корреляции в каждой выборке (i=1,2)

приспособления происходят в первую очередь за счет изменений соотношений между плеядами «притиркой» их друг к другу в процессе роста организма — и уже в меньшей степени за счет изменений зависимостей признаков внутри плеяд.

Среди ученых самых различных специальностей существует единодушие относительно роли группировок сильно связанных признаков. Так, Н. П. Бехтерева (1971; Бехтерева, Бундзен, 1975) на основании результатов экспериментальных данных выделяет жесткие и гибкие звенья системы физиологического обеспечения психических функций. Параметры, описывающие жесткие звенья, связаны более тесно и постоянно по сравнению с параметрами, описывающими гибкие звенья. Жесткие звенья работают, как правило, независимо от изменений внешней среды, обеспечивая некоторые основные моменты психической деятельности человека, поэтому их разрушение особенно опасно (Бехтерева, 1971).

В работах по вопросам регуляции движений (Гельфанд и др., 1966, и др.) показано существование «синергий» — «фиксированных и воспроизводимых взаимодействий суставов или их групп, выработанных в результате обучения или врожденных, организуемых и управляемых центральной нервной системой» (Гельфанд и др., 1966, стр. 319). Создание новой синергии, по-видимому, требует много времени, но «будучи выработанной, синергия оказывается достаточно устойчивой». Выработка нового двигательного навыка осуществляется путем выбора определенной части из уже имеющихся синергий (Гельфанд и др., 1966, стр. 319—320). Другими словами, основные изменения имеют место между синергиями, при этом каждая из

них выступает как единое целое. Это указывает, что связи между параметрами синергии более стабильны и достаточно сильны по сравнению со связями признаков разных синергий. Синергии выступают как обеспечивающие основу процесса выработки новых навыков.

О том, что постоянные группировки признаков отражают процессы, лежащие в основе изучаемого явления, писали также И. И. Шмальгаузен (1946, 1968), А. А. Малиновский (1972), С. Н. Кенесарина (1972) и др.

РОЛЬ ФАКТОРНОГО АНАЛИЗА ДЛЯ НАХОЖДЕНИЯ ИНФОРМАТИВНЫХ И НАДЕЖНЫХ ПРИЗНАКОВ

Как было указано, мы вводим определение «плеяды» несколько отличное от общепринятого. Это оправдывается приобретением межплеядными связями характеристик, отличающих их от внутриплеядных. Главное из этих отличий — достоверно большая вариабельность межплеядных связей по сравнению с внутриплеядными. Видимо, поэтому доля отрицательных значений коэффициентов корреляции среди оценок межплеядных связей достоверно выше, чем среди внутриплеядных (межплеядные связи чаще меняют свой знак на обратный при сравнении оценок связей различных групп животных). Это дало возможность даже предложить метод нахождения плеяд из признаков, связанных значениями коэффициента линейной корреляции постоянного знака во всех 12 группах животных. Закономерность такого способа выделения плеяд была подтверждена результатами применения к этим же данным метода «подвижного уровня» Терентьева и центроидного метода факторного анализа. С другой стороны, согласно введенному определению плеяды и результатам факторного анализа можно утверждать, что в плеяду входят признаки, имеющие сходные факторные нагрузки.

Так как межплеядные связи обладают повышенной вариабельностью по сравнению с внутриплеядными, один признак информативен относительно другого в том случае, когда оба входят в одну плеяду. При этом автоматически будет достигнута необходимая устойчивость степени информативности («надежность» признака, Бечтолд, 1963). Поэтому для выделения информативных и надежных признаков относительно некоторого параметра необходимо находить не просто сильно связанные с этим параметром признаки, но и имеющие сходные с ним факторные нагрузки. Использование факторного анализа при выделении информативных и надежных промеров для решения разнообразных народнохозяйственных задач приобретает особую важность. Тем самым облегчается задача оценки надежности признаков, отнимающая в практике недо-

пустимо много времени. Другими словами, для выявления повышенной вариабельности любой связи с помощью факторного анализа можно использовать меньшее число повторностей по сравнению с количеством выборок, необходимом при одном только изучении стабильности величин оценок данной связи, как это обычно делается сейчас. Так, при изучении устойчивости связанности промеров куницы факторный анализ связей признаков трех групп животных дал больше, чем простое изучение соответствующих величин r_{XY} в 12 группах.

В наших последних рассуждениях был сделан перенос основных результатов, полученных при изучении связанности признаков организма, на признаки некоторой системы. Иногда такая система состоит только из признаков организма, как в рассмотренном примере. В других случаях система может включать в себя, кроме признаков организма, еще отдельные параметры внешней среды (при оценке, например, влияния количества пищи на морфологические особенности черепа), а иногда состоять из такой обобщенной характеристики популяции, как ее численность, и значений параметров внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

Адольф Э. Развитие физиологических регуляций. М., «Мир», 1971.

Беляев Д. К. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теорий эволюции и селекции животных.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1962, № 10.

Берг Р. Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1959, № 9.

Бернстейн А. Справочник статистических решений. М., «Статистика», 1968.

Бехтерева И. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., «Медицина», 1971.

Бехтерева Н. П., Бундзен Л. В. Методология и синтез системно-структурного подхода в нейрофизиологии.— Методологические вопросы теоретической медицины. Л., «Медицина», 1975.

Бечтолд Х. П. Отбор.— Экспериментальная психология. М., Изд-во иностр. лит., 1963.

Борисова М. Н., Ермолаева-Томина Л. Б., Равич-Щербо И. В. О надежности и валидности некоторых показателей, связанных с измерением зрительной чувствительности.— Проблемы дифференциальной психологии, т. 6. М., «Просвещение», 1969.

Васильев С. В., Поляков И. Я., Сергеев Г. Е. Теория и методы использования моделирования и ЭВМ в защите растений.— Труды Всесоюз. ин-та защиты растений, 1973, вып. 39.

Гельфанд И. М., Гурфинкель В. С., Цетлин М. Л., Шик М. Л. Некоторые вопросы исследования движений.— Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М., «Наука», 1966.

Гнеденко Б. В. Курс теории вероятностей. М., «Наука», 1969.

Гуревич К. М. О валидности лабораторных проб силы и баланса нервных процессов.— Типологические особенности высшей нервной деятельности человека, т. 4. М., «Просвещение», 1965.

Гуревич К. М. О надежности психофизиологических показателей.— Проблемы дифференциальной психофизиологии, т. 6. М., «Просвещение», 1969.

Гуревич К. М. Профессиональная пригодность и основные свойства нервной системы. М., «Наука», 1970.

Иберт Дж. Взаимодействующие системы в развитии. М., «Мир», 1968.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М., «Наука», 1974.

Кенесарина С. Н. О значении системно-структурного подхода в изучении природы гена.— Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., «Наука», 1972.

Колосова Л. Д. К вопросу об эволюции корреляционных плеяд (на примере двух видов льнянок).— Ж. общ. биологии, 1971, т. 33, № 4.

Кудрин А. И., Ефимов В. М., Козлов Б. Н. О достоверности некоторых методов выделения структур в корреляционных матрицах.— Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. Вторая биоценологическая конференция. Тезисы докладов. Л., 1976.

Лбов Г. С. Выбор эффективной системы зависимых признаков.— Вычислительные системы. Труды Ин-та математики Сиб. отд. АН СССР, 1965, вып. 19.

Малиновский А. А. Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации.— Развитие концепций структурных уровней в биологии. М., «Наука», 1972.

Меерсон А. М. О некоторых возможностях оптимизации результатов многомерного корреляционного анализа в психологических исследованиях.— Психология и математика. М., «Наука», 1976.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.

Поляков И. Я., Васильев С. В., Гладкина Т. С., Игнатьева Н. В., Саулич М. И., Сергеев Г. Е., Ченцова Н. Ю. Исследование физиологических предпосылок для использования агроклиматических данных для прогноза численности грызунов.— Труды ВИЗР, 1972, вып. 38.

Попов Е. Б. Развитие и применение математических методов корреляционного анализа в эволюционной теории.— История и теория эволюционного учения. Л., 1973.

Рыбцов С. Е., Дубравина Н. Б., Житомирский В. Г. Изучение «внутриплеядных» и «межплеядных» связей признаков на примере лесной куницы (*Martes martes uralensis* Kuznetzov).— Ж. общ. биологии, 1976, т. 35, № 4.

Северцев А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч., т. 5. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1949.

Сергеев Г. Е. Использование метода множественной корреляции для прогноза численности вредителей.— Труды ВИЗР, 1970, вып. 30.

Степанов С. В. Профилактические работы и сроки их проведения. М., «Сов. радио», 1972.

Суходольский Г. В. Основы математической статистики для психологов. Л., Изд-во ЛГУ, 1972.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1959, № 9.

Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд.— Применение математических методов в биологии, вып. 1. Л., Изд-во ЛГУ, 1960.

Шишонок Н. А., Репкин В. Ф., Барвинский Л. Л. Основы теории надежности и эксплуатации радиоэлектронной техники. М., «Сов. радио», 1964.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., «Наука», 1968.

Шмидт В. М. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odontites* Zinn.— Применение математических методов в биологии, вып. 2. Л., Изд-во ЛГУ, 1963.

Харкевич А. А. О выборе признаков при машинном опознании.— Изв. АН СССР. Техническая кибернетика. 1963, № 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

Ю. Л. ВИГОРОВ

ПЕРСПЕКТИВЫ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА СКОРОСТИ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ БОЛЬШОГО НАБОРА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В связи со скоростью преобразований биоценозов для экологического прогнозирования, зоогеографии, созологии и других дисциплин особенно необходимо исследование приспособительных возможностей популяций. Однако, изучая процессы и некоторые последствия адаптации, экологи не могут в полной мере определять саму способность к адаптациям (Дарлингтон, 1966). Например, если приспособительные изменения метаболизма животных к действию холода изучены тщательно, то «механизмы регуляции и биологическая цена собственно адаптационного процесса исследованы крайне поверхностно» (Хаскин, 1975, стр. 173).

Положение Дж. Баркрофта (1937) о том, что «всякая адаптация есть интеграция», является неполным даже в расширенной формулировке: «всякая адаптация есть интеграция и оптимизация функций» (Шкорбатов, 1973, стр. 132). В самом деле, даже составление полного списка структурных компонентов той или иной функциональной системы и постулирование свойств синергии и оптимального реагирования, присущих этой структуре, еще не дает возможности оценить, в какой мере система сможет отвечать предъявляемым ей функциональным требованиям.

Одним из самых важных свойств функциональных систем считается динамическая изменчивость входящих в нее структурных компонентов, способность их к быстрой мобилизации и организации в любых сочетаниях (Анохин, 1970). Эта способность функциональных систем к перестройке (их пластичность) позволяет считать приспособление совершенным. Способность к адаптации неизбежно определяется не только набором и динамическими характеристиками отдельных структур и процессов, но и сочетанностью функций, их согласованностью во времени.

В суточном диапазоне времени адаптацию организма к среде связывают с координацией ритмов физиологических функций между собой и с внешним режимом (Халберг, 1964). Из множества случаев видно, насколько важна для выживания животных быстрая, своевременная или опережающая, но (главное) согласованная перестройка и работа большого числа функциональных систем и в других, кроме суточного, диапазонах времени. На уровне организма это показано для приспособительных перестроек обмена и термогенеза между органами и тканями (Меерсон, 1973; Хаскин, 1975) и на возможности совмещать в одно время года энергоемкие процессы линьки, накопления резервных веществ и миграции (Блюменталь, Дольник, 1966). В значении быстрых и согласованных перестроек внутри популяции можно убедиться, изучив своевременный или, наоборот, запоздалый (в поселениях прудового типа) переход бобров к миграции при высыхании окружающих территорий (Шилов, 1952), случаи перестройки возрастной структуры популяции (Ивантер, 1975), нового откладывания яиц после гибели кладки птиц, изменение пищевых предпочтений и т. д.

Быстрота, инерционность и согласованность изменений физиологических, поведенческих и экологических систем мало изучены у каждого вида диких животных в любом диапазоне времени. Следует научиться сопоставлять характеристики этих изменений как между собой, так и с характеристиками других изменений, происходящих в экосистемах.

Чтобы вне эксперимента без специальных возмущающих воздействий судить о динамических характеристиках и сочетанности функций, можно воспользоваться их естественными биоритмами — суточными или сезонными. Для этого нужно уметь сопоставлять в одном времени сдвиги большого набора разнообразных характеристик жизнедеятельности, т. е. выражать в одной размерности сезонные изменения биохимических, физиологических, поведенческих, экологических и других признаков. Такой целостный подход — решение вопросов о путях объединения во времени функциональных систем, о их различии у разных видов, генераций или в разное время года, о распределении критических периодов и перераспределении изменений на разных уровнях, в разных функциональных системах — служит решению частных и неизбежных задач в изучении хроноструктуры биологических процессов (Серов, 1974). Чтобы судить о сопряженности функций и о причинах зависимости между процессами, экологи пользуются графическими методами — сопоставлением на графике сезонных колебаний показателей (Шварц и др., 1968; Калабухов, 1969). Однако возможности использования таких методов ограничены, а применение кросскорреляционного анализа обычно затруднено тем, что признаки изучены у разных животных.

Один из простых способов совместного рассмотрения коле-

баний большого числа разнообразных величин — выражение их в нормированных отклонениях. Для анализа сезонных сдвигов характеристик жизнедеятельности мы применили принятый в статистике и экономике прием нормирования сезонных колебаний и выразили их в единицах среднего квадратичного отклонения. Это необходимо для того, чтобы элиминировать зависимость колебаний от числа членов ряда, от размаха их отклонений, от изменений уровня временно́го тренда (Швырков, Швыркова, 1973).

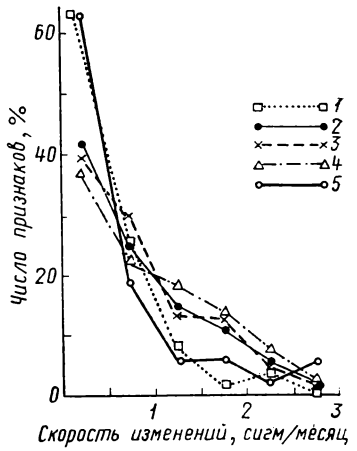


Рис. 1. Распределения величин и скорости месячных изменений признаков мышевидных грызунов.

1 — декабрь — январь (n=65), *2* — всего за год (n=2046), *3* — июль — август (n=344), *4* — август — сентябрь (n=336), *5* — январь — февраль (n=54).

В наших исследованиях мы использовали литературные данные (Ивантер, 1975; Михалев, 1969; Овчинникова, 1965; Оленев, 1969; Покровский, 1959, 1966; Смирнов, 1968, и др.) по сезонным колебаниям более 100 разнообразных показателей у 23 видов мышевидных грызунов сходного размера северной и умеренной зон. По рядам средних месячных значений каждого признака рассчитывали, насколько менялся признак от месяца к месяцу, разницу делили на величину среднего квадратичного отклонения, вычисленную по всему ряду значений признака за год. Полученные величины $\left(t = \frac{d}{\sigma}\right)$ назвали скоростями сезонных изменений. Их вычисление на ЭВМ «Проминь» не занимает много времени.

Изучили вид распределений скоростей для всех признаков и видов грызунов вместе (рис. 1). Эти распределения сильнее отклонялись от среднегодового в январе — феврале и декабре — январе, когда доля малых скоростей увеличивалась, а также в августе — сентябре и весной, когда их доля уменьшалась. Общее годовое распределение было искажено, потому что основные данные по сезонным сдвигам характеристик жизнедеятельности приходятся на теплое время года.

Очевидно, что этим приемом в жизненном цикле зверьков можно выделить фазы, состояния и моменты перестроек функций, во время которых происходит больше одинаковых по скорости или направлению сдвигов. Можно выделить и такие моменты, когда реципрокность процессов наибольшая. Целесообразно выделить периоды года не только такие, когда в организмах или популяциях совершается наибольшее число событий или они происходят резче всего, но и такие, когда эти события

совершаются наиболее согласованно. Это необходимо при сравнении жизненных циклов разных грызунов и при выявлении моментов согласования и рассогласования функций у зверьков каждого вида. Можно предположить, что с наибольшей перестройкой (со своеобразными критическими периодами), а не только с экстремумами функций (Калабухов, 1969) совпадут моменты наименьшей устойчивости грызунов к ядам и возбудителям инфекционных заболеваний.

Нами выделены группы признаков, которые в исследуемый месяц изменялись с одинаковыми наибольшими скоростями. Для этого весь диапазон скоростей от 0 до 3,0 и более *сигм/месяц* разделили на шесть интервалов и с помощью перфокарт для каждого вида грызунов отбирали признаки, которые изменялись в данный месяц с одинаковой скоростью. Условия развития разных лет, уровень численности и возраст животных мы считали одинаковыми, а знак изменений на этом первом этапе анализа не учитывали.

Этим способом нами выделено несколько групп признаков, которые изменялись синхронно и одинаково быстро. Составлен список таких сочетаний. В него вошли общеизвестные сочетания признаков, по которым экологи судят о состоянии популяции: 1) вес тела, относительный вес печени, сердца, почки и тимуса; 2) плодовитость, вес семенника, печени, сердца и почки; 3) доля самцов, доля самцов со сперматогенезом, ход линьки, вес тела, печени, сердца и почки; 4) плодовитость, вес семенника, ход линьки, процент размножающихся самцов или самок; 5) доля размножающихся, линяющих и молодых зверьков. Найдены и новые сочетания признаков: 6) вес сердца, тела и печени, температура тела при разной температуре воздуха; 7) вес тела, сердца, надпочечника, длина хвоста и ступни, показатели суточной активности; 8) коэффициент упитанности, показатели суточной активности, доля размножающихся и линяющих зверьков.

Выявлены сочетания признаков, различные или общие для животных разного пола. Такое сравнение проведено на рыжей полевке, литературные данные о сезонных биоритмах которой особенно многочисленны. Весной у самцов и самок рыжей полевки одинаково быстро изменялся вес печени и доля размножающихся зверьков. Летом и осенью скорость изменения размеров семенников равнялась скорости изменения доли размножающихся самок. Осенью у зверьков разного пола одинаково быстро изменялись вес печени и число особей, участвующих в размножении. Обнаружены и половые различия в сочетаниях признаков. Например, весной и летом у самцов рыжей полевки раньше и резче, чем у самок, наступила линька, а показатели линьки совпадали по скорости изменений с другими признаками (вес почки). Следовательно, этим способом просто, достаточно точно и на большом материале удается выделить новые

группы функционально связанных признаков для углубленного изучения новых групп и новых сторон «плюс-минус взаимодействия» (Завадовский, 1941) органов и функций.

Такой путь поиска новых сочетаний и взаимодействия функций может быть интересен для сравнительной и экологической физиологии. Благодаря ему можно намечать и наиболее удобные объекты и сроки для их исследования.

Рассмотрим, возможно ли при изучении сочетания сезонных колебаний признаков получить новые данные об основах приспособленности грызунов к условиям обитания и, значит, о причинах, определяющих их биотопическое и географическое распределения. Известны группы грызунов, выделенные по холодостойкости и сезонным колебаниям функций (Калабухов, 1969). Мы сравнили сочетания признаков у грызунов умеренно теплолюбивой группы (желтогорлой и лесной мыши и у обыкновенной полевки) с сочетаниями признаков у холодостойкой группы (рыжей полевки).

В некоторые месяцы года отдельные сочетания признаков у зверьков обеих групп оказались схожими. Так, с февраля по апрель и с июля по ноябрь у них с одинаковой скоростью изменялись вес тела, относительный вес печени, сердца и почки. Обнаружены и сочетания признаков, разные у обеих групп зверьков. У грызунов теплолюбивой группы по сезонам года одинаково быстро колебались плодовитость, температура тела и суточная активность. У рыжей полевки, наоборот, с суточной активностью сочетались вес семенника, почки, доля размножающихся и линяющих зверьков. На основании этого можно предположить, что двигательная активность, как регулятор энергетического баланса и интенсивности размножения, у животных разных экологических групп и в различное время года имеет неодинаковое значение, поскольку она — компонент или проявление работы разных функциональных систем. Эти предварительные данные показывают перспективы сравнения животных разных экологических групп, например, северных или горных, по спектрам и сочетаниям сезонных перепадов признаков.

Для каждого вида интересно сопоставить спектр сезонных колебаний признаков разных уровней — биохимического, поведенческого, экологического и других. Благодаря этому возможно проверить пригодность одного из правил сохранения, в данном случае гипотезу о том, что общая сумма изменений (или изменчивости) на всех уровнях — величина постоянная.

На небольшой группе видов мелких грызунов мы сравнили распределения сезонных изменений морфологических (12 видов, 24 признака), экологических (восемь видов, семь признаков) и поведенческих (четыре вида, 10 признаков) показателей. Для шести разных месяцев года сравнили распределения скоростей в 13 сочетаниях и выделили три случая достоверных различий между ними (рис. 2). Достоверность различий оценивали по

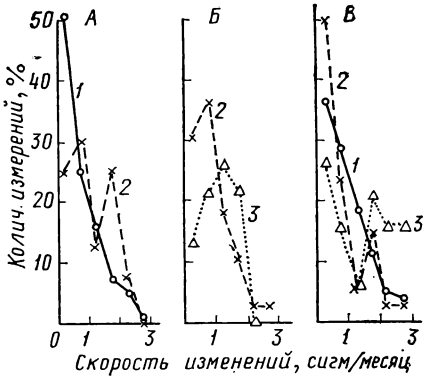


Рис. 2. Распределение скорости месячных изменений морфологических (*1*), экологических (*2*) и поведенческих (*3*) признаков полевок.

А — июль — август, $p<0{,}05$; *Б* — август — сентябрь, $p\approx0{,}05$; *В* — сентябрь — октябрь, для *1—3* $p<0{,}01$, для 2—3 $p<0{,}05$.

критерию χ^2 и признавали значимой при $p<0{,}05$. Распределение скоростей изменений активности полевок отличается от морфологических не только характером распределения (см. рис. 2). Средняя скорость изменений активности грызунов в эти же месяцы была больше, чем морфологических признаков (в основном веса органов). Средняя скорость изменений экологических параметров тоже превышала скорость морфологических изменений (см. рис. 2, *А*).

Такой подход, вероятно, позволит понять, как образуются сочетания признаков и группы регулирующих друг друга функций. Интересно сопоставить группы сезонных сочетаний признаков с группой признаков одной функциональной системы (например, гематологической), а также с группами регуляций, выделяемых по синхронности и скорости их становления в онтогенезе (Адольф, 1971). На большом наборе скоростей сезонных изменений признаков и на разных видах млекопитающих проще, чем методом кросскорреляционного анализа, проверить гипотезу о том, что упорядоченность системы и сила коррелятивных связей между разными признаками может определять скорость перехода системы из одного состояния в другое (Межжерин, 1974).

К классу альтернативных процессов (Межжерин, 1974), по всей вероятности, принадлежит и явление сезонных генераций грызунов. Физиологическая основа его пока не ясна (Шварц и др., 1964). По-видимому, оно аналогично явлению двуручек у сельскохозяйственных растений (Федоров, 1975). Новые сведения о его природе может дать предлагаемый метод анализа сочетанности функций. Особенности возрастной физиологии разных поколений грызунов могут проявиться в неодинаковой асимметрии распределений скоростей сезонных колебаний признаков в составе групп признаков, выделяемых по скоростям сезонных изменений.

Сравнивая скорости сезонных колебаний большого количества признаков, целесообразно по каждой конкретной экологической группе животных (например, весенних или зимующих генераций близких видов полевок) проверить применимость правила исходного значения (Wilder, 1957, цит. по Пайяр,

1970). Для этого в пределах каждой функциональной группировки признаков следует изучить зависимость набора скоростей изменений признаков от набора скоростей в предыдущем месяце. Этот же прием сопоставления сезонных колебаний без сложных методов корреляционного анализа, по-видимому, позволит ограничить круг факторов среды, среди которых стоит искать глубокие связи с биоритмами функций животных.

Итак, нами были рассмотрены некоторые результаты и возможности метода совместного рассмотрения разнообразных фенологических, зоологических и эколого-физиологических данных, метода поиска, выделения и сравнения новых групп функционально связанных признаков. Такая обработка материала пригодна для дальнейшего более глубокого изучения причин сходства, различий и значения биоритмов в физиологических и экологических системах. Она может способствовать более глубокому освоению богатого, разнообразного, но разбросанного териологического, орнитологического и фенологического материала, остающегося в значительной мере неиспользованным.

ЛИТЕРАТУРА

Адольф Э. Развитие физиологических регуляций. М., «Мир», 1971.

Анохин П. К. Теория функциональной системы.— Общие вопросы физиологических механизмов. М., «Наука», 1970.

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

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Географические и внутрипопуляционные различия в сроках размножения, линьки и миграции у некоторых перелетных воробьиных птиц.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966, с. 319—332.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. М., «Прогресс», 1966.

Завадовский М. М. Противоречивое взаимодействие между органами в теле развивающегося организма.— Уч. зап. МГУ, сер. биол., 1941, вып. 47.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л., «Наука», 1975.

Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов. Л., «Наука», 1969.

Меерсон Ф. З. Общий механизм адаптации и профилактики. М., «Медицина», 1973.

Межжерин В. А. Этюды по теории биологических систем.— Системные исследования. М., «Наука», 1974.

Михалев М. В. Материалы по сезонной изменчивости сывороточных белков у некоторых грызунов.— Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 71.

Овчинникова Н. А. Биологические особенности северного и номинального подвидов полевки-экономки и их помесей.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюз. совещ. Свердловск, 1965.

Оленев В. Г. К изучению энергетического баланса популяций грызунов.— Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 71.

Пайяр Ж. Применение физиологических показателей в психологии.— Экспериментальная психология, вып. 3. М., «Прогресс», 1970.

Покровский А. В. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения.— Труды Урал. отделения МОИП, 1959, вып. 2.

Покровский А. В. Сезонные колебания веса у полевок.— Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1966, вып. 51.

Серов Н. К. Процессы и мера времени. Л., «Наука», 1974.

Смирнов П. К. Эколого-физиологическое исследование некоторых видов грызунов. Л., «Наука», 1968.

Федоров А. К. Что вы знаете о растениях двуручках? М., «Московский рабочий», 1975.

Халберг Ф. Временная координация физиологических функций.— Биологические часы. М., «Мир», 1964.

Хаскин В. В. Энергетика теплообразования и адаптация к холоду. Новосибирск, «Наука», 1975.

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

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 58.

Швырков В. В., Швыркова Т. С. Моделирование внутригодичных колебаний спроса. М., «Статистика», 1973.

Шилов И. А. Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1952, т. 57, № 5.

Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков, Изд-во Харьковского ун-та, 1973.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

И. А. БОГАЧЕВА

О НЕКОТОРЫХ ИНДЕКСАХ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО СХОДСТВА И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ

При изучении различных группировок животных нередко используются коэффициенты фаунистического сходства. В своем обзоре методов сравнительного анализа группировок почвенных животных Ю. И. Чернов (1975) отмечает, что наиболее часто для этой цели употребляются коэффициенты попарного сходства Жаккара и Серенсена. Рассматривая недостатки и преимущества этих и многих других коэффициентов сходства, он указывает, что индексы фаунистического сходства формальны в синэкологическом смысле, так как виды, встречающиеся в обоих анализируемых сообществах, могут тем не менее быть в количественном отношении очень неравноценными: в одном сообществе вид фоновый, в другом — случайный. Индексы фаунистического сходства не учитывают этого обстоятельства. Поэтому Ю. И. Чернов советует применять для анализа индексы количественного сходства или общности по обилию. Наиболее приемлемой он считает формулу, предложенную Р. Л. Наумовым (1964):

$$Kn = \frac{\Sigma c_{\min} \times 100}{a + b - \Sigma c_{\min}},$$

где в числителе — сумма меньших показателей обилия каждого вида (группы), а в знаменателе a и b — общее обилие по всем видам (группам) для каждого из двух сравниваемых сообществ. При расчетах могут использоваться любые показатели обилия: численность, биомасса, встречаемость и т. д.

Изучая беспозвоночных подстилки в пойменных лесах тундровой зоны (Южный Ямал), мы столкнулись с необходимостью дать характеристику сходства населения подстилки на различных участках леса, из которой было бы видно, какие из выделенных нами биотопов внутри леса стоят ближе друг к другу и насколько велико сходство между ними. Для этой цели мы и попытались воспользоваться формулами, рекомендованными Ю. И. Черновым (1975).

Нам пришлось отказаться от коэффициентов фаунистического сходства. Во-первых, такой анализ затруднителен для нас, так как фауна Севера изучена слабо, и часто невозможно не только определить, но и с достаточной уверенностью отнести обнаруженные в пробах экземпляры к одному виду или разграничить их. Во-вторых, доказательство Ю. И. Чернова (1975, стр. 199) о том, что «сходство сопряженных группировок может быть высоким в силу случайного попадания нетипичных видов», нам также кажется веским. Тем более, что «степень сходства сильно зависит от полноты выборки», а мы в силу необходимости вынуждены ограничиться небольшим числом проб. В-третьих (и это, пожалуй, самое важное), мы считаем, что сравнение между собой различных сообществ, особенно биогеоценозов, не следует проводить на уровне видов. Один биогеоценоз отличается от другого по уровню и интенсивности энергетических процессов, по путям превращения вещества и энергии; «рабочими единицами» в нем являются не виды, а трофические звенья. Поэтому нет необходимости выделять при анализе сходства биогеоценозов отдельные виды: более правильным было бы выделять функциональные группы, например, листогрызущие насекомые, потребители семян, ксилофаги, хищники, паразиты, сапрофаги и т. д. Однако в первом приближении мы использовали для характеристики не трофические, а крупные систематические группы — семейства или даже отряды, так как имевшийся у нас материал был уже подготовлен для такого анализа.

Прежде чем использовать коэффициент общности по обилию, предложенный Р. Л. Наумовым (1964) для нашего анализа, мы решили проверить, как он действует в условиях, когда ситуация нам более или менее известна. У нас имелся материал по беспозвоночным подстилки в четырех типах тундровых сообществ: в собственно тундре, на сухом лугу, в ивовых зарослях и в пойменном лесу. В каждом из четырех этих сообществ, которые мы считали различными биогеоценозами, в течение летних месяцев 1974—1975 гг. пробы брались трижды примерно в одни и те же сроки: в конце июня, в середине июля и в начале августа. Каждый раз брали 16 проб по 1/16 $м^2$ на расстоянии 15—20 *м* одна от другой. Приводим краткую характеристику изучаемых сообществ (более общая характеристика дана ранее; Пешкова, 1977) и их населения (детальная характеристика дана в статье И. А. Богачевой и В. Н. Ольшванга, 1977).

Тундра занимает плакорную часть территории стационара. Исследованный в 1974 г. участок представлял из себя лишайниково-зеленомошную тундру, где в кустарниковом ярусе преобладал багульник *Ledum palustre;* в травяно-кустарничковом — водяника *Empetrum nigrum*, морошка *Rubus chamaemorus*, брусника *Vaccinium vitis — idaea*, *Arctous alpina*, осоки *Carex globularis* и *C. hyperborea*; моховой покров образован

Aulacomnium turgidum, Dicranum congestum и *D. elongatum, Hylocomium splendens.* На микроповышениях лучше развит лишайниковый покров.

