АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК · 1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК · 1980

УДК 591.538

Экологическая оценка энергетического баланса животных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.— 142 с.

Сборник работ лаборатории энергетики биогеоценотических процессов посвящен новому направлению в экологии — энергетике животных. Оцениваются различные жизненные проявления, которые лежат в основе поддержания энергетического баланса животных. Рассмотрены энергетические проблемы экологии и материалы по энергетике насекомых, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Освещены результаты изучения энергетических потребностей чешуекрылых и комаров в лесотундре, данные о калорийности насекомых. У амфибий оценена энергетическая стоимость метаморфоза в зависимости от температуры и плотности популяций. Приведены данные по газообмену нескольких видов рептилий при различных температурах. Изучены особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц в разных условиях, в том числе при низких температурах. Определены энергозатраты некоторых полевок в Субарктике.

Сборник рассчитан на зоологов, экологов, физиологов и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор **Н. Н. Данилов**

© УНЦ АН СССР, 1980.

Э $\frac{21008-990}{055(02)7}$ 18—1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

Н. Н. ДАНИЛОВ

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Энергетический обмен служит способом поддержания жизни организмов. Прямо или косвенно он влияет на все проявления их жизнедеятельности: характер распространения, ход и эффективность размножения, особенности сезонного и суточного ритмов и т. д. Поэтому совершенно естественно, что энергетический обмен, как основная форма связи животных с окружающей средой, имеет большое значение для экологии.

Исследования энергетического обмена прежде всего важны для аутэкологии. Н. И. Калабухов (1946) высказал очень важную мысль о том, что в конечном итоге любое приспособление является приспособлением энергетическим.

До 30-х годов нашего века энергетическим обменом занимались почти только физиологи, которых обменные процессы и терморегуляция интересовали с точки зрения регуляции физиологических функций. Первую попытку использовать особенности теплообмена для объяснения эколого-географических закономерностей предпринял Бергман (Bergmann, 1847), и открытое им явление позднее стало правилом, названным его именем. Конкретная физиологическая интерпретация правила Бергмана была дана позже.

С развитием в экологии исследований влияния различных факторов среды на организм все большее внимание начинают привлекать процессы теплообмена и в более широком плане — энергообмена. С формированием в 30-х годах нашего века на границе экологии и физиологии экологической физиологии одним из важнейших разделов ее стало изучение метаболизма, а основным содержанием экологической физиологии — изучение физиологических адаптаций в разных группах животных. При условности границы между физиологией и экологией во многих исследованиях такого рода она достаточно четко улавливается по задачам, которые решаются в ходе работы. Экологов в первую очередь интересуют особенности приспособления животных к условиям существования, в рассматриваемом нами случае — к температурному режиму среды обитания.

В формировании экологической физиологии видную роль сыграли работы И. Д. Стрельникова (1933), Кенди (Kendeigh, 1934), Н. И. Калабухова (1935), А. Д. Слонима (1937). Последующими исследованиями выяснены многие общие и частные особенности приспособления различных животных к условиям существования. Для экологических целей большое значение имели работы Броди (Brody, 1945), В. С. Ивлева (1954), Хеммингсена (Hemmingsen, 1960), Кенди (Kendeigh, 1970), Г. Г. Винберга (1976) о зависимости интенсивности метаболизма от размеров тела животных. Они способствовали внедрению в экологию энергетических подходов и позволили подойти к оценке энергетической роли разных животных в природе.

В популяционной экологии, несмотря на перспективность, энергетический подход пока не получил достаточного распространения, если не считать изучения особенностей метаболизма популяций из разных географических районов. Представляется, что для популяционной экологии наиболее значимыми энергетическими показателями должны быть баланс этих показателей и изменения баланса в разные сезоны и периоды жизни. Перспективность этого хорошо видна на примере работ В. Р. Дольника (1967, 1975). Для оценки состояния популяций нужны сведения об энергетических затратах на рост, размножение, поддержание жизнедеятельности на свойственном виду уровне в разные сезоны. Еще большее значение имело бы сопоставление их с процессами, протекающими в популяциях, т. е. энергетическая оценка изменения возрастной и половой структуры, численности, стоимости поддержания численности. Видимо, развитие энергетики популяций приведет к составлению энергетического баланса популяций важнейших видов. Так, например, значительный интерес представляло бы определение баланса видов с различной приспособленностью к условиям тундры или разными способами поддерживающих свою численность. Для этого, в частности, следовало бы проанализировать особенности баланса эндемичных и широко распространенных как в тундре, так и в соседних зонах, видов.

Разработка энергетических принципов исследования экосистем (Lindemann, 1942; Odum, 1959; Винберг, 1962) позволила на практике впервые связать все компоненты и представить их участие в едином функциональном процессе, который объединяет их в систему. Таким образом, энергетический подход положил начало системному анализу биогеоценозов. Признанию и распространению его способствовало не только то, что он дал возможность выразить в общих показателях трофические связи между самыми разными организмами, но и позволил связать их с поступающим в экосистему извне потоком энергии, а также количественно оценить роль разных компонентов в общем потоке.

Показатели энергетического обмена могут быть выражены

в единицах тепла, работы или мощности. К ним может быть сведена энергия, поступающая в экосистему в виде солнечной радиации и переносимого при атмосферных процессах тепла, энергия, содержащаяся в теле живых организмов, воспринимаемая ими с пищей и передаваемая в другие звенья экосистемы в результате выделения продуктов жизнедеятельности и потребления биомассы вышестоящими трофическими звеньями. Основными характеристиками, необходимыми для расчета потока энергии, служат: количество изъятой из экосистемы энергии, количество потребленной с кормом энергии, усвоенная из нее или метаболизированная энергия, экскретируемая и выделенная при дыхании энергия. Для определения энергии, заключенной в биомассе, необходимо определение ее калорийности или химического состава.

Конечная цель исследований энергетики экосистем — составление модели потока энергии и энергетических отношений. В настоящее время обобщенные модели составлены для экосистем основных ландшафтных зон. Недостатком их является то, что они не отражают динамику процесса. В некоторой степени этот недостаток компенсируется сведениями о динамике биомассы отдельных компонентов. Следовательно, необходимо разработать принципы построения динамической модели и получить нужные для нее материалы.

Лаборатория энергетики биогеоценотических процессов, созданная в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1970 г., своей целью ставила, как явствует из названия, исследование энергетического обмена экосистем и протекающих в них процессов. Естественно, что наряду с решением общих задач в работе лаборатории заметное место занимали исследования энергетики отдельных групп животных, без чего были невозможны исследования экосистемного плана. В настоящем сборнике представлены результаты изучения энергетики и энергетических отношений насекомых, амфибий, птиц и грызунов.

ЛИТЕРАТУРА

Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 11, с. 1618—1630.

Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных.— Ж. общ. биологии, 1976, т. 37, № 1, с. 56—69.

Дольник В. Р. Годовые циклы биоэнергетических приспособлений к условиям существования у 16 видов *Passeriformes*.— В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л.: Наука, 1967, с. 115—163.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 396 с.

Ивлев В. С. Зависимость интенсивности обмена рыб от веса их тела.— Физиол. ж., 1954, т. 40, № 6, с. 717—721.

Калабухов Н. И. Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши.— Докл. АН СССР, 1935, т. 11, № 1, с. 82—88.

Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса как основы процесса адаптации.— Ж. общ. биологии, 1946, т. 7, № 6, с. 417—433.

Слоним А. Д. К эволюции регуляции тепла в животном организме.— Успехи совр. биологии, 1937, т. 6. вып. 1, с. 52—66.

Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 325 с.

Стрельников И. Д. Физиологические основы экологии грызунов.— Сборник ВИЗР, 1933, № 7, с. 22—76.

Bergmann C. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse.— Göttinger Studien, 1847, 1 Abt., S. 595—708.

Brody S. Bioenergetics and Growth. N. Y., 1945. 1023p.

Hemmingsen A. M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution.— Rep. Memor. Hosp., Copenhagen, 1960, N 9, p. 3—110.

Kendeigh S. Ch. The role of environment in the life of birds.— Ecol. Monographs, 1934, vol. 4, N 3, p. 299—417.

Kendeigh S. Ch. Energy requirements for existence in relation to size of birds.— Condor, 1970, vol. 72, N 1, p. 60—65.

Lindemann L. R. The trophic-dynamic aspect of ecology.— Ecology, 1942, N 23, p. 399—418.

Odum E. P. Fundamentals of ecology, 2. Edit.— Philadelphia, 1959. 451 p.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

И. А. БОГАЧЕВА

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ НЕКОТОРЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

Ранее (Богачева, 1974, 1977; Богачева, Дубешко, 1975) при изучении листогрызущих насекомых, повреждающих ивы в лесотундре Приобья, мы остановили свое внимание на массовых видах — пилильщике *Amauronematus harpicola* sp. n. и листоеде *Phytodecta pallidus* L. Были установлены биологические особенности и особенности энергетического обмена, позволившие этим видам регулярно достигать высокой численности в условиях Субарктики. Судя по литературным данным, сходными приспособлениями к условиям Севера обладают и другие обычные здесь виды.

Вместе с тем известно, что чешуекрылые, представленные на Севере большим разнообразием видов, обычно немногочисленны. Хотя отдельные массовые размножения чешуекрылых на Севере известны (Tenow, 1963, 1972), основными зеленоядами являются там пилильщики и листоеды (Медведев, Чернов, 1969; Богачева, 1977; Hippa, Koponen, 1975; Haukioja, Iso-Iivari, 1976). В связи с этим возникает несколько интересных вопросов: имеются ли существенные отличия биологии и энергетики чешуекрылых от пилильщиков и листоедов, которые препятствовали бы их продвижению на Север, и в чем заключаются приспособления чешуекрылых к условиям Севера.

Работы проводились в июле — августе 1978 г. в пос. Лабытнанги (66° 43′ с. ш., зона лесотундры Нижнего Приобья). Нами было взято три вида чешуекрылых: *Oporinia autumnata*; пяденица ночная смородинная *Lygris prunata* L. и брюквенница *Pieris nari* L. Все эти виды — обычные обитатели средней полосы (Ламперт, 1913). В низовьях Оби они обычно редки, в отдельные годы встречаются чаще, но никогда не достигают здесь высокой численности.

Материал и методика

При изучении энергетических потребностей гусениц поодиночке содержали в небольших стеклянных или полиэтиленовых садках, закрытых мельничным газом. Садки держали в лаборатории при температуре 12—14°. В садок помещали один или несколько листьев кормового растения. Для поддержания влажности на дно садка помещали кусочек ваты или фильтровальной бумаги, который ежедневно смачивали. Раз в день (обычно утром) взвешивали гусениц, меняли корм и, накладывая удаленные из садков листья на миллиметровую бумагу, измеряли площадь выеденных отверстий. Регистрировали также линьку гусениц и все замеченные изменения в их поведении.

Для экспериментов брали гусениц весом не менее 2—3 *мг* и продолжали эксперимент до тех пор, пока гусеница не прекращала питаться и не проявляла явных признаков подготовки к окукливанию. После этого ограничивались ежедневным осторожным увлажнением содержимого садков вплоть до отрождения бабочек; их умерщвляли и взвешивали. Эксперимент на каждом виде проводился в 10 повторностях.

Вес гусениц, определяемый на живых особях, необходимо было выразить также в миллиграммах сухого вещества. Для этого поступали следующим образом: собирали или воспитывали в общем большом садке 10—15 гусениц последнего возраста, взвешивали их поодиночке, умерщвляли, высушивали и снова взвешивали. Таким образом, полученная цифра представляла усредненные данные для последнего возраста.

Потребление корма, первоначально определявшееся в единицах площади, затем также выражалось в сухом весе. Для этого раз в 5 дней взвешивали образцы листьев заранее известной площади для определения сырого веса 1 *см*^{2} листа. Кроме того, навески листьев высушивали и взвешивали повторно для определения содержания сухого вещества в листьях. На основании полученных данных были построены кривые, по которым потом определяли средние значения показателей для каждого дня. Как для этих измерений, так и для кормления гусениц в экспериментах все время брали листья со средней части побегов березы и смородины. Что же касается *Pieris napi*, то гусениц этого вида кормили только самыми молодыми листьями вечерницы (гесперис). Вес единицы площади таких листьев и процент содержания в них сухого вещества был определен только один раз, в середине срока экспериментов.

Некоторые биологические особенности изученных видов

Oporinia autumnata. Гусениц этого вида почти каждый год находили на березе извилистой *Betula tortuosa* в окрестностях Лабытнанги; несколько экземпляров было найдено также на

ольхе кустарниковой *Alnus fruticosa* на Полярном Урале (Красный Камень). В опытах их выкармливали листьями березы. Гусеницы были собраны 7 июля 1978 г.; несмотря на то, что листья берез полностью развернулись в этом году всего за неделю до этого срока, большинство найденных гусениц относилось уже к предпоследнему возрасту. Только одна гусеница прошла в эксперименте еще два возраста, от линьки до линьки; предпоследний возраст продолжался у нее 3 дня. Окраска гусениц в этом возрасте зеленая, с продольными многочисленными узкими желтыми полосами. Перелиняв последний раз, гусеница меняет цвет на более интенсивный; заметней становится желтая боковая полоса. Весь последний возраст длится в среднем 9 дней. В течение первых 3—4 дней гусеница активно питается и наращивает вес, затем снижает питание и через день-два начинает плести колыбельку в листьях на дне садка; в природе окукливание, видимо, происходит в почве. Стадия куколки длится 27—36 дней (в среднем 32,5 дня; $n=6$). Части куколок для продолжения развития необходимо промораживание, так что основная масса бабочек отрождается осенью и некоторое количество — весной.

Lygris prunata L. Гусеницы были собраны на смородине шершавой *Ribes hispidulum*; на других видах растений их не встречали. Любопытно, что они отказались питаться близким видом — интродуцированной на территории Салехардского стационара черной смородиной *Ribes nigrum*. В день сбора гусениц, 8 июля, большинство их также было в предпоследнем возрасте. От линьки до линьки он был прослежен только у двух экземпляров; он длился у них 5 и 7 дней. Окраска гусениц — светлая, зеленовато-серая, с более темной линией вдоль спины — резко меняется после линьки на последний возраст, когда гусеница приобретает заметный коричневый оттенок и рисунок из темных треугольников на спине. Последний возраст продолжается от 8 до 15 дней (в среднем 10,2; $n=9$), из которых 6 дней гусеница активно питается и увеличивается в весе. Окукливается она в листьях на дне садка; судя по куколке, в природе окукливание происходит в листьях на растении. Стадия куколки длится всего 13—16 дней, после чего в конце июля — начале августа отрождаются бабочки.