В 1975 г. работы велись на другом участке, весьма сходном с первым. Наиболее заметные отличия состояли в том, что на втором участке был лучше развит лишайниковый покров и было больше сфагновых мхов. Численность мезофауны подстилки колебалась в тундре от 102 до 207 *экз/м²*, биомасса — от 295 до 936 *мг/м²*. Основу численности (44—63% в 1974 г. и 50—85% в 1975 г.) и биомассы (31—36% в 1974 г. и 42—45% в 1975 г.) составлял северный пластинчатый червец *Arctorthezia cataphracta.* Много было также пауков (до 22% от общей численности мезофауны); жесткокрылых (до 21%); перепончатокрылых, в основном муравьев (до 28%). Значительную долю от общей биомассы составляли личинки двукрылых, преимущественно типулид и слепней *Hybomitra* (до 42%), жесткокрылых (до 25%) и пауков (до 15%).

Кустарниковые заросли располагаются преимущественно по берегам рек и озер, в различных понижениях рельефа. В 1974 и 1975 гг. работы проводились на одном и том же участке. В кустарниковом ярусе здесь преобладали ива *Salix dasyclados* и *S. glauca*, жимолость *Lonicera coerulea* и *L. altaica*; в травяном ярусе — вейник *Calamagrostis langsdorfii*, чемерица *Veratrum lobelianum*, вероника *Veronica septentrionalis*, подмаренник *Galium boreale*, хвощ *Equisetum arvense*, золотарник *Solidago* sp. и др. Численность членистоногих мезофауны составляла 81—215 *экз/м²*, общая биомасса — 458—1083 *мг/м²*. По численности преобладали пауки (26—58%), жесткокрылые (до 49%), червец *Arctorthezia cataphracta* (до 39%), двукрылые, в основном эмпидиды (до 25%). Основу биомассы составляют двукрылые — личинки слепней и типулид (23—62%), жесткокрылые (до 29%), пауки и сенокосцы (до 26%) и к концу сезона личинки пилильщиков (до 34%).

Луга занимают значительные участки в пойме р. Хадыты. Исследуемый участок представлял из себя вейниково-крупноразнотравный луг. Фоновые виды — вейник *Calamagrostis langsdorfii* и чемерица, обычны также вейник *C. neglecta*, мятлик *Poa arctica*, хвощ *E. arvense*, чихотная трава *Ptarmica vulgaris*, горец *Polygonum viviparum*, пижма *Tanacetum bipinnatum*, подмаренник, золотарник, княженика *Rubus arcticus*, лисохвост *Alopecurus* sp. Численность мезофауны подстилки колебалась от 62 до 112 *экз/м²*, биомасса — от 400 до 1230 *мг/м²*. Наиболее многочисленны были пауки (24—45% от общей численности); двукрылые (до 26%); жесткокрылые, в особенности стафилины (до 31%); медяницы и цикадки в середине и конце сезона (до 16%). Биомасса создавалась в основном двукрылыми (39—54%), жесткокрылыми (до 25%); в конце сезона до 40% общей биомассы составляли личинки пилильщиков.

Леса неширокой полосой располагаются вдоль р. Хадыты. Исследование проводилось в 1974—1975 гг. на разных, но очень похожих участках. Древесный ярус представлен здесь елью *Picea obovata*, березой *Betula tortuosa*, лиственницей *Larix sibirica*, ольхой *Alnus fruticosa*; изредка встречается рябина *Sorbus glabrata*. В кустарниковом ярусе преобладают ива *Salix glauca* и *S. phylicifolia*, жимолость, смородина *Ribes hispidulum*, карликовая березка *Betula nana*, шиповник *Rosa acicularis*. Травяно-лишайниковый ярус очень мозаичен. В микропонижениях встречаются разнотравье, злаки, хвощи, изредка пятна мхов *Mnium* и *Sphagnum*. На светлых повышенных местах развит покров тундрового типа с участием брусники, линнеи, голубики, морошки, водяники, мхов *Polytrichum* и *Aulacomnium* и лишайников. Мезофауна подстилки на 60—76% по численности и на 39—59% по биомассе была представлена, как и в тундре, одним видом — червецом *Arctorthezia cataphracta*. Многочисленны были также пауки (14—24% от общей численности). Значительную биомассу местами составляют двукрылые, в особенности долгоножки (до 31%); пауки и сенокосцы (до 20%); жесткокрылые (16%). Общая численность членистоногих составляла 274—458 *экз/м²*, общая биомасса — 1032—2110 *мг/м²*.

Нами были проведены следующие сравнения: 1) состава биогеоценоза в течение вегетационного сезона (1975 г.), т. е. в июне и июле, июле и августе, июне и августе (соответственно были получены три значения коэффициента); 2) состава биогеоценоза в разные годы — между данными 1974 и 1975 гг. (для каждого сообщества также получены три значения коэффициента сходства); 3) различных биогеоценозов между собой в близкие календарные сроки 1975 г.: тундра (июнь) — лес (июнь); тундра (июль) — лес (июль), и т. д. Таким образом, для каждой пары сообществ было получено три значения коэффициента. На рис. 1 представлены средние значения из полученных трех. Коэффициенты сходства были найдены и по численности, и по биомассе; последние расчеты при сравнении разных биогеоценозов мы считаем более правильными.

Рассуждая логически, мы могли бы ожидать следующее. Наиболее одинаковыми должны были оказаться показатели биогеоценоза в течение вегетационного сезона и менее — в разные годы (впрочем, это зависит от величины колебаний по численности и по биомассе в течение сезона и по годам). Заметно больше должны различаться биогеоценозы между собой. При этом, как видно из описаний изучаемых биогеоценозов, более сходными должны оказаться лес с тундрой (характер травяно-лишайникового яруса почти одинаков в обоих биогеоценозах, по численности и биомассе доминирует один и тот же вид) и луг с кустарником (исследуемые участки расположены рядом, травяной ярус в кустарнике еще явно луговой, поэтому можно ожидать сходства мезофауны подстилки).

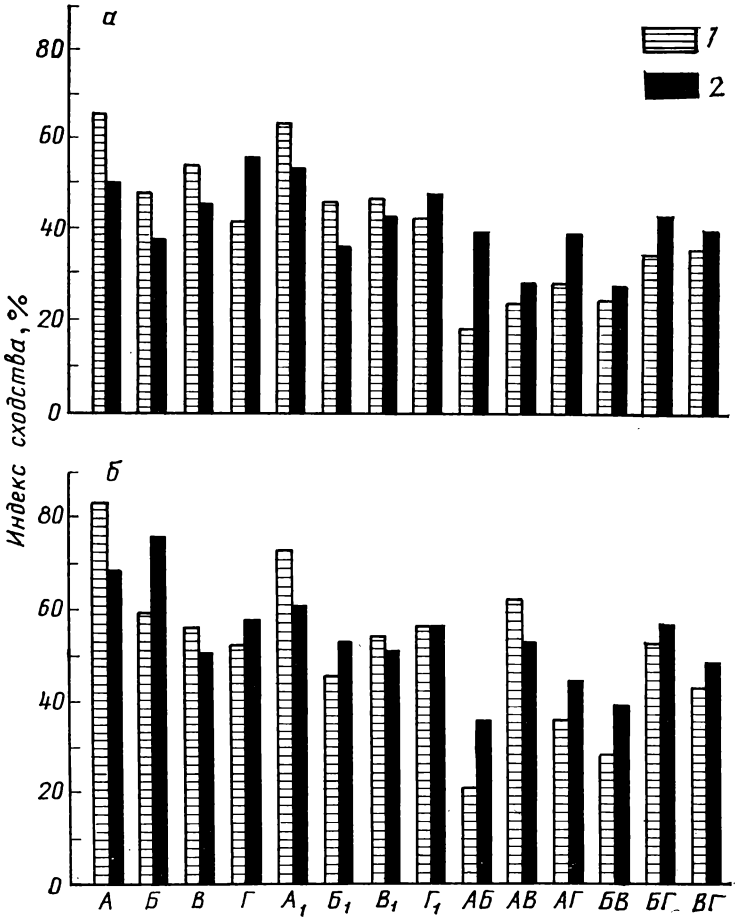


Рис. 1. Индексы сходства населения подстилки различных биогеоценозов, рассчитанные по абсолютным (*а*) и относительным (*б*) показателям численности (*1*) и биомассы (*2*).

А, Б, В, Г — соответственно лес, луг, тундра, кустарник в разные сезоны одного года; $А_1$, $Б_1$, $В_1$ $Г_1$ — то же, в разные годы.

На рис. 1 мы видим, что за исключением различий в абсолютных величинах показателей и большей нивелированности показателей, вычисленных по биомассе, картина примерно одинаковая. Наиболее сходен биогеоценоз сам с собой в разные сезоны одного года (коэффициент сходства по численности в среднем 52,9, по биомассе 48,2), чуть меньше — в разные годы (51,0 и 46,4 соответственно). Гораздо менее похожи между собой разные сообщества (коэффициент сходства по численности в среднем 28,3, по биомассе 37,0). Однако из шести пар различ-

ных сообществ пары луг — кустарник и лес — тундра оказываются не самыми близкими. Происходит это потому, что качественная сторона (сходство доминирующих видов или групп) затушевывается чисто количественной (разница в абсолютных показателях обилия).

Ю. И. Чернов (1975, стр. 202) отмечает: «При сравнении по обилию нескольких пар группировок, в которых обитают одни и те же виды, ...но при 2-кратных, 4-кратных и т. д. различиях в численности каждого, формула... дает соответственно величины индексов 50%, 25% и т. д.» Представим себе две ассоциации; в обеих обитают одни и те же виды, но количество особей каждого вида в ассоциации В в четыре раза меньше, чем в А. Коэффициент сходства по обилию между такими ассоциациями будет составлять всего 25% по формуле Р. Л. Наумова (1964). Однако, если численность особей всех видов уменьшается пропорционально, то сообщество продолжает функционировать попрежнему: соотношение между количеством хищников и жертв и между количеством паразитов и хозяев остается одинаковым. С этой точки зрения наши гипотетические ассоциации А и В совершенно подобны, между тем, как по формуле Р. Л. Наумова (1964) сходство между ними получается весьма малым. То же наблюдается и при расчетах по любой другой формуле из перечисленных в обзоре Ю. И. Чернова (1975), если индекс определяется на основании абсолютных величин обилия. Выбор в качестве основы для расчетов численности или биомассы произволен.

Освободиться от этого недостатка можно, подставляя в формулу относительные показатели обилия вместо абсолютных. Пользуясь относительными величинами, мы вычислили новые индексы биоценотического сходства; расчеты велись так же, как было описано выше, только вместо абсолютных цифр численности и биомассы каждой группы в формулу вводили долю этой группы от общей численности или биомассы, выраженную в процентах. Результаты представлены на рис. 1, *б*.

Отметим, что новые показатели, вычисленные по численности и биомассе, несколько различаются между собой, как и прежние. Следует упомянуть также, что индексы, вычисленные по относительным величинам обилия, выше, чем по абсолютным (см. рис. 1). Перейдем к характеристике существенных сторон новых показателей. Наибольшее сходство снова выявлено у одного сообщества в течение сезона (коэффициент по численности в среднем равен 62,9, по биомассе 63,2), меньшее в разные годы (56,9 и 55,1 соответственно). Еще менее похожи между собой разные биогеоценозы: коэффициенты сходства составляют в среднем 40,1 по численности и 27,6 по биомассе. Очень важно подчеркнуть, что близость леса с тундрой и луга с кустарником по относительным показателям гораздо выше, чем других пар сообществ, т. е. по своим расчетам мы получили ожидаемую кар-

тину. При дальнейшем анализе мы будем пользоваться этими новыми показателями.

Как было показано, существующие между биогеоценозами закономерные различия делают коэффициент сходства между ними низким. Внутри одного биогеоценоза также существуют закономерные сезонные и годовые различия, поэтому нельзя ожидать очень высокого индекса сходства биогеоценоза в разные годы и сезоны, хотя он должен быть (и в действительности был) выше, чем индекс сходства разных биогеоценозов. Полного сходства можно ожидать при сравнении биогеоценоза с самим собою в один и тот же момент, если бы не существовало еще двух видов изменчивости: микробиотопической и случайной.

Обратимся сначала к микробиотопической изменчивости. Чтобы показать ее величину, мы материал 1975 г. обработали по-новому. В 1975 г. при взятии проб в каждом биоценозе отмечались места взятия, чтобы в следующий раз пробу брать рядом, в тех же самых микробиотопах. Поэтому, разделив 16 проб на две выборки (на четные и нечетные), мы каждый раз получали выборку, взятую вдоль всей учетной линии. Эти выборки сравнивались друг с другом в каждый из трех месяцев. На рис. 2 представлены полученные индексы (средние значения по трем данным). Для сравнения даны индексы, характеризующие сезонное сходство сообщества с самим собою (эти показатели получены также по восьми пробам, а не по 16, как на рис. 1). Какой-либо закономерности по рис. 2 выявить нельзя: получается, что биогеоценоз более сходен сам с собою в разное время, чем в один и тот же момент. Это бессмысленное на первый взгляд заключение легко объяснимо. При анализе сезонного сходства сообщества мы исключили микробиотопические различия. При анализе же сходства сообщества с самим собою в один и тот же срок, сравнивая четные и нечетные пробы, мы отвлекаемся от сезонных различий, но сохраняем микробиотопические. Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют (рис. 2) о том, что микробиотопическая изменчивость в биогеоценозах настолько высока, что в ряде случаев перекрывает сезонные различия.

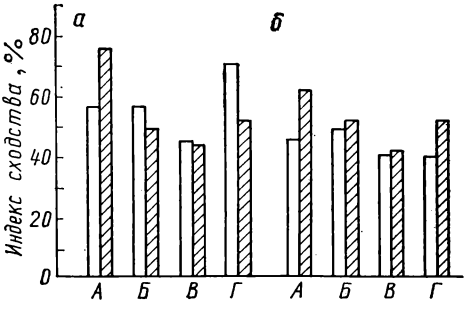


Рис. 2. Индексы сходства населения подстилки одного биогеоценоза в одно и то же время (*белое*) и в разные месяцы (*заштрихованное*), рассчитанные по относительной численности (*а*) и по относительной биомассе (*б*).
А, Б, В, Г — то же, что на рис. 1

Случайная изменчивость обусловлена тем, что живые организмы никогда не распределяются равномерно даже в пределах одного микро-

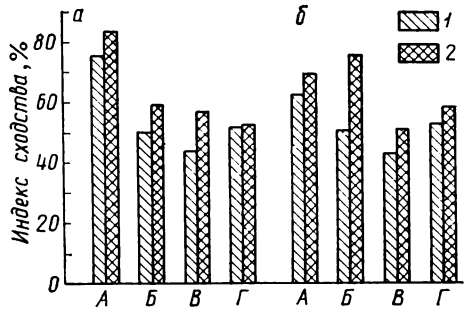


Рис. 3. Индексы сходства населения подстилки одного биоценоза в разные месяцы, рассчитанные по восьми (*1*) и 16 (*2*) пробам.

Условные обозначения те же, что на рис. 2

биотопа. Если отвлечься от других видов изменчивости, существующих внутри биогеоценоза (годовой, сезонной и микробиотопической), т. е. взять в одном биогеоценозе в один и тот же день в каждом микробиотопе по две пробы рядом, то получим случайную изменчивость в чистом виде. К сожалению, мы не имеем в своем распоряжении такого материала. Сравнивая эти две серии, можно было бы показать, насколько еще несходным остается биогеоценоз сам с собой в силу одних только случайных различий. Только при взятии бесконечно большого количества проб, биогеоценоз окажется полностью сходен сам с собою.

Отсюда следует, что, помимо прочих факторов, индексы сходства должны зависеть и от числа взятых проб (объема материала). Для иллюстрации этого индексы сезонного сходства сообществ, полученные по восьми и 16 пробам, сравнивались между собой (рис. 3). Предвидя это обстоятельство, мы все анализы проводили на одинаковом объеме материала. О зависимости величины индекса сходства от числа взятых проб необходимо помнить при вычислении индексов.

Выводы

1. При исследовании сходства группировок и вычислении коэффициента сходства по обилию лучше использовать не абсолютные, а относительные величины обилия, иначе качественные (сходство отношений между группами в сравниваемых биоценозах) различия затушевываются чисто количественными (различное число особей).

2. Коэффициенты сходства, вычисленные по численности и биомассе, позволяют сделать одинаковые выводы.

3. При анализе надо во всех случаях использовать одинаковый объем материала.

4. Кроме анализа сходства биогеоценозов, из полученных индексов можно извлечь дополнительную информацию: например, о сравнительном варьировании численности и биомассы, о сравнительной величине микробиотопической и сезонной или других видов изменчивости и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

Богачева И. А., Ольшванг В. Н. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара р. Хадыта.— Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 106. Свердловск, 1977.

Наумов Р. Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. канд. дисс. М., 1964.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов.— Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 106. Свердловск, 1977.

Чернов Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа.— Методы почвенно-зоологических исследований. М., «Наука», 1975.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

Н. Б. ДУБРАВИНА, В. С. СМИРНОВ

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ВЕСОМ МОЗГА И ВЕСОМ ТЕЛА В ПРЕДЕЛАХ ВИДА У ВЗРОСЛЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

При сравнении животных разного веса как в пределах вида, так и в межвидовом аспекте обнаруживаем, что у более крупных особей абсолютный вес мозга больше, а относительный — меньше. Это затрудняет анализ популяционных особенностей, отражающихся на величине мозга, если средний вес тела в сравниваемых популяциях различен. Различия в относительном весе мозга могут трактоваться как адаптация к специфическим условиям существования.

Вычисляя индексы органов и частей тела для животных разной величины, целесообразно для веса мозга найти такое преобразование, результаты которого не будут зависеть от веса тела. Можно назвать следующие условия пригодности простейшего из преобразований (для большинства внутренних органов). Если зависимость между двумя величинами прямолинейна и близка к пропорциональной вида $y=bx$, коэффициент b выступает как величина постоянная, не зависящая от размеров животного. Обычный индекс органа y/x и является этим коэффициентом. Даже присутствие в уравнении $y=ax+b$ свободного члена b неизбежно приводит к тому, что индекс у крупных животных получается несколько меньшим. Криволинейные же зависимости, выражаемые обычно аллометрическими уравнениями ($y=bx^{\alpha}$), с неизбежностью приводят к обратной зависимости между весом тела и индексом органа. Индекс зависит от веса тела, как и абсолютный вес, но абсолютный вес находится в прямой зависимости от веса тела, а индекс — в обратной. Действительно, при делении аллометрического уравнения на x (на вес тела) получим индекс органа: $y/x=bx^{\alpha}/x=bx^{\alpha-1}$.

Задача настоящего исследования — выяснить, какова истинная величина аллометрического показателя α и в какой форме должен быть выражен показатель, равнозначный индексу органа, т. е. не зависящий от веса тела. Для рыб в качестве такого показателя был предложен приведенный вес мозга ПВМ (Смир-

нов, Брусынина, 1972). Ранее (Snell, 1891; Dubois, 1898; Рогинский, 1933) было показано, что зависимость между весом тела и мозга у млекопитающих степенная. Дюбуа (Dubois, 1898) нашел, что показатель степени α варьирует от 0,54 до 0,58, в отдельных случаях снижаясь до 0,25 (у собак) и возрастая до 0,66 (у летучих мышей). Все эти вычисления основаны на эмпирических данных, так как нет достаточно аргументированных теоретических предпосылок относительно формы зависимости между весом мозга и тела у позвоночных. Для сравнения укажем, что для таких криволинейных зависимостей, как зависимость между длиной тела и его поверхностью, между длиной и весом, поверхностью и весом, имеются надежные математические обоснования, не требующие эмпирических доказательств.

В самой процедуре статистических вычислений, направленных на отыскание показателя степени, существует некоторая неопределенность, приводящая к систематической погрешности, которая в отличие от статистических (случайных) погрешностей не устраняется с увеличением объема выборок, а наоборот, становится более заметной. Поэтому мы поставили цель применить несколько вариантов вычислений. Получаемые при этом коэффициенты регрессии (аллометрические экспоненты α) различаются между собой, и нет надежных способов, которые позволили бы выбрать одно из уравнений как верное.

Мы исходим из предпосылки, что всем млекопитающим присуща если не одна и та же, то сходная зависимость между весом мозга и тела: аллометрическая и с близкими по величине аллометрическими экспонентами. Результаты, получаемые разными способами вычислений, должны представлять вариационный ряд, состоящий в нашем случае из 44 членов.

Искомая величина α находится в показателе степени. Логарифмирование аллометрического уравнения преобразует его в уравнение прямой линии. Поэтому, работая не с исходными величинами веса мозга и тела, а с их логарифмами, можно всю процедуру вычислений свести к отысканию уравнений прямой, к определению коэффициента регрессии, который в исходном уравнении является экспонентом α.

Следует учитывать следующие обстоятельства. Конечно, у всех членов отдельной выборки, принадлежащих к одному виду, мозг и тело находятся не в строгой функциональной зависимости, и лишь в статистической форме можно выявить основную тенденцию на фоне случайных отклонений. Для того чтобы искомую зависимость обнаружить, необходимо располагать не просто многочисленной выборкой, а данными о животных разной величины. Представим себе, что у одного исследователя имелись животные только одинаковые по размеру, а у другого разные (даже меньшее количество). Если зависимость существует, она будет обнаружена вторым исследователем, а у первого и коэффициент регрессии, и корреляция окажутся равными

нулю. По мере увеличения разнообразия в группах по величине животных, даже если исследуется один и тот же вид (зависимость одна и та же), коэффициенты корреляции и регрессии окажутся возрастающими. На нашем этапе исследования не должно вызывать недоумения наличие выборок, в которых результаты вычислений дают существенные отклонения от основной массы. Главная наша задача — определить способ вычислений, при котором отклонения и погрешности в общем результате будут минимальными.

Для двух связанных между собой признаков можно вычислить два уравнения регрессии, принимая за аргумент то одну, то другую величину. Выбор одного из двух способов подразумевается в рекомендованных приемах статистических вычислений, но нет критерия, с помощью которого этот выбор можно осуществить. Таким критерием могли бы стать причинно-следственные связи, однако, в нашем случае ни одна из величин с уверенностью не может рассматриваться как причина другой. Можно воспользоваться бесспорным критерием: за аргумент следует принимать ту величину, которая варьирует меньше другой. Для нашего случая известно, что вес мозга варьирует меньше, чем вес тела. Однако во всех случаях, когда эта связь анализировалась, традиционно брался в качестве аргумента вес тела, а не мозга.

Мы вычисляли коэффициенты регрессии в двух вариантах: а) за аргумент принимался вес тела; б) за аргумент принимался вес мозга, а вес тела — за его функцию. Кроме того, в каждом из вариантов определялся еще и преобразованный коэффициент регрессии x/r. Это преобразование было предложено для случаев, когда попарно независимые случайные отклонения при анализировании обеих величин примерно одинаковы и обе величины в равной степени могут приниматься за аргумент или за функцию (Смирнов, 1971). Преобразованные коэффициенты регрессии занимают промежуточное положение по отношению к двум непреобразованным, усредняя их. Основанием к такому преобразованию служит снижение величины коэффициента регрессии в тех случаях, когда размах исследуемого ряда наблюдений невелик, и значительные на этом фоне случайные отклонения уменьшают как коэффициент корреляции, так и коэффициент регрессии. Деление вычисленного коэффициента регрессии на небольшой в таких случаях коэффициент корреляции увеличивает наклон отыскиваемой линии; тогда как при высоких, близких к единице, корреляциях преобразование не вносит изменений в регрессию.

На первом этапе исследования на небольшом материале была проделана предварительная работа. Затем были собраны данные о весе тела и мозга из 60 литературных источников по разным систематическим группам млекопитающих. Из общего числа (более 400 видов) отобраны 44 вида, данные по которым ока-

зались в достаточном количестве, чтобы провести необходимую статистическую обработку. Всего в вычислениях было использовано 754 животных.

В большинстве работ по соотношению веса мозга и веса тела млекопитающих отмечена прямая зависимость между ними (Snell, 1891; Dubois, 1898; Davis, Dwight, 1962; Kind, 1965, Pilleri, Busnel, 1969; Никитенко, 1960; Петров, Корабельников, 1971). Отрицательную корреляцию мы встретили лишь у одного из 20 изучавшихся видов летучих мышей (Pirlot, 1969). Однако коэффициенты корреляции были недостоверны. В наших вычислениях также в отдельных случаях получались отрицательные коэффициенты корреляции и регрессии (при исследовании лемура, крота, тупайи, белки, нутрии, белой мыши, землеройки и ламы), указывающие на уменьшение веса мозга с увеличением веса тела. Тщательный анализ коэффициентов у землеройки *Sorex araneus* показал следующее:

1. Ряды для веса мозга и тела были составлены из средних значений по разным весовым категориям землероек: $r=-0{,}92$; $a=-0{,}82\pm0{,}13$ (Pucek, 1965).

2. Каждое из значений веса мозга и тела относилось к одной особи (именно эти данные были выбраны нами, как наиболее пригодные для анализа): $r=+0{,}13$; $a=+0{,}11\pm0{,}29$ (Stephan, 1954).

3. Общий ряд, составленный нами первоначально по данным, заимствованным из обоих источников: $r=-0{,}47$; $a=-0{,}26$.

Как видим, результаты, наиболее близкие к ожидаемым, получаются в том случае, когда анализ ведется по весу мозга и тела отдельных особей, а не по усредненным значениям. Принимая во внимание тот факт, что получившиеся у нас и у других исследователей отрицательные значения r и a были недостоверными, мы не склонны делать исключений для отдельных млекопитающих и полагаем, что для всех характерна положительная аллометрия.

В результате критического пересмотра материала (выбор данных по каждому виду только из единичных показателей, а не из средних значений; исключение данных, явно относящихся к неполовозрелым особям) половина отрицательных значений r перешла в положительные, а оставшиеся имели настолько большие ошибки средней, что пределы их значений охватывали и область положительных величин. Например, для белой мыши $r=-0{,}13\pm0{,}20$, для крота $r=-0{,}13\pm0{,}39$, для ламы $r=-0{,}31\pm0{,}33$, для тупайи $r=-0{,}35\pm0{,}48$.

Исследование ряда, составленного из коэффициентов регрессии a для анализируемых видов млекопитающих, показало, что этот параметр сильно варьирует ($c=80\%$) и обнаруживает отчетливую прямую зависимость от величины коэффициентов корреляции. Поделив для каждого вида a на r, мы получили новые данные, составленные из преобразованных коэффициен-

тов регрессии. Этот ряд существенно отличается от нормального распределения (резко асимметричен), поэтому величина его связи с коэффициентами корреляции не может быть определена при помощи линейного r. В таких случаях целесообразно использовать ранговый коэффициент корреляции ρ (Лакин, 1968, Плохинский, 1970). Мы вычислили все коэффициенты регрессии, где a — регрессия логарифма веса мозга на логарифм веса тела, a' — регрессия логарифма веса тела на логарифм веса мозга:

	ρ	r	c, %
a	+0,7410	+0,68±0,83	79,9±13,17
a'	+0,8186	+0,81±0,053	84,4±14,35
a/r	—0,1023	—0,16±0,15	74,3±12,57
a'/r	+0,3180	+0,25±0,14	43,0±5,49

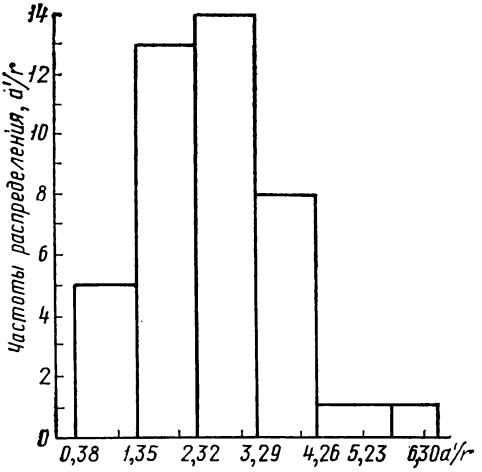
Коэффициент регрессии в виде a/r действительно не зависит от коэффициента корреляции, однако этот параметр, как и a, имеет высокий коэффициент вариации (74,3%). Учитывая также несимметричное распределение этого показателя, можно сказать, что ни a, ни a/r не удовлетворяют тем требованиям, которые мы предъявляем к коэффициенту регрессии: независимость от коэффициента корреляции, симметрия ряда, малая изменчивость. Ряд из коэффициентов регрессии a' обнаруживает еще бóльшую зависимость от коэффициентов корреляции ($\rho = +0{,}82$) и имеет столь же высокий коэффициент вариации (84,4%). Преобразование этого коэффициента в a'/r дало наилучший результат, так как a'/r слабо зависит от коэффициентов корреляции и значительно меньше варьирует ($c=43\%$). Разнообразие коэффициентов регрессии, полученных последним способом, уменьшилось вдвое. Мы не имеем оснований надеяться, что все виды млекопитающих будут обладать единственным коэффициентом регрессии. Должны быть индивидуальные видовые особенности. В варианте с использованием a'/r снято воздействие способа вычислений на величину коэффициента, обнаружившееся в первых трех вариантах. В пользу этого варианта вычислений говорит и почти полное совпадение его обратных величин с соответствующими значениями a/r.

Обратные величины здесь необходимы.

Меняя местами аргумент и функцию, но сохраняя за весом тела обозначение x, а за весом мозга — y, мы тем самым должны были изменить запись формулы: $y=bx^{a/r}$; $x^{a/r}=y\cdot b^{-1}$; $x=y^{r/a}\cdot b^{-r/a}$. Но мы условились представлять изучаемую зависимость в традиционной форме $y=f(x)$, т. е. в форме $y=bx^{r/a'}$.

Используя в качестве коэффициента регрессии величину a'/r (или α в аллометрическом уравнении), мы вынуждены признать, что в вычислениях больше оснований принимать за аргумент не вес тела, а вес мозга. Однако утверждение, что установлена причинно-следственная связь и что вес тела опреде-

ляется весом мозга, было бы преждевременным. Причина может быть в том, что вес тела более сильно подвержен кратковременным изменениям под действием окружающей среды, а мозга более устойчив. Но при вычислениях и в графическом представлении материалов следует к весу мозга относиться как к аргументу вплоть до того, что при их совместном представлении разбивать животных на классы вариационного ряда не по весу тела, как это обычно принято, а по весу мозга.



Гистограмма распределения частот показателя a'/r.

Теперь перейдем к числовому выражению коэффициента регрессии с целью проверки и уточнения формулы приведенного веса мозга для взрослых млекопитающих. Гистограмма (см. рисунок) показывает, что все значения коэффициента регрессии a'/r имеют тенденцию сосредоточиваться вблизи некоторого центра значений (около 2,5). Как отмечает Ф. Миллс (1958), в таких случаях можно представить всю массу точек в виде модального значения. В ряду с нормальным типом распределения, каким является наш ряд из a'/r, моде соответствует среднее значение 2,57. Следовательно, можно считать, что искомый коэффициент регрессии логарифма веса тела на логарифм веса мозга равен 2,57. В сопоставимой с результатами других авторов традиционной форме получим: $y = bx^{2,57} = bx^{0,39}$. Округлив показатель степени 0,39 до 0,4, величину ПВМ выразим в виде $y/x^{2/5}$. В тех случаях, когда не требуется высокой точности, показатель степени можно округлить до 0,5, тем самым отождествляя его с показателем для рыб. Но еще меньшее округление потребуется, если вместо 0,39 брать 0,33, т. е. $^1/_3$. Но вес тела в степени $^1/_3$ пропорционален его длине. И хотя нет оснований связывать функционально вес мозга и длину тела, может оказаться, что ПВМ, вычисленный таким способом, покажет еще большую стабильность в пределах всего класса млекопитающих.

Разумеется, число исследованных нами видов еще невелико, чтобы на основании полученных данных надежно охарактеризовать весь класс млекопитающих, но снижение аллометрического показателя в сравнении с таковым для рыб можно понять. Рыбы растут всю жизнь, а вместе с тем увеличивается и вес

мозга. У млекопитающих различия в весе тела взрослых особей в пределах вида менее значительны, так как рост в основном закончен. У рыб в большей мере исследуется процесс роста, а у млекопитающих — его результат. По-видимому, у млекопитающих в ходе роста молодняка должна обнаружиться иная величина аллометрического экспонента (ближе к единице).

Постоянство аллометрического показателя в пределах класса, конечно, не абсолютное. Тем не менее, вычисляя ПВМ, можно обнаружить различия в его величине, присущие отдельным видам и свидетельствующие о большей или меньшей степени развития мозга у отдельных видов. Так, по нашим вычислениям, у льва он заметно больше, чем у тигра. Нам представляется возможным связать эту особенность с тем, что внутрипопуляционные взаимоотношения между львами значительно сложнее, чем между тиграми. Кроме того, интересно и то обстоятельство, что львы легче поддаются дрессировке, чем тигры.

Мы рассмотрели лишь методическую сторону вопроса. Дальнейшее изучение вопроса, возможно, покажет, что полученный аллометрический показатель не подходит для тех видов млекопитающих, где он получился значительно выше или ниже, чем 0,4 (у собаки он равен 0,24, у лесной мыши 0,67). Если эти отклонения будут повторяться и при последующих исследованиях на новом материале, такие виды придется исключить из общего правила нахождения приведенного веса мозга.

Выводы

1. Основная масса данных по 44 видам исследованных млекопитающих показывает, что коэффициент регрессии логарифма веса мозга по логарифму веса тела в среднем меньше, чем у рыб, и равен 0,39. Поэтому приведенный вес мозга для млекопитающих следует вычислять по формуле $ПВМ = y/x^{0,4}$, или $y = \sqrt[3]{x}$.

2. Подтверждается предложенная ранее (Смирнов, 1971) рекомендация делить вычисленный методом наименьших квадратов коэффициент регрессии на коэффициент корреляции.

3. При исследованиях зависимости между весом мозга и весом тела млекопитающих за аргумент следует брать не вес тела, а вес мозга.

ЛИТЕРАТУРА

Лакин Г. Ф. Сравнение параметрических и непараметрических методов.— Биометрия. М., «Высшая школа», 1968.

Миллс Ф. Статистические методы. М., Госстатиздат, 1958.

Никитенко М. Ф. К проблеме экологической морфологии головного мозга млекопитающих.— Научный ежегодник Черновицкого ун-та. Черновцы, 1960.

Петров О. В., Корабельников В. М. Возрастные изменения величины головного мозга рыжей полевки.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1971, № 3.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.

Рогинский Я. Я. Весовой указатель мозга.— Антропол. ж., 1933, № 1—2.

Смирнов В. С. Зависимость между признаками и использование уравнений линейной регрессии.— Ж. общ. биологии, т. 32, № 6. М., «Наука», 1971.

Смирнов В. С., Брусынина И. Н. Использование веса мозга рыб в качестве морфофизиологического индикатора.— Экология, 1972, № 3.

Davis D., Dwight A. Allometric relationships in lions v. s. domestic cats.— Evolutions, 1962, vol. 16, N 4.

Dubois E. Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergroße.— Arch. Antrop. (D), 1898, vol. 25.

King J. A. Body, brain and lens weights of Peromyscus.— Zool. J., A., 1965, vol. 82, N 1.

Pilleri G., Busnel R. G. Brain/body weight ratios in Delphinidae.— Acta anat., 1969, N 73.

Pirlot P. Relation ponderales entre lencephale et le corps cher les Chiropteres. Especes Neotropicales.— Rev. Canad. biol., 1969, vol. 28, N 2.

Pucek Z. Изменчивость веса некоторых внутренних органов у обыкновенной бурозубки.— Lynx, 1965, vol. 5, N 6.

Shell O. Die Abhangigkeit des Hirngewichtes von dem Korfergewicht und den geistigen Fahigkeiten.— Arch. Psychiatrie, 1891, vol. 23, p. 436—446.

Stephan H. Die Anwendung der Snellschen Formel $h=K^{s}p$ auf die Hirn — Korpergewichtsbeziehungen bei Verschiedenen Hunderassen. — Zool. Anz., 1954, Bd 153.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

Ю. Л. ВИГОРОВ

О СПОСОБЕ АНАЛИЗА И СРАВНЕНИЯ ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ПОЛЕВОК

Формы защитного и исследовательского поведения диких животных недостаточно изучены этологами. Между тем защитное и ориентировочно-исследовательское поведение, режим внимания и бдительности, динамика состояния страха и любопытства, быстрые и адекватные реакции на неожиданный раздражитель важны в повседневной жизни животных, обеспечивают их безопасность, предупреждают наступление состояния стресса в сообществе, важны в эволюции и расселении видов.

Для количественного изучения этого поведения у грызунов разных экологических и таксономических групп нужно подобрать и отработать удобные и простые методы. Они должны быть быстрыми, по возможности щадящими, обладать достаточной разрешающей способностью и давать при кратковременном испытании животных обильный материал о разных свойствах поведения.

Экстраполяционные рефлексы у полевок не обнаружены (Крушинский и др., 1975), и поэтому соответствующие методы не пригодны. В работе с полевками начинают пользоваться методами изучения ориентировочно-исследовательского поведения (Ведерников и др., 1974; Ердаков, Шадрина, 1976; Шадрина, Ердаков, 1976; Shillito, 1963) или анализировать структуру поведения при действии раздражителя, вызвавшего страх (Fentress, 1968 а, б). Один из таких приемов (Ердаков, Шадрина, 1976; Шадрина, Ердаков, 1976) требует длительных испытаний и не позволяет различать ориентацию полевок разного пола и возраста. Применяя другие методы, нужно предварительно оценить возможность их использования и чувствительность на выровненном материале. Необходимы фоновые данные для серии форм мышевидных грызунов, разводимых в одинаковых условиях вивария на протяжении ряда лет.

В этой работе изучали пригодность для эколого-этологических исследований полевок широко распространенного теста «открытого поля» Холла. Этот метод привлекает своей просто-

той, он широко используется при исследовании поведения и характеризует несколько его форм, одну из которых (ориентировочно-исследовательскую активность) рассматривают даже как фундамент всего поведения (Шовен, 1972). Во всяком случае, ориентировочно-исследовательские реакции, изучаемые этим методом, тесно связаны с основными влечениями, являются постоянным атрибутом любой мотивации и, как звено функциональных систем, играют интегрирующую роль в приспособительных реакциях (Судаков, 1971). Условия, похожие на те, в которых оказывается полевка на ярко освещенной площадке «открытого поля», бывают в природе при вынужденных переселениях серых полевок зимой, если их ходы промерзают или затапливаются водой (Формозов, 1952). Характер наследования и изменчивости исследовательского поведения в незнакомой среде указывает на явно адаптивное значение и селективное преимущество определенных показателей этого поведения (Бродхэрст, 1975; Вилкок, 1975).

Влияние разных условий опыта на результаты теста «открытого поля» рассмотрено Уолшем и Кюммингсом (Walsh, Cummins, 1976).

Одна из задач нашей работы — научиться выделять при однократном и кратковременном испытании полевок разнообразные и таксономически ценные особенности двигательного поведения, оценить их зависимость между собой и масштабы половых, индивидуальных, сезонных, возрастных и таксономических отличий.

Использовали полевок, разводимых в виварии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР группой А. В. Покровского. Копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus chionopaes*) содержали поодиночке или парами в клетках 800 *см*^{2}, остальных полевок — по одной — четыре (до семи) особи одного пола и помета в клетках 614 *см*^{2}. Стрессирующие воздействия (чистка клеток, взвешивание зверьков, кормление) на полевок разных видов были приблизительно одинаковыми.

За 5—125 *мин* до опыта полевок взвешивали на электрических весах ВЛК-500 или ВЛКТ-500 и рассаживали по одной в небольшие удлиненные ящички (площадь с торца 78 *см*^{2}).

Параметры «открытого поля» были общепринятыми: диаметр площадки 120 *см*, освещенность в центре 2750 *лк*, а у краев 1500—1700 *лк*. Площадка была огорожена алюминиевой стенкой высотой 50 *см* и покрыта светлым пластиком, расчерченным на квадраты со сторонами 20 *см*.

Опыты ставили в затененной комнате во второй половине дня (16—22 *ч*), кормление животных и чистка клеток осуществлялись в первой половине дня. После каждого испытания пол и стенки площадки вытирали мокрой тряпкой, охлаждали и проветривали помещение, так как температура воздуха за 6 *мин* опыта повышалась на несколько градусов. Сравнивая в

один день полевок разных форм, опыты на них по возможности чередовали. Время от начала одного опыта до начала следующего занимало около 10 *мин*.

Вытряхивание полевки из ящичка в центр площадки происходило по команде «ноль». Вслух вели счет пересеченных зверьком квадратов и короткими словами, записывая на ленту магнитофона, отмечали его действия: вставания на задние лапки и прыжки вверх, принюхивания, крутые повороты на 90—180°, уринации и дефекации, грызущие и роющие движения, умывания и момент выхода зверька снова в район центра площадки. Во время остановок и замираний зверька его действия вслух не отмечали. Опыт продолжали 6 минут, а на двух подвидах узкочерепной полевки — по 2 минуты.

Прослушивая диктофонные записи, каждые 5 *сек* отмечали число пройденных квадратов и действия полевки. Эти данные обрабатывали преимущественно графическими методами. Автокорреляционные функции и статистику для «мгновенных» (пятисекундных) скоростей движения вычисляли на ЭВМ «Мир-1».

При сравнении горизонтальной активности, нам удобнее выразить ее не числом метров, а числом квадратов, пересеченных за определенное время, так как оперирование целыми числами упрощало расчеты. Наблюдая за самыми быстрыми зверьками, изредка приходилось вести счет квадратов сразу по три или по половине периметра площадки. При обработке записей активность этих полевок тоже выражали числом квадратов. Чтобы оценить место зверька, занимаемое по горизонтальной активности в выборке, удобно сравнивать кумулятивные кривые, показывающие увеличение длины пути, проходимого зверьком в течение опыта.

Прежде мы описали особенности ориентировочно-исследовательского и «эмоционального» поведения семи форм полевок, выявленные методом «открытого поля» (Вигоров, 1976 а — в; Вигоров и др., 1976, 1977). Среди поведенческих признаков, характеризующих полевок разных таксономических, экологических и половых групп, были горизонтальная активность (число квадратов, пересеченных за время опыта), вертикальная активность (число вставаний и прыжков вверх), средняя «мгновенная» скорость движения и ее изменения за время опыта, вид статистических распределений «мгновенных» скоростей, интервал корреляции, определяемый по автокорреляционным функциям, индивидуальная изменчивость форм активности и взаимосвязь между ними. Рассмотрим, в какой мере при сравнении разных форм грызунов по поведению важно учитывать сезон, в который проводятся опыты, возраст и вес животных, время разведения в неволе или проведенное в ящичке перед опытом и т. д. Рассмотрим силу воздействия этих условий.

Повторяемость результатов. Распределение числа квадратов, пересеченных полевками на каждые 5 *сек* опыта, в течение

всего опыта получали путем синхронного суммирования, совмещая записи по нулевому моменту времени, когда зверек оказывался на площадке. Эти графики (см. рис. 2) изображали изменение во времени опыта средних значений (в расчете на одного зверька) «мгновенных» скоростей движения. Они давали характеристику структуры поведения полевок. Пользуясь ими, удалось показать, что скорость и тип смены мотивов страха и исследовательской активности у полевок разных форм различается. Графики были достаточно хорошо воспроизводимы по каждому произвольно отобранному десятку зверьков одного вида и пола в одинаковое время года. Сохранялись фазность процесса — крутизна нарастания скорости движения в первые минуты, начало стационарной фазы и средняя скорость движения во время последней. Графики, полученные усреднением скорости движения только в начале каждой минуты опыта, удовлетворительно отражали фазность процесса и среднюю скорость движения на его стационарной стадии, но были лишены многих характерных деталей, например, колебаний скорости движения с периодом 30—60 *сек*.

Влияние сезона опыта. Узкочерепных полевок северного и номинального подвидов изучали в сентябре — декабре 1974 г., копытных леммингов — с августа 1975 г. по май 1976 г., арчевых, рыжих и красных полевок — в мае 1975 г., а памирских полевок — в мае и августе — сентябре 1975 г.

Средняя горизонтальная активность (количество пересеченных квадратов за 2 мин) 189 копытных леммингов в возрасте 80—93 дня существенно (в 1,6—2 раза) увеличивалась от осени к середине зимы и снижалась к весне. На рис. 1 видно, что сезонные колебания активности у самцов и самок почти одинаковы, хотя средняя активность самок меньше. Доверительная вероятность различий осенней и зимней активности у самцов составляла 95, у самок — 99%.

Средняя вертикальная активность, выражаемая числом вставаний на задние лапки и прыжков вверх за 2 *мин*, у самцов леммингов зимой увеличивалась по сравнению с осенью в 4,3 раза, но недостоверно вследствие большой изменчивости показателя (коэффициент вариации до 140%). Вертикальная активность самцов за 6 *мин* слабо коррелировала со временем проведения опыта (август — октябрь, $r = +0{,}36$, $p \approx 0{,}08$).

Горизонтальную активность узкочерепных полевок (номинальный подвид) сопоставили в разные месяцы у зверьков в возрасте 90—125 дней. Наибольшие различия ее у самцов были в сентябре — октябре (в 1,7 раза), у самок — в октябре — декабре (в 1,5 раза). У полевок каждого пола средняя активность от октября к декабрю увеличивалась.

Сезонные различия горизонтальной активности памирских полевок были не существенными как у самцов, так и у самок. В мае и августе длина пути, проходимого ими за 2 *мин*, разли-

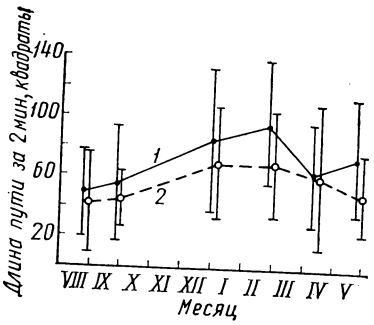


Рис. 1. Сезонные изменения горизонтальной активности копытных леммингов в тесте «открытого поля»:

1 — самцы, *2* — самки. Вертикальные отрезки — удвоенные ошибки выборки.

чалась лишь на 7—13%, а — за 6 *мин* — на 30%. Это согласуется с малой выраженностью других сезонных биологических ритмов у горных форм полевок (Покровский, Большаков, 1969; Большаков, 1972) и, возможно, подчиняется действию закона начального значения (Wilder, 1957, цит. по Пайяр, 1970), поскольку активность памирских полевок больше, чем у других изученных нами форм. У самок памирских полевок в мае и августе отмечены сезонные различия в структуре поведения. В мае средняя скорость движения зверьков в «открытом поле» круто увеличивалась до начала второй минуты опыта, а после мало менялась. В августе этот перелом достигался на 25 *сек* позже и активность продолжала постепенно увеличиваться до конца 5-й *мин* опыта (рис. 2).

Дисперсия горизонтальной активности самок копытных леммингов достоверно ($F > F_{01}$) увеличилась с сентября — октября к марту — апрелю (рис. 2), у самцов она недостоверно повышалась к середине зимы. У самцов *M. g. gregalis* она в сентябре была больше ($F = F_{01}$), чем в октябре, у самок — такая же. Дисперсии горизонтальной активности памирских полевок осенью и весной не различались.

Дисперсия вертикальной активности у самцов копытных леммингов в феврале была больше ($F > F_{01}$), чем в августе, у самок в мае больше, чем в сентябре — октябре, у самок памирских полевок весною тоже была больше ($F > F_{05}$), чем осенью.

При оценке индивидуальной изменчивости двумя способами по среднему квадратичному отклонению и по коэффициенту вариации сроки наибольшей и наименьшей изменчивости активности были различны (табл. 1). Однако в целом изменчивость вертикальной и горизонтальной активности у самок копытных леммингов была наибольшей весной (апрель —

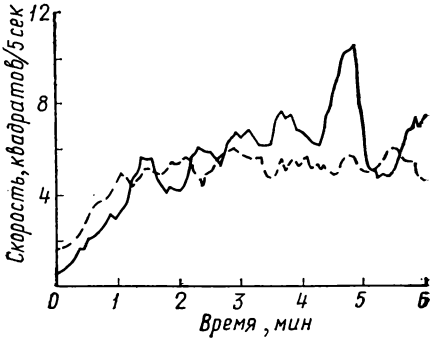


Рис. 2. Изменения скорости движения самок памирских полевок во времени опыта в мае *(пунктирная)* и в августе *(сплошная линия)*.

Таблица 1

Индивидуальная изменчивость форм активности копытных леммингов в разные сезоны года

Активность	Пол	Месяц максимальной изменчивости		Месяц минимальной изменчивости	
		по σ	по *Cv*, %	по σ	по *Cv*, %
Горизонтальная	♂ ♀	XII—I IV	IX—X IV	VIII, IV IX—X	II IX—X
Вертикальная	♂ ♀	II V, VIII	IV, VIII VIII, V	VIII IX—X	IX—X IX—X, II

май) и осенью (август). У самцов вертикальная активность сильнее варьировала с февраля по апрель, меньше — осенью.

Увеличенная изменчивость активности самок весной, связанная с линькой или размножением, мешала обнаруживать различия поведения у некоторых видов полевок, хорошо заметные осенью. В разные сезоны года видовые различия в поведении полевок были неодинаково выражены и благодаря сезонным колебаниям активности у одних полевок, и относительной ее стабильности у других. Например, в мае вертикальная активность памирских полевок существенно превышала активность красных, рыжих и арчевых полевок соответствующего пола (Вигоров и др., 1977), но была незначительно меньше активности копытных леммингов. Горизонтальная активность (за 2 *мин*) памирских полевок весной была больше, чем арчевых, но лишь на 35—48%, и недостоверно больше активности леммингов. Однако осенью (август — начало сентября) вертикальная активность самцов копытных леммингов стала меньше, чем у памирских полевок, в 3,4 раза ($p<0{,}01$), а у самок — в 1,4 раза больше, в то же время горизонтальная активность самок леммингов в 1,9 раза ($p<0{,}02$), а самцов — в 2,4 раза ($p<0{,}01$) меньше, чем памирских полевок соответствующего пола.

Из этого следует, что поведение в «открытом поле» полевок разных форм и полов нужно сравнивать в несколько разных сезонов года.

Вес полевок. Рост млекопитающих и отдельных систем органов в сильной степени определяется деятельностью скелетной мускулатуры и двигательным поведением («Возрастная физиология», 1975). Возрастной «скачок» двигательной активности в «открытом поле» наблюдается именно у быстро растущих северных полевок *M. g. major* и не выражен у медленнее расту-

щих южных (Вигоров, 1976*а*). Сезонные колебания активности в «открытом поле» у копытных леммингов тоже указывают на возможную связь активности с ростом полевок. Вес трехмесячных копытных леммингов, измеренный в тех же условиях, колебался по сезонам года и тоже увеличивался (на 25%) от лета к зиме (Покровский, 1976).

Зависимость горизонтальной активности от веса тела изучали у арчевых полевок в мае, у памирских — в мае и августе, у копытных леммингов — в августе и с августа по май. Вес памирских и арчевых полевок, взятых в опыт, составил от 15 до 48 *г*, копытных леммингов — от 32 до 121 *г*. В этом диапазоне не наблюдалось зависимости между весом тела и горизонтальной активностью (за 2 *мин*) у самцов и самок каждой из трех форм полевок.

Влияние возраста. У самцов и самок копытных леммингов ($n=39$) горизонтальная активность (за 2 *мин*) не зависела от возраста особей (47—122 дня) при испытании их в мае. В сентябре активность старых самок (277—314 дней) была в 2,2 раза больше ($p<0{,}02$), чем активность взрослых самок (80—93 дня).

Зависимость активности у больших узкочерепных полевок от возраста проверяли в сентябре ($n=62$ экз.), а у номинального подвида ($n=8$ экз.) — в декабре. Средняя горизонтальная активность зверьков первого подвида увеличивалась в 2,5—3 раза с возраста от 14 до 25—32 дней, а затем снижалась на 23—39% к возрасту 70—80 дней, т. е. к половой зрелости. Это снижение активности было достоверным у самцов ($p<0{,}05$). В возрасте свыше 180 дней существенных изменений горизонтальной активности не наблюдали. Вертикальная активность полевок этого подвида изменялась аналогично горизонтальной, но ее сдвиги были недостоверны.

В отличие от леммингов, горизонтальная активность молодых (57 дней) самок узкочерепной полевки в декабре была в 2,3 раза больше ($p<0{,}05$) активности старых самок (147—193 дня), вертикальная — не зависела от возраста в диапазоне 20—115 дней.

Необходимость учитывать возраст, сравнивая поведение полевок, видна не только из этих, иногда двукратных, изменений, а также из следующего. Горизонтальная активность самцов *M. g. gregalis,* испытанных осенью в возрасте 35—90 дней, отрицательно коррелировала с месяцем рождения полевки (май — октябрь, коэффициент корреляции $r=-0{,}56$, $p<0{,}02$). Если из выборки испытанных в те же месяцы полевок отбирали группу самцов, более однородную по возрасту (90—125 дней), их горизонтальная активность не коррелировала ($p<0{,}05$) с месяцем проведения опыта.

Число животных в клетке. Размер помета рекомендуют учитывать при изучении эмоциональной реактивности в «открытом

поле» у мышей (La Barbara, White, 1971). Известно, что лабораторные мыши и крысы из малых пометов или небольших групп проявляют бóльшую исследовательскую активность, у них другое число контактов между собой, они менее эмоциональны в условиях стресса, но более эмоциональны в новых нестрессовых ситуациях (Becker, 1971; Bell и др., 1971; Guillot, 1973; Lore, Moyer, 1973; Priestnall, 1973).

Мы проверяли зависимость горизонтальной активности от числа животных в клетке для полевок двух подвидов (*M. g. major*, 18 самцов, 23 самки, и *M. g. gregalis*, 18 самцов, 33 самки) в возрасте 35—90 дней. Плотность поселений от одной до семи полевок в клетке (31,5×19,5×15,5 *см*) не влияла на горизонтальную активность зверьков в «открытом поле».

Поскольку известны видовые различия грызунов в реакциях на плотность (Дэвис, Христиан, 1974), зависимость ориентировочно-исследовательского поведения от размера групп, в которых выращены зверьки, следует проверять у каждой формы полевки. Особенность узкочерепной полевки видна, например, из того, что при лабораторном разведении отход молодняка у этого вида (особенно *M. g. major*) не увеличивался даже при составе семьи из одного самца и двух-трех самок. Совместимость и размножение рыжих полевок при таком составе семей были меньшими (Башенина, 1975). В природе на плодовитость узкочерепных полевок не влияла плотность популяций (Шубин, 1974). Но даже у этого вида в реакциях на плотность возможны подвидовые различия. При содержании в одной клетке несколько самцов одного помета полевки *M. g. major* были более одинаковыми по размеру, чем полевки номинального подвида (Вигоров и др., 1977).

День испытания. Тестирование животных на протяжении нескольких последовательных дней широко применяется при фармакологическом и генетическом изучении поведения и позволяет, например, установить линейные различия крыс по изменению активности от опыта к опыту, разную фармакологическую чувствительность фаз поведения. Литературные данные о знаке, величине и фазности изменений двигательной активности и «эмоциональности» крыс и мышей при ежедневном испытании в «открытом поле» противоречивы.

Тестируя небольшие группы узкочерепных (20 экз.) и больших узкочерепных полевок (19 экз.) в возрасте 48—130 дней, мы обнаружили увеличение активности самцов и самок на протяжении пяти последовательных дней (Вигоров, 1975; Вигоров и др., 1977). Существенных подвидовых и половых различий по линиям регрессии не отмечено. Индивидуальная изменчивость (σ) длины пути за 2 *мин* у полевок первого подвида за это время существенно увеличилась (F — критерий Фишера): у самок — в 1,6 раза ($F > F_{05}$), у самцов — в 2,54 раза ($F > F_{01}$). Благодаря этому половые различия в дисперсии ак-

Таблица 2

Индивидуальная изменчивость горизонтальной активности узкочерепных полевок в разные дни последовательных опытов

Подвид полевки	Пол	Дни наибольшей изменчивости		Дни наименьшей изменчивости	
		по σ	по *Cv*, %	по σ	по *Cv*, %
M. g. major	♂	5	1 и 3	2 и 4	4 и 2
	♀	3	2	2 и 1	5
M. g. gregalis	♂	5 и 3	3 и 5	2	2 и 4
	♀	5—3	5	2	4

тивности исчезли. Индивидуальная изменчивость активности самок больших узкочерепных полевок за это время не изменилась, а у самцов недостоверно увеличилась в 1,6 раза. Поэтому на пятый день опытов дисперсия активности самок этого подвида оказалась меньше, чем самок узкочерепных полевок ($F > F_{05}$).

В целом по четырем группам полевок дисперсии активности были наибольшими на пятый и третий дни, а наименьшими — на второй день опытов. Индивидуальная изменчивость горизонтальной активности, оцениваемая коэффициентом вариации, мало менялась изо дня в день у самок обоих подвидов (48—62%), постепенно снижалась на треть своей величины у самцов *M. g. major*, сильно колебалась у самцов *M. g. gregalis*. Дни наибольшей и наименьшей изменчивости горизонтальной активности выделены в табл. 2.

Для шести полевок обоих подвидов, сидевших в клетках поодиночке, проследили, насколько стабильны изо дня в день их горизонтальная активность и место, которое занимали особи в выборке (этого же пола и подвида при испытании в один день) по величине активности. Коэффициенты вариации горизонтальной активности, рассчитанные для каждой полевки по ее активности за пять дней, составили от 32,5 до 100,1% (в среднем 53%). Это было меньше, чем коэффициенты вариации двигательной активности в «открытом поле» за пять дней у крыс двух линий, рассчитанные по данным Д. А. Кулагина и В. К. Федорова (1969) и составляющие от 88,3 до 156,3%. С другой стороны, изменчивость активности полевок изо дня в день была приблизительно такой же, что и для каждой группы полевок этого же пола и подвида при однократном тестировании: (*C. v.* от 51 до 75%, в среднем 59,8%). Место, которое занимала полевка в «группе» по длине проходимого за 2 *мин* пути, сильно менялось у пяти зверьков из шести. Смена места с первого на последнее, с последнего на

среднее или одно из первых наблюдалась в половине возможных случаев и на любой день опытов, но чаще всего от второго к третьему или от третьего к четвертому дню. Место менялось за счет варьирования собственной активности полевки и активности других полевок в выборке. Следовательно, тест «открытого поля» мало надежен для оценки «ранга» животных в выборке полевок, испытываемых поодиночке в этот же день. Пятидневный тест не помогал выявить надежные подвидовые и половые различия узкочерепных полевок двух подвидов, если не считать различий в дисперсии активности и в ее изменениях изо дня в день. Это увеличение дисперсии активности, неодинаковое у разных форм привыкание к условиям опыта, которые трудно учесть, тоже ограничивают, на наш взгляд, пригодность неоднократного тестирования полевок в экологической работе.

Применение стрессора на протяжении нескольких последовательных дней затрудняет массовое обследование полевок. Оно может быть нежелательно и в связи с возможностью сильных гормональных и морфофизиологических сдвигов, изменений в размножении и выживаемости полевок, особенно в работе с редкими формами. Поскольку опыты ставились за день или несколько дней до забоя полевок, мы не могли точно сказать, насколько увеличилась смертность полевок разных форм даже при однократном испытании. У копытных леммингов ($n=218$) в ближайшие сутки после опыта погибло 5% самцов и 3% самок. В ближайшие четверо суток после опыта погибло не менее 4,6% зверьков, преимущественно весной.

Время содержания в неволе. В наших опытах участвовали полевки, которых разводили в неволе неодинаковое время. У двух подвидов узкочерепной полевки сравнивали особей восьмого — двенадцатого поколений, у рыжих и красных полевок — зверьков первого — второго поколений, у памирских и арчевых — второго-третьего поколений. У копытного лемминга изучено поведение особей четвертого поколения.

Мы не можем непосредственно оценить тенденцию и масштаб возможных изменений ориентировочно-исследовательского поведения, которые происходят при разведении полевок в виварии. Известно, что при содержании в неволе от первого к десятому поколению снижалась интенсивность размножения у трех подвидов степной пеструшки (Гладкина и др., 1966). При разведении в течение 2—4 лет (четырех — шести поколений) у двух форм полевок (северный подвид узкочерепной и полевка-экономка) из четырех изменился диапазон варьирования окраски шкурки (Шварц и др., 1966). Разведение в неволе памирской и арчевой полевок быстро (за 1,5 года) и резко повлияло на их окраску — вызвало порыжение и посветление шкурок (Покровский и др., 1973). У ряда видов диких грызунов после нескольких лет разведения появились мутанты по окраске меха (Башенина, 1975).

С другой стороны, у узкочерепной полевки в течение шести поколений при близкородственном разведении не наблюдали мутаций по окраске и морфологическим признакам. В лабораторных условиях у полевок в основном остался типичный для каждого вида ритм полифазной суточной активности (Башенина, 1975). У нескольких поколений полевок сохранялись сезонные колебания численности помета (Шляпникова, 1977).

Существуют фенотипическая и генотипическая корреляции плодовитости и времени наступления течки у серебристо-черных лисиц с характером их оборонительного поведения (Беляев, Трут, 1964). У крыс известны генотипические корреляции поведенческих признаков с типами окраски шерсти (Бродхэрст, 1975). Мутанты по окраске, возникшие в лаборатории среди серых норвежских крыс, отличались по двигательной активности, агрессивности и весу мозга (Keeler, King, 1942, цит. по Федорову, 1971). У мутантов-альбиносов, возникших в другой лабораторной колонии серых норвежских крыс, вес мозга и других внутренних органов тоже был меньше, но условнорефлекторная деятельность заметно не изменилась (Федоров, 1971). В целом изменения окраски и размножения полевок при адаптации к условиям вивария, жизни в обедненной среде и подсознательном отборе полевок по способности к размножению могут оказаться связанными со сдвигами в ориентировочно-исследовательской активности. При этом тоже возможны сдвиги в средних величинах, в изменчивости признаков, выщепление ранее скрытых поведенческих мутаций, утеря бывших свойств, а благодаря этому — изменение масштабов различия в поведении грызунов сравниваемых форм. Считается, что изменение поведения животных является одним из самых первых и наиболее ярких результатов доместикации (Беляев, 1972). Для оценки масштабов, скорости и направления изменений в поведении полевок в условиях неволи требуются дальнейшие исследования.