Pieris napi L. В первой декаде июля в окрестностях Лабытнанги мы наблюдали, как самки откладывали яйца на многие обычные здесь крестоцветные растения — сердечник луговой *Cardamine pratensis*, жеруху лекарственную *Nasturtium officinale*, вечерницу *Hesperis matronalis*. Первых гусениц весом 3—5 *мг* мы, однако, смогли взять для экспериментов только в первых числах августа. Стадия яйца длится, таким образом, несколько недель. Вылупление гусениц продолжалось до середины августа. Как было установлено, гусеницы потребляют листья всех названных видов крестоцветных и капусту; в экспе-

риментах гусениц выкармливали гесперисом. Предпоследний возраст продолжается в среднем 6 дней, последний — 12 дней. В течение 7,5 дней последнего возраста гусеница активно питается, после чего прикрепляется пояском к стенке или крышке садка и окукливается. Для дальнейшего развития необходимо промораживание, поэтому бабочки выводятся из куколок только на следующий год.

Особенности энергетического баланса

Потребление корма (общие данные). Потребление корма гусеницами всех трех видов по дням приводится на рис. 1. Из приведенных кривых видно, что потребление весьма равномерно растет от первого к третьему-четвертому дню возраста, после чего несколько дней держится приблизительно на одном и том же уровне. В конце возраста потребление резко падает.

В среднем в течение последнего возраста гусеница *Pieris napi* ежедневно потребляет количество корма, по весу соответствующее приблизительно 48% веса тела, *Lygris prunata* — около 60%, *Oporinia autumnata* sp. — около 80%. Чем короче период развития гусениц, тем выше интенсивность их питания. Другие авторы приводят данные, близкие к нашим. Так, Райхл и Кроссли (цит. по Haukioja, Niemelä, 1974) указывают, что дневное потребление пищи у гусениц пядениц составляет 56% их веса. Долгоносик *Odontopus calceatus* при питании листьями *Liriodendron tulipifera* ежедневно потребляет 97% от своего веса (VanHook, Dodson, 1974). Качмарек (Kaczmarek, 1967) считает, что потребление активных грызущих фитофагов приближенно можно описать формулой $c=0{,}75P$. Изученные нами виды в общем довольно хорошо соответствуют этой формуле.

Кривая потребления корма на единицу веса тела обнаруживает ту же тенденцию изменения в течение возраста, что и кривая потребления корма в расчете на особь. Однако колеблется этот показатель меньше, составляя в последнем возрасте 0,4—1,4 *г/г* веса тела у *Oporinia autumnata*, 0,5—0,8 *г* у *Lygris prunata* и 0,2—0,6 *г* у *Pieris napi* (см. рис. 1). Снова проявляется та же закономерность: чем короче период развития гусениц, тем большее количество корма потребляют они ежедневно.

Изменение веса. Наиболее детально его удалось проследить в последнем личиночном возрасте (рис. 2); по предпоследнему возрасту данных меньше. За предпоследний возраст вес гусеницы каждого из изученных видов увеличивается приблизительно втрое. В течение последнего возраста вес гусениц *Oporinia autumnata* вырос в три с половиной раза, *Lygris prunata* и *Pieris nari* — почти в пять раз (табл. 1).

В период линьки гусеница не питается или слабо питается; ее вес в это время стабилизируется, у отдельных особей даже падает. Наибольшего веса достигает гусеница в последнем

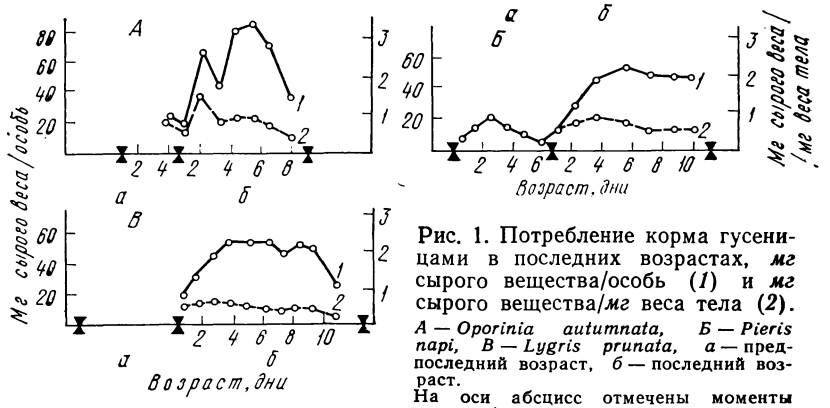


Рис. 1. Потребление корма гусеницами в последних возрастах, *мг* сырого вещества/особь (*1*) и *мг* сырого вещества/*мг* веса тела (*2*).

А — Oporinia autumnata, Б — Pieris napi, В — Lygris prunata, а — предпоследний возраст, *б* — последний возраст.

На оси абсцисс отмечены моменты линьки (*треугольники*).

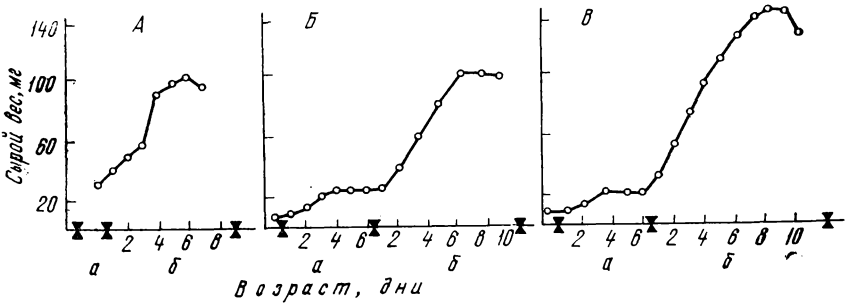


Рис. 2. Изменение веса гусениц по дням.

Усл. обозначения те же, что на рис. 1.

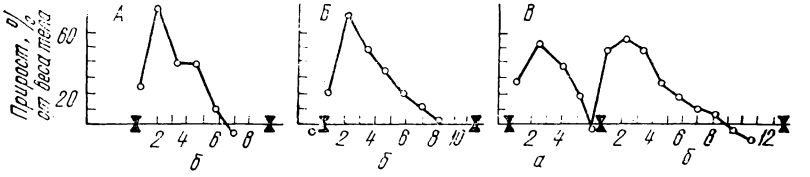


Рис. 3. Прирост гусениц.

Усл. обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 4. Изменение содержания сухого вещества в листьях (*А*) и сырого веса 1 *см*² листовой пластинки (*Б*) в течение сезона.

1 — береза извилистая, *2* — смородина шершавая.

Таблица 1

Сырой вес чешуекрылых на разных стадиях развития, *мг*

Показатель	Пол	*Oporinia autumnata*			*Lygris prunata*		
		n	lim	$\bar{x}$	*n*	lim	$\bar{x}$
Максимальный вес гусеницы предпоследнего возраста	♂	1	—	27,0	3	20,5—21,0	20,7
	♀	4	22,5—39,5	32,2	5	19,0—25,0	21,8
	♂♀	7	22,5—39,5	31,6	9	19,0—25,0	21,4
гусеницы последнего возраста	♂	1	—	103,0	3	85,0—108,5	98,5
	♀	5	82,5—128,0	109,0	5	103,0—129,0	114,9
	♂♀	9	82,5—128,0	109,6	9	85,0—129,0	106,6
Вес бабочки в день отрождения	♂	1	—	30,0	6	32,0—38,0	35,0
	♀	5	33,0—64,0	48,6	6	50,0—63,0	54,7
	♂♀	6	30,0—64,0	45,5	12	32,0—63,0	44,8
Вес экзувия	♂♀	3	—	3,0	6	3,0—6,0	4,2

возрасте, в конце периода питания. Затем ее вес начинает уменьшаться; до ухода в подстилку эта убыль веса составляет 8—10% в день. Расход резервных питательных веществ продолжается и у куколки, хотя более медленными темпами; в итоге вес отродившейся бабочки у пядениц обоих видов составляет только 42% от максимального веса. Конечно, эта убыль веса происходит также за счет сброшенного экзувия, линочной жидкости и других продуктов.

Самцы весят меньше самок, и разница в весе между самцом и самкой последовательно увеличивается от стадии к стадии. Так, у пяденицы *Lygris prunata* вес гусениц самцов в предпоследнем возрасте составляет 98% веса самок, в последнем возрасте — 86%, у имаго — лишь 64%. Это не является неожиданным: у многих насекомых самки весят больше самцов. При этом они потребляют и усваивают больше энергии, чем самцы (Gillon, 1968; Muthukrishnan, Delvi, 1973). Интересно то, что за время пребывания в стадии куколки самцы теряют заметно бо́льшую долю веса, чем самки. У того же вида — *Lygris prunata* — самки теряют в среднем 48,5% веса тела, в то время как самцы 64,5%. Видимо, это объясняется общим повышенным уровнем метаболизма у самцов, не связанным в это время непосредственно с более подвижным поведением.

Прирост (прибавка в весе). Удобнее всего этот показатель выражать в относительных единицах — в процентах от веса тела гусеницы в предыдущий день. Прирост достигает у гусениц весьма высоких величин — более 100% (рис. 3), т. е. вес за сутки может увеличиваться более чем в два раза. Однако в среднем в течение возраста ежедневные приросты составляют лишь 20—30%. Прирост наиболее высок в течение первых суток после линьки. Видимо, большое увеличение веса гусеницы в это время обусловлено не только действительным ее ростом и отложением резервных питательных веществ, но также об-

Pieris napi		
n	lim	$\bar{x}$
—	—	—
—	—	—
6	21,5—37,5	29,4
—	—	—
—	—	—
6	129,0—173,0	146,8
—	—	—
—	—	—
—	—	—
—	—	—

воднением тканей и наполнением кишечника. (Напомним, что во время линьки гусеница потребляет очень небольшое количество корма либо совсем не питается.) После первых суток приросты последовательно и равномерно снижаются, достигая к концу возраста отрицательной величины.

Количество корма, необходимое для создания 1 *г* веса тела. Один из самых простых показателей, для вычисления которого необходимо знать только две величины, наиболее легко определяемые в эксперименте: прирост и количество съеденного корма. В то же время очень важный показатель, по которому проще всего оценить экономическую важность вида или его роль в биогеоценозе, если знать обилие особей и их средний вес. На создание 1 *г* веса тела у гусениц всех видов идет 3—4 *г* листьев (сырой вес). Это очень высокие цифры, характерные для самых активных грызущих фитофагов; подробнее этот вопрос будет рассматриваться в дальнейшем. Обращает на себя внимание тот факт, что в последнем возрасте на создание единицы веса тела требуется несколько больше корма, чем в предпоследнем:

	Возраст	
	предпоследний	последний
Oporinia autumnata	3,12	4,14
Lygris prunata	3,30	3,34
Pieris napi	3,12	3,50

Скорее всего, это обусловлено тем, что усвоение пищи в старших возрастах уменьшается (Гримальский, 1964; Chlodny и др., 1967).

Коэффициент использования съеденной пищи на рост. Для вычисления этого показателя все полученные нами данные были выражены в единицах сухого веса.

Определение сухого веса гусениц, как указывалось выше, проводилось на особях, достигших последнего личиночного возраста. По литературным данным (Андрианова, 1970; Srihari, 1970; Dermott, Patterson, 1974; Hagvar, 1975; Hofsvang, 1975), содержание воды в теле личинок уменьшается с возрастом, составляя $^4/_5$—$^3/_4$ веса тела. Данные, полученные нами, близки к литературным: 25% сухого веса для обоих видов пядениц и 20% для брюквенницы.

Определение процентного содержания сухого вещества в листьях березы и смородины было проведено несколько раз с про-

Таблица 2

Некоторые энергетические показатели гусениц чешуекрылых

№ личинки	Колич. съеденного корма С	Прирост Р	Р/С, %
	мг сухого веса		
	Oporinia autumnata		
1	83,4	17,6	21,1
2	89,1	25,1	28,2
3	77,2	19,2	24,9
4	94,7	20,1	21,2
5	133,2	25,4	19,1
6	145,6	28,5	19,6
7	95,9	25,5	26,6
9	64,8	18,2	28,1
10	97,1	25,0	25,7
Всего . . .	881,0	204,6	23,2
	Lygris prunata		
11	76,2	23,2	30,4
12	109,4	27,2	24,9
13	67,6	22,8	33,7
14	87,9	28,1	32,0
15	80,7	20,8	25,8
16	88,2	30,2	34,2
17	94,9	21,0	22,1
18	83,1	24,6	29,6
19	57,3	25,1	43,8
Всего . . .	745,1	223,0	29,9
	Pieris napi		
21	115,2	26,0	14,1
22	137,3	25,6	18,6
24	134,1	30,2	22,5
26	127,5	24,7	19,4
28	74,6	19,4	26,0
29	110,1	23,5	21,3
30	133,0	27,4	20,6
Всего . . .	831,8	176,8	21,2

межутками в четыре — шесть дней. Как видно из рис. 4, содержание сухого вещества в листьях увеличивается от начала к концу вегетации, составляя у березы 24—36%, а у смородины

19—26%. Вместе с тем, хотя и более слабо, увеличивается и вес единицы площади листовой пластинки (см. рис. 4). У гесперис оба эти показателя были определены один раз в середине августа; сырой вес 1 *см*^{2} листа составлял 14,8 *мг*, а содержание сухого вещества в листьях — 26,5%. В табл. 2 приводятся данные по потреблению корма, приросту и значению коэффициента *P/C* для гусениц трех изученных нами видов. Данные приводятся по каждой гусенице, суммарно за все время эксперимента. Из табл. 2 видно, что коэффициент использования съеденной пищи на рост очень высок: у брюквенницы — в среднем 21,2%, у пяденицы *Oporinia autumnata* — 23,2%, у *Lygris prunata* — даже 29,9%. В литературе для чешуекрылых обычно указывают гораздо более низкие цифры: 11% для непарного шелкопряда (Ильинский, 1959); 14% для *Pachysphinx modesta* на канадском тополе (Schroeder, 1973); 14—16% для капустницы (Evans, 1939; цит. по Carne, 1966); 16% для *Platysamia cecropia* на сирени и *Danaus plexippus* на ваточнике (Schroeder, 1972, 1976); 17% у *Celerio euphorbiae* на молочае (New, 1971). С другой стороны, для чешуекрылых известны и гораздо более высокие цифры: 20—27% для различных пядениц на орешнике (Smith, 1972); 22% для *Malacosoma neustria* на иве, 28% для *Phalera bucephala* на грабе, 34% для того же вида на орешнике (Evans, 1939; цит. по Carne, 1966). Так что полученные нами цифры являются высокими, но не уникальными.