По крайней мере, по изменчивости сдвиги в ориентировочно-исследовательском поведении полевок при разведении в неволе едва ли могут быть очень большими. Мы рассчитали изменчивость горизонтальной локомоции по средним данным для гибридов разных линий лабораторных мышей (Бородин и др., 1976). Как видно из табл. 3, в трети случаев изменчивость горизонтальной активности полевок, даже особей первого — второго поколений, была сходной с изменчивостью такого же показателя у лабораторных крыс, но вдвое меньше, чем у лабораторных мышей. Не обсуждая вопрос о правомерности сравнения изменчивости поведения мышевидных грызунов разных родов, укажем, что изменчивость ориентировочно-исследовательской активности полевок первого — третьего поколений в наших опытах была достаточно высокой и не меньше, чем у полевок восьмого — двенадцатого поколений (см. табл. 3).

Таблица 3

Изменчивость горизонтальной активности грызунов в «открытом поле» в зависимости от длительности разведения в неволе

Вид и сезон	Пол	Коэффициент вариации длины пути, %	Поколение
Рыжие полевки, май	♂	85,4	Первое — второе
	♀	108,2	
Красные полевки, май	♂	98,7	То же
	♀	79,1	
Арчевые полевки, май	♂	62,0	Второе — третье
	♀	118,6	
Памирские полевки:			
май	♂	36,0	Третье — четвертое
	♀	56,0	
август	♂	48,4	
	♀	71,2	
Копытные лемминги			
май	♂	51,7	Четвертое
	♀	54,4	
август	♂	60,2	
	♀	76,3	
Лабораторные мыши (гибриды четырех инбредных линий) *	♂	154,1	—
	♀	211,3	
Лабораторные крысы линии Вистар (инбредные линии) **	♂	130,8	—
	♀	88,3	
Лабораторные крысы линии Крушинского — Молодкиной (инбредные линии) **	♂	156,3	—
	♀	110,3	
Большие узкочерепные полевки, сентябрь	♂	50,4	Восьмое — двенадцатое
	♀	58,9	
Узкочерепные полевки, сентябрь	♂	65,3	То же
	♀	52,2	

* Данные П. М. Бородина и др. (1976).
** Данные Д. А. Кулагина и В. К. Федорова (1969).

Между тем известно, что изменчивость поведения в лабиринте лабораторных крыс в 2,5 раза выше, чем диких (Кольцова-Садовникова, 1931, цит. по Яблокову, 1966).

При изучении поведения в «открытом поле» у полевок лабораторных колоний заслуживает внимания вопрос и о том, в какой мере оно зависит от фазы численности, в которую отловлены особи-основатели.

Время, проведенное в ящичке перед опытом. Полевок рассаживали в ящички и взвешивали перед опытами сериями по пять — десять экз. Поэтому каждая полевка проводила перед опытом в своем ящичке неодинаковое время, некоторые сильно грызли и рыли внутри его. Чтобы узнать, как это могло повлиять на активность зверьков в «открытом поле», и чтобы иметь право пренебрегать этими различиями в условиях опыта, у копытных леммингов проверили зависимость между активностью за 2 *мин* и временем, проведенным до опыта в ящичке. Ее определяли для леммингов, достигших возраста 80—93 дня, в два сезона года, с 12 августа по 15 октября и с 8 декабря по 1 марта, когда горизонтальная активность леммингов значительно различалась (см. рис. 1). В оба периода года горизонтальная активность самцов и самок не зависела от времени, проведенного в ящичке перед опытом (5—125 *мин*). От этого же времени не зависела и вертикальная активность (за 2 *мин*) у леммингов зимой и у самок леммингов осенью. Вертикальная активность самцов леммингов осенью отрицательно зависела от времени, проведенного в ящичке (15—75 *мин*, $r=-0{,}614$, $p<0{,}05$).

Длительность опыта. Известно, что генетический контроль величины локомоции мышей в разные минуты опыта в «открытом поле» неодинаков (Бородин и др., 1976), а динамика двигательной активности в ходе последовательных дней испытания зависит от времени экспозиции в «открытом поле» (Dickson, 1974). Это объясняют разным соотношением мотивов страха и исследовательской активности, которое определяет длину пути во время разных стадий поведения, и разным генетическим контролем этих стадий.

Сравнивая полевок по активности в двух- и шестиминутных испытаниях в «открытом поле», мы обнаруживали приблизительно одинаковое расположение форм полевок по величине активности (Вигоров и др., 1977). Однако кратковременные испытания не позволяли исследовать структуру поведения во время опыта. При них возможна существенная потеря информации, особенно ценной при сравнении редких форм грызунов, которых непросто разводить в неволе.

Мы убедились, что шестиминутная продолжительность опыта не слишком утомительна для наблюдателя и позволяет выделить несколько фаз поведенческих процессов, существенно различных у разных форм полевок. Сравнение полевок разных экологических групп по крутизне нарастания активности в первые минуты опыта и по стационарности поведения в следующую стадию (см. рис. 2) показало, что скорость и тип изменений активности, отражающих смену мотивов страха и любопытства, различались у полевок открытых и защищенных биотопов (Вигоров, 1976б; Вигоров и др., 1976, 1977).

При длительности опыта более двух минут возможно различать формы полевок по изменению коэффициента вариации

активности. На рис. 3 показаны графики изменений коэффициентов вариации скорости движения (квадратов за 10 *сек*), рассчитанных в начале каждой минуты опыта. Графики для памирских полевок и копытных леммингов расположились ниже, чем у рыжих и красных полевок. На рис. 3 показано, что изменчивость скорости движения наименьшая у самок памирских и красных полевок, самцов рыжих и красных полевок и самок копытных леммингов в начале четвертой минуты опыта. У самок рыжих полевок и самцов леммингов изменчивость была наименьшей в начале третьей и пятой минут, у самцов памирских полевок — в начале третьей и шестой минут. Из графиков, построенных по дисперсиям скорости движения, видно, что индивидуальная изменчивость горизонтальной активности минимальной чаще всего была в четвертую минуту опыта, если не считать его начало и конец. Наибольшая изменчивость наблюдалась в начале 6, 4 и 5-й минут опыта. Это увеличение изменчивости в течение опыта было особенно заметно у самок рыжих и памирских полевок осенью. Активность самок и самцов копытных леммингов, самцов и самок памирских (май) и самок красных полевок была стабильнее.

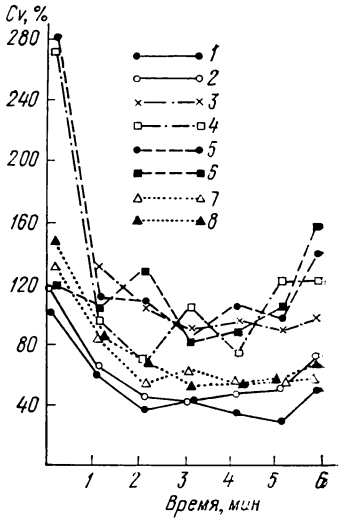


Рис. 3. Зависимость изменчивости (*C. v.*, %) скорости движения от фазы опыта памирских (*1* — самцы, *2* — самки), рыжих (*3, 4* соответственно), красных (*5, 6* соответственно) полевок и копытных леммингов (*7, 8* соответственно).

Таким образом, шестиминутный опыт позволял выделить несколько стадий поведенческих процессов в «открытом поле» (см. рис. 2,5). Эти стадии существенно различаются по крутизне увеличения горизонтальной и вертикальной активности, достигнутому уровню активности, ее колебаниям и индивидуальной изменчивости. Изучая автокорреляционную структуру процесса и распределения «мгновенных» скоростей, мы показали, что стадии поведения в «открытом поле» различаются также по связанности между скоростями и по преобладающей скорости движения (Вигоров, 1976в; Вигоров и др., 1977). Можно думать, что сравнение грызунов разных форм по локомоции в «открытом поле» будет более правильным, если учитывать, что разные стадии поведения охватывают у них неодинаковую часть времени опыта. Неравнозначность стадий процесса стоит учитывать и при поиске зависимостей между активностью в «открытом поле» и поведением в природе (вы-

ходом из норы, кормлением, подвижностью), а также размерами индивидуального участка и т. д.

Шестиминутных испытаний может оказаться недостаточно для более точного изучения автокорреляционной структуры поведения, потому что стационарная стадия процессов в таких опытах относительно короткая. Однако при этой длительности опыта возможен сбор достаточно обильной и разнообразной информации о других особенностях ориентировочно-исследовательского поведения грызунов разных видов. Возможность как можно раньше заметить хищника и заставить его выдать себя, умение «выигрывать мгновения» очень важна в жизни грызунов (Соколов, Куликов, 1976; Формозов, 1976). Она создается определенным соотношением между настороженностью и любопытством, обеспечивается ходом и соотношением этих мотиваций в первые же мгновения встречи с новым раздражителем или, например, при выходе из норы. В работе Фентресса (Fentress, 1968а, б) опыты длительностью около 8 *мин* уже позволяли выявить хорошие различия в ходе разных форм поведения пашенных и рыжих полевок. С другой стороны, приемы изучения ориентации узкочерепных полевок, требующие на опыт около 20—25 *мин*, не удовлетворяют требованиям экспресс-метода и, более того, не позволяют установить возрастные и половые различия в ориентации (Ердаков, Шадрина, 1976; Шадрина, Ердаков, 1976).

Соотношение горизонтальной и вертикальной активности. У мышей частота вставания на задние лапки при исследовании новой обстановки коррелирует с горизонтальной локомоцией (Abeelen и др., 1973). У нескольких видов полевок мы тоже обнаружили положительную зависимость между этими формами поведения (Вигоров и др., 1977). Она выявлялась благодаря индивидуальной изменчивости полевок по активности. Формы полевок по характеру этой связи не различались.

В данной работе нам не удалось найти такую же связь между формами активности у копытных леммингов в возрасте 80—93 дня с августа по май включительно. Ее не удалось обнаружить осенью, зимой и весной. Лишь в августе — сентябре у самцов копытных леммингов между обоими признаками поведения была слабая положительная зависимость.

По всем семи изученным нами формам полевок вместе прослеживалась положительная зависимость между средними значениями длины пути и числа вставаний за 2 или 6 *мин* (Вигоров и др., 1977). Благодаря ей можно было надеяться на замену одного показателя другим или на возможность различать активность полевок разных форм. Однако у копытных леммингов сезонные колебания активности оказались настолько велики, что перекрывали величину видовых, подвидовых и половых различий полевок (рис. 4, *А*). По данным П. М. Бородина и других (1976) мы построили функциональную зависимость

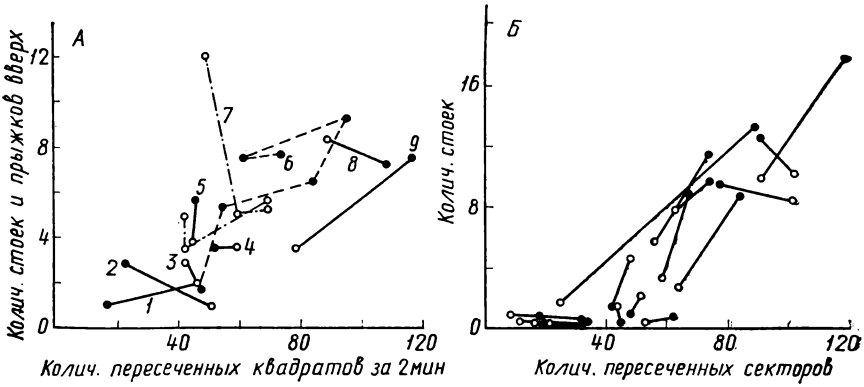


Рис. 4. Зависимость между средней горизонтальной и вертикальной активностью в «открытом поле» у полевок (*А*) и лабораторных мышей, по литературным данным (Бородин и др., 1976),— (*Б*). У копытных леммингов (*6, 7*) соединены средние значения активности животных одинакового пола в разные сезоны года, у остальных — активности самок (*белые кружки*) и самцов — (*черные*).

Полёвки: *1* — рыжие, *2* — арчевые, *3* — красные, *4* — узкочерепные, *5* — большие узкочерепные, *8, 9* — памирские (май — *8*, август — *9*).

между средними значениями горизонтальной и вертикальной активности мышей разных лабораторных линий. Она была положительной (см. рис. 4, *Б*), и величины половых различий активности значительно превышали линейные. На графиках зависимости обеих форм поведения за 6 *мин* опыта видовые различия полевок (арчевые — рыжие, рыжие — красные, красные полевки — копытные лемминги) были сравнимы с половыми различиями (рыжие и памирские полевки).

Несмотря на сильное влияние пола и сезона на активность полевок, на графиках для двух- и шестиминутных опытов сохранялся определенный порядок расположения форм полевок: уровень активности памирских полевок и леммингов был выше, чем рыжих, красных и арчевых полевок. Чтобы сравнивать ориентировочно-исследовательское поведение у грызунов разных экологических и таксономических групп, необходимо дальнейшее увеличение разрешающей способности подобных приемов анализа данных.

Пользуясь усредненными графиками изменений горизонтальной (см. рис. 2) и вертикальной активности во времени опыта, мы попытались разграничить виды полевок по соотношению между обоими процессами. На рис. 5, *а* видно, как менялось за каждые 5 *сек* соотношение между горизонтальной и вертикальной активностью у самок копытных леммингов ($n=51$, август — октябрь). На графике хорошо выделяются три фазы процесса. До 40 *сек* от начала опыта круто увеличивалась горизонтальная и, особенно, вертикальная активность. Во вторую фазу до конца второй минуты возрастание горизон-

тальной активности не сопровождалось увеличением вертикальной. В следующую, третью, фазу интенсивность одной формы активности положительно зависела от интенсивности другой, ход процесса графически напоминал броуновское движение и был ограничен некоторой зоной значений активности (см. рис. 5, *б*). Заметных половых различий у леммингов не было. У памирских полевок (весна) показатели графиков выглядели так же, как у копытных леммингов, и были тождественны им при параллельно перенесенных осях координат. Однако вторая фаза процесса продолжалась лишь до конца первой минуты, а в третью фазу активность у самок занимала зону меньших значений, чем у самцов (см. рис. 5, *б*).

Этот прием анализа структуры процессов поведения полевок в «открытом поле» позволил убедиться в том, что в разные стадии опыта формы активности возрастали и ослабевали с неодинаковой скоростью, и соотношение их менялось по-разному. Поскольку нам не удалось получить тождественных графиков для памирских полевок весной и осенью, заслуживает внимания дальнейшая проверка разрешающей способности этого метода при сравнении форм полевок.

Многосторонность различий поведения. В предыдущих работах мы выявили характерные особенности полевок разных форм в поведении в «открытом поле» (Вигоров, 1976а, б; Вигоров и др., 1976, 1977). В ряде случаев полевки различались в один сезон года по нескольким характеристикам поведения сразу (табл. 4 и 5). Памирские полевки отличались от других шести форм наибольшим числом признаков поведения. По двум — трем признакам различались между собой копытные лемминги и арчевые полевки, копытные лемминги и рыжие полевки, узкочерепные и большие узкочерепные полевки.

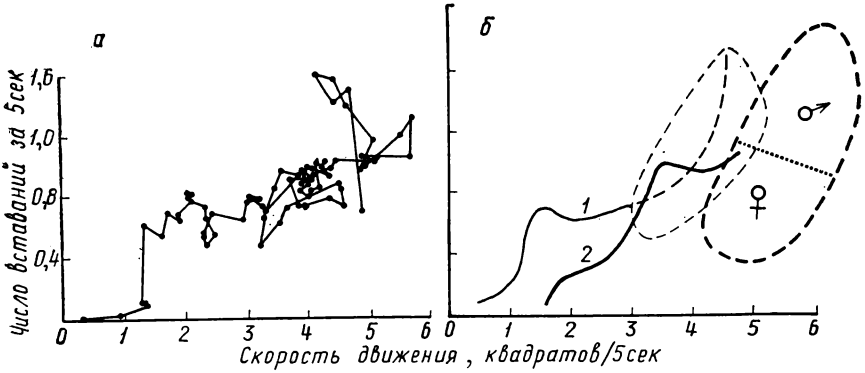


Рис. 5. Изменение зависимости между горизонтальной и вертикальной активностью полевок во времени опыта.

а — значения активности самок копытных леммингов через каждые 5 *сек*; *б* — усредненные графики такой же зависимости копытных леммингов (*1*) и памирских полевок (*2*). Штриховыми линиями выделены фазы активности.

Таблица 4

Признаки поведения в «открытом поле», позволяющие отличать полевок разных форм

Вид полевки	Пол	Полевки					
		арчевые	большие узкочерепные	узкочерепные	рыжие	красные	копытные лемминги
Памирские	♂	1*, 2, 3, 5, 7 6	1,5 6	1,5	2, 3, 5, 7 6	2, 3, 5, 7	1, 5, 7
	♀	1, 2, 5, 7	5	5	5, 7	2, 3, 5, 7	1, 5
Арчевые	♂	—	—	5	—	—	1, 5 6
	♀		5	—	5	7	5
Большие узкочерепные	♂			3	—	—	—
	♀	—	—	1,8	5	5	1
Рыжие	♂	—	—	—	—	—	1, 5 6
	♀					5	—
Красные	♂	—	—	—	—	—	5
	♀						—

* Признаки: 1 — длина пути за 2 или 6 *мин*, 2 — скорость движения, 3 — изменчивость скоростей во время опыта, 4 — тип распределения «мгновенных» скоростей, 5 — тип изменения скорости во время опыта, 6 — интервал корреляции (оба пола вместе), 7 — вертикальная активность, 8 — дисперсия горизонтальной активности на 5-й день опытов.

Таблица 5

Различие характеристик поведения в «открытом поле» у полевок разного пола

Полевки	Номер признака						
	1*	2	3	4	5	6	7
Рыжие	+	+	+	—	+		—
Арчевые	+				+	+	+
Узкочерепные . .				+			
Памирские			+	+			

* 1—7 — то же, что в табл. 4.

Чаще всего различия форм полевок проявлялись по характеру изменений за время опыта «мгновенной» (за 5 *сек*) скорости движения зверьков. Из других признаков полевки чаще различались по горизонтальной и вертикальной активности, скорости

движения, изменчивости «мгновенных» скоростей во времени опыта, интервалу корреляции, определяемому по усредненным автокорреляционным функциям для последовательностей «мгновенных» скоростей движения. Несмотря на то, что число самцов было меньше, чем самок, различия между самцами полевок разных таксономических групп обнаруживались чаще, а критерии различия t были в среднем вдвое больше. Это можно объяснить, например, большей кариологической изменчивостью самок или разнообразием их физиологического состояния, так как в эструсе у крыс активность в «открытом поле» повышается (Birke, Archer, 1975). В наших опытах, однако, коэффициенты вариации разных характеристик активности были больше у самок или у самцов в почти одинаковом числе случаев (13 : 11). В тех случаях, когда проявлялись половые различия в поведении полевок, они тоже были видны по нескольким признакам поведения сразу (см. табл. 5).

Это позволяет считать возможной диагностику форм полевок путем накопления информации по нескольким признакам сразу. Для этого нужен подбор независимых друг от друга признаков. Некоторые наши данные — отсутствие статистической связи между горизонтальной и вертикальной формами активности у копытных леммингов, отсутствие зависимости между величиной автокорреляционной функции на втором шаге и средней скоростью движения полевки (Вигоров, 1976в), а также между горизонтальной и вертикальной активностью в некоторые фазы опыта (см. рис. 5) позволяют составить список таких признаков.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Руководство по содержанию и разведению новых в лабораторной практике видов мелких грызунов. М., Изд-во МГУ, 1975.

Беляев Д. К. Генетические аспекты доместикации животных.— Проблемы доместикации животных и растений. М., «Наука», 1972.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Поведение и воспроизводительная функция животных, 1. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, № 3.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М., «Наука», 1972.

Бородин П. М., Шюлер Л., Беляев Д. К. Проблемы генетики стресса, 1. Генетический анализ поведения мышей в стрессирующей ситуации.— Генетика, 1976, т. 12, № 12.

Бродхэрст П. Л. Биометрический подход к анализу наследования поведения.— Актуальные проблемы генетики поведения. Л., «Наука», 1975.

Ведерников Ю. П., Большаков В. Н., Сазыкин В. А., Позмогова В. П. Опыт изучения поведенческих реакций мелких грызунов в природных популяциях.— Экология, 1974, № 5.

Вигоров Ю. Л. О физиологических различиях северного и южного подвидов узкочерепной полевки.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоологических лабораторий). Свердловск, 1975.

Вигоров Ю. Л. Поведенческие и физиологические особенности двух

подвидов узкочерепной полевки.— Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в ВУЗе и школе. Тезисы Всесоюз. науч. конференции зоологов педвузов. Пермь, 1976а.

Вигоров Ю. Л. Об особенностях ориентировочно-исследовательского поведения субарктических, горных, лесостепных и лесных форм полевок.— Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Зоология (тезисы докладов). Петрозаводск, 1976б (Карел. фил. АН СССР).

Вигоров Ю. Л. Временная структура ориентировочно-исследовательского поведения нескольких форм полевок.— Групповое поведение животных. Вторая Всесоюз. конференция по поведению животных. Тезисы докладов. М., «Наука», 1976в.

Вигоров Ю. Л., Большаков В. Н., Покровский А. В. Исследовательское и защитное поведение пяти видов полевок открытых и лесных биотопов.— Там же, 1976.

Вигоров Ю. Л., Большаков В. Н., Покровский А. В. Экспериментальное изучение исследовательского и эмоционального поведения четырех видов полевок.— Поведение млекопитающих. М., «Наука», 1977.

Вилкок Д. Психогенетика и эволюция поведения.— Актуальные проблемы генетики поведения. Л., «Наука», 1975.

Возрастная физиология. Руководство по физиологии. Л. «Наука», 1975.

Гладкина Т. С., Мейер М. Н., Мокеева Т. М. Особенности размножения и развития трех подвидов степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и их гибридизация.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966.

Дэвис Д. Е., Христиан Дж. Дж. Популяционная регуляция у млекопитающих.— Первый международный конгресс по млекопитающим, т. 1. М., ВИНИТИ, 1974.

Ердаков Л. Н., Шадрина В. И. Опыт количественного изучения территориально-исследовательского поведения животных.— Экология, 1976, № 6.

Крушинский Л. В., Астаурова Н. Б., Кузнецова Л. М., Очинская Е. И., Полетаева И. И., Романова Л. Г., Сотская М. Н. Роль генетических факторов в определении способности к экстраполяции у животных.— Актуальные проблемы генетики поведения. Л., «Наука», 1975.

Кулагин Д. А., Федоров В. К. Исследование эмоциональности у крыс линий Вистар и Крушинского — Молодкиной методом «открытого поля».— Генетика поведения. Л., «Наука», 1969.

Пайяр Ж. Применение физиологических показателей в психологии.— Экспериментальная психология, вып. 3. М., «Прогресс», 1970.

Покровский А. В. Экспериментальное изучение некоторых биологических циклов у полевок.— Всесоюзная конференция по сезонным биоритмам (фенологии) млекопитающих и птиц. Тезисы докладов. Л., 1976.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальные исследования сезонных изменений веса тела, роста и развития горных полевок (*Alticola*, *Clethrionomys*).— Acta Theriologica, 1969, vol. 14, N 2.

Покровский А. В., Гилева Э. А., Ищенко В. Г., Михалев М. В. Экспериментальное исследование памирской и арчевой полевок и их гибридов.— Экспериментальные исследования проблемы вида. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 86. Свердловск, 1973.

Соколов В. Н., Куликов В. Ф. Функция вибрисс некоторых грызунов.— Зоол. ж., 1976, т. 55, № 10.

Судаков К. В. Биологические мотивации. М., «Медицина», 1971.

Федоров В. К. Генетика высшей нервной деятельности.— Физиология высшей нервной деятельности (руководство по физиологии), ч. 2. М., «Наука», 1971.

Формозов А. Н. Спутник следопыта, вып. 35. М., Изд-во МОИП, 1952.

Формозов А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М., «Наука», 1976.

Шадрина В. И., Ердаков Л. Н. О количественном описании территориально-исследовательского поведения животных.— Групповое поведение животных. Вторая Всесоюз. конференция по поведению животных. Тезисы докладов. М., «Наука», 1976.

Шварц С. С., Покровский А. В., Овчинникова Н. А. Экспериментальное исследование принципа основателя.— Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Труды Ин-та биологии Урал. фил. СССР, вып. 51. Свердловск, 1966.

Шляпникова М. С. Сохранение сезонных изменений численности помета у нескольких поколений полевок при разведении в лабораторных условиях.— Экология, 1977, № 5.

Шовен Р. Поведение животных. М., «Мир», 1972.

Шубин И. Г. Влияние плотности популяции на размножение некоторых грызунов (Rodentia) в степной и полупустынной зонах Казахстана.—Териология, т. 2. Новосибирск, «Наука», 1974.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», 1966.

Abeelen J., Kroon P., Bekkers M. Mice selected for rearing behavior: some physiological variables.— Behav. Genet., 1973, vol. 3, N 1.

Becker G. Social rearing affets in the male and female rat on apfliation and autonomic reactivity in the open field.— Develop. Psychol., 1971, vol. 5, N 3.

Bell R., Miller C., Ordy J. Effects of population density and living space upon neuroanatomy, neurochemistry and behavior in the C 57 B 1/10 mouse.— J. comp. Physiol. Psychol., 1971, vol. 75, N 2.

Birke L., Archer J. Open-field behaviour of oestrous and dioestrous rats: evidence against and "emotionality" interpretation.— Anim. Behav., 1975, vol. 23, N 3.

Dickson A. Temporal course of open-field behavior in albino rats.— Percept. Mot. Skills, 1974, vol. 38, N 2.

Fentress J. Interrupted ongoing behaviour in two species of vole (*Microtus agrestis* and *Clethrionomys britannicus*), 1. Response as a function of preceding activity and the context of an apparently "irrelevant" motor pattern.— Anim. Behav., 1968a, vol. 16, N 1.

Fentress J. Interrupted ongoing behaviour in two species of vole (*Microtus agrestis* and *Clethrionomys britannicus*), 2. Extended analysis of motivational variables underlying fleeing and grooming behaviour.— Anim. Behav., 1968б, vol. 16, N 1.

Guillot A. Effects de la présense d'un ou de plusieurs congènères sur le comportement émotionnel de la souris.— Rev. comp. anim., 1973, vol. 7, N 2.

LaBarbara R., White J. Litter size variations and emotional reactivity in BALB/c mice.— J. Comp. Physiol. Psychol., 1971, vol. 75, N 2.

Lore R., Moyer R. Early feeding experience and food hoarding in rats.— Develop. Psychol., 1973, vol. 8, N 2.

Priestnall R. The effects of litter size and postweaning isolation of grouping on adult emotionality in C3H mice.— Develop. Psychobiol., 1973, vol. 6, N 3.

Shillito E. Exploratory behaviour in the short-tailed vole *Microtus agrestis*.— Behav., 1963, vol. 21, N 1—2.

Walsh R., Cummins R. The open-field test: a critical review.— Psyshol. Bull., 1976, vol. 83, N 3.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

С. Е. РЫБЦОВ

ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ПРИМЕНЕНИЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПЕСЦА

Цель настоящей работы — поиск и выделение размерных характеристик черепа песцов-сеголетков, закономерно меняющихся при максимальной и минимальной численности.

Выбор молодых песцов для исследования обусловлен тем, что в процессе промысла добывается в основном молодняк (Смирнов, 1964), поэтому часто сеголетки — наиболее полно представленная возрастная группа. Сеголетки также имеют преимущества перед более старшими животными, так как на них внешняя среда действует в течение более короткого промежутка времени. Характер данного воздействия поэтому несколько легче поддается оценке. Кроме того, имеются основания для предположения, что гипотетический механизм регуляции численности песцов достаточно отчетливо может проявить свое действие на сеголетках.

На основании некоторых теоретических работ можно утверждать, что численность популяции отражается на существенных характеристиках животных. Так, к настоящему времени накопилось большое количество работ, описывающих изменения генетической структуры популяции при различной ее численности и идейно связанных с гипотезами Читти (Chitty, 1958, 1960) и Кристиана (Christian, 1955, 1957) [1]. Особо отметим исследования, в которых изучали признаки-маркеры, определяющиеся множественными аллелями в единственном аутосомном локусе,— это разные типы трансферрина в сыворотках крови полевок *Microtus ochrogaster* и *Microtus pennsylvanicus* (Tamarin, Krebs, 1973; Myers, Krebs, 1974), гемоглобина и сывороточной эстеразы у домовых мышей (Myers, 1974).

[1] Обзоры современных теорий регуляции численности, а также изложение гипотез Читти и Кристиана с оценкой их места в этих теориях даются в работах Ф. Б. Чернявского (1975), Г. П. Краснощекова (1975), Л. З. Кайданова, С. С. Новикова (1975).

В этих работах, составляющих только небольшую часть возможного списка, показано, что при различной численности популяции наиболее распространены особи с вполне определенными типами маркеров, отличающимися при разной плотности. Параллельно выяснено, что такие наиболее типичные особи имеют различные важные характеристики: выживаемость, скорость созревания, степень участия в размножении, плодовитость, способность к миграциям.

В связи с этим не вызывают удивления случаи изменения величины животных одновременно с изменением их численности. Причем известны случаи как увеличения, так и уменьшения размеров животных при возрастании их численности. Торможение роста у домовой мыши при росте ее численности отмечено в работе Д. Е. Дэвиса и Дж. Дж. Христиана (1974). Напротив, как показали Майрс и Кребс, полевки *Microtus pennsylvanicus* быстрее растут при пике численности, поэтому на этой фазе животные крупнее среднего размера (Myers, Krebs, 1974). Экспериментальные данные позволили этим авторам объяснить колебания численности выселением животных определенного генетического состава. Увеличение средних размеров сеголетков красной полевки при пике численности было показано Т. В. Кошкиной (1967). Ф. Б. Чернявский (1975) оценивал повышение общего веса зверьков в период пика численности и уменьшение их веса при депрессии численности как явление, пока не получившее должного объяснения, но достоверно доказанное для леммингов и некоторых полевок (Kalela, 1962; Krebs, 1964; Семенов-Тян-Шанский, 1970). Можно утверждать, что изменения генофонда популяции и групп наиболее распространенных особей, наблюдающиеся при изменении численности, направлены на повышение жизнеспособности этой популяции. Более того, на основании экспериментальных данных, можно говорить о существовании гомеостатического механизма и «гомеостатических преобразованиях генетической структуры популяции» (Шварц, 1969). Сходные явления, по мнению Л. М. Шиляевой (1971, 1974а, б), наблюдаются у песцов европейского севера: песцы разных фаз численности имеют неодинаковую продолжительность роста, длину тела, кондилобазальную длину черепа, эпигенетику, различную продолжительность жизни. Л. М. Шиляева считает, что в зависимости от внешних условий в размножении участвует в основном только небольшая часть самок, рожденная при определенной фазе численности и достигшая известного возраста. Такое дифференцированное участие в воспроизводстве является одним из механизмов регуляции численности популяции. Даже если предположить, что регуляция численности зависит от механизма, «работающего» только в отдельные моменты времени, то и тогда, всего вероятнее, такими моментами будут состояния максимума и минимума численности. Роль именно этих, «крайних», состояний для включения механизмов

регуляции численности подчеркивается Г. А. Викторовым (1973, 1976).