Все сказанное здесь относится и к обсуждавшемуся выше показателю — количеству корма, необходимому для создания 1 *г* веса тела. По существу это один и тот же показатель, только один выражен отношением *C/P*, другой — *P/C*. Кроме того, коэффициент использования съеденной пищи на рост *P/C* обычно вычисляется по количеству сухого вещества (*мг*) или по калорийности.

Обсуждение результатов

Ранее (Богачева, Дубешко, 1975; Богачева, 1977) на представителях других отрядов — пилильщиках и листоедах — нами были получены данные, которые позволили нам сделать вывод о высоком коэффициенте использования съеденной пищи на рост. Этот вывод подтверждается и литературными данными. Так, у листоеда *Melasoma collaris* на иве в альпийских местообитаниях Южной Норвегии этот коэффициент колеблется от 20 до 26% (Hagvar, 1975); у листоеда *Phytodecta pallidus* в Швеции он доходит до 29% (Axelsson и др., 1974). Новые данные, полученные на нескольких видах чешуекрылых, подтверждают общее правило.

Судя по фенологии северных видов листогрызущих насекомых, они стремятся использовать для личиночного питания наиболее теплый период, который здесь очень непродолжителен.

Он захватывает обычно вторую половину июля, иногда и начало августа; именно на это время приходится на Севере у большинства видов листогрызущих насекомых развитие старших личиночных возрастов. В этот период преимущество получают виды, способные потреблять большое количество корма и эффективно превращать растительные вещества в ткани своего тела (высокий коэффициент *P/C*). Это обеспечивает им высокую скорость роста.

Не следует, однако, думать, что высокий показатель использования съеденной пищи на рост — непременная принадлежность северных насекомых. Как и другие энергетические показатели, он в высокой степени зависит от температуры (Hippa, Koponen, 1975; Mathavan, Pandian, 1975), уменьшаясь при ее понижении. У пилильщика *Dineura viridiдorsata* на березе коэффициент *P/C* равен всего лишь 9% (Haukioja, Niemelä, 1974); это убеждает нас в том, что на Севере могут благополучно существовать виды и с низкой эффективностью использования съеденной пищи на рост. К сожалению, не известно, при какой температуре проводились исследования.

Вопрос о том, почему же на Севере пилильщики и листоеды получили преимущества перед чешуекрылыми, остается нерешенным. Выскажем некоторые соображения, появившиеся у нас на этот счет.

Иногда за весь вегетационный сезон на Севере теплые дни длятся даже меньше 2—3 недель, минимально необходимых для завершения личиночной стадии у большинства видов. Для видов, которые не обладают способностью зимовать в любом личиночном возрасте, такие годы оказываются критическими. Таким был 1978 г., когда всю вторую половину июля и августа максимальные дневные температуры достигали лишь 8—10°. Брюквенницы, завершившие личиночное развитие в экспериментальных условиях, в природе к концу августа весили всего 20—25 *мг*. В то же время, все находившиеся под наблюдением мелкие виды пилильщиков и листоедов на березе, иве, ольхе благополучно закончили питание и ушли в подстилку на зимовку. В связи с этим можно предполагать следующее.

1. При низких температурах вегетационного сезона интенсивность питания и (или) коэффициент *P/C* падает у пилильщиков в меньшей степени, чем у чешуекрылых, что выражается в более или менее нормальной скорости роста у пилильщиков и крайне замедленном росте чешуекрылых.

2. Интенсивность питания и коэффициент *P/C*, а значит, и темп роста одинаково снижаются как у пилильщиков, так и у чешуекрылых. Однако мелкие виды, к которым относится большинство северных пилильщиков и листоедов (максимальный вес личинки 20—40 *мг*), в любом случае успевают завершить свое развитие, а более крупные чешуекрылые не успевают и, не имея возможности зимовать в стадии личинки, погибают.

Для подтверждения одного из этих предположений необходимы эксперименты с личинками пилильщиков и чешуекрылых, проделанные в разных температурных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Андрианова Н. С. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Богачева И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах.— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974, с. 155—157.

Богачева И. А. Пилильщики (Hymenoptera, Tenthredinoidea) и их роль в биогеоценозах Приобского Севера.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 85—103.

Богачева И. А., Дубешко Л. Н. Экология и энергетика питания листоеда *Gonioctena pallida* L. в тайге и лесотундре Сибири.— Экология, 1975, № 3, с. 94—96.

Гримальский В. И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М.: Лесная промышленность, 1964. 151 с.

Ильинский А. И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним.— М.: Гослесбумиздат, 1959. 61 с.

Ламперт К. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. С.-Пб., 1913.

Медведев Л. Н., Чернов Ю. И. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (Coleoptera, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 4, с. 532—537.

Axelsson B., Bosatta E., Lohm U. и др. Energy flow through a larval population of *Phytodecta pallidus* L. (Col., Chrysomelidae) on *Corylus avellana* L., 1. Individual energy budget.— Zoon, 1974, vol. 2, N 1, p. 49—55.

Carne P. B. Growth and food consumption during the larval stages of *Paropsis atomaria* (Col., Chrysomelidae).— Entomologia experimentalis et applicata, 1966, vol. 9, N 1, p. 103—112.

Chlodny J., Gromadzka J., Trojan P. Energetic budget of development of the Colorado beetle — *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Col., Chrysomelidae).— Bull. LAcadèmie Polonaise Sci., Ser. Sci. Biol., 1967, vol. 15, N 12.

Dermott R. M., Paterson. Determining dry weight and percentage dry matter of chironomid larvae.— Can. J. Zool., 1974, vol. 52, N 10, p. 1243—1250.

Gillon J. Caractéristiques quantitatives du développement et de d'alimentation de *Rhabdoplea klaptoczi* (Karny 1915) (Orthoptera: Acrididae).— Ann. Univ. Abidjan, 1968, E 1, N 2, p. 101—112.

Hagvar S. Energy budget and growth during the development of *Melasoma collaris* (Coleoptera).— Oikos, 1975, vol. 26, N 2, p. 140—146.

Haukioja E., Iso-Iivari L. Local and annual variation in secondary production by *Dineura virididorsata* (Hym., Tenthredinidae).— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1976, vol. 13, p. 26—32.

Haukioja E., Niemelä P. Growth and energy requirements of the larvae of *Dineura virididorsata* (Retz.) (Hym., Tenthredinidae) and *Oporinia autumnata* (Bkh.) (Lep., Geometridae) feeding on birch.— Ann. Zool. Fennici, 1974, N 11, p. 207—211.

Hippa H., Koponen S. On the damage caused by the species of *Galerucella* (Col., Chrysomelidae) on the cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) in Finland and northern Norway.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1975, № 12, p. 54—59.

Hofsvang T. Life cycle and energy budget of *Tipula excisa.* (Schum) (Diptera, Tipulidae).— Ecol. Stud., 1975, vol. 17, p. 145—150.

Kaczmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).— Secondary productivity terrestrical ecosystems, 1967, vol. 2, p. 663—678.

Mathavan S., Pandian T. J. Effect of temperature on food utilisation in the monarch butterfly *Danaus chrysippus*.— Oikos, 1975, vol. 26, N 1, p. 60—64.

Muthukrishnan J., Delvi M. R. Bioenergetics of a tropical grasshopper.— Indian J. Exp. Biol., 1973, vol. 11, N 6, p. 541—544.

New T. R. The consumption of *Euphorbia cyparissias* (Euphorbiaceae) by larvae of *Celerio euphorbiae* (Lepidoptera: Sphingidae).— Can. Entomol., 1971, vol. 103, N 1, p. 59—66.

Schroeder L. A. Energy budget of Cecropia moth, *Platysamia cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae), fed lilac leaves.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2, p. 367—372.

Schroeder L. A. Energy budget of the larvae of the moth *Pathysphinx modesta*.— Oikos, 1973, vol. 24, N 2, p. 278—281.

Schroeder L. A. Energy, matter and nitrogen utilization by the larvae of the monarch butterfly *Danaus plexippus*.— Oikos, 1976, vol. 27, N 2, p. 259—264.

Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice.— J. Anim. Ecol., 1972, vol. 41, N 3, p. 567—587.

Srihari T. Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae* (Lep. Pieridae).— Ann. Soc. entomol. France, 1970, vol. 6, N 4, p. 1003—1014.

Tenow O. Leaf-eating insects on the mountain birch of Abisco (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites. Uppsala, 1963.

Tenow O. The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophthera spp.* (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862—1968.— Zool Bidr. Uppsala, Suppl., 1972, N 2, 1—107.

VanHook R. I., Dodson G. J. Food energy budget for the yellow-poplar weevil, *Odontopus calceatus* (Say).— Ecology, 1974, vol. 55, N 1, p. 205—207.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ • 1980

Н. В. НИКОЛАЕВА

ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ И БИОМАССА ЛИЧИНОК СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Количественная сторона питания личинок кровососущих комаров изучена недостаточно. Известно, что при высокой концентрации пищи в окружающей среде она с большой скоростью проходит через кишечник личинок *Anopheles* фактически без существенных качественных изменений. И наоборот, при ограниченном запасе пищи в среде она подвергается в кишечнике личинки более длительной переработке (Беклемишев, 1944). Снижение усвояемости пищи при увеличении ее концентрации и рациона обнаружено также у водных ракообразных (*Daphnia, Artemia*) и, по-видимому, характерно для всех фильтраторов (Винберг и др., 1973).

Методика исследований

Изучение питания личинок кровососущих комаров проводили в 1972—1974 гг. в среднем течении р. Хадыты (67° с. ш.), на Южном Ямале. Пойма реки почти сплошь покрыта лиственнично-еловым лесом с примесью березы, встречаются также вейниковые и крупноразнотравно-вейниковые луга; плакорная часть занята тундрой. В данном районе встречаются девять видов комаров рода *Aedes*: среди личинок, населяющих пойменные водоемы, 87—91% составляет в разные годы *Aedes communis* Deg., в тундровых водоемах доминируют *A. hexodontus* Dyar (53—65%) и *A. nigripes* Zett. (23—39%).

Питание личинок изучали в лабораторных условиях: определяли количество поглощенного корма и прирост личинок за время опыта. Опыты проводили на личинках *A. communis* всех возрастов, которых содержали в трехлитровых аквариумах от 5 до 50 экз. Личинок взвешивали в начале и в конце опыта. Взвешенную порцию корма в виде отмершей растительности из водоемов помещали в аквариумы либо целиком в начале опыта, либо по частям в течение трех — пяти дней. По окончании опы-

та оставшийся корм снова взвешивали. Среднесуточная температура воздуха в помещении, где проводились опыты, была на 1,3—2,0° выше, чем в природе.

Для экстраполяции данных о количестве потребленного корма на природные условия ежегодно определяли плотность и биомассу личинок *Aedes* в 15—20 лесных и 25—28 тундровых водоемах. Учеты, приуроченные к началу окукливания, когда плотность комаров достигала некоторой стабильной величины, проводились с помощью металлического биоценометра. Всего было проведено 340 учетов, собрано и определено 25 тыс. личинок. Часть личинок (обычно 100 экз.), собранных при количественных учетах взвешивали на торзионных весах: по 10 особей одновременно после кратковременного обсушивания их на фильтровальной бумаге. Большая часть данных относится к весу личинок в сыром состоянии; в ряде случаев материал впоследствии доводили до воздушно-сухого веса в термостате. На основании данных о плотности и весе личинок IV стадии и куколок рассчитывали их конечную биомассу в водоемах разного типа. В 1973 г., при более подробном изучении изменений веса личинок на разных стадиях, ежедневно взвешивали по 100 особей из трех лесных водоемов на протяжении всего периода водного развития. Всего за три сезона проведено взвешивание 6480 личинок и куколок. Наряду с биомассой определяли также продукцию, которая представляет собой сумму биомасс, создаваемых дожившими до окукливания особями и всеми погибшими в процессе развития личинками. Для этих целей проводили специальное изучение преимагинальной смертности комаров (Николаева, 1979). При расчетах количества погибших особей допускали равномерное уменьшение численности за время разных личиночных стадий.

Результаты и их обсуждение

Наблюдения за личинками *Aedes* в аквариумах показали, что питание их происходит круглосуточно, за исключением периода линьки. С первых дней существования ведущим способом питания становится обскребывание субстрата; однако, когда личинки поднимаются к поверхности для дыхания, они временно переключаются на фильтрацию. Было отмечено, что помимо пленки из живых организмов, покрывающей затопленную растительность, личинки соскребывают и непосредственно отмершие ткани самих растений (прошлогодние листья злаков, осок, лиственный опад ивы и березы). Судя по интенсивному выеданию вплоть до полного скелетирования листьев, именно отмершие ткани высших растений составляют основу питания личинок. Что же касается перифитона, то более или менее значительный его слой появляется в водоемах лишь к моменту завершения личиночного развития комаров.