Очевидно, условия разных лет, в частности, обеспеченность кормом в период интенсивного роста, обусловливают различия в темпе роста животного. Вместе с тем, характер питания и состав кормов определяют и направление изменений численности: обилие мышевидных грызунов приводит к нарастанию численности песца, а отсутствие их прямо или косвенно — к снижению численности. Следовательно, морфологические особенности черепа песцов могут рассматриваться как индикатор состояния популяции, более объективный в сравнении со сведениями о состоянии кормовой базы, получаемыми, как правило, по результатам опроса.

Нас интересует, какими особенностями будут обладать черепа при изменении численности животных. Из сказанного выше о механизмах регуляции численности и о влиянии пищи на морфологию животных имеет смысл для начала сравнить черепа при максимуме и минимуме численности. Просто из здравого смысла следует, что если при диаметрально противоположных состояниях численности популяции не найдено надежных различий в характеристиках черепа, то всего вероятнее, их не найти и при промежуточных значениях плотности популяций. Примечательно, что в сравнении с другими хищниками у песца наиболее значительны изменения численности (в пять — семь раз), если судить по заготовкам (Парамонов, 1929; Формозов, 1935, 1942, и др.). Это, а также важное промысловое значение песца в определенной степени повлияло на выбор его как объекта для изучения.

Для характеристики размерных особенностей песцов одновременно по ряду признаков был применен последовательный анализ в разработке Е. В. Гублера и А. А. Генкина (Генкин, Бодров, 1967; Гублер, 1970), который до сих пор использовался только для медицинской диагностики и профессионального отбора.

Достоинством этого анализа являются простота применения, высокая точность, возможность использования черепов, для которых нет результатов отдельных промеров из-за поломок части костей.

МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для последовательного анализа использовались результаты промеров 129 самок-сеголеток, добытых на Приобском Севере (главным образом на Ямале) в течение четырех промысловых сезонов — двух максимумов (1957—1958 и 1961—1962 гг.) и двух минимумов (1956—1957 и 1959—1960 гг.) численности. Применяются оценки численности популяции, полученные

В. С. Смирновым при помощи метода суммирующих таблиц (Смирнов, 1964). Численность песцов ямальской популяции, установленная методом суммирующих таблиц, была следующая:

Промысловый сезон (годы)	Численность, *экз.*
1955—1956	42900
1956—1957	35900
1957—1958	54900
1958—1959	34000
1959—1960	26100
1960—1961	37500
1961—1962	41700

Количество песцов-сеголетков, размеры черепов которых были изучены, следующее:

Промысловый сезон (годы)	Численность, *экз.*	Промысловый сезон (годы)	Численность, *экз.*
1955—1956	16*/35	1959—1960	40/39
1956—1957	18/18	1960—1961	127/166
1957—1958	53/81	1961—1962	18/53
1958—1959	7/14		

* В числителе — самки, в знаменателе — самцы.

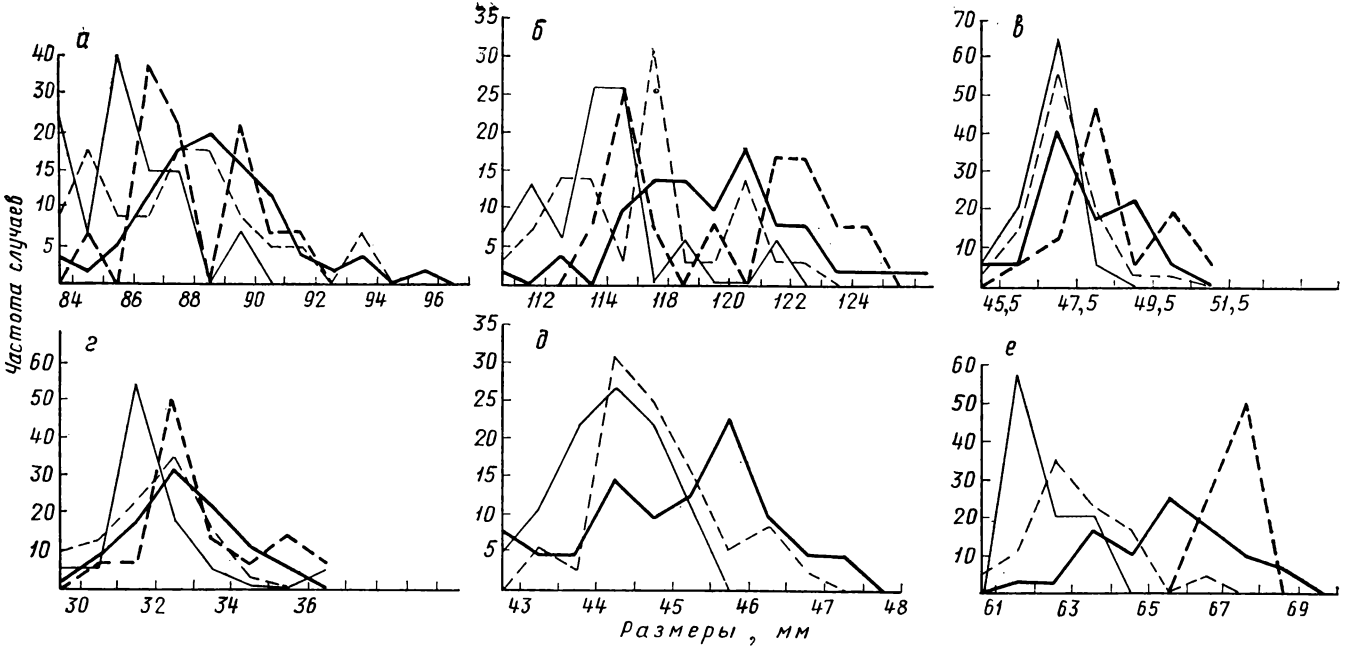
Черепа описывались следующими 14 промерами: 1 — кондилобазальная длина; 2 — мыщелко-подглазничная длина — от подглазничного отверстия до конца мыщелка соответствующей стороны (справа); 3 — длина лицевого отдела; 4 — межглазничная ширина; 5 — заглазничная ширина; 6 — скуловая ширина — между внешними краями наиболее удаленных от черепа частей скуловых дуг; 7 — максимальная ширина твердого неба; 8 — минимальная ширина между краями слуховых отверстий; 9 — расстояние между отверстиями евстахиевой трубы; 10 — длина мозгового отдела; 11 — максимальная ширина мозгового отдела; 12 — высота черепа в области барабанных камер; 13 — длина нижней челюстной кости от переднего края до углового отростка; 14 — высота нижней челюсти. Кости некоторых черепов были сломаны, и соответствующие промеры в этих случаях не могли быть сделаны.

Изучение размеров черепа песцов, добытых в сезоны максимума и минимума численности (соответственно 1957—1958 и 1959—1960 гг.), показало, что более значительные изменения размеров черепа наблюдаются у самцов, чем у самок. Однако исследование числа совпадений знаков изменений средних размеров черепа и численности популяции выявило тенденцию са-

мок более четко по сравнению с самцами отражать направления изменений численности.

Проводилось сравнение устойчивости изменений вариационных кривых песцов разного пола, добытых в фазы максимума и минимума численности. При этом были изображены вариационные кривые значений шести признаков самок, добытых при фазах максимума и минимума численности (см. рисунок). Уже говорилось о том, что при максимуме численности появляется большее количество животных с увеличенными размерами черепа. Об этом свидетельствует увеличенное число попаданий значений признаков в правые интервалы разбиений вариационного ряда, частое смещение положения модального класса вправо, в сторону более крупных величин (рассматривались сезоны 1957—1958 и 1959—1960 гг.). При сравнении других двух сезонов максимума и минимума численности оказалось, что отмеченные изменения повторились более четко у самок, чем у самцов. Эти закономерности были отчетливо видны при рассмотрении рисунка, поэтому подсчет показателей сходства не производился. Мы пришли к выводу, что морфология самок более стабильно передает сведения о фазе численности. Поэтому для последовательного анализа нами были использованы результаты промеров самок. Рассмотрим здесь основные идеи последовательного анализа.

Постановку задачи осуществляли следующим образом. Допустим, что имеется две группы черепов самок-сеголеток. Одна группа животных добыта в сезон максимума численности (1957—1958 гг.) — группа A, другая — минимума численности (1959—1960 гг.) — группа B. Надо определить, чем отличаются по морфологии черепа песцы группы A от песцов группы B, чтобы по найденным отличиям установить максимальную и минимальную численность песцов данного района в другие промысловые сезоны. Это же можно сформулировать иначе. Предположим, что взят новый череп песца, добытого при максимуме либо минимуме численности. По результатам промеров нужно установить, какова вероятность черепа принадлежать к группе A или к B? Зная это, можно с требуемой степенью уверенности отнести песца к группе максимума или минимума численности (либо прийти к неопределенному ответу). При этом возможны два вида ошибок: песец из группы A отнесен к группе B и наоборот. Предположим, что одинаково важно не ошибиться при определении как минимума, так и максимума численности. Это означает, что уровень значимости выбирается один и тот же как для группы A, так и для группы B, например, равный 0,05. Если вероятность данного черепа принадлежать к группе A меньше (либо равна) 0,05, то считается, что он не принадлежит к группе A, причем вывод делается с принятым уровнем значимости. Аналогично определяем принадлежность к группе B. Уровень значимости в группе A обозначается буквой α, в группе B — бук-



Вариационные кривые результатов измерений длины нижней челюсти (*а*), кондилобазальной длины черепа (*б*), высоты черепа в области барабанных камер (*в*), высоты нижней челюсти (*г*), максимальной ширины мозгового отдела (*д*) и скуловой ширины (*е*) у самок-сеголеток.

Жирными линиями обозначены кривые сезонов максимума (сплошной — 1957—1958, пунктирной — 1961—1962 гг.); тонкими линиями — сезонов минимума численности (сплошной — 1956—1957, пунктирной — 1959—1960 гг.)

вой β. Вероятность того, что данный череп по первому промеру принадлежит к группе A, обозначается P_A^1 к группе $B - P_B^1$. Цифра 1 означает, что вероятность получена при рассмотрении первого признака. Для того, чтобы череп по первому промеру не был отнесен к группе B, необходимо, чтобы $P_B^1 \leqslant \beta$ (например, меньше 0,05). С другой стороны, то, что череп не принадлежит к группе B, еще не означает, что он может быть отнесен к группе A. Необходимо, чтобы выполнялось неравенство $P_A^1 \geqslant 1-\alpha$. Итак, только при одновременном выполнении неравенств

$$P_B^1 \leqslant \beta,$$
$$P_A^1 \geqslant 1-\alpha \qquad (1)$$

делается вывод о том, что череп взят из группы A.

Для того, чтобы два неравенства системы (1) представить в виде одного, делаются следующие преобразования:

$$\frac{P_A^1}{1-\alpha} \geqslant 1 \quad \frac{P_B^1}{\beta} \leqslant 1,$$

откуда

$$\frac{P_A^1}{1-\alpha} \geqslant \frac{P_B^1}{\beta} \text{ или } \frac{\beta}{1-\alpha} \geqslant \frac{P_B^1}{P_A^1},$$

в окончательной форме

$$\frac{P_B^1}{P_A^1} \leqslant \frac{\beta}{1-\alpha}. \qquad (2)$$

Точно так же выводится условие принадлежности особи к группе B по результатам первого промера:

$$\frac{P_B^1}{P_A^1} \geqslant \frac{1-\beta}{\alpha}. \qquad (3)$$

Если не выполняются неравенства (1) и (2), особь нельзя отнести на основании промера ни к группе A, ни к группе B. Условие «неопределенного ответа» записывается в виде:

$$\frac{1-\beta}{\alpha} > \frac{P_B^1}{P_A^1} > \frac{\beta}{1-\alpha}. \qquad (4)$$

При выполнении условия (4) приходится брать второй признак и соответственно P_A^2 и P_B^2. Предположим, что второй промер не зависит от первого (или мало зависит). Тогда условие принадлежности особи к группе A одновременно по двум признакам согласно теореме перемножения вероятностей независимых событий запишется в виде:

$$\frac{P_B^1}{P_A^1} \cdot \frac{P_B^2}{P_A^2} \leqslant \frac{\beta}{1-\alpha}.$$

К группе B особь принадлежит в случае выполнения неравенства

$$\frac{P_B^1}{P_A^1}\cdot\frac{P_B^2}{P_A^2}\geqslant\frac{1-\beta}{\alpha}.$$

Если не выполняются ни то, ни другое условие, то особь не может быть по двум промерам отнесена ни к группе A, ни к группе B, необходимо использовать третий промер и т. д.

Для n-независимых промеров условие принятия гипотезы A записывается следующим образом:

$$\frac{P_B^1}{P_A^1}\cdot\frac{P_B^2}{P_A^2}\cdot\ldots\cdot\frac{P_B^n}{P_A^n}\leqslant\frac{\beta}{1-\alpha}, \tag{5}$$

условие принятия B:

$$\frac{P_B^1}{P_A^1}\cdot\frac{P_B^2}{P_A^2}\cdot\ldots\cdot\frac{P_B^n}{P_A^n}\geqslant\frac{1-\beta}{\alpha}. \tag{6}$$

Удобно перейти к логарифмической форме записи неравенств (5) и (6). Если $\alpha=\beta=0{,}05$, то правые части неравенств получают следующие значения:

$$\lg\frac{\beta}{1-\alpha}=-1{,}279,$$

$$\lg\frac{1-\beta}{\alpha}=1{,}279.$$

Отсюда гипотеза A принимается при выполнении неравенства

$$\lg\frac{P_B^1}{P_A^1}+\lg\frac{P_B^2}{P_A^2}+\ldots+\lg\frac{P_B^n}{P_A^n}\leqslant-1{,}279, \tag{7}$$

а гипотеза B — при выполнении условия

$$\lg\frac{P_B^1}{P_A^1}+\lg\frac{P_B^2}{P_A^2}+\ldots+\lg\frac{P_B^n}{P_A^n}\geqslant+1{,}279. \tag{8}$$

Если же значение суммы логарифмов находится между $-1{,}279$ и $+1{,}279$, то относить данный череп по n-промерам ни к группе A, ни к группе B нельзя.

Вероятности P_B^i, P_A^i, где i может принимать значения 1, 2, ..., n, находились следующим способом. Строились вариационные кривые i-того признака для группы A и B. Выделялись участки на числовой оси, которые имели наибольшее количество попаданий результатов промера для группы A, аналогично для группы B. Относительное количество попаданий в каждый такой интервал из группы A будет P_A^i, из группы B — P_B^i. Значения лога-

Таблица 1

Значения диагностических коэффициентов кондилобазальной длины черепа, скуловой ширины, высоты черепа в области барабанных камер и высоты нижней челюсти для самок-сеголеток

Интервалы разбиения	Число особей		Относительная частота показания		Значения $ДК=\lg\frac{P^i_B}{P^i_A}$
	A	*B*	P^i_A	P^i_B	
Кондилобазальная длина черепа					
<117	15	21	0,312	0,724	0,365
⩾117	33	8	0,688	0,276	—0,397
Сумма . .	48	29	1	1	—
Скуловая ширина					
<64	7	13	0,250	0,765	0,486
⩾64	21	4	0,750	0,235	—0,505
Сумма . .	28	17	1	1	—
Высота черепа в области барабанных камер					
<48,5	12	32	0,706	0,941	0,124
⩾48,5	5	2	0,294	0,059	—0,697
Сумма . .	17	34	1	1	—
Высота нижней челюсти					
<33	30	25	0,600	0,806	0,127
⩾33	20	6	0,400	0,194	—0,314
Сумма . .	50	31	1	1	—

рифмов отношений P^i_B к P^i_A для каждого интервала разбиения определяли «величины диагностических коэффициентов» (ДК) признаков (Генкин, Бодров, 1967; Гублер, 1970). В качестве «обучающих» групп животных, по результатам промеров которых находились значения ДК, были взяты песцы, добытые в 1957—1958 гг.— в годы максимальной численности (группа *A*) и в 1959—1960 гг.— в годы минимальной численности (группа *B*). Применимость найденных значений ДК определялась по размерам черепа песцов, отловленных в сезон максимальной (1961—1962 гг.) и минимальной (1956—1957 гг.) численности.

После анализа информативности промеров и степени их связанности четыре признака у самок были выбраны как информативные и малосвязанные: кондилобазальная длина черепа ($\chi^2=12{,}3$), скуловая ширина ($\chi^2=11{,}3$), высота черепа в области барабанных камер ($\chi^2=5{,}3$), высота нижней челюсти

($\chi^2=3{,}5$). Значения диагностических коэффициентов указанных признаков и способы их вычислений даны в табл. 1. Величины χ^2 находились на основании интервалов разбиений.

Каждому результату промера черепа соответствует свое значение ДК. Применение последовательного анализа состоит в следующем. У взятого черепа самки-сеголетки замеряется кондилобазальная длина. По результату измерения находится значение ДК, определяется выполнение одного из неравенств (7), (8). Если неравенства не выполняются, то снимается следующий по информативности промер (скуловая ширина), соответствующее значение ДК суммируется с первым значением и т. д. Процедура продолжается до выполнения одного из неравенств (7) (8) либо до окончания всего списка промеров. Последний случай соответствует неопределенному ответу.

Подсчеты показали, что определить принадлежность животных к группам по этим четырем промерам невозможно (сумма значений ДК не могла превысить положительного порога). Поэтому для последовательного анализа было взято еще три признака: длина лицевого отдела ($\chi^2=9{,}59$), нижней челюсти ($\chi^2=6$) и ширина между краями слуховых отверстий ($\chi^2=2{,}67$). Значения диагностических коэффициентов промеров черепа для самок-сеголеток для соответствующих интервалов разбиения следующие:

	Длина лицевого отдела черепа	Длина нижней челюсти	Ширина между краями слуховых отверстий
Интервалы разбиения . . .	$<75{,}5$ $\geqslant 75{,}5$	<86 $\geqslant 86$	<34 $\geqslant 34$
Значение ДК .	0,452 —0,255	0,489 —0,142	0,104 —0,258

Дополнительные признаки были информативны, но, к сожалению, некоторые промеры из получившегося списка оказались сильно связанными. Применение для них формул, рассчитанных на практически несвязанные промеры, приводит к некоторой погрешности. Однако при последовательном анализе эта погрешность, как правило, сохраняет точность, достаточную для практики (ср. Гублер, 1970). Результаты определения принадлежности черепов песцов ко вторым фазам максимума и минимума численности приводятся в табл. 2. Подчеркнем еще раз, что о каждом животном из описанных в табл. 2 мы знаем, на какой фазе численности оно было добыто, но эти сведения используются только для оценки правильности ответов. Значения ДК получены по результатам промеров песцов, добытых в другие сезоны. Песцы, добытые при максимуме численности, в случае правильного ответа должны принадлежать к группе *A*, а при минимуме численности — к группе *B*, в случае неправильного ответа — соответственно к группе *B* или *A*. Возможен также и неопределенный ответ. Прочерк в табл. 2 означает невозможность снятия промера. Замеры делались до тех пор, пока не ста-

Таблица 2

Результаты определения принадлежности самок-сеголеток, добытых в сезон минимума (1956—1957 гг.) и максимума (1961—1962 гг.) численности, к группам *A* и *B* по значениям диагностических коэффициентов

№ особи	№ промера							Группа
	1	6	12	14	3	13	8	
				1956—1957 гг.				
1	0,365	—	0,124	—	0,452	—	0,104	Не опр.
2	0,365	—	0,124	0,127	0,452	0,489		*B*
3	0,365	0,486	0,124	0,127	—0,255	—0,142	0,104	Не опр.
4	0,365	—	0,124	0,127	0,452	—0,142	0,104	То же
5	—	—	0,124	0,127	—	0,489	0,104	»
6	0,365	0,486	0,124	0,127	0,452			*B*
7	0,365	—	0,124	—0,314	0,452	—0,142	0,104	Не опр.
8	0,365	0,486	0,124	0,127	0,452			*B*
9	0,365	0,486	0,124	0,127	—0,255	0,489		*B*
10	0,365	0,486	1,124	0,127	0,452		—	*B*
11	—0,397	—	0,124	—0,314	—0,255	—0,142	—0,258	Не опр.
12	0,365	0,486	0,124	—	0,452	—		*B*
13	0,365	—	0,124	0,127	0,452	—	0,104	Не опр.
14	0,365	—	0,124	0,127	0,452	0,489	—	*B*
15	—	—	0,124	0,127	—	—	0,104	Не опр.
16	—0,397	—	0,124	0,127	—0,255	—0,142	0,104	То же
17	—	—	—	0,127	—	—	0,104	»
18	0,365	—	0,124	0,127	0,452	0,489		*B*
				1961—1962 гг.				
1	—	—	0,124	0,127	—0,255	—0,142	—0,258	Не опр.
2	0,365	0,486	0,124	0,127	—0,255	—0,142	0,104	То же
3	—	—	0,124	—	—	—	—0,258	»
4	—	—	0,124	—	0,452	—	0,104	»
5	—	—	0,124	—	—0,255	—	—0,258	»
6	0,365	—	0,124	0,127	0,452	—0,142	0,104	»
7	—	—	—	—0,314	—0,255	—0,142	—	»
8	—0,397	—0,505	—0,697					*A*
9	0,365	—0,505	0,124	0,127	0,452	—0,142	0,104	Не опр.
10	—0,397	—	—	0,127	—0,255	0,489	—	То же
11	—0,397	—	—0,697	—0,314				*A*
12	—0,397	—0,505	—	—0,314	—0,255			*A*
13	—	—	—0,697	0,127	—	—0,142	0,104	Не опр.
14	0,365	—	0,124	0,127	—0,255	—0,142	0,104	То же
15	—0,397	—	0,124	—0,314	—0,255	—0,142	0,104	»
16	—0,397	—	0,124	0,127	—0,255	—0,142	0,104	»
17	0,365	—	—0,697	0,127	—0,255	—0,142	0,104	»
18	—0,397	—	—0,697	—0,314				*A*

Примечание. Номер промера дается согласно номерам общего списка; не опр. — неопределенный ответ.

вился «диагноз» либо пока не исчерпывался список признаков. Неправильного определения принадлежности животного к группе *А* либо *В* не было. «Диагноз» был «поставлен» в четырех случаях для максимума численности и в восьми — для минимума, по-видимому, из-за лучшей сохранности черепов, добытых в сезон минимума численности. Практически все животные, промеры черепов которых даны в табл. 2, добыты в начале промысла, поэтому возраст песцов не влияет на вероятность их дифференцировки. Невысокая доля определенных черепов к их общему количеству свидетельствует о малой перспективности этого метода для постановки «диагноза» каждому отдельному экземпляру. Но такая задача в данном случае и не ставится. Тот факт, что «диагноз» во всех случаях был правильным, говорит о большой перспективности применения последовательного анализа для постановки «диагноза» всей группе черепов в целом, другими словами, для различения фаз максимума и минимума численности.

ЛИТЕРАТУРА

Викторов Г. А. Управление численностью насекомых.— Природа, 1973, № 11.

Викторов Г. А. Экология паразитов-энтомофагов. М., «Наука», 1976.

Генкин А. А., Бодров В. А. Применение одного статистического алгоритма разделения входных ситуаций на классы для определения профессиональной пригодности.— Вопросы психологии, 1967, № 1.

Гублер Е. В. Вычислительные методы распознавания патологических процессов. Л., «Медицина», 1970.

Дэвис Д. Е., Христиан Дж. Дж. Популяционная регуляция у млекопитающих.— Первый международный конгресс по млекопитающим, т. 1. М., ВИНИТИ, 1974.

Кайданов Л. З., Новиков С. Н. Поведение и микроэволюция позвоночных.— Зоология позвоночных. Проблемы теории эволюции, т. 7. М., ВИНИТИ, 1975.

Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности грызунов (на примере красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга).— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 6.

Краснощеков Г. П. Гипотеза эндокринной регуляции численности популяции.— Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, «Наука», 1975.

Парамонов А. А. Песец и песцовый промысел в СССР. Л., Изд-во АН СССР, 1929.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевок.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970, т. 75, вып. 2.

Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Предпосылки к их совершенствованию и оценке точности результатов учета. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 39. Свердловск, 1964.

Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М.— Л., КОИЗ, 1935.

Формозов А. Н. Изучение колебаний численности промысловых животных и организация «прогнозов урожая» в охотничьем хозяйстве СССР за период 1917—1942 гг.— Зоол. ж., 1942, т. 21, вып. 6.

Чернявский Ф. Б. Механизм регуляции численности лемминговых популяций.— Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, «Наука», 1975.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 65. Свердловск, 1969.

Шиляева Л. М. Структура популяции песца (*Alopex lagopus*) и роль различных генераций в динамике его численности.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 12.

Шиляева Л. М. Изменчивость некоторых морфологических признаков у разных генераций *Alopex lagopus* (Carnivora).— Первый международный конгресс по млекопитающим, т. 1. М., ВИНИТИ, 1974а.

Шиляева Л. М. Значение промысловых проб в изучении популяций.— Биологические проблемы Севера. VI симпозиум, вып. 1. Якутск, Изд-во Якутск. фил. СО АН СССР, 1974 б.

Chitty D. Self — regulation of numbers through changes in viability.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol. 1958, vol. 22.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory.— Canad. J. Zool., 1960, vol. 38, N 1.

Christian J. J. Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in populations of fixed size.— Amer. J. Physiol., 1955, vol. 182, N 2.

Christian J. J. A review of the endocrine responses in rats and mice to increasing populations size including delayed effects on offspring.— Naval. Med. Res. Inst. Lect. Rev., 1957, N 57.

Kalela O. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology.— Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, 1962, vol. 4, N 66.

Krebs Ch. J. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest territories, during 1959 — 1962.— Arcrtic. Inst. North Amer. Techn. pap., 1964, N 15.

Myers J. H. Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grizzly Island, California.— Ecology, 1974, vol. 55, N 4.

Myers J. H., Krebs Ch. J. Population cycles in rodents.— Sci. Amer., 1974, vol. 230, N 6.

Tamarin R. H., Krebs Ch. J. Selection at the transferrin locus in cropped role populations.— Heredity, 1973, vol. 30, N 1.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

С. Е. РЫБЦОВ, И. Е. БЕНЕНСОН

ПРИМЕНЕНИЕ РАССТОЯНИЯ МАХАЛАНОБИСА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СТЕПЕНИ РАЗЛИЧИЯ ГРУПП ПЕСЦОВ, ДОБЫТЫХ В ТЕЧЕНИЕ ДВУХ ЦИКЛОВ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Исследование морфологии песцов при различных фазах численности имеет определенное теоретическое и практическое значение. Изучались песцы ямальской популяции, добытые за семь промысловых сезонов. Численность популяции была определена В. С. Смирновым (1964) методом суммирующих таблиц. Изменения численности песцов в эти сезоны могут быть описаны двумя циклами. Величины этих изменений показаны С. Е. Рыбцовым (см. статью «Исследование возможностей применения...» в наст. сборнике).

Изучение признаков, взятых по отдельности, показало, что при переходе от фазы максимума к фазе минимума численности происходит уменьшение средних значений большей части промеров. Эти изменения достоверны и наблюдаются при обоих циклах численности. Средние значения промеров самцов при максимуме и минимуме численности в промысловые сезоны 1957—1958 и 1959—1960 гг. различаются между собой сильнее, чем соответствующие промеры самок. Тем не менее, изменения промеров самок более отчетливо связаны со всеми изменениями численности популяции. Этот вывод получен в результате сравнения количества совпадений знаков изменений средних значений признаков и численности популяции за соседние промысловые сезоны. Кроме того, изменения вариационных кривых оказались более устойчивыми у самок по сравнению с самцами (сравнивались животные, добытые в четыре сезона максимума и минимума численности). Для определения степени различий групп песцов, добытых в течение двух циклов численности популяции, были использованы следующие 10 основных промеров черепа: 1 — кондилобазальной длины; 2 — мыщелко-подглазничной длины — от подглазничного отверстия до конца мыщелка соответствующей стороны (справа); 3 — длины лицевого отдела;

4 — межглазничной ширины; 5 — скуловой ширины — между внешними краями наиболее удаленных от черепа частей скуловых дуг; 6 — максимальной ширины твердого неба; 7 — длины мозгового отдела; 8 — высоты черепа в области барабанных камер; 9 — длины нижней челюстной кости от переднего края до углового отростка; 10 — высоты нижней челюсти.

При невозможности снятия какого-либо промера из-за поломки части костей черепа соответствующий размер черепа принимался равным среднему для данной выборки значению.

Для сравнения различий всех исследуемых групп песцов применялись методы, использующие все указанные признаки одновременно. Такой анализ более полно учитывает имеющуюся информацию, чем сравнение по каждому из признаков по отдельности, так как используются не только значения каждого признака, но и их связанность.

Другими словами, требуется решить следующую задачу: по имеющимся выборкам из нескольких генеральных совокупностей оценить количественно различия между ними.

Наиболее изученным и часто применяемым показателем для оценки степени различия между двумя совокупностями, каждая из которых имеет многомерное нормальное распределение, является расстояние Махаланобиса D между векторами средних значений этих совокупностей.

Поясним, не прибегая, по возможности, к строгим математическим формулировкам, содержание этого показателя.

Расстояние Махаланобиса естественным образом возникает из употребляемого в теории информации понятия дивергенции. Дивергенция характеризует степень трудности различения двух совокупностей, описываемых распределениями с плотностями $f_2(x)$ и $f_2(x)$, используя при этом содержащуюся в каждой совокупности информацию о другой. Это неточное определение, но оно будет достаточно для понимания дальнейшего изложения.

Предположим, что две совокупности совпадают. Тогда в каждой из них содержится вся информация о другой, и дивергенция между ними равна нулю. Если совокупности различны, то дивергенция может принимать любые значения, в том числе быть бесконечной.

Чем больше в каждой совокупности содержится информации о другой, тем дивергенция между ними меньше.

Изучаемые объекты описываются несколькими метрическими признаками. Набор значений этих признаков для конкретного объекта может быть представлен как точка многомерного пространства, размерность которого равна числу рассматриваемых признаков. Обозначим это пространство как E^k, где k — число признаков.

Пусть плотность распределения двух совокупностей в пространстве E^k $f_2(x_1, \ldots, x_k)$ и $f_2(x_1, \ldots, x_k)$. В дальнейшем изложении мы будем следовать С. Кульбаку (1967). Обозначим дивер-

генцию между ними через I (1 : 2). Аналитическое выражение для J (1 : 2) следующее:

$$J(1:2)=\int_{Ek}(f_1(x_1,\ \ldots,\ x_k)-f_2(x_1,\ \ldots,\ x_k))\times$$

$$\times\log\frac{f_1(x_1,\ \ldots,\ x_k)}{f_2(x_1,\ \ldots,\ x_k)}\,dx_1dx_2\ \ldots\ dx_k. \qquad (1)$$

В случае нормально распределенных совокупностей плотность их распределения выражается через векторы средних

$$\bar{\mu}_1=\begin{pmatrix}M(X_1^1)\\ \cdot\ \cdot\ \cdot\\ M(X_k^1)\end{pmatrix}\ \text{и}\ \bar{\mu}_2=\begin{pmatrix}M(X_1^2)\\ \cdot\ \cdot\ \cdot\\ M(X_k^2)\end{pmatrix}$$

и ковариационные матрицы

$$\Sigma_i\begin{pmatrix}\operatorname{cov}(X_1^i,\ X_1^i),\ \operatorname{cov}(X_1^i,\ X_2^i),\ \ldots,\ \operatorname{cov}(X_1^i,\ X_k^i)\\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\ \cdot\\ \operatorname{cov}(X_k^i,\ X_1^i),\ \operatorname{cov}(X_k^i,\ X_2^i),\ \ldots,\ \operatorname{cov}(X_k^i,\ X_k^i)\end{pmatrix},$$

где $i=1,2$; $M(X)$ обозначает, как обычно, математическое ожидание случайной величины X; $\operatorname{cov}(X,Y)=M((X-M(X))(Y-M(Y)))$; $X_1^1,\ X_2^1,\ \ldots,\ X_k^1,\ X_1^2,\ \ldots,\ X_k^2$ — случайные величины, значения которых являются значениями первого, второго, ... k-го признака в первой и второй совокупности соответственно.