Уравнение $C=P+R+F$ показывает, что съеденная пища (C) обеспечивает накопление продукции (P), т. е. массы тела, затраты на метаболизм (R) и потери с экскрементами (F). Согласно задачам настоящего исследования, экспериментально определяли только два компонента этого уровня — C и P. Опытным путем было установлено количество корма, потребляемое на единицу прироста личинок (табл. 1): в среднем по результатам шести опытов на создание 1 *мг* сырого веса личинкам требуется 16,5±2,34 *мг* корма. Это заметно выше величин, характеризующих потребление корма на рост различными растительноядными насекомыми. Так, личинки листоедов и пилильщиков, обитающих в Приобской лесотундре, потребляют от 3,6 до 3,9 *мг* сырого корма (листьев ивы) на создание 1 *мг* массы тела (Богачева, 1974). Наиболее высокие показатели (8,8—9,0 *мг* корма на 1 *мг* прироста) отмечены для гусениц некоторых чешуекрылых (Crossley, 1966).

Другой распространенной энергетической характеристикой служит коэффициент использования потребленной пищи на рост: $K=P/C$ (Винберг, 1962). Опыты 1 и 2, непродолжительные по времени, но с использованием большого числа личинок, позволили оценить их суточный рацион. В первом случае одна личинка IV стадии весом 4,90 *мг* съедала за сутки в среднем 5,27 *мг* корма; во втором случае одна личинка весом 6,48 *мг* съедала за сутки 7,19 *мг* корма. Таким образом, суточный рацион составлял соответственно 107,5 и и 110,9% от веса личинок (в среднем 109,2%). В опыте 1 личинками было съедено 527,9 *мг* корма, из которых 39 *мг* (7,4%) пошли непосредственно на увеличение массы тела; в опыте 2 из 215,8 *мг* съеденного корма на построение организма личинок пошло только 10,8 *мг* (5%); в среднем на рост было использовано 6,2% потребленной пищи. В остальных опытах этот показатель также не превышал 10%.

При сравнении полученных величин с литературными данными по растительноядным насекомым обращает на себя внимание довольно высокое потребление пищи личинками комаров и низкий коэффициент использования ее на рост. Среди листогрызущих насекомых этот коэффициент варьирует от 12 до 27,7% (Chlodny, 1967; Chlodny и др., 1967). Личинки северных листоедов рода *Phytodecta* используют на создание массы тела от 17 до 22% потребленной пищи, а личинки пилильщиков рода *Amauronematus* — от 18 до 21%. Суточный рацион личинок листоеда в зависимости от возраста составляет 60—87% от веса тела, а рацион пилильщиков — 72—111% (Богачева, 1974). Известно также, что у долгоносика *Odontopus calceatus* вес потребляемой за сутки пищи составляет 97% от веса жука (Van-Hook, Dodson, 1974). Более высокие нормы потребления пищи, по сравнению с фитофагами и с потребителями детрита, наблюдаются лишь у некоторых копрофагов: так, у личинки навозника *Aphodius rufipes* суточный рацион может достигать 175—300%

Таблица 1

Потребление корма личинками *Aedes communis* в опытах (сырой вес)

№ опыта	Срок опыта	Стадия развития	Число личинок	Вес личинок, *мг*		Вес корма, *мг*		
				в начале опыта	в конце опыта	в начале опыта	в конце опыта	на 1 *мг* прироста
1	5—7. VII—1972 г.	IV	50	245,0	284,0	2312	1785	13,5
2	9—10. VII—1972 г.	IV	30	194,4	205,2	2111	1895	19,9
3	4—18. VI—1973 г.	I—IV	10	2,6	62,0	4291	3369	16,5
4	4—16. VI—1973 г.	II—IV	10	7,2	71,2	3264	2422	13,1
5	8—16. VI—1973 г.	III—IV	5	15,2	35,2	3570	3040	26,0
6	8—16. VI—1973 г.	III—IV	10	26,4	68,8	6352	5924	10,0

от веса тела (Holter, 1974). Изучение питания водных беспозвоночных (ветвистоусые рачки, коловратки, олигохеты, моллюски, личинки хирономид) показало, что при температуре воды 15—22° и оптимальной концентрации пищи суточный рацион составляет 25—100% от веса тела консумента (Monakov, 1972). Размах колебаний величин суточных рационов может быть достаточно велик даже у представителей одного отряда: у пресноводных веслоногих рачков, например, суточный рацион составляет в среднем 48,5% от веса тела, хотя у некоторых особей он возрастает до 200% (Монаков, 1973). На личинках ручейников рода *Pycnopsyche,* питающихся подобно личинкам комаров разлагающимся растительным опадом, было показано, что суточное потребление корма также превышает 50% от веса тела личинки (Mackay, Kalff, 1973). Низкую усвояемость пищи и эффективность роста у личинок ручейников связывают с обедненностью

Таблица 2

Средний вес и биомасса личинок *Aedes* в лесных водоемах с разной плотностью

Год	Средняя плотность, *экз/м²*	Число взвешенных экз.	Средний вес особи, *мг*	*CV*, %	Биомасса, *г/м²*
1972	158±31	980	5,98±0,10	16,5	0,94±0,18
	2282±322				13,65±1,92
	9329±275	320	5,48±0,13	16,5	51,12±1,51
1973	68±13	120	8,01±0,57	24,6	0,54±0,10
	416±48				3,33±0,38
	2996±416	520	6,11±0,16	18,8	18,30±2,54
1974	74±15	270	8,03±0,32	20,5	0,59±0,12
	1388±228				11,14±1,83
	4375±924	540	5,78±0,13	16,7	25,29±5,34

Таблица 3

Средний вес и биомасса личинок *Aedes* в лесных и тундровых водоемах на Хадыте

№ опыта	Год	Средняя плотность, экз/м²	Средний вес особи, мг	CV, %	Биомасса, г/м²
		Лесные водоемы			
1	1972	677±76	5,85±0,10 $t_{1-2}=2,4$	19,4	3,96±0,44
2	1973	248±23	6,32±0,17 $t_{2-3}=0,5$	21,4	1,57±0,15
3	1974	348±52	6,53±0,18 $t_{3-1}=3,3$	25,0	2,27±0,34
		Тундровые водоемы			
1	1972	129±12	5,90±0,20 $t_{1-2}=1,2$	24,3	0,76±0,07
2	1973	112±4	6,28±0,24 $t_{2-3}=1,1$	18,6	0,70±0,02
3	1974	92±4	5,89±0,26 $t_{3-1}=0,03$	20,5	0,54±0,02

растительного опада азотом: при кормлении личинок более полноценным кормом их рацион заметно снижается, а прирост увеличивается (Iversen, 1974). По-видимому, высокий уровень потребления корма, наблюдаемый у личинок *Aedes* в опытах, также в значительной степени обусловлен его низкой питательной ценностью, и прежде всего — недостатком азотистых веществ. В период пребывания под снегом из отмершей растительности практически полностью вымываются сахара и крахмал, так что личинки могут извлекать оттуда только клетчатку и белок. При этом содержание белка и протеинов в отмерших тканях тоже понижено. Например, в условиях Якутии некоторые виды осок (*Carex stans, C. hyperborea*) в конце сезона вегетации содержат от 16 до 23% протеина и от 14 до 22% белка (в расчете на сухой вес), а вейники (*Calamagrostis neglecta, C. Langsdorffii*) — от 11 до 13% протеина и от 9 до 13% белка. В конце зимы в этих осоках содержится всего 3% протеина, а в вейниках — 2% (Егоров, 1960; Егоров и др., 1970).

Как показали наблюдения за развитием личинок в 1973 г., изменения веса по стадиям происходило следующим образом. За время I стадии вес особей увеличивался от 0,22 до 0,78 *мг* (в среднем 0,46), за II стадию — от 0,76 до 2,84 *мг* (в среднем 1,82), за III стадию — от 2,80 до 4,80 *мг* (в среднем — 3,60), за IV стадию — от 4,82 до 7,80 *мг* (в среднем 5,76). В целом за период личиночного развития вес особи увеличился в 35 раз.

В соответствии с различиями в плотности биомасса комаров в отдельных водоемах также была неодинаковой (табл. 2). Биомасса в лесных водоемах с низким и высоким обилием личинок различалась в 1972 г. в 54 раза, в 1973 г.— в 34 раза, в 1974 г.— в 43 раза. При этом наблюдалась тенденция к снижению веса особей из водоемов с наиболее высокой плотностью (для каждого года различия в среднем весе личинок из водоемов с высокой и низкой плотностью достоверны при $P<0{,}01$). В табл. 2 при вычислении среднего веса личинок IV стадии выборки особей из водоемов с низкой и умеренной плотностью объединены, так как специальные предварительные взвешивания показали отсутствие достоверных различий в среднем весе особей из водоемов с плотностью 158 и 2282 *экз/м*^{2} (в 1972 г.), а также из водоемов с плотностью 68 и 416 *экз/м*^{2} (в 1973 г.). Различия в весе были особенно выражены в 1973 и 1974 гг., когда средний вес особей из водоемов с низкой и умеренной плотностью на 24 и 28% превышал вес личинок из водоемов с высокой плотностью.

Наиболее низкий вес личинок в лесных водоемах на Хадыте отмечался в 1972 г., в последующие два сезона в связи с изменением условий развития (температурного режима, плотности) произошло увеличение их среднего веса (табл. 3). Можно предполагать, что снижение плотности населения сыграло ведущую роль в изменениях биомассы: в годы с низким значением плотности биомасса личинок в лесных водоемах была в 1,7—2,5 раза меньше ее максимального значения (3,96 *г/м*^{2}). В тундровых водоемах, где плотность личинок более постоянна, их биомасса по годам различалась не более чем на 28% (см. табл. 3). Не наблюдалось в тундровых водоемах и достоверных различий в среднем весе личинок в разные годы.

Расчет продукции личинок *Aedes* сделан в 1973 г. на примере лесных водоемов. Исходя из данных о плотности комаров перед окукливанием (248 *экз/м*^{2}), а также и о их смертности (70%), определили общее число погибших личинок — 579 *экз/м*^{2}. Допуская равномерное убывание личинок, считали, что за период каждой стадии погибло около 145 *экз/м*^{2}. Для определения биомассы погибших особей эту величину умножали на показатель среднего веса личинки за время каждой стадии (0,46; 1,82; 3,60 и 5,76 *мг*). Таким образом, биомасса погибших личинок I стадии составила 66,7 *мг*, II — 263,9 *мг*, III — 522,0 *мг*, IV — 835,2 *мг* (в сумме — 1688 *мг*, или 1,68 *г/м*^{2}). Прибавив к этому биомассу всех выживших особей (1,57 *г/м*^{2}), получаем продукцию, равную 3,25 *г/м*^{2}. Рассчитанное обилие новорожденных личинок составило 827 *экз/м*^{2}, а их биомасса 182 *мг/м*^{2}, т. е. около 5,6% от величины всей продукции. В подобных расчетах такой незначительной исходной биомассой можно пренебречь. Поскольку не наблюдалось существенных годовых различий в смертности личинок, можно предполагать, что найденное соотношение между продукцией и биомассой (2 : 1) сохраняется в популяциях ко-

Таблица 4

Продукция личинок *Aedes* и масса потребляемого корма в лесных и тундровых водоемах, *г/м²*

Год	Продукция личинок		Потребленный корм	
	Сырой вес	Сухой вес	Сырой вес	Сухой вес
	Лесные водоемы			
1972	7,92	1,11	130,68	20,91
1973	3,14	0,44	51,81	8,29
1974	4,54	0,63	74,91	11,98
	Тундровые водоемы			
1972	1,52	0,21	25,10	4,02
1973	1,40	0,20	23,10	3,69
1974	1,08	0,15	17,82	2,85

Примечание. Статистическая ошибка составляет 9—15% от приведенных величин для лесных водоемов и 4—9% для тундровых.

маров на Хадыте и в другие сезоны. В таком случае продукция личинок в лесных водоемах составляет в разные годы 3,25—7,92 *г/м²*, а в тундровых водоемах — 1,08—1,52 *г/м²* (табл. 4).

На основании данных по биомассе личинок *Aedes* (см. табл. 2 и 3) был произведен расчет их продукции, а также количества корма, необходимого личинкам для создания этой продукции. В табл. 4 и 5 приведен сырой и сухой вес личинок и корма. Предварительно было установлено, что содержание сухого вещества в теле личинок разных стадий колеблется от 12,4 до 15,6% (в среднем — 14%), а в корме — от 12,9 до 19,6% (в среднем — 16%).

Таблица 5

Продукция личинок *Aedes* и количество потребленного ими корма в различных лесных водоемах

Год	Средняя плотность, *экз/м²*	Продукция личинок, *г/м²*		Потребленный корм, *г/м²*	
		Сырой вес	Сухой вес	Сырой вес	Сухой вес
1972	158	1,88	0,26	31,02	4,96
	2282	27,30	3,82	450,45	72,07
	9329	102,24	14,31	1686,96	269,91
1973	68	1,08	0,15	17,82	2,85
	416	6,66	0,93	109,89	17,58
	2996	36,60	5,12	603,90	96,62
1974	74	1,18	0,16	19,47	3,11
	1388	22,28	3,11	367,62	58,82
	4375	50,58	7,08	834,57	133,53

Примечание. Статистическая ошибка составляет 11—21% от приведенных величин.

В разных лесных водоемах продукция личинок и масса потребленного ими корма сильно различаются (см. табл. 5). Поскольку развитие подавляющей части личинок в этих водоемах обычно происходит при плотности 2282—4375 *экз/м*², наиболее характерной следует считать продукцию в пределах 27,30—50,58 *г/м*²; при этом масса потребленного корма составляет от 450,45 до 834,57 *г/м*². В среднем для всех исследованных лесных водоемов биомасса потребленного корма варьирует в разные сезоны от 51,81 до 130,68 *г/м*², а для тундровых водоемов — от 17,82 до 25,10 *г/м*² (см. табл. 4).

Чтобы оценить долю изъятого личинками корма, рассмотрим данные о запасах надземной фитомассы отмерших травянистых растений. Как показали специальные исследования (Пешкова, 1977), средний запас надземной биомассы живых травянистых растений на Хадыте в конце сезона вегетации 1974 г. был следующим (воздушно-сухой вес): вейниковый луг в пойме — 55,28—72,24 *ц/га*; травяно-сфагновое болото в тундре (*Carex* spp. + *Eriophorum* spp.) — 6,88—9,76 *ц/га*. Осенью эта растительная масса практически полностью переходит в опад. Следует отметить, что общие запасы растительных остатков (ветошь + подстилка) значительно превышают величину биомассы зеленых растений: на осоково-вейниковых лугах — в два раза, в мелкокочкарной тундре — в шесть раз (Андреяшкина, 1974). Однако личинкам комаров доступен только поверхностный слой затопленной растительности, поступившей в опад в предшествующем сезоне. Например, в 1974 г. в осоково-вейниковых лесных водоемах находилось в среднем 552,8 *г/м*² отмершей прошлогодней растительности (согласно данным Н. В. Пешковой, 1977). В одних из этих водоемов плотность личинок достигала в среднем 1388 *экз/м*², в других — 4375 *экз/м*²; в первом случае личинки использовали 58,82 *г/м*² корма, во втором — 133,53 *г/м*² (см. табл. 5). Это равнялось соответственно 10,6 и 24,2% от доступного личинкам запаса пищи. В тундровых водоемах запас прошлогодней травянистой растительности составлял в среднем 68,8 *г/м*². При плотности 92 *экз/м*² (в среднем по всем тундровым водоемам в 1974 г.) личинки использовали 2,85 *г/м*² корма, т. е. 4,1% от этого запаса.

В 1973 г. мы провели определение запаса отмершей растительности в пяти лесных осоковых и вейниковых водоемах сразу после их возникновения (23 мая — 5 июня). Отмершую растительность (за исключением более плотной и разрушенной подстилки) срезали на 20 площадках по 1/16 *м*² и доводили до воздушно-сухого состояния. Запас фитомассы варьировал от 310,4 до 576,0 *г/м*² (в среднем 448,7 *г/м*²). При средней плотности 2996 *экз/м*² личинки использовали в этих водоемах 96,62 *г/м*² корма, т. е. 21,5% от его запаса.

В потреблении некоторой части отмершей травянистой рас-

тительности заключается основная биоценотическая роль личинок кровососущих комаров. Хорошо известно (Козловская, Загуральская, 1967), что личинки двукрылых из семейств Sciaridae, Bibionidae и Tipulidae играют большую роль в разложении опада лиственных пород: в буковом лесу, например, они перерабатывают около 1/3 опада листьев. Считается, что влияние личинок двукрылых на гумификацию растительных остатков выражено слабо. Из-за отсутствия целлюлозоразрушающих микроорганизмов клетчатка в их кишечниках почти не разлагается. Однако роль личинок не ограничивается измельчением растительных остатков. Благодаря деятельности аммонификаторов в кишечнике личинок Diptera происходит интенсивное первичное разложение и минерализация (в основном минерализуются белки и их производные). Экскременты личинок-сапрофагов содержат повышенное количество подвижных форм азота и в дальнейшем охотно поедаются различными детритофагами (Козловская, 1976). Кроме того, экскременты личинок двукрылых обогащены витаминами группы *В*, что способствует активизации в них микрофлоры и содействует превращению выбросов в центры разложения органического вещества (Козловская, 1976). В условиях Севера деятельность личинок комаров и других членистоногих сапрофагов приобретает, по-видимому, исключительно важное значение для общего процесса редукции органического вещества (Шварц, Данилов, 1972). Как показали исследования (Кулай, Ищенко, 1974), тундровые почвы Полярного Урала в основном характеризуются низкой микробиологической активностью: процессы аммонификации и денитрификации развиты слабо, целлюлозоразрушающие бактерии отсутствуют. Интенсификация всех процессов отмечена только на болотистых участках, где как раз и концентрируются водные и почвенные членистоногие.

ЛИТЕРАТУРА

Андреяшкина Н. И. Разложение и накопление растительных остатков в лесотундре Зауралья.— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974, с. 129—134.

Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis*). М.: Медгиз, 1944. 299 с.

Богачева И. А. Листогрызущие насекомые ив Приобской лесотундры и их роль в биогеоценозе. Автореф. канд. дис.. Свердловск, 1974. 28 с.

Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. ж., 1962, т. 41, № 11, с. 1618—1630.

Винберг Г. Г., Алимов А. Ф., Галковская Г. А. и др. Успехи и состояние изучения обмена, роста, питания и продукции пресноводных беспозвоночных животных.— Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 3, с. 123—129.

Егоров А. Д. Химический состав кормовых растений Якутии (лугов и пастбищ). М.: Изд-во АН СССР, 1960. 320 с.

Егоров А. Д., Сазонов Н. Н., Марикянов М. И. Зональные особенности в химизме тебеневочных растений Якутии.— В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970, с. 26—28.

Козловская Л. С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука, 1976. 211 с.

Козловская Л. С., Загуральская Л. М. Взаимоотношения личинок комаров и почвенной микрофлоры в заболоченных лесах.— В кн.: Взаимоотношение леса и болота. М.: Наука, 1967, с. 89—97.

Кулай Г. А., Ищенко Н. Ф. Состав и динамика микрофлоры почв лесотундры.— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974, с. 72—86.

Монаков А. В. О питании свободноживущих пресноводных веслоногих (Copepoda, Crustacea),— В кн: Трофология водных животных. М.: Наука, 1973, с. 171—182.

Николаева Н. В. Преимагинальная смертность в северных популяциях кровососущих комаров рода *Aedes*.— Экология, 1979, № 3, с. 55—60.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 134—145.

Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры.— Ж. общ. биологии, 1972, т. 33, № 6, с. 648—656.

Chlodny J. The amount of food consumed and production output of larvae of Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say).— Ecol. Pol., A, 1967. N 15, p. 531—541.

Chlodny J., Gromadzka J., Trojan P. Energetic budget of development of the Colorado beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera, Chrysomelidae).— Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 1967, N 15, p. 743—747.

Crossley D. A. Radioisotope measurements of food consumption by a leaf beetle species, Chrysomela knabi Brown.— Ecology, 1966, vol. 47, N 1. p. 96—99.

Holter P. Food utilization of dungeating Aphodius larvae (Scarabaeidae).— Oikos, 1974, vol. 25, N 1, 71—79.

Iversen T. M. Ingestion and growth in *Sericostoma personatum* (Trichoptera) in relation to the nitrogen content of ingested leaves.— Ibid, N 3. p. 278—282.

Mackay R. J., Kalff J. Ecology of two related species of caddis fly larvae in the organic substrates of a woodland stream.— Ecology, 1973, vol. 54. N 3, p. 499—511.

Monakov A. V. Review of studies on feeding of aquatic inverte brates conducted at the Institute of Biology of Inland Waters, Academy of Science. USSR.— J. Fish. Res. Board. Can., 1972, vol. 29, N 4, p. 363—383.

VanHook R. J., Dodson G. J. Food energy budget for the yellow-poplar weevil, *Odontopus calceatus* (Say).— Ecology, 1974, vol. 55, N 1, p. 205—207.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

В. Н. ОЛЬШВАНГ

КАЛОРИЙНОСТЬ НЕКОТОРЫХ НАСЕКОМЫХ

В связи с экологическими исследованиями насекомоядных животных часто возникает необходимость в материалах по калорической стоимости потребляемого ими корма. Сводных работ по калорийности беспозвоночных немного, имеются данные главным образом по калорийности водных (Prus, 1970; McCouley, Tsumura, 1974; Cummins, Wuycheck, 1972) и почвенных беспозвоночных (Luxton, 1975; Petersen, 1975; Wallwork, 1975). Данные по энергетическому эквиваленту наземных насекомых немногочисленны.

Обычно калорийность беспозвоночных представляют как величину, изменяющуюся в пределах от 4,1 до 6,9 *ккал/г* на 1 *г* сухого веса (Винберг, 1962). В среднем энергетический эквивалент сухой зоомассы принимают за 5 *ккал* (Второв, 1963, 1967), обычно не дифференцируя виды или группы. Однако в ряде случаев оказывается необходимым более точно знать калорический эквивалент конкретных видов насекомых.

В 1974 г. нами проводилось определение калорийности наиболее многочисленных видов или групп насекомых в окрестностях г. Свердловска. Пойманные сачком насекомые замаривались эфиром, разделялись по видам или семействам (в последнем случае подбирались приблизительно одноразмерные экземпляры) и взвешивались. Сушка проводилась в термостате при температуре 60°С. Навески из высушенных образцов в 1—2 *г* сжигались в калориметрической бомбе. Результаты калориметрических измерений представлены в табл. 2 (отмечены звездочкой).

Ориентировочное определение калорийности насекомых, высушенных после фиксации их в течение месяца в 70-градусном спирте или 4%-ном формалине показало, что результаты сжигания фиксированных и нефиксированных материалов различаются на 4—16%.

Обобщая известные данные по калорийности насекомых, можно заключить, что средняя калорийность 1 *г* сухой биомас-

Таблица 1

Содержание воды и жира у некоторых насекомых, по данным Н. Л. Сахарова (Sacharow, 1930), П. З. Савицкой (1938), В. Н. Беклемишева (1944), Р. С. Ушатинской (1957), %

Вид	Стадия развития	Колич. воды	Колич. жира	
			к сухому весу	к сырому весу
Lepidoptera				
Pieris brassicae	Гусеницы II возраста	89,22	6,89	1,01
	III	86,14	6,08	0,92
	IV	85,92	8,68	1,22
	V	80,87	14,90	2,86
	Перед окукливанием	74,74	15,63	3,95
	Куколки в диапаузе	71,81	15,35	4,33
	Бабочки после вылупления	72,92		4,56
Euprostis chrysorrhoea	Зимующие гусеницы	71,83	16,44	4,93
Scoliopteryx libatrix	Зимующие бабочки	48,65	56,31	18,18
Dendrolimus pini	Гусеницы перед зимовкой	77,9		1,2
Hemiptera				
Eurygaster integriceps	Перед зимовкой			
	♂♂		33,20	
	♀♀		36,03	
	В период размножения			
	♂♂		4,93	
	♀♀		10,46	
Coleoptera				
Melolontha hippocastani	Личинки после зимовки	79,16	29,80	6,17
Plagionotus arcuatus	Имаго в конце зимовки	52,12	30,05	14,36
Hymenoptera				
Apis melifera	То же	74,05	10,27	2,66
Diptera				
Anopheles maculipennis	Имаго перед зимовкой		36,6—40,6	

сы личинок водных насекомых равна 4,9 *ккал*, крайние ее значения — 2,6 и 6,0 *ккал/г*, 1 *г* беззольного органического вещества заключает 5,6 *ккал* (определено по данным Prus, 1970; McCouley, Tsumura, 1974). Средняя калорийность наземных насекомых достоверно более высокая и составляет 5,6 *ккал/г* (без учета золы 5,9 *ккал/г*, по Schroeder, 1977).

Уолворк (Wallwork, 1975), анализируя калорические эквиваленты почвенных беспозвоночных, указывает, что калорийность хищников выше, чем у сапрофагов (соответственно 5—6 и 4—5 *ккал/г*), что связано с особенностями потребляемого корма. Значения калорического эквивалента связывают с активностью, и тем самым со скоростью обменных процессов у беспозвоночных. Им отмечается, что у более активных животных калорийность выше. Однако Шрёдер (Schroeder, 1977) считает, что пока не установлено достоверной зависимости значения ка-

Таблица 2

Калорийность различных видов и групп насекомых

Виды или группы	Стадия развития	Содержание воды, %	Калорийность, *ккал/г*		Содержание золы, %	Источник
			на 1 *г* живого веса	на 1 *г* сухого веса		
COLLEMBOLA	o.			5342—5499	3,7—23,3	Petersen, 1975
	juv. u ad.			4111—5475		»
EPHEMEROPTERA						
Stemonema pulchellum	1.			5596		Prus, 1970
Ephemera vulgata	1.			2610		Приходская и др., 1975
Oligoneuriella rhenana	1.			5230		»
ODONATA						
Lestes sponsa	1.			4597	8,2	Prus, 1970
MEGALOPTERA						
Nigronia serricornis	1.			5210+263	5,9	То же
ORTHOPTERA						
Schistocerca sp.	im., 1.			5808±446		»
Encoptolophus sordidus	im.			5240		Bailey, Riegert, 1973
Stenophagus sp.*	im.	69,0	1581	5100±7		
HOMOPTERA						
Aphididae*	im.	59,9	2621	6081		
Psyllidae (*Psylla* sp.)*	im.	52,5	2761	5812		
Cicadellidae*	im.	50,5	2764	5584		
*Phylaenus pumarius**	im.	63,5				
Phylaenus leuciphthalmus	im.			6962±510		Slobodkin, Richman, 1961
HEMIPTERA VARIA*						
Miridae*	im.	54,5	2506	5508±15		
	1.	61,0				
COLEOPTERA						
Staphylinidae						
Othius punctulatus	im.			5344		Wallwork, 1975
Staphylinus sp.	im.			5594±45		То же
Carabidae (*Feronia madida*)	im.			4973±45		»

Виды или группы	Стадия развития	Содержание воды, %	Калорийность, *ккал/г*		Содержание золы, %	Источник
			на 1 *г* живого веса	на 1 *г* сухого веса		
Cerambycidae (*Monochammus* sp.)*	1.			6246		
Chrysomelidae						
Phaedon cochleariae	p.			5800—5600		Taylor, Bardner, 1970
Melasoma collaris	im.			5685		Hagvar, 1975
Phytodecta pallida	1.			5390		Богачева, 1974
То же	1.			5500±200		Axelsson и др., 1974
Curculionidae						
Sitophilus granarius	o.			5792		Campbell и др., 1976
То же	1.			5989		
»	sp.			6474		То же
»	im.		2400	5975		»
Tenebrionidae						
Tenebrio molitor	1.	62,5	2088	6314±516		Slobodkin, Richman, 1961
Tribolium castaneum	1.			6245		Постников, 1977
Coleoptera varia (Cantharidae, Chrysomelidae,	o.			5000		Klekowski и др., 1967
Coccinellidae)*	sp.			6700		
TRICHOPTERA	im.			5567±25		
Hydropsyche slossanae	1.			5500±29	11,7	Prus, 1970
Neophylax nacatus	1.			4564±235	4,9	То же

Pycnopsyche antica	1.			5368±99	31,2	»
LEPIDOPTERA						
Plutellidae (*Plutella maculipennis*)	1.			6100—6600		Taylor, Bardner, 1970
Tortricidae (*Tortryx viridana*)	1.			6000		Varley, 1967
Geometridae	1.					
Erannis sp.	1.			5640		Smith, 1972
Operophtera brumata	1.			5780		То же
Hydryomena furcata	1.			5390		»
Geometridae, Noctuidae смесь*				5600		»
Noctuidae *Cosmia trapezina*	1.			5490		»
Noctuidae varia (Plusiinae Agrotinae) смесь*	1.	79,4	1080	5243		
Lasiocampidae (*Dendrolimus pini*)*	1.			5561±12		
Limantriidae (*Limantria** *dispar*)	1.			5742		
HYMENOPTERA						
Cimbicidae (*Cimbex* sp.)*	1.			5963		Богачева, 1974
Tenthredinidae (Nematinae)	1.	75,0		5330		
Ichneumonidae varia*	im.	56,3	2348	5373		
Apis melifera	im.	67,6	1784	5508		
DIPTERA						

Окончание табл. 2.