Дивергенция между двумя нормально распределенными совокупностями вычисляется через $\bar{\mu}_1$, $\bar{\mu}_2$, Σ_1, Σ_2 по следующей формуле:

$$J(1:2)=\frac{1}{2}\operatorname{tr}(\Sigma_1-\Sigma_2)(\Sigma_2^{-1}-\Sigma_1^{-1})+$$

$$+\frac{1}{2}\operatorname{tr}(\Sigma_1^{-1}+\Sigma_2^{-1})(\bar{\mu}_1-\bar{\mu}_2)(\bar{\mu}_1-\bar{\mu}_2)', \qquad (2)$$

где через $\operatorname{tr}A$ — след (treck) матрицы A — сумма элементов, стоящих на ее главной диагонали, A^{-1} — матрица, обратная матрице A; A' — полученная из матрицы A транспонированием.

Из формулы (2) видно, что в случае равенства векторов средних $\bar{\mu}_1=\bar{\mu}_2=\bar{\mu}$

$$J(1:2)=J(1:2;\ \Sigma)=\frac{1}{2}\operatorname{tr}(\Sigma_1-\Sigma_2)(\Sigma_2^{-1}-\Sigma_1^{-1}). \qquad (3)$$

В случае равенства ковариационных матриц $\Sigma_1=\Sigma_2=\Sigma$

$$J(1:2)=J(1:2;\ \mu)=\operatorname{tr}\Sigma^{-1}(\bar{\mu}_1-\bar{\mu}_2)(\bar{\mu}_1-\bar{\mu}_2)'=$$

$$=(\bar{\mu}_1-\bar{\mu}_2)\Sigma^{-1}(\bar{\mu}_1-\bar{\mu}_2). \qquad (4)$$

Выражение, стоящее в правой части равенства (4), обозначается D^2. Оно было впервые введено Махаланобисом (Maha-

lanobis, 1936) в качестве показателя сходства двух нормально распределенных совокупностей с одинаковыми ковариационными матрицами. В этом случае оно совпадает со значением дивергенции между ними.

Если ковариационные матрицы совокупностей различны, то расстоянию Махаланобиса соответствует второе слагаемое выражения (2) для дивергенции. В случае, когда J (1 : 2 μ) дает относительно небольшую часть общей дивергенции между совокупностями, D^2 также отражает, но уже, конечно, неполно различия между двумя распределениями.

Итак, алгоритм вычисления расстояния Махаланобиса может быть разбит на следующие этапы.

1. Проверка для всевозможных пар ковариационных матриц гипотезы об их равенстве.

2. Вычисление оценки D^2 между парами совокупностей с учетом того, что при различии ковариационных матриц двух совокупностей D^2 отражает не все различия между ними.

3. Проверка достоверности отличия полученных оценок D^2 от нуля.

Пункты 1 и 3 требуют заранее фиксировать уровень значимости, на котором мы будем проверять выполнение гипотез.

Различные критерии для проверки гипотезы о равенстве ковариационных матриц даны в работах Т. В. Андерсона (1962), С. Кульбака (1967), С. Р. Рао (1968).

Проверка гипотезы о равенстве векторов среднего значения двух нормально распределенных совокупностей при равенстве ковариационных матриц приведена С. Р. Рао (1968).

В случае $\Sigma_1 = \Sigma_2$ нуль-гипотеза H_0 состоит в том, что $\mu = \mu_2$, т. е. векторы средних равны.

Альтернативной гипотезой будет гипотеза $H_1: \bar{\mu}_1 \neq \bar{\mu}_2$. В этом случае величина $\frac{N_1+N_2-k-1}{k} \cdot \frac{N_1 \cdot N_2}{(N_1+N_2)(N_1+N_2-2)} \cdot D^2$ распределена по F-распределению Фишера с k и N_1+N_2-k-1 — степенями свободы.

Как уже отмечалось, расстояние Махаланобиса находит широкое применение в биологических исследованиях (Reyment, 1962; Blackith, Reyment, 1975). Достоинством этой меры является то, что D обладает всеми свойствами расстояния и, в частности, удовлетворяет неравенству треугольника. Это позволяет сравнивать оценки расстояния Махаланобиса между различными парами совокупностей и говорить, что одна из совокупностей находится «дальше» от другой. Кроме того, D учитывает взаимную корреляцию признаков. Можно показать, что чем сильнее некоторый признак зависит от других, тем меньшее влияние оказывает он на D. При достаточно полном описании объекта исследуемыми признаками расстояние Махаланобиса мало увеличивается при добавлении новых признаков.

Значения оценок расстояния Махаланобиса между векторами средних значений групп самцов и самок

№ сезона	Фаза численности						
	Предминимум	Минимум	Максимум	Предминимум	Минимум	Предмаксимум	Максимум
	1	2	3	4	5	6	7
Самцы							
1	—	4,6	3,7	11,0	6,7	2,5	2,1
2		—	3,4	12,8	1,5*	0,9*	2,4
3			—	4,8	2,8	2,6	2,5
4				—	11,9	11,7	8,1
5					—	1,9	3,2
6						—	0,9
7							—
Самки							
1	—	5,4	6,1	3,2*	4,2	1,5	4,8
2		—	9,5	7,1	1,5*	4,1	13,1
3			—	1,6*	5,4	2,6	2,5
4				—	4,1	1,2*	3,0*
5					—	2,3	9,3
6						—	3,5
7							—

* Значения D^2, не отличающиеся достоверно от нуля на 95%-ном уровне.

По значениям указанных 10 признаков черепа вычислялись попарные дивергенции и расстояния Махаланобиса между всеми выборками отдельно для самцов и самок (гипотеза о равенстве ковариационных матриц не проверялась ввиду недостаточного для такой проверки числа наблюдений). В таблице приводятся оценки D для групп самцов и самок, добытых в указанные в таблицах фазы численности. Большинство значений достоверно отличаются от нуля. Промысловые сезоны пронумерованы начиная с 1955—1956 по 1961—1962 г.

Анализ значений D^2, приведенных в таблице, показывает, что средние размеры черепов песцов, добытых в годы минимумов численности, различаются незначительно как для самцов, так и для самок. Средние размеры черепов особей, добытых в годы пика численности, также мало отличаются друг от друга, хотя различия их несколько больше, чем в годы минимума.

Значительно отличаются от других средние размеры черепов самцов, добытых в сезон 1958—1959 гг., в фазе предминимума. Размеры черепов самцов, добытых в другой сезон предминимума, отличаются заметно от средних размеров черепов самцов,

добытых в годы с низкой численностью, и не так явно от размеров черепов в годы высокой численности.

У самок четко выделяются различия между размерами в годы минимумов и максимумов численности.

В дальнейших исследованиях мы предполагаем дать объяснение этим закономерностям.

ЛИТЕРАТУРА

Андерсон Т. В. Введение в многомерный статистический анализ. М., «Наука», 1963.

Кульбак С. Теория информации и статистика. М., «Наука», 1967.

Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. М., «Наука», 1968.

Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Предпосылки к их совершенствованию и оценке точности результатов учета. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 39. Свердловск, 1964.

Blackith R. E., Reyment R. A. Multivariate morphometrics.— N. Y., "Acad. press," 1975.

Mahalanobis P. C. On the generalised distance in statistics.— Proc. Nat. Inst. Sci. India, 1936, vol. 12, p. 49—55.

Reyment R. A. Observations on liomogeneity of covariance matrices in paleontologie biometry.— Biometrics, 1962, vol. 18, N 1.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

Ю. Л. ВИГОРОВ

О ВОЗМОЖНОСТЯХ АНАЛИЗА НЕМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗНЫХ КОСТЕЙ ЧЕРЕПА

В исследованиях природных популяций достаточно часто применяются фенетические методы и изучается встречаемость мелких счетных и качественных признаков скелета и черепа человека и млекопитающих (Анучин, 1880; Berry, 1963, 1968; Berry, Searle, 1963, и др.). У некоторых дискретных вариаций («аномалий») скелета изучена их полигенная наследуемость, поэтому они используются как маркеры генотипического состава популяции (Gruneberg, 1955; Deol и др., 1957; Hilborn, 1974; Рычков, Мовсесян, 1972). Обычно ими пользуются по аналогии, не привлекая генетических методов, не проверяя сходство признаков в их генетической основе и не изучая наследуемость показателя в каждом данном случае. Поэтому обычно неизвестна доля морфозов, эмбриопатий, фенодевиантов, фенокопий и не предопределенных переключений в развитии каждого конкретного признака данного вида млекопитающих. Не исключается возможность того, что по распространенности некоторых дискретных фенотипов во времени и пространстве фактически выявляются не центры и пути распространения отдельных признаков и свойств (Яблоков, Познанин, 1975), а колебания и центры частот дисгармоний развития животных. Можно представить, что такие дисгармонии развития и эндокринные нарушения вызваны геохимическими особенностями местности, условиями развития эмбрионов в данном году. У песцов, например, неодинаковая скорость роста молодняка в разные фазы численности (Шиляева, 1974а), а также рождение от родителей, болевших «дикованием», может, вероятно, сказываться на проявлении некоторых эпигенетических вариантов черепа (Вигоров, Смирнов, 1976). У человека на частоте врожденных уродств сильно отражаются инфекционные или паразитарные заболевания матери в начале и конце беременности (Эфроимсон, 1968).

Из удобства чаще пользуются неметрическими признаками покровных костей черепа (Ищенко, 1971; Крылов, Яблоков, 1972; Ларина и др., 1973; Шиляева, 1974б; Reinwaldt, 1963,

Изменение частот встречаемости, асимметрии, вариабельности и половых различий в частотах неметрических признаков черепов песцов в разные фазы численности

Пол	Сторона черепа	№ признака и его градация																						
		1—1	1—3	2—1	2—2	2—3	3	4—1	4—3	5	6—1	6—2	7	8—3	8—5	9—1	9—2	10	11	12	15	16—2	17	18
Знак сдвига частот от пика к депрессии — А																								
Самцы	Левая			—		+	—					—						+	—					
	Правая					+	—						—									+		
Самки	Левая	—			—*		—									+			+					
	Правая																+							
Асимметрия признаков на сторонах черепа — Б (пик)																								
Самцы	Левая								+															
	Правая																			+				
Самки	Правая									+*														
Асимметрия признаков на сторонах черепа — Б (депрессия)																								
Самцы	Левая							+										+						
	Правая																		+					
Самки	Левая			+																				
	Правая											+*												
Половые различия по частотам признаков — В (пик)																								
Самцы	Левая						+								+	+								
	Правая		+												+		+							
Самки	Левая							+			+			+				+						+
	Правая																	+						
Половые различия по частотам признаков — В (депрессия)																								
Самцы	Правая														+						+	+		+*
Сдвиг изменчивости от пика к депрессии — Г																								
Самцы	Левая										—*													
	Правая			—				—																
Самки	Правая							—*																

Примечание. 1—12 — покровные, 15—18 — замещающие кости. (+) — увеличение, (—) — уменьшение встречаемости признаков. В таблицу не вошли признаки или градации, для которых не обнаружено различий частоты встречаемости. Звездочкой помечено приближение различий к уровню значимости $p=0,05$.

и др.). Сравнение их с признаками замещающих (хондральных) костей может, на наш взгляд, помочь понять природу этого типа изменчивости и «эпигенетического полиморфизма» (Вигоров, 1977).

Можно полагать, что степень плейотропности генов, отвечающих за развитие обеих групп костей, различна, потому сопряженность признаков у этих костей окажется неодинаковой. Различия в фенокритических стадиях развития могут повлиять на чувствительность признаков этих костей к колебаниям численности и определить неодинаковую их хронографическую изменчивость. Асимметрия признаков, вероятно, проявляется чаще у парных костей с более поздней эмбриональной закладкой.

Чтобы проверить эти предположения, мы сравнивали у двух видов млекопитающих встречаемость, асимметрию, половые различия и сопряженность неметрических признаков покровной и замещающей групп костей.

Черепа сеголетков песцов (202 экз.) из музея Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, добытых на п-ве Ямал в промысловые сезоны высокой (1957—1958 гг.) и низкой (1959—1960 гг.) численности, сравнивали по 18 (с градациями 30) счетным и альтернативным признакам (Вигоров, Смирнов, 1976; Рыбцов, Вигоров, 1976). На костях покровного происхождения (накладных) использовали следующие признаки (в скобках — градации признака): 1) отверстия (1—3) на слезной кости; 2) небольшие отверстия (1—3) на чешуйчатой кости у основания скулового отростка височной кости; 3) небольшое отверстие на скуловом отростке височной кости снаружи; 4) отверстия (1—3) на верхнечелюстной кости выше и ростральное подглазничного отверстия (ниже места стыка предчелюстной и лобной костей); 5) наличие контакта между носовым отростком предчелюстной с носовым отростком лобной кости; 6) поры (1—2) на носовой кости; 7) дополнительная косточка между теменной и лобной костями (на месте лобного родничка); 8) отверстия (1—5) на небной кости; 9) вставочные косточки или отверстия на крыловидной кости; 10) отверстие в чешуе затылочной кости; 11) отверстие на нижнечелюстной кости под 3-м предкоренным зубом (подбородочное отверстие); 12) вставочная косточка между отростками носовой и лобной кости; 13) заостренный (или тупой) верхний конец скуловой кости. 14) заостренный (или тупой) нижний конец скуловой кости. Из признаков замещающих костей или контактирующих с замещающими костями использованы: 15) внутриглазничные (1—3) отверстия; 16) отсутствие овального отверстия или канала (Canalis alaris) между передним крыловидным отверстием и овальным отверстием; 17) небольшое отверстие на головке сочленовного отростка нижней челюсти; 18) отверстие в мыщелочной ямке сразу под затылочным мыщелком.

Частоты признаков на одинаковой стороне черепа песцов из разных фаз численности или разного пола, а также на разных сторонах черепа в одинаковую фазу численности сравнивали, оценивая достоверность разности долей (Плохинский, 1970). Различия считали значимыми при $p<0{,}05$. Изменчивость признаков, имеющих градации, сравнивали при помощи F — критерия Фишера.

На таблице видно, что встречаемость признаков, асимметрия и половые различия песцов по частотам признаков зависели от фаз численности. В таблицу не включены те признаки, для которых не обнаружено достоверных изменений или различий в частотах встречаемости. От пика к депрессии численности песцов встречаемость признаков покровных костей в шести случаях уменьшилась, в пяти — увеличилась, в четырех — проявилась, а в трех — исчезла асимметрия встречаемости признаков. При этом у восьми признаков исчезли, а у одного — сохранились достоверные половые различия в их встречаемости. Изменчивость признаков с градациями к депрессии численности в четырех случаях из шести уменьшилась.

В то же время главные изменения частот признаков замещающих костей черепа проявились так: в двух случаях половые различия появились, в одном — исчезли, а в одном — сохранились.

Считается, что неметрические вариации (аномалии) черепа человека или, например, мыши не коррелируют друг с другом (Рычков, Мовсесян, 1972; Truslove, 1961). Отмечалась зависимость между числом подглазничных и решетчатых отверстий черепа человека, т. е. корреляция между признаками покровных и хондральных костей (Riesenfeld, 1956). При возникновении морфозов и фенокопий у генетически не связанных, но совпадающих по стадиям эмбриогенеза костей связанность признаков может оказаться более высокой, чем у костей разного происхождения.

На черепах самцов песцов, добытых преимущественно в годы пика численности, мы изучили корреляции неметрических признаков (тетрахорический показатель связи; Плохинский, 1970) в 17 сочетаниях, как для покровных, так и для хондральных (сочетания признаков 16—18, 16—17, 17—18) костей. Показатели связи оказались несущественными ($r_{++}<0{,}15$). Выравнивание состава популяции под действием популяционных волн, стабилизирующего и возрастного отбора может усилить корреляционную связь между неметрическими признаками костей с однотипной эмбриональной закладкой, например, у костей хрящевого черепа. К такому же результату, вероятно, приведет действие фактора (например, эпизоотии), влияющего на численность популяции и ход развития составляющих ее особей. Поэтому в годы депрессии численности связанность неметрических признаков, особенно в каждой из двух групп костей, мо-

жет увеличиться. Для проверки этого предположения нужно изучить связанность частот признаков большого числа хондральных и накладных костей.

На литературном материале мы сопоставили хронографические изменения частот признаков этих костей. По данным Берри и Якобсона (Berry, Jakobson, 1975, табл. III), вычислили нормированные относительно среднего квадратичного отклонения (см. статью Ю. Л. Вигорова «Перспективы...» в наст. сборнике) скорости годичных сдвигов частот неметрических признаков черепа домовой мыши от весны к весне и от осени к осени. Среднее квадратичное отклонение считали по шести-восьми значениям признака (осенью и весной отдельно) в течение последовательных лет. По распределениям (критерий χ^2) и по средним значениям скорости положительных ($n=54$) и отрицательных ($n=54$) изменений признаков покровных костей (номера признаков в обозначении Берри и Якобсона 1—3, 6—10, 16, 18—19) не отличались от скоростей ($n=28$ и 32) изменения частот признаков замещающих костей (*NN* 11—15, 17). У покровных костей средняя скорость увеличения частоты встречаемости признака от года к году составляла $1{,}02\pm0{,}11$, скорость уменьшения — $1{,}06\pm0{,}12$ *сигм/год*. Для хондральных костей средние скорости соответственно равнялись $0{,}90\pm0{,}15$ и $1{,}16\pm0{,}16$ *сигм/год*. Изменчивость скоростей увеличения частот была немного меньше, чем скоростей уменьшения частот, но у покровных и хондральных костей почти одинаковой.

Таким образом, нам не удалось установить различий в хронографической изменчивости покровных и замещающих костей черепа мыши и в сопряженности признаков черепа песца. Однако зависимость признаков этих костей от фаз численности была разной (см. таблицу). Поэтому можно полагать, что дальнейшее подробное изучение изменчивости, связанности и наследуемости признаков обеих групп костей у животных смежных генераций и разных фаз численности поможет понять природу неметрических вариаций черепа.

Считается (Berry, 1963), что многие из «эпигенетических» вариантов скелета не отражают непосредственно генетических различий, а отражают различия в развитии и определяются критическими размерами в определенную стадию развития. Поэтому распространенность вариантов может зависеть даже от питания матери (Berry, 1963). Хотя величина тела животных обычно не связана с наличием «эпигенетических» вариаций скелета (Berry, Searle, 1963), эта гипотеза указывает на возможную роль гормональной регуляции роста костей в проявлении неметрических вариантов. На это же указывают случаи возникновения вторичного темечка и новообразования костной ткани в черепе землероек в ходе циклических сезонных изменений размеров черепа и расхождения швов Sut. lambdoides и Sut. sagittalis (Pucek, 1961). Если чувствительность покровных и хондраль-

ных костей к соматотропному гормону неодинакова, изучение неметрических вариантов черепа при избытке гормона роста в случае экспериментальной и клинических акро- и спланхномегалий может способствовать новому пониманию природы этого типа изменчивости. Такой же раздельный анализ неметрической изменчивости покровных и хондральных костей интересен при экспериментальном введении тироксина, который влияет на окостенение скелета (Эскин, 1975). По этой же причине следует изучить связь между частотой эпигенетических вариантов черепа и состоянием щитовидной железы у животных из природных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

Анучин Д. Н. О некоторых аномалиях человеческого черепа и преимущественно об их распространении по расам.— Изв. Импер. о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, 1880, т. 38, вып. 3.

Вигоров Ю. Л. О неметрической изменчивости покровных и замещающих костей черепа.— Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск, 1977 (Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР).

Вигоров Ю. Л., Смирнов В. С. Изменение неметрических вариаций черепа песцов в связи с колебаниями численности популяции.— Биологические проблемы Севера. VII Симпозиум. Зоология (тезисы докладов). Петрозаводск, 1976.

Ищенко В. Г. Об использовании морфологического полиморфизма в популяционной экологии млекопитающих.— Экология, 1971, № 5.

Крылов Д. Г., Яблоков А. В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*).— Зоол. ж., 1972, т. 51, вып. 4.

Ларина Н. И., Лапшов В. А., Полегаев С. Н. К изучению морфологической изменчивости надвида *Microtus arvalis* Pall.— Физиологическая и популяционная экология животных, вып. 1. Изд-во Саратов. ун-та, 1973.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.

Рыбцов С. Е., Вигоров Ю. Л. Особенности черепа песцов на пике и минимуме численности.— Фауна, морфология и изменчивость животных. Информ. материалы зоол. музея Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976.

Рычков Ю. Г., Мовсесян А. А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения.— Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. Труды МОИП, т. 43. М., «Наука», 1972.

Шиляева Л. М. Изменчивость некоторых морфологических признаков у разных генераций *Alopex lagopus* L. (Carnivora).— Первый международный конгресс по млекопитающим, т. 2. М., ВИНИТИ, 1974а.

Шиляева Л. М. К вопросу о популяционной структуре материкового песца.— Экология, 1974б, № 1.

Эскин И. А. Основы физиологии эндокринных желез. М., «Высшая школа», 1975.

Эфроимсон В. Н. Введение в медицинскую генетику. М., «Медицина», 1968.

Яблоков А. В., Познанин Л. П. Основы современного этапа развития эволюционной теории.— Зоология позвоночных, т. 7. Итоги науки и техники ВИНИТИ АН СССР. М., 1975.

Berry R. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*.— Genet. Res., 1963, vol. 4, N 2.

Berry R. The biology of non-metrical variation in mice and men. The skeletal biology of earlier human populations. London, "Pergamon", 1968, p. 103—133.

Berry R., Jakobson M. Ecological genetics of an island population of the house mouse (*Mus musculus*).— J. Zool. Lond., 1975, vol. 175, p. 523—540.

Berry R., Searle A. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton.— Proc. Zool. Soc. Lond., 1963, vol. 140, N 4.

Deol M., Grûneberg H., Searle A., Truslove G. Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strains of mice.— J. Morphol., 1957, vol. 100, p. 345—376.

Gruneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants. J. Genet., 1955, vol. 53, p. 515—535.

Hilborn R. Inheritance of skeletal polymorphism in *Microtus californicus*.— Heredity, 1974, vol. 33, N 1.

Pucek Z. Kostki szwowe Worma (Ossicula wormiana) w czaszce niektorych ssaków.— Przegl. zool., 1961, vol. 5.

Reinwaldt E. Über einige Anomalien im Gebiss des Rotfuches, *Vulpes vulpes vulpes Linné*.— Arkiv zool., 1963, vol. 15, N 4.

Riesenfeld A. Multiple infraorbital, ethmoidal, and mental foramina in the races of man.— Amer. J. Phys. Anthropol., 1956, vol. 14, N 1.

Truslove G. Genetical studies on the skeleton of the mouse, 30. A research for correlations between some minor variants.— Genet. Res., 1961, vol. 2, 431.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

Н. Б. ДУБРАВИНА

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОБЪЕМА МОЗГОВОЙ КОРОБКИ ДЛЯ ОЦЕНКИ ВЕСА МОЗГА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Головной мозг позвоночных — высший координирующий центр, объединяющий и регулирующий проявления жизнедеятельности и опосредующий взаимосвязи организма со средой. Он является одним из важнейших объектов прогрессивной эволюции, выступая как показатель интеллектуального уровня у человека или «биологического интеллекта» у животных (Dubois, 1898; Рогинский, 1933; Матвеев, 1960; Шмальгаузен, 1947; Ierison, 1973; Никитенко, 1969, и др.). Работы ряда исследователей (Полянская, Овчинникова, 1973; Sachez, Staffeldt, 1974) показали, что мозг — это также орган, задающий скорость роста всем другим тканям и вынуждающим их расти в соответствующем темпе.

Поскольку величина и структура мозга изменяются в связи с образом жизни животных и условиями их существования (Матвеев, 1960; Pilleri, Busnel, 1969; Баймуратов, 1973; Patel и др., 1973; Розенцвейг и др., 1975, и др.), нам кажется особенно важным дальнейшее изучение этих изменений для того, чтобы судить о глубине внутривидовых преобразований животных в разных условиях среды.

Первую часть своей работы мы посвятили поискам способа оценки веса мозга млекопитающих по объему черепа.

Косвенно об объеме мозга млекопитающих судят по объему полости мозгового черепа, наполняя его через затылочное отверстие дробинками, зернами пшена или водой (Астанин, 1960; Бунак, 1936; Bonin, 1934; Dubous, 1930). Чтобы выбрать материал, равномерно заполняющий полость и более простой и удобный в обращении, мы исследовали различные вещества: шесть видов крупы, три номера дроби, воду и песок. Песок промывали и просеивали через сито с диаметром ячеек 0,5 *мм*.

Объем мозгового черепа находили путем вычисления разницы между объемами пустых черепов и наполненных веществом. Перед наполнением черепа, мелкие отверстия в нем зама-

Таблица 1

Коэффициент вариации веса различных веществ, наполняющих полость черепной коробки, %

Материал	Белка			Соболь		Бобр		Среднее
	juv	ad	subad	juv	ad	juv	ad	
Пшено	0,96	0,67	0,43	0,53	0,58	1,69	1,79	0,89
Манная крупа	0,59	0,70	0,79	0,69	0,68	0,33	0,87	0,66
Рис	—	—	—	1,10	1,03	0,85	1,08	1,01
Крупа артек	0,94	0,96	0,80	1,15	0,73	0,83	0,92	0,90
Саго	—	—	—	0,80	0,90	1,53	0,73	0,99
Перловая крупа	—	—	—	0,54	0,61	0,96	0,94	0,76
Дробь:								
№ 9	0,59	0,75	1,27	0,45	0,39	—	0,69	0,69
№ 12	0,75	0,81	—	0,36	0,50	—	0,41	0,57
№ 3	1,08	1,09	0,98	0,62	0,71	—	0,87	0,89
Вода	5,80	6,50	5,40	2,00	2,20	—	0,79	3,78
Песок	0,42	0,55	0,66	1,00	1,00	0,97	0,67	0,75

зывались пластилином или замазкой. Заполнялись черепа следующим образом. Материал засыпался через затылочное отверстие, которое затем закрывали пальцем, вещество утрамбовывали путем встряхивания черепа и легкого постукивания по нему пальцами. Подсыпали и утрамбовывали вещество до тех пор, пока подушечкой пальца не начинали чувствовать явное сопротивление вещества. При такой утрамбовке сыпучий материал максимально заполняет черепную коробку, проникая в мельчайшие ее изгибы, вследствие чего многократные взвешивания одного черепа становятся наиболее стабильными. Без тщательного встряхивания повторные взвешивания заметно варьируют, и, естественно, такие данные менее пригодны.

В табл. 1 приведены коэффициенты вариации веса испытываемых веществ, вместившихся в черепную коробку при многократном (20—30 раз) наполнении. В литературе (Астанин, 1960) есть рекомендации использовать для измерения объема мозговой коробки воду путем наполнения ею черепа по каплям из бюретки. Это быстрый и простой способ, однако, как видно из табл. 1, он дает наибольший коэффициент вариации измерений (почти 4%). Кроме того, много времени уходит на герметизацию черепа.

Коэффициенты вариации веса дроби, заполняющей череп, относительно невелики, особенно при использовании дроби высоких номеров (№ 9 диаметром 3 *мм* и № 12 диаметром 2 *мм*). Однако дробь своей тяжестью приводит к поломке хрупких черепов молодых животных. К тому же она не очень удобна в работе: труднее захватывается, требует больше времени в сравнении с другими сыпучими материалами. Из круп разных сортов

меньше всего варьирует наиболее мелкая из них — манная.

Коэффициент вариации веса песка (0,75%) несколько выше, чем манной крупы (0,66%). Однако песок не является пищевым продуктом; его можно прокаливать в случае повышенной влажности воздуха. Поэтому для измерений объема мозговой коробки мы выбрали песок.

Следующим этапом нашей работы было нахождение переводного коэффициента от объема к весу мозга. По существу сам объем мозговой полости, мозга и песка, заполнившего полость, не представляет прямого интереса. Мозг и песок (или другой сыпучий материал) занимают один и тот же объем, и вес песка и мозга различаются лишь постольку, поскольку у них разный удельный вес. Казалось бы, для получения веса мозга, занимавшего объем полости, достаточно разделить полученный вес песка на его удельный вес и умножить на удельный вес мозга. Однако можно заполнить объем полости с разной плотностью в зависимости от степени уплотнения при засыпке. Плотность определится не только величиной приложенного усилия, но и внутренней конфигурацией мозговой полости, формой и величиной имеющихся там углублений. Удельный вес песка, лежащего в полости, остается неизвестным. Поэтому правильнее вес песка переводить прямо в вес мозга, извлеченного из полости. Вес мозга мы определяли путем взвешивания головы зверя с мозгом и после его полного удаления. Переводной коэффициент (вес песка/вес мозга) для белки и ондатры равен 0,63, а для бобра — 0,61.

Из черепа животного, который предназначен для коллекции или для краниометрических исследований, не повреждая крышу черепа, мозг можно извлечь только по частям крючком через затылочное отверстие. Коэффициент вариации веса мозга, взвешиваемого по частям, выше коэффициента вариации веса мозга, полученного через вес песка (этот способ дает более точные результаты), он следующий:

Мозг	Ондатра	Бобр	Белка
Извлеченный по частям . .	6,53	9,5	11,5
Выведенный из объема черепа	4,96	6,51	6,76

Высокая корреляция между весом мозга, полученным путем прямого взвешивания и с помощью сыпучих материалов ($r=+0{,}98$) дает право надежно пользоваться значениями веса, полученными путем косвенного измерения.