Виды или группы	Стадия развития	Содержание воды, %	Калорийность, *ккал/г*		Содержание золы, %	Источник
			на 1 *г* живого веса	на 1 *г* сухого веса		
Tipulidae						
Prionocera sp.*	l.			5233		
»*	p.			5462		
Tipula sp.	im.			5714		Постников, 1977
Tipula excisa	l.			5255—5909	3,9—7,8	Hofsvang, 1975
»	p.			5412—6165	3,2—3,6	То же
»	im.			5473—5759	5,2—5,4	»
Chironomidae varia*	l.			4772		
»	l.		656±169	4802±165	0,4—14,1	McCauley, Tsumura, 1974
»	p.			4828±136		То же
»	im.			4957±78		»
Culicidae (*Aedes* sp.)*	l.	81,4	932	5014±12		»
» ♀♀*	im.	54,2	2285	4999		
Calliphoridae						
Cynomyia mortuorum ♂♂*	im.	70,1	1543	5162±12		
» ♀♀*	im.	71,0	1513	5219±6		
Lucillia sp.*	im.	61,0	2031	5208		
Dolichopodidae (*Dolichopus* sp.)	l.			5658±120		Wallwork, 1975
Diptera Brachicera varia* (длина тела больше 5 *мм*)	im.	58,7	2179	5277±17		
То же* (длина тела меньше 5 *мм*)	im.	54,8	2333	5162±12		

Примечание. o. — яйца; l. — личинки; sp. — предкуколки; p. — куколки; im. — взрослые насекомые.

лорического эквивалента от систематического положения, стадии развития, характера питания и поведения насекомых.

Калорийность даже одного вида насекомых может значительно варьировать в течение года. Так, калорийность личинок хирономид *Microtendipes pedellus* в январе составляла 4,4 *ккал/г*, в сентябре — октябре 3,6 *ккал/г*. Изменялось и зольное содержание биомассы: в январе зольный остаток составлял 3,5%, в сентябре — октябре 0,1—0,4%. Калорический эквивалент личинок *Glyptoten dipes* sp. в июне составлял 5,3—5,7 *ккал/г*, в июле 6,4 *ккал/г*, а в сентябре 4,8 *ккал/г* (McCouley, Tsumura, 1974). Это объясняется сезонной динамикой количества жира в теле насекомых. Жир — высококалорийное соединение (9,45 *ккал/г*), во многом, если не главным образом, определяющее общий калорический эквивалент. В табл. 1 приводятся данные по процентному содержанию жира у некоторых видов насекомых. Количество жира более или менее одинаково варьирует как у представителей одного вида, так и разных отрядов. Поэтому не удается установить различия энергетических эквивалентов у насекомых, относящихся к различным систематическим, трофическим и прочим группам. В связи с этим при общих исследованиях трофических и энергетических отношений животных, где насекомые служат кормом, нет необходимости выяснять точную калорийность отдельных видов насекомых, достаточно использовать средние значения (5,6 *ккал/г*).

Значения калорийности сырой биомассы сильно зависят от количества воды, которое может сильно меняться и обусловлено физиологическим состоянием насекомого, влажностью окружающего воздуха, содержанием воды в корме и т. п. Из-за этого вес тела может меняться на 10 или даже на 50% (Гиляров, 1949). В табл. 1 и 2 указано процентное содержание воды у некоторых насекомых.

Учитывая это, калорийность 1 *г* сырой биомассы насекомых можно принять за величину, изменяющуюся от 0,5—0,9 *ккал/г* (личинки водных насекомых) до 1,0—1,5 *ккал/г* (червеобразные и эруковидные личинки наземных видов) и 2,6—2,7 *ккал/г* (прочие типы личинок и имаго).

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Meig.) М.: Медгиз, 1944. 299 с.

Богачева И. А. Листогрызущие насекомые ив Приобской лесотундры и их роль в биогеоценозе. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1974. 28 с.

Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. ж., 1962, т. 41, с. 1618—1630.

Второв П. П. Об оценке значимости организмов в природных комплексах.— Уч. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской, 1963, т. 76, № 6, с. 55—61.

Второв П. П. О первичной обработке результатов количественных учетов животного населения.— В кн.: Структура и функциональная биогеоценологическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 139—140.

Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М., 1949. 270 с.

Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков.— В кн.: Сравнительная экология фоновых видов птиц Ямальской тундры. Свердловск, 1977, с. 56—66.

Приходская Е. Г., Каспрук П. М., Лавренчук П. Д. Кормовая ценность некоторых беспозвоночных рек Прикарпатья.— В кн.: Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водотоков Украины. Киев, 1975, с. 137—138.

Савицкая П. З. Динамика количества воды и жира в теле насекомых в связи с их холодостойкостью.— Труды Ин-та зоологии и биологии Укр. АН СССР, вып. 5, с. 145—160.

Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. М., 1957. 314 с.

Axelsson B., Bosatta E., Lohm U. и др. Energy flow through a larval population of *Phytodecta pallidus L.* (Col., Chrysomelidae) on *Corylus avellana* L., 1. Individual energy budget.— Zoon., 1974, vol. 2, N 1, p. 49—55.

Bailey C. G., Riegert P. W. Energy dynamics of *Encoptolophus sordidus costalis* (Scudder) (Orthoptera; Acrididae) in a grassland ecosystem.— Can. J. Zool., 1973, vol. 51, N 1, p. 91—100.

Campbell A., Singh N. B., Sinha R. N. Bioenergetics of the granary weevil, *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera: Curculionidae).— Can. J. Zool., 1976, vol. 54, N 5, p. 786—798.

Cummins K. W., Wuycheck J. C. Caloric equivalents for investigation in ecological energetics.— Inter. Verein. Limnol., 1972, vol. 18, p. 1—158.

Hagvar S. Studies of the ecology of *Melasoma collaris* L. (Col., Chrysomelidae) in alpine habitats at Finse, South Norvey.— Nórw. J. Entomol., 1975, vol. 22, N 1, p. 31—47.

Hofsvang T. Life cycle and energy budget of *Tipula excisa* (Schum.) (Diptera, Tipulidae).— Ecol. Stud., 1975, vol. 17, p. 145—150.

Klekowski R. S., Prus T., Zurowska — Rudzke H. Elements of energy budget of *Tribolium castaneum* (Hbst.) in its developmental cycle.— Secondary prod. terestr. ecosystems, 1967, vol. 2, p. 859—879.

Luxton M. Studies on the oribatid mites of a Danish beech soil. II. Biomass, calorimetry, and respirometry.— Pedobiologia, 1975, vol. 5, N 3, p. 161—200.

McCouley V. J., Tsumura K. Calorific values of Chironomidae (Deptera).— Can. J. Zool., 1974, vol. 52, N 5, p. 581—586.

Petersen H. Estimation of dry weight, fresh weight, and calorific content of various Collembolan species.— Pedobiologia, 1975, vol. 15, N 3, p. 222—243.

Prus T. Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations.— Pol. Arch. Hydrobiol., 1970, vol. 17, N 1—2, p. 183—199.

Sacharow N. L. Studies in cold resistance of insects.— Ecology, 1930, vol. 11, N 3, p. 505—517.

Schroeder L. Distribution of Caloric densities among larvae feeding on Black Cherry tree leaves.— Oecologia, 1977, vol. 29, p. 219—222.

Slobodkin L. B., Richman S. Calories/gm. in species of Animals.— Nature, 1961, vol. 191, p. 299.

Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice.— J. Anim. Ecol., 1972, vol. 41, N 3, p. 567—587.

Taylor W. E., Bardner R. Energy relationships between larvae of *Phaedon cochleariae* (Coleoptera, Chrysomelidae) or *Plutella maculipennis* (Lepidoptera, Plutellidae) and radish or turnip plants.— Entomol. Exp. Appl., 1970, vol. 13, N 4, p. 403—406.

Varley G. C. The effect of grazing by animals and plantsproductivity.— Secondary Product. Terestr. Ecosystems., 1967, vol. 2, p. 773—778.

Wallwork J. A. Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance.— In: Progress in Soil Zoology., 1975, Praha, p. 231—240.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

О. А. ПЯСТОЛОВА

ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ СТОИМОСТЬ МЕТАМОРФОЗА ANURA И ЕЕ ЗАВИСИМОСТЬ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ И ПЛОТНОСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Изучение энергетической эффективности морфогенеза животных — одна из важнейших задач зоологии. Особый интерес представляет исследование энергетики метаморфоза (превращения) амфибий, в состоянии которого личинки лягушек находятся с первых дней своего развития и с каждым днем приобретают новые особенности, характерные для взрослого животного. Однако под метаморфозом (метаморфическим климаксом) обычно понимают те изменения, которые происходят в непосредственной связи с переменой среды обитания и приводят к потере личиночных органов. Процесс превращения охватывает большинство систем органов, подвергающихся изменениям морфофизиологического и биохимического характера. Выявление закономерностей, определяющих скорость этого процесса у разных видов и популяций амфибий, а также определение его энергетической стоимости явилось целью настоящей работы.

При решении поставленных задач мы надеялись получить материал для более глубокого и всестороннего анализа закономерностей развития водных животных. Следует отметить, что вопрос об энергетической стоимости метаморфоза до сих пор дискуссионный. В классической монографии «Энергетика развития» (L. G. Barth, L. Y. Barth, 1954) расчеты приведены на основе опытов с личинками амфибий. Авторы утверждают, что энергия, необходимая для поддержания жизнедеятельности организма примерно в шесть раз превышает «энергию дифференциации». К сходным выводам значительно раньше пришел Эткин (Etkin, 1934), а экспериментальные исследования *X. laevis* (Fletcher, Myant, 1959) им не противоречили. Однако более ранние работы Греббельса (Groebbels, 1922), Абелина и Шейнфинкеля (Abelin, Scheinfinkel, 1923), а также Хельфа (Helff, 1926) показали, что метаморфический климакс сопровождается значительным возрастанием выделения углекислоты и погло-

щением кислорода, что свидетельствует о повышенном уровне обменных процессов в организме животных в этот период.

В последние годы появился ряд работ по исследованию изменения дыхательной функции разных видов амфибий в период личиночного развития и в момент выхода животных на сушу. На личинках травяной лягушки показано увеличение потребления кислорода во время собственно метаморфоза (Locker, Weish, 1969), повышение содержания CO_2 в крови головастиков *R. catesbeiana* на последних стадиях метаморфоза (Just и др., 1973). В работах других исследователей (Funkheuser, Mills, 1969 а, б; Funkheuser, Foster, 1970) сообщается о снижении потребления кислорода (в пересчете на 1 *г* сырого веса в час) в период собственно метаморфоза у *Phyllobates subpunctatus, Leptodactylus podicpinus, Hyla regilla.* Все это говорит о том, что и в настоящее время нет единого мнения в вопросе об энергетической стоимости морфогенетических реакций личинок амфибий.

Материал и методы исследования

В качестве объекта исследования использованы следующие виды амфибий: три популяции травяной лягушки — *Rana temporaria* L. (г. Вильнюс, г. Свердловск, п-ов Ямал); две популяции остромордой лягушки — *Rana arvalis* Nilsson (Свердловск, п-ов Ямал); закавказская — *Rana camerani* Boul. и малоазиатская — *R. macrocnemis* Boul. лягушки и их гибриды; дальневосточная — *R. semiplicata* Nik. и сибирская — *R. amurensis* Boul. лягушки, дальневосточная квакша — *Hyla japonica*, дальневосточная жерлянка — *Bombina orientalis*, сирийская чесночница — *Pelobates syriacus*, серая жаба — *Bufo bufo.*

Известно, что среди многочисленных экологических факторов, оказывающих существенное влияние на деятельность организма пойкилотермных животных, наиболее значимым является температура. С изменением температуры наступают существенные сдвиги в метаболизме всех тканей и органов. Учитывая это, мы приняли за основу проводить все эксперименты по изучению энергетических затрат амфибий в период метаморфоза при двух температурных режимах. Одна группа животных каждого вида (популяции) содержалась при температуре 20—22°, вторая — при 5—10°С. Энергозатраты в период метаморфического климакса определяли по изменению веса тела переставших кормиться животных. Первое взвешивание проводилось в момент появления передних конечностей и выхода личинок из воды [1] (стадия 29), второе — в конце опыта, в период полной резорбции хвоста (стадия 31). Этот метод основан на способности животных в завершающую фазу метаморфоза покрывать свои энергетические расходы, связанные с поддержанием жизнеспособно-

[1] Стадии развития определялись по классификации П. В. Терентьева (1950).

сти и осуществлением морфогенетических реакций, только за счет использования энергетических резервов.