Выявим закономерности изменения веса мозга млекопитающих на разных фазах динамики их численности (на примере песца *Alopex lagopus* L.) и в различных географических районах их обитания (на примере лесной куницы *Martes martes uralensis Kusnetzov*). Изучено 408 животных: 131 песец, добытый на пике

Таблица 2

Интерьерные показатели песцов на разных фазах численности

Половозрастная группа	Вес тела	Вес мозга	Индекс			
			сердца	печени	почек	мозга
Год подъема численности (1957—1958 гг.)						
♂ juv	2785±86,25* / 54	47,51±0,74 / 17	1,31±0,04 / 54	3,89±0,14 / 54	0,41±0,02 / 54	1,68±0,10 / 17
♀ juv	2486±66,05 / 37	45,78±0,80 / 10	1,20±0,03 / 37	3,74±0,14 / 36	0,39±0,01 / 37	1,86±0,11 / 10
Год спада численности (1959—1960 гг.)						
♂ juv	2195±94,19 / 22	45,08±0,49 / 22	1,53±0,11 / 22	4,86±0,32 / 22	0,41±0,02 / 22	2,14±0,11 / 22
♀ juv	1988±98,18 / 18	43,85±0,62 / 18	1,45±0,06 / 18	4,57±0,50 / 18	0,38±0,02 / 18	2,30±0,14 / 18
♂ ad	2437±163,66 / 6	48,21±1,26 / 6	1,38±0,09 / 6	3,81±0,46 / 6	0,40±0,02 / 6	2,02±0,14 / 6
♀ ad	2121±62,70 / 10	42,75±0,78 / 10	1,41±0,04 / 10	3,50±0,26 / 10	0,37±0,02 / 10	2,03±0,07 / 10

* В числителе — $\bar{x}$, в знаменателе — количество песцов n.

(промысловый сезон 1957—1958 гг.) и минимуме (1959—1960 гг.) численности (сборы В. С. Смирнова); куницы, отловленные в юго-западных предгорьях Урала и в Зауралье Свердловской области в 1967—1970 гг. при спаде численности. Определение веса мозга проводилось по приведенной выше схеме.

Абсолютный вес мозга песцов на минимуме их численности (43,8 *г* у самок и 45,8 *г* у самцов) был достоверно ниже, чем в период наивысшей численности (45,1 *г* и 47,5 *г* соответственно). Из работ В. С. Смирнова (1967) и Л. М. Шиляевой (1974) известно, что в годы минимальной численности, связанной с бескормицей и «дикованием», песцы были также и более мелкие по размерам тела. На обеих фазах численности обнаружены одинаковые отличия в весе мозга и тела у самцов и самок, у сеголетков и взрослых (табл. 2).

Связь веса мозга с весом тела обнаруживается лишь на уровне средних величин. Внутри однородных половозрастных групп она затушевывается из-за сильного варьирования веса тела при малой изменчивости веса мозга. Вес мозга изменяется синхронно с весом тела. Одним из факторов может являться обилие корма в пик численности. По данным Л. М. Шиляевой (1974), животные в это время быстрее росли, развивались и достигли более крупных размеров. У быстро растущих особей более крупными оказываются и внутренние органы (см. табл. 2). По индексу почек эти песцы оказались равны более мелким животным на спаде численности, поэтому можно думать, что и уровень метаболизма песцов на фазе подъема численности более высокий.

Достоверных отличий по изменчивости веса мозга на разных фазах численности песца мы не обнаружили.

Если допустить, что меньший вес тела в год спада численности песцов есть результат плохой упитанности, то на весе мозга такое недоедание или даже голодание не могло сказаться. Обнаруженное уменьшение веса мозга указывает на уменьшение общих размеров животных, а не только упитанности. Это явление интересно было бы подтвердить дополнительными исследованиями на разных фазах численности песца и других видов. Тогда можно будет конкретно судить о глубине хронографических изменений у млекопитающих на разных фазах динамики численности.

У лесных куниц мы обнаружили географические различия в весе мозга. Так, у куниц юго-западного Предуралья более мелких, чем зауральские куницы, даже абсолютный вес мозга оказался больше, чем в Зауралье (табл. 3). Обычно вес мозга находится в прямой (хотя и не пропорциональной) связи с весом тела. Нарушение типичной корреляции между весом тела и мозга указывает на генетическое отличие сравниваемых групп животных (Шварц, 1961). Эти отличия проявляются, вероятно, в разной скорости роста и развития куниц. Известно, что в Предуралье, в местах обитания куницы, наблюдаются частые дожди,

Таблица 3

Отличие куниц разных районов Свердловской области по абсолютному весу мозга и его вариабельности

Район	Самки		Самцы	
	взрослые	молодые	взрослые	молодые
	Абсолютный вес			
Предуралье	17,47±0,26 (40)*	18,66±0,41 (23)	20,27±0,20 (33)	21,64±0,22 (28)
Зауралье	15,97±0,60 (8)	17,59±0,60 (4)	20,43±0,56 (11)	20,04±0,55 (10)
	Коэффициент вариации			
Предуралье	9,28	10,33	5,49	5,18
Зауралье	9,88	5,94	8,74	8,24

* В скобках — количество особей.

туманы, резкие перепады температуры, что должно вызывать перерывы в кормлении животных. Мы предполагаем также, что популяция куницы испытывает здесь значительную промысловую нагрузку. В таких условиях большими преимуществами в борьбе за существование обладают, по-видимому, животные более мелкие, с ускоренным развитием и половым созреванием, быстро восстанавливающие численность. Меньшие по относительной величине длина лицевого отдела, зубного ряда и скуловая ширина свидетельствуют об ускоренном росте (Леви, 1954; Шварц, 1961) куниц юго-западного Предуралья в сравнении с зауральскими (табл. 4). Высокие индексы почек, печени и ки-

Таблица 4

Достоверность отличий *t* предуральских куниц от зауральских

Показатель	Самцы		Самки	
	взрослые	молодые	взрослые	молодые
Кондилобазальная длина черепа	—1,66	—3,44	—2,51	—1,61
Длина тела	—1,78	—3,12	—2,66	—1,19
Вес тела	—3,10	—2,67	—3,03	—0,93
Индекс:				
скуловой ширины	—2,80	—2,60	—0,20	—0,10
длины лицевого отдела	—3,80	—2,60	—2,30	—1,40
длины зубного ряда	—5,40	—3,30	—2,50	—2,50
печени	+0,70	—0,30	+3,20	+0,20
почки	+4,30	+2,20	+1,80	+1,70
длины кишечника	+1,40	+2,00	+3,10	+1,30

шечника указывают на повышенный уровень обмена предуральских куниц, что находит отражение в абсолютной величине мозга.

Характер изменений веса мозга одинаков у куниц обоих районов. Повсюду у самцов мозг крупнее, и с возрастом абсолютный вес его снижается. По-видимому, происходит элиминация особей с крупным мозгом (возможно, под действием промысла).

Самостоятельным приспособительным признаком популяции является и диапазон изменчивости (Шварц, 1961). Существенные различия по изменчивости веса мозга оказались у взрослых самцов куниц. В Зауралье коэффициенты вариации веса мозга (8,71%) и абсолютного веса сердца (31,5%) оказались выше, чем в Предуралье (5,49 и 16,8% соответственно). Высокую изменчивость органов в Зауралье мы связываем с разнообразием мест обитания уральских куниц: от старых болотистых урманов Притоболья до осветленных смешанных и сосновых лесов Ирбитского и Камышловского районов области. Для предуральских куниц по сравнению с зауральскими характерны половые отличия в изменчивости веса мозга. У самок вариабельность веса мозга выше (10,33% у молодых и 9,28% у взрослых), чем у самцов (5,18 и 5,49% соответственно). Это может быть объяснено разной реакцией самок и самцов на изменение факторов среды в условиях юго-запада области.

Таким образом, вес мозга куниц, заселяющих различные районы Свердловской области, существенно отличается по абсолютному весу и изменчивости. Это указывает на биологическое своеобразие исследуемых групп куниц, определяемое воздействием внешней среды, и, вероятно, генотипическим своеобразием. С другой стороны известно, что особи с более крупным мозгом могут отличаться по особенностям поведения (Полякова, 1956; Chase, 1973; Randt, Derbey, 1973; Fuller, Herman, 1974; Gonsiorek, 1974; Packard, Wainwright, 1974, и др.), а также по продолжительности жизни (Комфорт, 1967). Поэтому выявление различий в весе мозга и последующие связанные с ним исследования могут иметь значение как для всесторонней оценки внутривидовой дифференциации, так и для выяснения перспектив хозяйственного использования вида.

Выводы

1. Для оценки веса мозга предлагается показатель, равный весу песка, помноженному на поправочный коэффициент, отыскиваемый эмпирическим путем, равный 0,63 для мелких животных (белки, ондатры) и 0,61 — для крупных животных (бобра).

2. На разных фазах динамики численности песцов величина их мозга неодинакова: на подъеме численности его вес выше.

3. Вес мозга и характер его изменчивости у куниц, обитаю-

щих в разных районах Свердловской области, различны и подчеркивают биологическое своеобразие этих групп животных.

4. Метод оценки веса мозга через объем полости мозговой коробки оправдывает себя при характеристике экологических особенностей млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

Астанин Л. П. Соотносительная изменчивость черепа и мозга ископаемых млекопитающих. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1960, т. 39, вып. 3.

Баймуратов А. Б. О закономерностях роста тела и мозга сазана в водоемах дельты Аму-Дарьи.— Экология, 1973, № 6.

Бунак В. В. Макроструктура головного мозга в период роста.— Анатомические и гистоструктурные особенности детского возраста. М., 1936.

Комфорт А. Биология старения. М., «Мир», 1967.

Леви Ж. К. Изменение морфологических особенностей популяций обыкновенной полевки под влиянием условий жизни.— Третья экологическая конференция. Тезисы докладов, ч. 3. Киев, 1954.

Матвеев Б. С. Эколого-морфологические особенности в строении органов чувств близких видов, родов и семейств млекопитающих.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 45 (1).

Никитенко М. Ф. Основные черты прогрессивного развития головного мозга в эволюции позвоночных животных (обзор литературы).— Эволюция и мозг. Минск, «Наука и техника», 1969.

Полякова Р. С. О взаимосвязи величины и строения мозга некоторых видов грызунов с их образом жизни и двигательной активностью.— Докл. АН СССР, 1956, т. 108, № 1.

Полянская А. И., Овчинникова В. В. Скорость роста и размеры головного мозга обыкновенной ставриды.— Экология, 1973, № 3.

Рогинский Я. Я. Весовой указатель мозга.— Антропол. ж., 1933, № 1—2.

Розенцвейг М. Р., Беннет Э. Л., Даймонд М. С. Общность влияния окружающей среды на мозг крыс разного пола и различных линий.— Актуальные проблемы генетики поведения. Л., «Наука», 1975.

Смирнов В. С. Анализ динамики численности песца на Ямале и пути интенсификации его промысла.— Проблемы Севера, вып. 11. М., «Наука», 1967.

Шварц С. С. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики.— Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 29. Свердловск, 1961.

Шиляева Л. М. Значение промысловых проб в изучении популяций.— Биологические проблемы Севера, VI симпозиум. Тезисы докладов, вып. 1. Якутск, 1974.

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М., «Советская наука», 1947.

Bauchot R., Stephan H. Le poid encephalique chez les Insectivores Malguches.— Acta Zool. (Scand. Univ.— books), 1964, vol. 45, N 1—2.

Bonin V. G. On the size of man's brain as indicated by skull capacity.— J. Comp. Neurol., 1934, vol. 59.

Chase H. P. The effects of intranterine and postnatal undernutrion of normal brain development.— Amer. N. Y. Acad. Sci., 1973, vol. 205.

Dubois E. Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergrösse.— Arch. Antropol. (D), 1898, Bd 25.

Dubois E. Die phylogenetische Grosshirnzunahme. Biol. Gemeralis., 1930, Bd 6.

Fuller J. L., Herman B. H. Effect of genotype and practice upon behavioral development in mice.— Develop. Psychobiol., 1974, vol. 7. N 1.

Gonsiorek J. C. Agression in low and high brain-weight mice following setral lesions.— Physiol. Behaw., 1974, vol. 12, N 5.

Jerison H. J. Evolution on the brain and intelligence.— N. Y. Acad. Press., 1973, vol. 14.

Packard A., Wainwright A. W. Brain growth of joung herring and trout.— Early life History fish. Berlin, 1974.

Patel A. J., Balazs K., Johnson A. L. Effect of nutrial of cell-formation in the rat brain.— J. Neurochem., 1973, N 4.

Pilleri L., Busnel R. G. Brain/body weight ratios in Delphinidae.— Acta anat., 1969, Bd 73, N 1.

Randt C. T., Derbey B. M. Behavioral and brain correlations in early life nutrional deprivation.— Arch. Neurol., 1973, vol. 28, N 3.

Sachez G. A., Staffeldt E. F. Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: Implications for the theory of wertebrate growth.— Amer. Natur., 1974, vol. 108, N 963.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

И. А. БОГАЧЕВА

УПРОЩЕННЫЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ДОЛИ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ, ИЗЪЯТОЙ ЛИСТОГРЫЗУЩИМИ НАСЕКОМЫМИ

Листогрызущие насекомые в количественном отношении — один из наиболее важных путей перехода вещества и энергии с первого трофического уровня на следующий. Обычно в лесных биогеоценозах они потребляют около 10% листовой массы (Злотин, Ходашева, 1973; Rotacher и др., 1954; Bray, 1961, 1964; Kaczmarek, 1967, Smith, 1972; Chew, 1974), а по некоторым данным (Рафес, 1968; Kitazawa, 1967) — даже до 30—40%. С такими величинами нельзя не считаться при определении продукции, произведенной каким-либо видом растений или фитоценозом в целом. С другой стороны, определение количества потребленного корма необходимо при изучении биологии фитофагов. И, наконец, эти данные нужны при рассмотрении внутрибиогеоценотических закономерностей и цепей питания.

При определении фитомассы, изъятой растительноядными животными, можно идти двумя принципиально различными путями. Один путь, «от животного», заключается в следующем. Определяя прямым или косвенным путем (газообмен, расчет через продукцию или экскреты с использованием энергетических коэффициентов) потребление корма животным и привлекая материалы по численности животных и другие показатели, исследователь может получить данные по потреблению корма изучаемым видом животных за единицу времени — сутки, вегетационный сезон, время существования одной генерации и так далее. С другой стороны, определить количество изъятой листовой поверхности можно по следам деятельности листогрызущих насекомых, по погрызам на листьях, хотя часто это весьма сложно.

Будем рассматривать определение изъятия фитомассы листогрызущими насекомыми по погрызам листьев в конце сезона. Прежде всего заметим, что многие авторы (Медведев, Каландадзе, 1972; Rotacher и др., 1954; Bray, 1964; Kaczmarek, 1967; Haukioja, Niemelä, 1974, и др.) советуют применять этот метод, не делая никаких ссылок на его ограниченность. Однако другие авторы считают этот путь или вообще неприемлемым, или при-

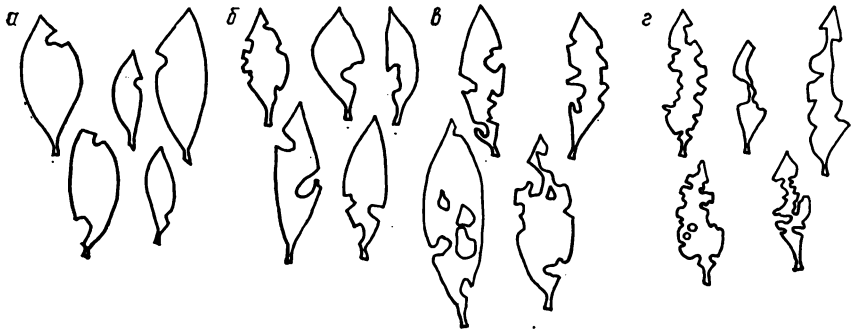
емлемым лишь с известными оговорками. Дело в том, что к концу сезона величина отверстия, которое было фактически выедено насекомым, меняется, так как лист растет (Varley, 1967). Райхл и другие (Reichle и др., 1973) считают, что надо принимать во внимание рост листа, пропорционально которому растягивается и отверстие. Наконец, П. М. Рафес (1970, 1972) и Смит (Smith, 1972) считают, что отверстие в листе изменяется не пропорционально росту листа: оно загнивает с краев и становится больше. Эти авторы не считают возможным определять величину изъятия по отверстиям в листе в конце вегетационного сезона (Рафес и др., 1972). Видимо, в каждом конкретном случае исследователь должен сначала убедиться, что, измеряя выеденные отверстия в конце сезона, он имеет дело с реальными величинами изъятия. Если отверстие в листе увеличивается пропорционально увеличению общей площади листа, то его доля от площади листа остается неизменной в течение сезона.

Если наблюдатель будет определять процент изъятия в конце сезона, то при обычной процедуре измерений ему предстоят огромные затраты времени и утомительный, однообразный труд. Эта обычная процедура состоит в следующем. Все листья в пробе разделяются на поврежденные и неповрежденные, и обе порции взвешиваются; отверстия в листе измеряются на миллиметровой бумаге; изъятая площадь переводится в весовые единицы, для чего взвешиваются листовые высечки заранее известной площади; вычисляется процент изъятия. Основную долю времени при этом отнимает измерение отверстия в листьях, особенно если поврежденных листьев в пробе много. Поэтому многие исследователи пытались механизировать эту работу путем использования различных планиметров или хотя бы получать фотографические отпечатки листьев, измерять отверстия в которых можно уже не в полевой, а в лабораторной, более спокойной обстановке (Pond и др., 1970; Robinson и др., 1970; Kogan, 1972; Peters и др., 1973). Другие авторы пытаются повысить точность измерений, оценивая площадь мелких погрызов с помощью окулярмикрометра (Медведев, Каландадзе, 1972).

Мы хотим предложить другой метод измерения отверстий, выеденных в листе, с помощью которого можно определять потребление насекомыми листовой массы в процентах от общей. Величина повреждения оценивается при этом в баллах с последующим переводом балльной оценки в относительные величины изъятия.

Процедура наших измерений состояла в следующем.

1. Отбор проб. В зависимости от задачи исследования пробы могут представлять из себя побеги, срезанные с одной ветки, растения или какой-либо характеризуемой площадки. Важно, чтобы пробы достаточно полно представляли изучаемый объект. Собственно, для работы нужны только листья, но при взятии проб удобнее срезать облиственные побеги.



Оценка повреждений листьев листогрызущими насекомыми.
а — 1, *б* — 2, *в* — 3, *г* — 4 балла.

2. Оценка повреждений каждого листа в пробе в баллах. Нами была разработана шестибалльная шкала: 0 баллов — лист не поврежден; 1 балл — в листе один-два небольшие отверстия; 2 балла — в листе один-три более крупных или несколько мелких отверстий; 3 балла — несколько довольно крупных отверстий, захватывающих основные жилки листа, или целый ряд мелких; 4 балла — множественные повреждения листа; 5 баллов — изъято (на глаз) более 50% поверхности листа (см. рисунок). Рекомендуем исследователю сделать такую эталонную шкалу (зарисовка 10—20 листьев каждого балла повреждения) до начала работы и следить все время, чтобы по ходу работы принцип оценки оставался неизменным.

3. Перевод балльной оценки повреждения в единицы потребления. Эталонную балльную шкалу лучше всего составлять прямо на миллиметровой бумаге. Это сразу же позволит подсчитать для каждого листа соответствующий ему процент изъятия площади и затем средний процент для 1, 2, 3, 4 баллов. Повреждение в 5 баллов, составляющее от 50 до 100% изъятия листовой пластины, невозможно измерить точно, поэтому мы считали его равным 75%. Далее, предполагая, что первоначальная площадь листьев любой степени повреждения была одна и та же (что является известным упрощением), определяем общий процент изъятия площади листьев. Для этого необходимо средний процент, соответствующий каждому баллу, перемножить на процент листьев, имеющих данную степень повреждения, и сложить затем полученные результаты. Вычисления при этом идут по следующей схеме (табл. 1).

Чтобы пользоваться балльным методом, необходимо, конечно, в первую очередь быть уверенным, что при этом получаются результаты, близкие к оценке прямым методом. При этом мы исходили из следующего. Для того, чтобы оценить повреждение на какой-то сравнительно небольшой площади высокого кустар-

Таблица 1

Определение балла повреждения во взятой пробе

Колич. баллов	Колич. листьев разной степени повреждения		Средний процент изъятия, соответствующий данному баллу	Площадь, изъятая насекомыми, % от общей
	экз.	% от общего		
0	120	75,98	0,00	0,00
1	15	9,49	1,70	0,1613
2	6	3,79	6,50	0,2463
3	3	1,89	12,10	0,2286
4	8	5,06	31,00	1,5686
5	6	3,79	75,00	2,8425
Всего . .	158	100,00	—	5,0473

ника, мы брали 10 проб, срезая все облиственные побеги ивы с куста в проекции $1/2 \times 1/2$ *м*. Ошибка среднего *m* составляла при таких определениях около 15%. Примерно такую же ошибку мы получаем на низком редком кустарнике при анализе 20 проб, так как неоднородность материала в этом случае заметно выше. Полевая обработка этих 10 или 20 проб занимает у исследователя значительное время — четыре — пять дней работы. Обычно желательно бывает за короткий период (10—15 дней) провести такие работы в нескольких разных местах; поэтому тратить на работу в одном месте больше четырех — пяти дней невозможно, и невольно приходится мириться со сравнительно большой ошибкой (15%). Значит, будет достаточно, если балльным методом мы будем получать результаты, которые укладываются внутри $M \pm m$, т. е. их отклонение от результатов абсолютного метода не превысит 15%.

Мы предприняли оценку одного и того же материала балльным и прямым методами. Было проанализировано 86 проб, каждая из которых, взятая с отдельного невысокого растения ивы, содержала от 10 до 307 листьев (в среднем 129). Отклонение результатов, полученных путем балльной оценки, по сравнению с прямым методом составило в среднем 26,2%, причем отдельные балльные определения отклонялись от реальной величины вдвое и иногда несколько больше. Из 86 определений 51 выходило за пределы желательной ошибки (15%).

Исследованный нами материал группировался по вариантам, причем в каждом варианте было по 6—10 проб. Мы проанализировали этот же материал иначе, считая за одну большую пробу весь вариант. Теперь мы имели 10 таких больших проб; в среднем в каждой пробе было около 1100 листьев (от 599 до 1462). Этот материал снова был оценен двумя методами, результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2

Сравнение величин изъятия листовой поверхности, полученных разными методами

№ варианта	Размеры изъятия, % от общей площади		Отклонение балльной оценки от абсолютной, %
	по абс. оценке	по балльной оценке	
1	2,66	2,41	9,4
2	2,10	1,82	13,3
3	1,33	1,28	3,8
4	1,85	1,51	18,4
5	1,41	1,50	6,4
6	1,95	1,68	13,8
7	3,69	3,49	5,4
8	2,43	3,22	32,5
9	3,05	2,64	13,4
10	4,70	4,18	11,1

Из табл. 2 видно, что наибольшее отклонение от прямой оценки составило 32,5%, среднее — 13,1%, и только два из 10 определений вышли за пределы желательной нам ошибки в 15%. Следовательно, отобрав с площадки пробу объемом в 1000—2000 листьев, мы получаем результаты, достаточно близкие к тем, которые получаются прямым методом.

Наиболее быстрая процедура балльной оценки в полевых условиях состоит в следующем. Исследователь отбирает с интересующего его массива кустарников пробу таким образом, чтобы она содержала около 2000 листьев. Надо только стремиться к тому, чтобы проба была взята равномерно по площади и высоте растений, т. е. побеги должны срезаться из разных точек участка и на разной высоте кроны. Затем следует изготовить на миллиметровке эталонную шкалу, после чего можно перейти к собственно балльной оценке. Не удаляя листья с веток, оценивают повреждения каждого листа в баллах, производя следующую запись: 0; 1; 1; 0; 0; 0; 5; 2; 0; 0; 2; 0 и т. д. Эталонная шкала и эта запись — все, что необходимо для последующего анализа материала в лабораторных условиях. Интересующий исследователя результат будет получен при затратах не четырех — пяти дней полевого времени, как при прямом методе оценки, а всего 4—5 *ч.* Время последующей лабораторной обработки материала при обоих методах примерно одинаково.

Выигрыш во времени при работе в поле — главное преимущество балльного метода перед прямым. Более того, балльный метод не требует специального оборудования, кроме куска миллиметровой бумаги и карандаша, а при прямой оценке необходимы весы, использование которых в поле не всегда удобно.

Исследователь легко и просто может обучиться балльному методу оценки изъятой площади. Не обязательно придерживаться нашей точки зрения на то, какие повреждения следует оценивать одним баллом, какие — двумя и т. д. Более того, не обязательна именно шестибалльная шкала оценки; можно выработать свою собственную шкалу с иным количеством баллов. Важен сам принцип: установить соответствие каждого балла своей шкалы с величиной изъятой площади и перевести балльную оценку в относительные величины изъятия.

Следует, однако, указать на важное обстоятельство, ограничивающее применение балльного метода оценки повреждений. Мы пробовали этот метод только при небольших размерах повреждений, потому что с более значительными изъятиями в естественных условиях не сталкивались. Ни в одной из 86 проб изъятие не превышало 11%. Как мы уже указывали, нормальные размеры изъятия в естественных биогеоценозах относительно невелики, поэтому область применения балльного метода достаточно широка. Не видим мы препятствий к использованию этого метода и при средней степени повреждения. Если же в пробах будет встречаться слишком много листьев, повреждения которых мы оцениваем пятью баллами, то балльный метод перестанет быть точным, так как измерить сильно объеденный лист по миллиметровке нельзя. По этой же причине примерной будет и прямая оценка. В этом случае нужны модификации обоих методов.

Если исследователю необходимо узнать не только процент изъятия площади листьев, но и реально потребленную насекомыми биомассу листьев, он должен еще внести в полученные им результаты поправку на рост листа. В простейшем случае, когда выеденное в листе отверстие растягивается пропорционально всей поверхности листа, довольно легко внести эту поправку, измеряя величину листьев во время нанесения растениям массовых повреждений и вторично осенью. Наконец, если растение распускается рано и раскрывает сразу все листья, ошибка в определении изъятой фитомассы может быть малой (Reichle и др., 1973); тогда можно не делать поправку на рост листьев.

Выводы

1. Балльный метод оценки изъятой площади листьев дает нам величины, близкие к реальным. Если проба около 2000 листьев, то среднее отклонение результата балльной оценки от действительной величины изъятия будет немногим более 10%.

2. Этот метод по сравнению с прямым дает примерно десятикратную экономию времени в полевых условиях. Он прост и не требует специального оборудования.

3. В изложенном виде метод применим для оценки небольших и средних повреждений.

4. Из-за довольно большого объема пробы метод может быть применен для определения повреждений на отдельных достаточно крупных кустах и деревьях, а также на участках с однородным растительным покровом.

ЛИТЕРАТУРА

Злотин Р. И., Ходашева К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Медведев Л. Н., Каландадзе Н. И. Опыт учета потребления листвы березы фитофагами.— Лесоведение, 1972, № 1.

Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 1968.

Рафес П. М. Принципы определения ущерба, наносимого насекомыми лесу.— Труды МОИП, отд. биол., 1970, т. 38.

Рафес П. М. О взаимодействиях между листогрызущими насекомыми и кормовым растением.— Докл. АН СССР, 1972, т. 207, № 2.

Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К. О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, № 6.

Bray J. R. Measurements of leaf utilisation as an index of minimum level of primary consumption.— Oikos, 1961, vol. 12, N 1.

Bray J. R. Primary consumption in three forest canopies.— Ecology, 1964, vol. 45, N 1.

Chew R. M. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics.— Ohio J. Sci., 1974, vol. 74, N 6.

Haukioja E., Niemelä P. Applicability of laboratory measurements of consumption to field population of Dineura viridiborsata (Retz.) (Hymenoptera, Tenthredinidae) larvae.— Ann. Zool. Fennici, 1974, vol. 11.

Kaczmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).— Sec. prod. terrestrial ecosystems, 1967, vol. II.

Kitazawa Y. Common metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems of Japan.— Там же.

Kogan M. Fluorescence photography in the quantitative evaluation of feeding by phytophagous insects.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 1.

Peters J. C., Boldt P. E., De Loach C. J. Photometric and geometric estimates of leaf surface area of cabbage, mustard and turnip plants as an aid to studying insect population dynamics.— J. Econ. Entomol., 1973, vol. 66, N 1.

Pond D. D., Moore C. A., Howe D. E. Photographi prints for assessing potato flea beetle damage.— Там же, 1970, vol. 63, N 5.

Reichle D. E., Goldstein R. A., Van Hook R. J., Dodson G. J. Analysis of insect consumption in a forest canopy.— Ecology, 1973, vol. 54, N 5.

Robinson P. P., Shands W. A., Stormann C. L., Simpson G. W. An improved optical planimeter for measuring the area of detached leaves used in estimating populations of aphids.— J. Econ. Entomol., 1970, vol. 63, N 4.

Rotacher J. S., Blow F. E., Potts S. M. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley.— J. Forestry, 1954, vol. 52.

Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice.— J. Animal. Ecol., 1972, vol. 41, N 3.

Varley G. C. The effect of grazing by animals on plant productivity.— Sec. prod. terrestrial ecosystems, 1967, vol. II.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

В. С. СМИРНОВ

КВАЗИ-ЭНЕРГИЯ И ПРАВИЛО ПОВЕРХНОСТИ

Оценка метаболизма в новых единицах, бауэрах, основанная на перемножении общего и удельного метаболизма животных, предложенная В. А. Межжериным (Межжерин, 1958, 1964, 1967, 1968, 1970, 1971; Межжерин, Лушник, 1969, и др.), не имеет достаточных математических и смысловых оснований. В настоящей статье мы попытаемся это доказать.

Квази-энергия — произведение абсолютного потребления (расходования) энергии на относительное $F=mq^2$, прием, с помощью которого В. А. Межжерин в ряде своих работ предлагает анализировать зависимость между весом тела и тратами энергии на уровне организма, вида, рода и выше.

Разрабатывая свою гипотезу, В. А. Межжерин вводит новые приемы в математическую и смысловую трактовку явления, хорошо известного биологам как правило поверхности Рубнера (Rubner, 1883). Уместно сравнить обе трактовки, тем более, что уже предложена новая единица измерения квази-энергии — 1 бауэр = 1 *ккал²/кг·сутки²* (Дюльдин, Межжерин, 1969, Межжерин и др., 1969).

Сущность правила поверхности в общих чертах сводится к тому, что потребление и расходование энергии животными разных размеров пропорциональны поверхности тела. Поскольку поверхность тела пропорциональна весу тела в степени 2/3, то и названная зависимость может быть выражена через вес тела: $Q=am^{2/3}$ (Brody, 1945). Экспериментальные данные показывают, что показатель степени в этом уравнении больше, чем 2/3, и достигает у млекопитающих и птиц 0,72 (Дольник, 1968), а у пойкилотермных животных 0,81 (Винберг, 1956). Во всяком случае, по существовавшим представлениям уравнения общего и удельного метаболизма оставались до сих пор степенными:

$$Q=am^b \tag{1}$$

и

$$q=am^{b-1} \tag{2}$$

Второе получается делением обеих частей первого уравнения на m.

В соответствии с этим правилом по мере увеличения веса тела общий метаболизм возрастает, но не прямо пропорционально, а с некоторым отставанием (так же, как поверхность тела). Удельный метаболизм соответственно уменьшается. Кривые, построенные по этим формулам, изменяются монотонно и не имеют точек перегиба.