Принцип расчета может быть проиллюстрирован следующим примером. Группа головастиков субарктической популяции травяной лягушки ($n=10$) при температуре 20° закончила метаморфоз за 72 *ч*. Исходный вес животных был равен 500 *мг*, конечный — 354 *мг*. Известно, что содержание воды в тканях личинок амфибий в начале метаморфоза хотя и незначительно, но выше, чем в конце периода превращения. Так, сухой вес личинок *Rana pipiens* на стадии преметаморфоза равен 12,63%, в конце метаморфоза — 13,75% (Fletcher, Myant, 1959). Поэтому при расчете потери веса личинками в процессе метаморфоза вводится незначительная поправка на дегидратацию тканей, которая, исходя из приведенных цифр, составит 1,12%. Таким образом, если потеря веса в нашем примере составляет 146 *мг* (500—354 *мг*), то с учетом полученной поправки разница между первоначальным весом животных и конечным составит 140,4 *мг* сырого или 17,7 *мг* сухого вещества. Учитывая, что 1 *г* сухого белка содержит 4000 *кал*, получим, что в период метаморфоза быстро развивающиеся личинки травяной лягушки расходуют 1,88 *кал/г·ч* (удельный метаболизм). При расчете мы пользовались данными авторов, которые цитируются в большинстве исследований этого направления (Fletcher, Myant, 1959). Так как определение энергии метаморфоза на основе падения веса при голодании обладает по сравнению с новыми и более совершенными методами тем преимуществом, что оно может быть проведено в любых условиях при отсутствии специальной аппаратуры, мы считаем необходимым привести новые данные, характеризующие содержание воды в тканях личинок разных стадий развития[2] (табл. 1).

Параллельно с определением энергетической стоимости метаморфоза по потере веса животными определялась динамика выделения углекислого газа личинками амфибий на разных стадиях метаморфического климакса. Это позволило сопоставить данные по энергозатратам, полученные разными методами. Эксперименты проведены Л. Н. Добринским по специальной методике с использованием оптико-акустического газоанализатора ОА-5501 (Добринский, Малафеев, 1974).

Продолжительность опытов по изучению динамики выделения CO_2 колебалась от 16 дней до 3,5 мес. Группы по каждому виду составлялись, как правило, из одних и тех же животных.

---

[2] Опыты по изучению изменения сухого веса личинок остромордой лягушки разных стадий развития показали, что процентное содержание сухого веса на стадии преметаморфоза составляет у *Rana arvalis* 10,4 против 12,63% у *R. pipiens*, в конце метаморфоза — соответственно 14,5 и 13,75%. Проведенные с учетом этих различий расчеты позволили установить почти полное совпадение с результатами исследований энергозатрат по выделению CO_2.

Таблица 1

Изменение сухого веса личинок остромордой лягушки разных стадий развития

Стадия развития	n	Сырой вес, *мг*			Сухой вес, *мг*		
		$M \pm m$	σ	CV	$M \pm m$	σ	CV
26-я	9	186,8±11,6	32,8	17,56	10,47±0,42	2,05	19,56
27-я	8	474,8±23,3	61,68	12,99	33,25±1,77	4,68	14,08
29-я	10	322,8±9,5	28,6	8,86	33,7±1,2	3,6	10,66
31-я	10	197,5±5,9	17,7	8,97	28,7±1,21	3,2	11,1

Сеголеток в первые дни развития не кормили. Взвешивание животных производили на торзионных весах марки ВТ с точностью до 1 *мг*.

Результаты и их обсуждение

Эксперименты по определению энергетики метаморфоза амфибий различными методами проводились в разное время и не в идентичных условиях. Однако приведенные в табл. 2 данные показывают, что используемые методы дают сопоставимые результаты. Более того, учитывая, что интенсивность метаболизма животных даже из одной кладки зависит от условий их предшествующего содержания, а также учитывая известные трудности определения энергетического обмена на ранних стадиях развития земноводных (Brown, 1964; Fletcher, Myant, 1959, и др.), совпадение полученных данных можно считать вполне удовлетворительным.

Результаты исследований энергетики метаморфоза личинок разных видов и форм в различных температурных условиях позволяют проанализировать конкретные закономерности, определяющие энергетические затраты амфибий в период метаморфоза.

Анализ табл. 3—5 показывает, что средние затраты энергии в период метаморфоза (с учетом разной длительности метаморфоза у отдельных особей) у разных видов и популяций варьируют незначительно. Так, максимум энергозатрат у личинок закавказской лягушки при температуре 20—22° составляет 181,3 *кал*, что превосходит минимум у травяной (155,7 *кал*) в 1,16 раза. Различия между особями одной популяции, проходящими метаморфоз с разной скоростью, значительно превышают эту величину. При температуре 20—22° наблюдаемое увеличение продолжительности метаморфоза связано со снижением удельного метаболизма, но общие затраты энергии при этом резко увеличиваются. Эта закономерность наблюдается почти во всех экспериментальных популяциях. В качестве иллюстрации можно привести данные по личинкам малоазиатской лягушки.

Количество воды, %		
$M \pm m$	σ	CV
94,3±0,08	0,22	0,27
93,0±0,17	0,44	0,47
89,6±0,12	0,37	0,42
85,6±0,41	1,08	1,27

Так, удельный метаболизм личинок, прошедших метаморфоз за три дня, составил 1,83, за 7 дней — 0,99 *кал/г·ч*, общие энергозатраты — соответственно 131,7 и 166,3 *кал*. Еще более существенная разница наблюдалась у личинок северной популяции травяной лягушки, где удельный метаболизм у быстро метаморфофизировавших особей равнялся 1,96, у медленно метаморфофизировавших — 1,42 *кал/г·ч*. Общие энергозатраты соответственно равнялись 135,3 и 204,4 *кал*.

Исследования, проведенные на других представителях бесхвостых амфибий (см. табл. 4), показали, что общие энергозатраты в период метаморфического климакса у разных видов практически совпадают. Они составили для *R. amurensis* 167,64, для *H. japonica* 175,92, для *B. orientalis* 178,08, для *B. bufo* 162,2 *кал*. Исключение составили личинки *P. syriacus* — 253,85 *кал*. Известно, что период личиночного развития этого вида — один из самых продолжительных (до 3 мес.). Следовательно, наблюдается общая закономерность — с увеличением периода метаморфоза общие энергозатраты увеличиваются, а удельный метаболизм снижается.

Влияние низких температур в период метаморфического климакса на метаболизм животных хорошо демонстрируют рис. 1 и 2. Их анализ показывает, что снижение температуры среды ведет к снижению уровня удельного метаболизма и к увеличению продолжительности периода метаморфоза. У субарктических популяций остромордой и травяной лягушек продолжительность периода метаморфоза при снижении температуры увеличивается незначительно. На 10-й день все подопытные животные, содержащиеся при температуре 5—7°, завершили метаморфоз (см. рис. 1). Также следует отметить, что удельный метаболизм северных форм лягушек при увеличении длительности метаморфоза снижается незначительно. Фиксируя те изменения энергозатрат на метаморфоз, которые происходят при изменении температуры (см. табл. 5), нельзя не отметить совпадения цифр, которые их характеризуют. Например, «средний минимум» от «среднего максимума» для травяной лягушки составляет почти 30% (133,6—193,0). В опыте были представлены разные популяции. Проводился он в разные годы, при разной температуре на животных неодинаковых размеров и т. д. Все это привело к максимальному отличию всего лишь на 30%. Это значит, что энергетика вида закреплена в жестких пределах, при изменении условий среды вид включает гомеостатические механизмы, позволяющие держать энергетические затраты в пределах нормы.

Таблица 2

Энергетические затраты в период метаморфического климакса у разных видов лягушек

Вид лягушки	Выделение CO_2, *кал/г·ч*		Потеря веса, *г*	
	20° С	10° С	20—22° С	5—7° С
Остромордая	1,312 (4)*	—	1,726 (4)	—
Травяная	1,312 (4)	—	1,603 (4)	—
Малоазиатская	1,171 (4)	0,469 (29)	1,465 (3)	0,353 (17)
Закавказская	1,556 (5)	0,500 (30)	1,912 (3)	0,377 (20)
Гибриды малоазиатской и закавказской	1,226 (4)	—	1,772 (3)	—

* В скобках — количество животных.

Так как настоящее исследование выполнялось в рамках «химической экологии», изучающей действие комплекса факторов на популяционные процессы, в том числе таких, как плотность и химический состав среды, то представляло особый интерес изучение энергетики морфогенеза амфибий в различных условиях плотности. Проведенные исследования показали, что личинки, содержащиеся в условиях резко повышенной плотности и развивающиеся под влиянием повышенной концентрации метаболитов, характеризуются существенным снижением уровня удельного метаболизма (по сравнению с контрольными животными, проходящими развитие с равной скоростью), а увеличение продолжительности периода метаморфоза не сопровождается у них значительным снижением энергетических затрат на единицу веса (рис. 3). В качестве примера можно использовать личинок малоазиатской лягушки, которые проходили развитие в стандартных условиях высокой плотности. Удельный метаболизм

Таблица 3

Потеря веса в период метаморфического климакса разными видами *ANURA*, %

Вид	20—22° С		5—7° С	
	Стандартные условия	Высокая плотность	Стандартные условия	Высокая плотность
R. camerani	28,8	25,9	34,3	—
R. macrocnemis x *R. camerani*	24,1	21,1	29,9	—
R. macrocnemis	27,2	27,9	33,6	33,0
R. arvalis	34,6	—	35,9	—
R. temporaria	32,0	—	41,2	—
R. amurensis	39,93	—	—	—
H. japonica	33,75	—	—	—
B. orientalis	38,23	—	—	—
P. syriacus	48,85	—	—	—
B. bufo	31,31	—	—	—

Таблица 4

Энергозатраты некоторых видов *Anura* в период метаморфического климакса

Время, сутки	n	Энергозатраты	
		кал/г·ч	кал
		R. amurensis	
2	—	—	—
3	19	2,07	149,04
4	5	1,94	186,24
5	—	—	—
8	—	—	—
9	—	—	—
10	—	—	—
11	—	—	—
Среднее за весь период	24	2,00	167,6
		H. japonica	
2	—	—	—
3	13	2,36	169,92
4	15	1,59	152,64
5	2	1,71	205,20
8	—	—	—
9	—	—	—
10	—	—	—
11	—	—	—
Среднее за весь период	30	1,88	175,42
		B. orientalis	
2	—	—	—
3	—	—	—
4	23	1,93	185,28
5	6	1,78	170,88
8	—	—	—
9	—	—	—
10	—	—	—
11	—	—	—
Среднее за весь период	29	1,85	178,08
		P. syriacus	
2	—	—	—
3	—	—	—
4	—	—	—
5	—	—	—
8	15	1,23	236,16
9	11	1,17	252,72
10	2	1,08	259,2
11	1	1,00	264,0
Среднее за весь период	29	1,16	257,16

Окончание табл. 4

Время, сутки	n	Энергозатраты	
		кал/г·ч	*кал*
	B. bufo		
2	21	2,89	138,72
3	20	2,32	167,18
4	7	1,88	180,86
5	—	—	—
8	—	—	—
9	—	—	—
10	—	—	—
11	—	—	—
Среднее за весь период	48	2,36	162,25

первых равняется 1,98 (2 дня) и 1,60 (3 дня), 1,43 (4 дня), их «братьев» из загущенной популяции соответственно 1,14, 1,04, 1,16.

С помощью оптико-акустического газоанализатора удалось проследить за динамикой энергозатрат амфибий в период всего метаморфического климакса. В этот период энергозатраты личинок исследованных нами видов непрерывно повышаются. Это хорошо видно из табл. 6. С 29-й стадии развития (передние конечности только что прорезались, хвост еще без признаков рассасывания) до 31-й (молодой лягушонок без хвоста) энергозатраты у личинок *R. arvalis* увеличились с 1,025 до 1,568 *кал/г/ч*, у *R. temporaria* соответственно с 0,965 до 1,628, у гибридов *R. macrocnemis*×*R. camerani* с 0,904 до 1,508 (в среднем на 70%). Эта закономерность отмечается во всех опытах и проявляется настолько четко, что нет оснований сомневаться в ее реальности.

Таблица 5

Средние энергозатраты в период метаморфического климакса у разных видов лягушек, *кал*

Вид	1971 г.		1972 г.	
	20—22° С	5—10° С	20—22° С	5—10° С
R. temporaria				
Вильнюс	168,8	133,6	—	—
Свердловск	155,7	163,9	162,8	193,4
П-ов Ямал	171,8	183,2	—	—
R. arvalis				
П-ов Ямал	170,8	186,0	—	—
Свердловск	159,8	155,6	162,0	170,0
R. macrocnemis	162,9	153,9	123,5	138,4
R. camerani	181,3	155,2	137,6	168,7
R. macrocnemis× *R. camerani*	—	—	129,7	163,9

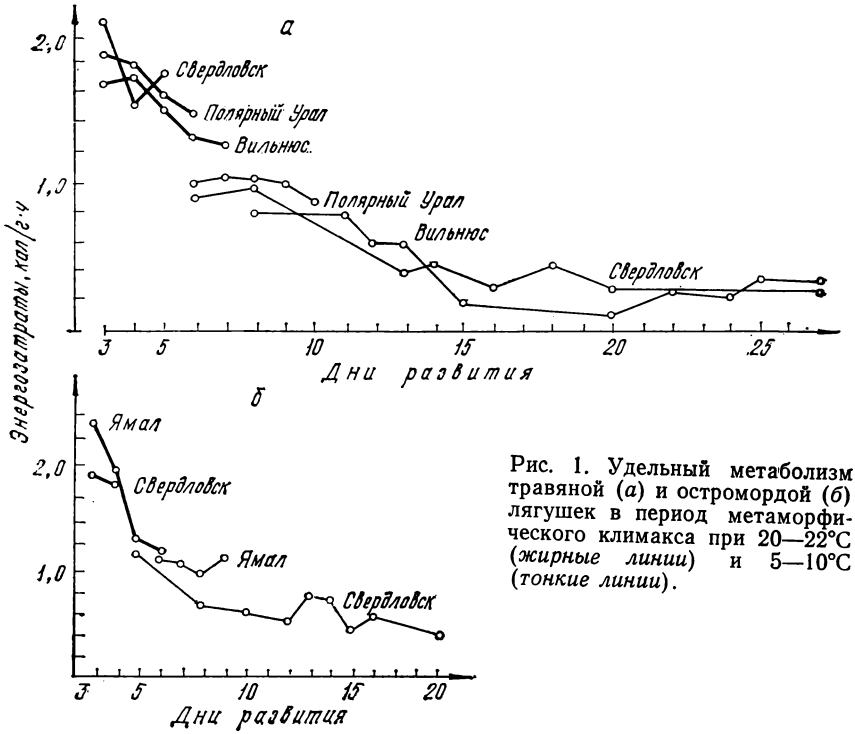


Рис. 1. Удельный метаболизм травяной (*а*) и остромордой (*б*) лягушек в период метаморфического климакса при 20—22°С (*жирные линии*) и 5—10°С (*тонкие линии*).