Обычно по-новому то или иное явление начинает трактоваться либо в результате теоретических выкладок с последующим подтверждением эмпирическими данными, либо с обнаружения некоторого несоответствия между существующей теорией и тем, что наблюдается в эксперименте и в природных условиях. Если, например, величина показателя степени b в эксперименте оказалась выше ожидаемого по теории, этому можно найти объяснение в том, что у более мелких животных не может быть столь же теплого меха, как у крупных. Кроме того, у меньших животных вес мозга, интенсивнее потребляющего кислород в сравнении с другими продуцирующими тепло тканями, относительно больше и пропорционален весу тела в степени 0,5 (Dubois, 1898; Рогинский, 1933; Божко, Смирнов, 1971). В то же время скелетные элементы и покровы тела, практически не продуцирующие тепло, имеют относительно меньший вес. Следовательно, мелкие животные вынуждены (из-за низких теплоизоляционных свойств меха) и обязаны (у них больше потребность в кислороде в расчете на грамм веса в среднем) расходовать на единицу поверхности несколько больше энергии, чем крупные.

В. А. Межжерин, не упоминая названного правила, тем не менее его опровергает. Он утверждает, что у самых крупных животных общие энергетические затраты идут на снижение, а у самых мелких, наоборот, на повышение (Межжерин, 1970). В основе его представлений о квази-энергии как мере интенсивности метаболизма лежит гипотеза, сводящаяся к тому, что общий и удельный метаболизм — разные понятия; первый из них — внешняя (экстенсивная) функция, а второй — внутренняя (интенсивная); и только обе они совместно могут дать верное представление об энергетических затратах организма. Поэтому предлагается брать произведение той и другой, обозначенное автором как квази-энергия: $F=Qq$ или $F=mq^2$.

В одной из работ, посвященных математическому анализу этой мультипликативной функции, автор приходит к заключению, что показатель степени b в уравнениях (1) и (2) равен 0,5, а квази-энергия $F=a^2$ (Дюльдин, Межжерин, 1969). Наконец, им же предлагается вместо уравнения (1) использовать полином третьей степени $Q=a_3m^3+a_2m^2+a_1m+a_0$. (Межжерин, Дюльдин, 1970; Межжерин, Мельниченко, 1970). Во всех случаях, по представлениям В. А. Межжерина, кривая квази-энергии имеет

S-образную форму с двумя экстремумами и тремя точками перегиба.

Рассмотрим, какие из теоретических выкладок В. А. Межжерина имеют достаточные обоснования для того, чтобы отменить или хотя бы уточнить правило поверхности. Начнем с вопроса, являются ли общий и удельный метаболизм взаимно независимыми функциями. В уравнениях (1) и (2) мы оперируем лишь двумя величинами, полученными из опыта (Q и m). Производя с этими величинами любые алгебраические преобразования, никакой дополнительной информации извлечь нельзя. Преобразование их в q служит лишь для удобства совместного анализа.

Возьмем частный случай, когда $m=1$. При весе животного 1 *г* (или 1 *кг*) Q и q тождественно равны между собой, независимо от вида животного и его физиологического состояния. При этом становятся неразличимыми внешняя (экстенсивная) и внутренняя (интенсивная) функции. Правда, в природе не существует млекопитающих с весом тела в 1 *г*. Но в природе не существует также и этой единицы измерения веса. Представим себе, что в свое время Парижский меридиан был бы разделен не на 40, а на 20 миллионов частей. Тогда вместо грамма мы пользовались бы «квази-граммом», равным 8 *г*. Это средний вес тела обыкновенной бурозубки, наиболее изученной В. А. Межжериным. У нее Q и q оказались бы равными. Каждому виду можно подобрать такую единицу измерения веса, при которой это равенство будет соблюдаться.

Уравнение (1) можно записать в логарифмической форме: $\lg Q=\lg a+b\lg m$. Это обычное уравнение прямой пропорциональной зависимости $y=a+bx$, где $a=y$ при $x=0$. Уравнение имеет и другую форму записи: $y-\overline{y}=b\left(x-\overline{x}\right)$. Следовательно, его можно записать и так $\lg Q-\overline{\lg Q}=b\left(\lg m-\overline{\lg m}\right)$ ($\overline{\lg Q}$ и $\overline{\lg m}$ — средние арифметические логарифмов Q и m). В таком случае уравнение (1) приобретает вид

$$Q:\widetilde{Q}=(m:\widetilde{m})^{b}. \tag{4}$$

Здесь $\widetilde{Q}$ и $\widetilde{m}$ — средние геометрические. Соответственно уравнение (2) будет таким:

$$q:\widetilde{q}=(m:\widetilde{m})^{b-1}, \tag{5}$$

а произведение их, квази-энергия,

$$F:\widetilde{F}=(m:\widetilde{m})^{2b-1}. \tag{6}$$

Сравнивая уравнения (4), (5), (6), нетрудно заметить, что если зависимость общего метаболизма от веса тела выражать степенной функцией, как это до сих пор было принято, то и удельный метаболизм, и квази-энергия неизбежно должны выражаться степенными уравнениями. Все три уравнения — варианты одной и той же зависимости: Q определенным образом

(нелинейно) зависит от m, поэтому ни q, ни F не могут быть выражены по-иному. Автор разбираемой гипотезы в одной из своих работ показал, что $F=a^2$ и $Q=a\sqrt{m}$, и поэтому $b=0{,}5$. Но сам коэффициент a — продукт искусственно выбранной метрической системы. Как мы показали выше, он оказывается лишним, если вес тела выражен не в граммах, а в долях от среднего геометрического веса исследованных животных, а расходуемая энергия — не в калориях, а в долях от расхода энергии животным среднего веса. Среднее геометрическое веса тела каждой исследуемой группы животных имеет более реальное значение для самих животных, нежели грамм, «квази-грамм», фунт, золотник и т. п.

Допустим, прав В. А. Межжерин, доказывая, что $b=0{,}5$. Подставив это значение в уравнение (6), получим $F:\widetilde{F}=1$ или $F=\widetilde{F}$ при любых отклонениях веса тела от среднего. Но это означало бы, что квази-энергия F — величина постоянная, не зависящая от размеров тела животного.

Если же S-образность кривой квази-энергии существует, тогда и характер зависимости Q и q от веса тела должен быть не степенным, а S-образным. Различие между тремя кривыми заключается только в разных углах наклона. Автор пытается доказать и S-образность Q (Межжерин, 1968, Межжерин, Мельниченко, 1970). В результате математических упражнений с применением ЭВМ ими получен полином третьей степени $Q=-0{,}03\ m^3+0{,}66\ m^2-3{,}00\ m+6{,}50$. Посмотрим, какой должна получиться величина Q при разных значениях веса тела. При $m=0$ три первых члена уравнения приравниваются нулю. Такая ничего не весящая землеройка будет расходовать 6,5 *ккал/сутки*. При весе 1 *г* Q равно сумме четырех коэффициентов уравнения, т. е. 4,14 *ккал/сутки*. Минимальный расход энергии получается при весе тела 3 *г* (2,6 *ккал/сутки*), а в области «энергетической ямы» он будет вдвое выше. У этой кривой есть и «энергетический барьер». Забарьерное понижение настолько крутое, что уже при весе тела 17 *г* расход энергии равен нулю, а при весе 20 *г* (такого веса достигает кутора) организм землеройки уже не потребляет, а продуцирует энергию в количестве 30 *ккал/сутки*. Из степенной кривой не вытекает подобных абсурдных ситуаций даже при самом приближенном подборе коэффициентов. Полином удовлетворяет лишь одному требованию В. А. Межжерина: у этой кубической параболы точке перегиба соответствует максимальное число видов землероек (мода кривой ряда распределения). Думается, однако, что для отыскания этой точки нет необходимости прибегать к вычислениям на ЭВМ, тем более, что авторами использовано лишь четыре экспериментальных данных, по которым и проведены вычисления.

Получив экспериментальные данные, исследователь вправе

провести с ними любые математические преобразования: перемножить, поделить, возвести в целую или дробную степень, прологарифмировать. На начальном этапе исследования не обязательно давать теоретические обоснования подобным приемам. Нужно, однако, чтобы выбранное преобразование давало по крайней мере определенные удобства для дальнейшего анализа явления, позволяло выразить найденную эмпирическим путем закономерность простейшими математическими формулами. Подбор уравнения, обобщающего эмпирические данные, также в значительной мере произволен. И если бы полином и степенное уравнение с равной степенью точности отражали исследуемый процесс, даже в этом случае последнему следует отдавать предпочтение из-за его простоты.

Мы рассмотрели лишь самые основные предпосылки В. А. Межжерина, из которых следует, что теоретические обоснования квази-энергии не выдерживают серьезной критики. Но один лишь теоретический анализ вопроса недостаточен для того, чтобы опровергнуть идею, суть которой заключается в «энергетической яме» и «энергетическом барьере». Может случиться, что «яма» и «барьер» реально существуют, только автору не удалось правильно обобщить увиденное. Естественно должен возникнуть вопрос, откуда, по представлениям В. А. Межжерина, у кривой квази-энергии (и у кривой абсолютного и относительного метаболизма) появилась *S*-образность, два экстремума и три точки перегиба, придающие этой кривой «...вид потенциальной кривой, характерной для квантовых систем», позволившие автору сделать теоретические обобщения (Межжерин, 1970)?

В разных статьях В. А. Межжерина форма кривой квази-энергии варьирует. Единственное, что объединяет их, это увеличение абсолютной теплопродукции у самых мелких животных и наличие «ямы». Фактические данные, на которые В. А. Межжерин опирается, наиболее обильно представлены в одной из последних его работ (Межжерин, Мельниченко, 1970). Здесь на рис. 2 и 3 показано, как эта «яма» образуется. На рис. 2 данные Г. Г. Винберга (1956) представлены в виде обычной степенной кривой, а на рис. 3 выведена «яма», а за ней изгиб, который можно рассматривать как «барьер». Но этот «барьер» оказывается не на том месте, где ему следовало быть. По одному из условий (Межжерин, Дюльдин, 1970) перегиб между «ямой» и «барьером» должен приходиться на моду ряда распределения и совпадать со средней геометрической из двух крайних вариантов этого ряда. На рисунке же зона оптимума приходится на рыб весом 0,06 *г*, а не 0,2 *г*, как следовало ожидать.

«Яма» на рис. 3 получается, если линию провести по 4 левым точкам. Но если подобным образом провести линию по всем остальным точкам, то подобных «ям» получится больше десяти. Нет смысла доказывать, что случайные отклонения каждого

отдельного наблюдения позволяют оценивать полученные результаты лишь в среднем, как это сделано на рис. 2. Однако авторам статьи показалось недостаточным абсолютизировать отдельные анализы и усреднять остальные. Для большей «убедительности» кажущегося изгиба кривой вниз они на рис. 3 добавляют еще одну точку, которой на рис. 2 не было.

Авторы трактуют в желательном направлении снижение энергообмена у куриных эмбрионов на 19—20-й день инкубации (рис. 5, Межжерин, Мельниченко, 1970), полагая, что именно в это время энергетические траты у эмбрионов оптимальны. Однако специалистам по инкубации хорошо известно, что период перехода эмбрионов к легочному дыханию нельзя трактовать с позиций оптимальности. Это один из критических периодов, когда часть эмбрионов погибает от недостатка кислорода. Точно так же и логистические кривые роста дрожжей, дрозофиллы, крысы и тыквы (рис. 6, Межжерин и Мельниченко, 1970), *S*-образные по форме, к рассматриваемому вопросу отношения не имеют. Точка перегиба не может расцениваться как состояние оптимума хотя бы потому, что именно это состояние организм или популяция проходит наиболее быстро, тогда как понятие оптимальности должно включать стремление организма сохранить его дольше.

Более внимательного рассмотрения требуют взгляды Зейтена о разной величине коэффициента b на разных отрезках кривой теплопродукции. Здесь речь идет действительно об *S*-образности, и В. А. Межжерин делает вывод, кажущийся вполне обоснованным: «...кривую $Q(\omega)$ можно склеить из трех степенных функций» (Межжерин, Мельниченко, 1970, стр. 430). Однако при вычислении уравнений линейной регрессии методом наименьших квадратов неизбежна методическая ошибка, несколько снижающая значение коэффициента b против его истинного значения (Смирнов, 1971). При раздельной обработке середины и краев вариационного ряда этот дефект проявится именно в краевых зонах. В данном примере *S*-образность могла возникнуть только по этой причине; и она неизбежно будет возникать даже в том случае, если исследуемый процесс по своей природе бесспорно прямолинеен.

Таким образом, получается, что из всех эмпирических данных, использованных В. А. Межжериным для доказательства *S*-образности, только последние требуют еще проверки, а все остальные свидетельствуют не в пользу выдвинутой гипотезы. Располагая этими данными, было бы преждевременным считать их подтверждением взглядов В. А. Межжерина. Заметим также, что в работе Гембчинского (Gebczynski, 1965) у обыкновенной бурозубки в диапазоне веса тела от 6 до 14 *г* зависимость потребления кислорода от веса тела убедительно подтверждает правило поверхности и не обнаруживает ни «энергетической ямы», ни «барьера». Можно также убедиться, что процесс потреб-

ления корма обыкновенной бурозубкой (Межжерин, Мельникова, 1966) подчиняется тому же правилу поверхности с показателем b, близким к $^2/_3$.

Скажем еще и о тех неизбежных последствиях, к которым должна бы привести S-образность зависимости Q от m. Если для землероек расположение «ямы» и «барьера» жестко зафиксировано в интервале веса тела 5—9 *г*, то выход за пределы этого интервала следовало бы считать гибельным. Однако даже виды, имеющие вес тела в среднем около 2—3 *г*, уменьшают его за зиму, попадая в условия, самые невыгодные с позиций квази-энергии. Точно так же можно было бы расценивать и уменьшение веса тела куторы за зимний период (сдвиг к «энергетическому барьеру»). Если существование таких неэкономных с позиций квази-энергии видов в какой-то мере и допустимо, то зимнее уменьшение веса тела самых мелких и самых крупных видов землероек следовало бы рассматривать как приспособление вида к скорейшей гибели. И даже в пределах вида обыкновенной бурозубки зимой вес тела лишь в среднем совпадает с «энергетической ямой»; одна часть особей уменьшается еще больше, а другая — имеет вес тела около 8 *г*, т. е. остается в зоне «барьера».

Итак, ни теоретические выкладки, ни особенности протекания конкретных процессов не дают основания для построения S-образной кривой.

С учетом всего сказанного кажется необходимым пересмотреть отношение к квази-энергии и к оценкам метаболизма, предложенным В. А. Межжериным.

ЛИТЕРАТУРА

Божко А. М., Смирнов В. С. Перспективы применения метода морфофизиологических индикаторов.— Материалы II расширенного заседания Межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1971.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.

Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных.— Усп. соврем. биол., 1968, № 66.

Дюльдин А. А., Межжерин В. А. Энергетический оптимум и методы его определения.— Бионика и математическое моделирование в биологии, № 1. Киев, 1969.

Межжерин В. А. К вопросу о питании обыкновенной и малой бурозубок (*Sorex araneus* L. и *Sorex minutus* L.).— Зоол. ж., 1958, т. 37, № 6.

Межжерин В. А. Явление Денеля и его возможное объяснение.— Acta theriologica, 1964, т. 8, № 6.

Межжерин В. А. Причины, вызывающие изменение размеров тела млекопитающих.— Бионика. Моделирование биосистем. Киев, 1967.

Межжерин В. А. Энергетический оптимум и оптимальные размеры тела животных.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных (Информационные материалы). Свердловск, 1968 (Урал. фил. АН СССР).

Межжерин В. А. Энергетическая структура зоологических систем.— Экология, 1970, № 6.

Межжерин В. А. Энергетика популяций и эволюция землероек-бурозубок. Автореф. докт. дисс. Свердловск, 1971.

Межжерин В. А., Дюльдин А. А. Методы определения оптимальных состояний живых систем.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).

Межжерин В. А., Дюльдин А. А., Емельянов И. Г. О целесообразности использования мультипликативных функций для анализа живых систем.— Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины. Киев, 1969.

Межжерин В. А., Лушник И. С. Сезонные и возрастные изменения содержания липидов в печени обыкновенной бурозубки.— Acta theriologica, 1969, т. 14, № 33.

Межжерин В. А., Мельникова Г. Л. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфофизиологических показателей землероек-бурозубок.— Acta theriologica, 1966, вып. 25, № 11.

Межжерин В. А., Мельниченко И. П. Энергетический оптимум и оптимальные размеры тела животных.— Ж. общ. биол., 1970, т. 31, № 4.

Рогинский Я. Я. Весовой указатель мозга.— Антропол. ж., 1933, № 1—2.

Смирнов В. С. Зависимость между двумя признаками и использование уравнений линейной регрессии.— Ж. общ. биол., 1971, т. 32, № 6.

Brody S. Bioenergetics and growth. N. Y., 1945.

Dubois E. Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße.— Arch. Anthropol (D), 1898, Bd 25.

Gebczynski M. Seasonal and age changes in the metabolism and activity of Sorex araneus Linnaeus. 1758.— Acta theriologica, 1965, vol. 10.

Rubner M. Über die Einfluss der Körpergroße auf Stoff- und Kraftwechsel.— Zschr. Biol., 1883, Bd. 19.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр

В. С. Смирнов. Определение характера связи между признаками и вычисление сопряженной вариабельности . 3

С. Е. Рыбцов. Информативность и надежность признаков и вопросы практического применения корреляционного анализа 18

Ю. Л. Вигоров. Перспективы сравнительного анализа скорости сезонных изменений большого набора морфологических, физиологических и экологических признаков млекопитающих 29

И. А. Богачева. О некоторых индексах биоценотического сходства и возможности их применения 37

Н. Б. Дубравина, В. С. Смирнов. Зависимость между весом мозга и весом тела в пределах вида у взрослых млекопитающих 46

Ю. Л. Вигоров. О способе анализа и сравнения ориентировочно-исследовательского поведения полевок . . 54

С. Е. Рыбцов. Исследование возможностей применения последовательного анализа для оценки численности песца 75

С. Е. Рыбцов, И. Е. Бененсон. Применение расстояния Махаланобиса для определения степени различия групп песцов, добытых в течение двух циклов численности популяции 88

Ю. Л. Вигоров. О возможностях анализа неметрической изменчивости разных костей черепа 94

Н. Б. Дубравина. Использование объема мозговой коробки для оценки веса мозга млекопитающих 101

И. А. Богачева. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми 110

В. С. Смирнов. Квази-энергия и правило поверхности .117

УДК 578.087.1

Определение характера связи между признаками и вычисление сопряженной вариабельности. Смирнов В. С. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Дисперсию коррелированных признаков x и y можно разложить на две составляющие: $\sigma^2_{x\,(с)}$ и $\sigma^2_{y\,(с)}$ — сопряженные дисперсии, $\sigma^2_{x\,(н)}$ и $\sigma^2_{y\,(н)}$ — независимые дисперсии. Общая дисперсия $\sigma^2_x=\sigma^2_{x\,(с)}+\sigma^2_{x\,(н)}$ и $\sigma^2_y=\sigma^2_{y\,(с)}+\sigma^2_{y\,(н)}$. Выделить сопряженную и независимую дисперсии возможно при наличии третьего признака z, коррелированного с первыми двумя.

Ковариации $\frac{1}{n}\sum(x_i-\bar{x})(z_i-\bar{z})$ и $\frac{1}{n}\sum(y_i-\bar{y})(z_i-\bar{z})$ есть произведения сопряженных средних квадратических отклонений $\sigma_{x\,(с)}$ $\sigma_{z\,(с)}$ и $\sigma_{y\,(с)}\sigma_{z\,(с)}$. Отношение ковариаций $\frac{\text{ков.}\,(y,\,z)}{\text{ков.}\,(x,\,z)}=\frac{\sigma_{y\,(с)}}{\sigma_{x\,(с)}}$ — тангенс угла наклона линии, ограничивающей функциональную связь признаков x и y. При высоких уровнях корреляции эта линия совпадает с двумя линиями регрессии и с длинной осью эллипса рассеивания. При умеренных корреляциях, когда две линии регрессии, y по x и x по y, расходятся под заметным углом, линия функциональной связи занимает промежуточное положение, продолжая совпадать с длинной осью эллипса.

Таблиц 1. Иллюстраций 2. Библиогр. 8 названий.

УДК 578.087.1

Информативность и надежность признаков и вопросы практического применения корреляционного анализа. Рыбцов С. Е. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

На ряде примеров показано, что выделение информативных и надежных (устойчиво информативных) признаков имеет большое значение при решении самых разнообразных практических задач. В результате изучения устойчивости связанности морфологических признаков лесной куницы установлено, что признаки, имеющие сходные факторные нагрузки, связаны сильной и достоверно более устойчивой связью, чем с разными факторными нагрузками. Поэтому предлагается в качестве информативных и надежных признаков относительно некоторого параметра, обладающего экологическим значением, брать признаки, сходные по факторам нагрузкам с этим параметром. Показано, что это существенно облегчает выбор надежных признаков (задача, отнимающая при ее практическом решении много времени). Анализируются различные подходы к созданию эффективной для классификации системы признаков с учетом степени связанности последних.

Таблиц 2. Иллюстраций 1. Библиогр. 37 названий.

УДК 596/599+578.087.9

Перспективы сравнительного анализа скорости сезонных изменений большого набора морфологических, физиологических и экологических признаков млекопитающих. Вигоров Ю. Л.

«Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Предлагается метод совместного анализа сезонных колебаний сразу большого числа признаков. Величины колебаний признаков от месяца к месяцу нормируют относительно среднего квадратического отклонения, затем классифицируют при помощи перфокарт.

По литературным данным, для мышевидных грызунов 23 видов (100 признаков) выделены группы признаков, которые изменялись в одно время года одинаково быстро. Некоторые сочетания признаков были характерны для грызунов разного пола и для групп грызунов, выделяемых по холодостойкости. Распределения скоростей изменений поведенческих признаков 12 видов полевок отличались от соответствующих распределений для морфологических и экологических признаков. Метод предлагается использовать для изучения согласованности сезонных изменений признаков разных функциональных систем (как основы приспособленности животных), а также для решения других общебиологических задач.

Иллюстраций 2. Библиогр. 26 названий.

УДК 59.08 : 591.553.

О некоторых индексах биоценотического сходства и возможности их применения. Богачева И. А. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Рассматриваются индексы количественного сходства, применяемые для установления степени близости биоценотических группировок. На примере анализа сходства между населением подстилки в четырех биогеоценозах южной тундры (лес, луг, тундра, кустарник) показано, что при вычислении этих индексов качественные различия между биогеоценозами затушевываются количественными (различное число особей в разных биоценозах). Этот недостаток исчезает, если использовать для расчетов не абсолютные, а относительные показатели обилия. Обсуждаются некоторые свойства индексов, вычисленных новым способом, в частности, зависимость от числа взятых проб.

Иллюстраций 3. Библиогр. 4 названия.

УДК 591.4+578.087.

Зависимость между весом мозга и весом тела в пределах вида у взрослых млекопитающих. Дубравина Н. Н. Б., Смирнов В. С. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Описаны процессы нахождения наиболее точного выражения зависимости между весом мозга и весом тела у взрослых млекопитающих в пределах вида. В связи с этим рассматриваются различные варианты подсчета коэффициента регрессии с учетом влияния на этот параметр коэффициента корреляции между весом мозга и весом тела, а также предпосылки, что из этих двух признаков берется в качестве аргумента x в исходной формуле $y=bx^a$. В итоге уравнение аллометрической зависимости веса мозга от веса тела принимает вид $x=y^{0,39}$. В качестве морфофизиологического индикатора следует пользоваться приведенным весом мозга: ПВМ$=y/x^{0,4}$.

Иллюстраций 1. Библиогр. 16 названий.

УДК 591.51 : 599.324.4+612.833

О способе анализа и сравнения ориентировочно-исследовательского поведения полевок. Вигоров Ю. Л. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

На полевках шести видов, разводимых в виварии, изучали пригодность и разрешающую способность модифицированного теста «открытого поля». Диктофонные записи опытов подробно анализировали во времени.

Оценивали воспроизводимость усредненных графиков скорости движения, по которым судили о скорости и типе изменения мотивов поведения. Горизонтальная активность зависела от сезона у копытных леммингов и узкочерепных полевок (больше — зимой), мало изменялась (кроме структуры поведения) у памирских полевок. Выявлены сезоны наибольшей изменчивости поведения. Горизонтальная активность трехмесячных копытных леммингов, памирских и арчевых полевок не зависела от веса тела, у леммингов и узкочерепных полевок увеличивалась с возрастом, у последнего вида — не зависела от плотности поселения (одна — семь особей в клетке 620 см^2). Пятидневные тесты затрудняли массовое обследование полевок, не позволяли выявить четких подвидовых и половых различий узкочерепных полевок, были мало надежны для оценки «ранга» зверьков по длине их пути в «открытом поле», могли увеличивать смертность. Однократные шестиминутные опыты позволяли обнаружить несколько стадий поведения, характерных для полевок разных экологических групп. Выявлены признаки поведения, по которым наиболее часто заметны половые и видовые различия полевок.

Таблиц 5. Иллюстраций 5. Библиогр. 48 названий.

УДК 578.087.1+611.714 : 599.742.1

Исследование возможностей применения последовательного анализа для оценки численности песца. Рыбцов С. Е. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В результате исследований были выделены черепные промеры песцов, закономерно изменяющиеся вместе с численностью популяции. Часть этих признаков использована для определения фаз максимума и минимума численности с помощью метода последовательного анализа [МПА]. Достоинства этого анализа — простота применения, достаточная точность, возможность использования черепов, для которых нет результатов отдельных промеров из-за поломок части костей. После несложной процедуры получения таблиц значений «диагностических коэффициентов» [ДК] применение метода сводится к сложению соответствующих чисел.

По результатам измерений самок-сеголеток, добытых за два промысловых сезона максимума и минимума численности, были подсчитаны значения ДК. Эти значения были применены для оценки размеров песцов, отловленных за другие сезоны максимума и минимума численности. Для каждого определенного ответа принадлежность самок к одной из двух фаз численности была определена правильно. Это говорит о потенциальной ценности МПА для определения фазы численности и о существовании «морфотипов», специфичных для фаз максимума и минимума.

Подробно описан МПА, способ получения и использования ДК.

Таблиц 2. Иллюстрация 1. Библиогр. 27 названий.

УДК 591.151:611.714

Применение расстояния Махаланобиса для определения степени различия групп песцов, добытых в течение двух циклов численности популяций. Рыбцов С. Е., Бененсон И. Е. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Описываются содержание и метод вычисления расстояния Махаланобиса. Приводятся результаты изучения размерных особенностей черепа песцов одновременно по 10 промерам при помощи этого показателя. Рассматриваются песцы-сеголетки (отдельно самцы и самки), добытые во время двух циклов численности. Наиболее сходны по размерам черепа песцы, добытые в сезоны двух минимумов и максимумов численности. Средние размеры черепов самок, добытых в каждый из годов минимума численности, сильно отличаются от размеров черепов самок в каждый из годов пика численности.

Таблиц 1. Библиогр. 7 названий.

УДК 599.471.4:591.151:611.714

О возможностях анализа неметрической изменчивости разных костей черепа. Вигоров Ю. Л. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

При использовании зоологами «эпигенетических» признаков черепа обычно не учитывается доля морфозов, эмбриопатий, фенодевиантов, фенокопий и переключений в развитии, не известна наследуемость признаков. Для изучения природы неметрической изменчивости черепа предлагается сравнивать признаки покровных и замещающих костей.

На черепах сеголетков песцов, добытых на Ямале в годы разной численности песца, изучали сдвиги частот встречаемости признаков, их асимметрию на сторонах черепа, половые различия и изменчивость. Встречаемость признаков покровных и замещающих костей по-разному зависела от фаз численности. Показатели связи неметрических признаков черепа оказались несущественными.

Нормирование (по среднему квадратичному отклонению) скорости годичных сдвигов частот неметрических признаков черепа домовой мыши у обеих групп костей оказались одинаковыми. Предлагаются способы изучения неметрической изменчивости обеих групп костей.

Таблиц 1. Библиогр. 25 названий.

УДК 591.4+578.087.

Использование объема мозговой коробки для оценки веса мозга млекопитающих. Дубравина Н. Б. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Для определения объема мозговой коробки выбран песок, как наименее варьирующий и удобный в обращении материал по сравнению с другими сыпучими материалами. Мозг, извлекаемый через затылочное отверстие по частям, взвешивали, а затем в очищенный и сухой череп насыпали и взвешивали песок.

Определение веса мозга таким способом дает меньшие случайные колебания, чем прямое взвешивание мозга, извлекаемого частями. Найденный способ использовали при исследовании различий в весе мозга песцов, добытых в разные фазы численности, а куниц из различных районов Свердловской области.

Таблиц 4. Библиогр. 28 названий.

УДК 595.7:578.087:632.038

Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми. Богачева И. А. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В статье предлагается заменить обычно применяемый прямой метод определения доли изъятой листовой поверхности путем измерения площади погрызов на балльную оценку погрызов с последующим переводом ее в единицы изъятия площади листа. При объеме пробы около 2000 листьев результат, полученный этим методом, близок к реальной величине изъятия (среднее отклонение около 10%). Предложенный метод прост, не требует специального оборудования, и затраты времени при его использовании в 10 раз меньше, чем при оценке погрызов обычным методом.

Таблиц 2. Иллюстраций 1. Библиогр. 20 названий.

УДК 578.087.1+577.3

Квази-энергия и правило поверхности. Смирнов В. С. «Применение количественных методов в экологии». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Рассматриваются математические обоснования и эмпирические данные для представления связи между весом и метаболизмом животных в форме квази-энергии $F=Q^2 \cdot m^{-1}$. Анализ литературных данных позволяет заключить, что основные положения опираются на ряд ошибочных представлений математического характера и неверное понимание материалов на разных биологических объектах. Зависимости абсолютного, относительного потребления энергии и квази-энергии от веса тела монотонны, не имеют экстремумов и точек перегиба. S-образность кривой F в зависимости от веса тела, как Q и q, лишь кажущаяся и возникает в результате математической обработки эмпирических данных. Для анализа данных по метаболизму правильнее использовать $a=Q \cdot m^n$.

Библиогр. 21 название.

ВЫШЕЛ В СВЕТ

сборник научных статей сотрудников
Института экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Биохимические аспекты некоторых проблем популяционной экологии. 8 п. л. Цена 80 коп.

Представлены работы, связанные с изучением механизмов экзометаболической регуляции и микроэволюции на тканевом уровне, выполненные в Институте экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР. Исследования, главным образом экологобиохимические, проведены на личинках амфибий, серых, лесных и высокогорных полевках, а также на клеточных культурах. Использованы современные биохимические, биофизические и математические методы (спектрофотометрия, полярография, ионнообменная хроматография, электрофорез в полиакриламидном геле, факторный эксперимент типа 2к, 2к т).

Сборник рассчитан на биохимиков, физиологов, экологов и специалистов, работающих на стыке смежных биологических дисциплин, так как главная особенность статей — комплексный подход к решению проблем.

Заявки присылать по адресу:

Свердловск, ГСП — 169,
ул. Первомайская, 91,
РИСО УНЦ АН СССР

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ

Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 119

Утверждено к печати Редакционно-издательским советом Уральского научного центра АН СССР

Редактор **Т. П. Бондарович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректор **И. М. Мигачёва**

РИСО УНЦ № 906—24(79). Сдано в набор 22/IX 1978 г. Подписано к печати 3/IV 1979 г. НС 19057. Формат 60×90¹/₁₆. Усл.-печ. л. 8,25. Уч.-изд. л. 8,6. Бумага типографская № 1. Цена 86 коп. Тираж 1000. Заказ 554.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, пр. Ленина, 49.