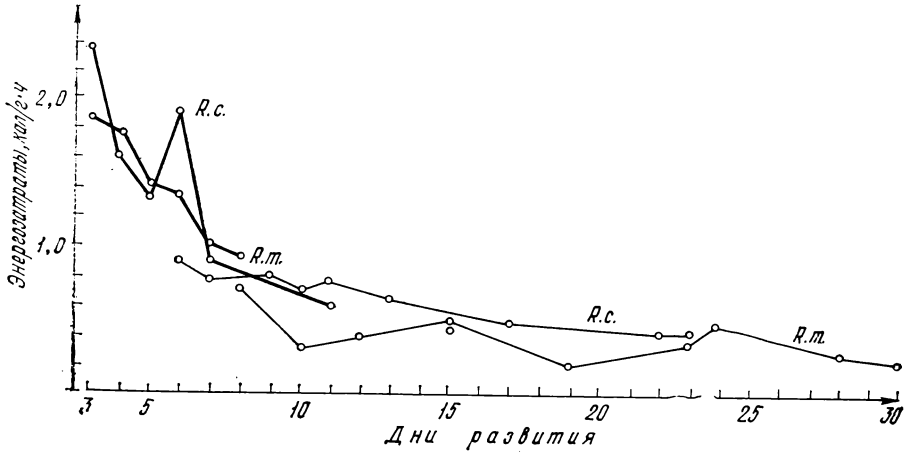


Рис. 2. Удельный метаболизм малоазиатской и закавказской лягушек в период метаморфического климакса при 20—22°С (*жирные линии*) и 5—7°С (*тонкие линии*).

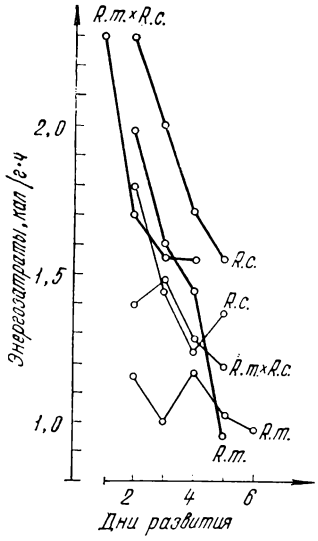


Рис. 3. Удельный метаболизм закавказской, малоазиатской лягушек и их гибридов в период метаморфического климакса в условиях высокой (*тонкие линии*) и оптимальной (*жирные линии*) плотности.

Удельный метаболизм сеголеток, не получающих пищи, в первые дни развития существенно снижается (почти до уровня, характерного для 29-й стадии развития), а затем возрастает. У сеголеток травяной и остромордой лягушек соответственно на 10 и 12-й дни отмечается наивысший уровень обмена (рис. 4). У сеголеток других видов имеются незначительные отклонения от этой схемы динамики энергозатрат.

Начало кормления сеголеток связано с резким возрастанием энергозатрат. Это очень хорошо показано на гибридных сеголетках. Энергозатраты начавших кормиться животных достигают 2,051 *кал/г·ч*. В дальнейшем, по мере роста животных, уровень обмена веществ снижается.

Оценивая результаты наших экспериментов, необходимо учитывать зависимость скорости роста и энергетики растущих пой-

Таблица 6

Удельный метаболизм разных видов лягушек в период метаморфического климакса, *кал/г·ч*

Остромордая			Травяная (n=19)		Малоазиатская×закавказская (n=25)	
Дата измерения	n	Удельный метаболизм	Дата измерения	Удельный метаболизм	Дата измерения	Удельный метаболизм
29—31-я стадии развития						
Июнь					Июнь	
19	29	1,025	21	0,965	4	0,904
20	29	1,327	22	1,146	5	1,387
21	29	1,327	23	1,508	6	1,266
22	19	1,568	24	1,628	7	1,508
Сеголетки						
24	26	1,628	26	1,327	8	1,628
26	26	1,206	28	1,447	9	1,809
28	26	1,086	30	1,206	10	0,904

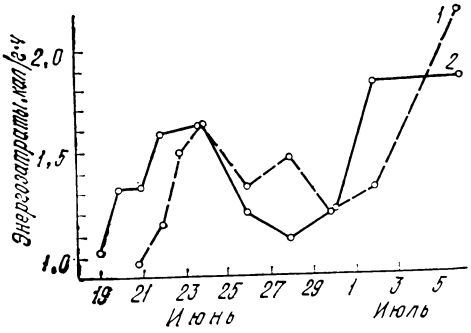


Рис. 4. Удельный метаболизм травяной (*1*) и остромордой (*2*) лягушек в период метаморфического климакса и в первые дни жизни сеголеток на суше.

килотермных животных от температуры. На рыбах и рептилиях было показано, что при недостатке кормов поведение животных направлено на снижение температуры тела и, соответственно, на экономию энергии (Regal, 1966; Brett, 1971; Moll, Legler, 1971, и др.). При обилии кормов и высокой температуре потребление пищи повышается и ускоряется рост. В настоящее время аналогичная работа была проведена и на амфибиях — на молодых *B. boreas* (Lillywhite и др., 1973). При температуре 27° (почти совпадает с предпочитаемой температурой) сеголетки растут с наибольшей скоростью. При 14° животные не питаются, рост прекращается, при 33° резко увеличивается их смертность, но животные, прожившие при этой температуре свыше пяти недель, уступали в росте и потреблении корма сеголеткам, прожившим в условиях температуры 27°. Кормящиеся животные в термопреферендприборе выбирают температуру 26—27°, при отсутствии корма — 15—20°. При повышении температуры среды уровень метаболизма повышается (в диапазоне 10—33°). Со снижением температуры с 27 до 20° потребление кислорода уменьшается вдвое (с 0,2 до 0,1 *см*^{3}·*г/ч*); с 20 до 10° уровень метаболизма падает в пять раз (с 0,1 до 0,02 *см*^{3}·*г/ч*). Эти данные интересно сравнить с нашими.

Энергозатраты на грамм веса тела в час у личинок, которые проходят метаморфоз при низкой температуре (10°С) примерно в три раза ниже по сравнению с животными, метаморфофизировавшими при 20—22°. Это показано при изучении динамики выделения CO_2 на двух видах. У закавказской лягушки при 10°С энергозатраты в среднем составляют 0,300, у малоазиатской — 0,469 *кал/г·ч*. Однако, если учесть, что период метаморфического климакса при 10°С продолжается значительно дольше (до 20—30 дней), то общие энергозатраты на этот процесс существенно возрастают. При 20°С общие энергозатраты в период метаморфоза у закавказской лягушки составят 187 *кал* (продолжительность метаморфоза пять дней), а при 10° — 360 *кал* (продолжительность метаморфоза 30 дней), у малоазиатской — соответственно 112 (четыре дня) и 326 (29 дней) *кал*.

Полученные таким путем данные практически совпадают с результатами определения энергетических расходов, получен-

ных на основе изменения веса. Это дало возможность использовать для анализа изучаемого вопроса большой материал, полученный в экспериментальных условиях.

Для анализа экспериментальных материалов большое значение имеет правильная оценка взаимосвязи общих размеров животного с интенсивностью метаболизма.

Известно, что энергетический обмен у лягушек обратно пропорционален их весу тела. Так, у *R. pipiens* весом 35 *г* уровень обмена составляет 0,44 *кал/г/ч*, у *Pseudacris nicrita* весом 1 *г* — 0,75 *кал/г/ч*. Однако имеющиеся в литературе данные немногочисленны, и на их основе трудно составить представление о том, могут ли незначительные отличия в размерах между сравниваемыми группами животных существенно повлиять на интенсивность их метаболизма. Чтобы ответить на этот вопрос, в пределах группы особей из одной популяции, завершивших метаморфоз в один и тот же день, определялась зависимость между размерами отдельных животных и интенсивностью их метаболизма (рис. 5). Аналогичные исследования проведены с помощью газоанализатора и получены сходные данные, которые имеют большое значение при анализе всей совокупности проведенных экспериментов.

Таким образом, наши исследования позволяют подойти к анализу явлений метаморфоза и морфогенеза с энергетических позиций. Представленные данные показывают, что процесс морфогенеза энергоемкий. Об этом свидетельствует непрерывное повышение энергообмена в процессе метаморфического климакса и резкое падение после его завершения. В этом отношении результаты наших исследований совпадают с отрывочными данными, имеющимися в литературе (Abelin, Scheinfinkel, 1923; Wills, 1936; Locker, Weish, 1969; Funkhouser, Foster, 1970, и др.).

Воспользуемся данными, характеризующими обмен веществ малоазиатской лягушки: на третий день метаморфоза интенсивность метаболизма возрастает с 0,904 до 1,870 *кал/г/ч*, а вес тела снижается с 0,63 до 0,48 *г*. Эти данные непосредственно свидетельствуют о том, что морфогенетические реакции требуют не меньших затрат энергии, чем поддержание нормальной жизнедеятельности. Совокупность экспериментальных данных показывает, что период интенсивного органогенеза ведет к интенси-

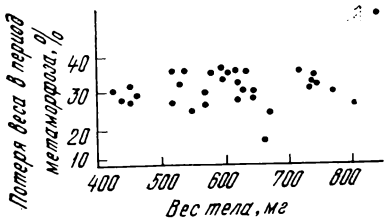


Рис. 5. Зависимость веса тела и удельного метаболизма личинок у закавказской лягушки, завершивших метаморфический климакс за три дня при 20—22°С.

фикации обмена минимум на 100%, а не на 20%, как считали Барт и Барт (L. G. Barth, L. Y. Barth, 1954). Завершение метаморфоза связано с резким снижением уровня обмена, который сменяется новым периодом подъема. Это значит, что уже после того, как головастик превратился в лягушонка, идут энергичные, но еще плохо изученные процессы гистогенеза. Лишь после начала кормления новый резкий подъем уровня метаболизма сменяется его снижением.

Представление о метаморфозе, как о процессе, связанном с большими дополнительными затратами энергии, заставляет с особым вниманием отнестись к тем отличиям, которые наблюдаются между видами и формами. Как было показано, чем продолжительнее общий период метаморфоза, тем выше общие затраты энергии, но тем ниже удельный метаболизм. Конкретное выражение этой закономерности у северных и «южных» форм различно.

Повышение уровня удельного метаболизма при сокращении периода метаморфоза может быть расшифровано следующим образом. Хорошо известно, что метаморфоз амфибий связан с активностью щитовидной железы. Исследования гормональной регуляции метаморфоза проводились в основном на лягушках рода *Rana*, но общий механизм, вероятно, был одинаковым у всех амфибий. Важность тироидных гормонов в период метаморфоза впервые была продемонстрирована в 1912 г. Гудерначем (Gudernatsch, 1912), когда он обнаружил, что головастики травяной и леопардовой лягушек быстрее метаморфизируют, если их кормить экстрактом щитовидной железы. Впоследствии эти наблюдения были подтверждены другими исследователями (Romeis, 1915, 1923; Kahn, 1916; Swingle, 1919, 1923; Groebbels, 1922, и др.). Исследованиями других авторов установлено, что после экстирпации щитовидной железы головастики продолжают расти, достигая крупных размеров, но не претерпевают метаморфоза (E. Hoskins, M. Hoskins, 1919; Swingle, 1919; Schultze, 1923; Allen, 1925, и др.). Рядом авторов отмечена высокая функциональная активность щитовидной железы во время метаморфического климакса (Алешин, 1925, 1935; Sklower, 1925; Uhlenhuth, 1927; Hirschlerowa, 1928).

Известно, что процесс метаморфоза охватывает большинство систем и органов, подвергающихся изменениям морфофизиологического и биохимического характера. Метаморфические изменения происходят последовательно и координированно. Метаморфизирующие структуры отличаются и чувствительностью к тироксину, и скоростью реакции на его воздействие. Наибольшей чувствительностью обладают жабры и кишечник (Бляхер, 1928; Lim, 1920; Allen, 1932; Kollros, 1961; Weber, 1962; Hourdry, 1971, 1973; Fox, 1974, и др.). Различие в скорости реакции на тироксин проявляется в том, что ранние метаморфические изменения происходят более постепенно, чем поздние. Например, реакция

роста конечностей, которые очень чувствительны к тироксину и начинают рано развиваться, очень медленна по сравнению с реакцией рассасывания хвоста. Следовательно, поздние метаморфические изменения имеют более высокие пороги чувствительности к тироксину. Кроме того, по мере развития метаморфоза наблюдается увеличение тироидной активности щитовидной железы и концентрации тироксина (Weber, 1962; Fox, 1972, 1974; Porter, 1972). Этот вывод подтверждают гистологические и химические исследования щитовидной железы (Марвин, 1939; Etkin, 1935, 1964). До начала метаморфоза железа небольшая и неактивная. Она быстро растет и активизируется во время прометаморфоза, к моменту метаморфического климакса достигает крупных размеров, а слой эпителия — максимальной высоты.

Хорошо известно, что действие гормонов щитовидной железы связано с температурой. Показано, что даже большие концентрации тироксина не оказывают влияния на развитие личинок, содержащихся в холодной воде (Белкин, 1934; Войткевич, 1938; Adler, 1914, и др.). В ряде работ отмечается, что низкая температура подавляет реакцию тканей на тироидные гормоны (Hexly, 1929; Frieden и др., 1965; Ashley и др., 1968, и др.). В других работах показано, что низкие температуры останавливают метаморфический процесс путем понижения эндокринной и тироидной деятельности (Bowers и др., 1959; Viparina, Just, 1975).

Однако А. А. Войткевич (1938), исследуя роль тироксина в развитии личинок травяной лягушки, наблюдал явное усиление функции щитовидной железы у животных, содержащихся при низкой температуре, а увеличение интенсивности метаморфоза при высокой температуре он объясняет не большим, а меньшим поступлением гормона и изменением состояния тканей организма, т. е. условий реализации действия гормона. Это — важное методическое препятствие при определении энергетических затрат, связанных непосредственно с развитием. При ускорении развития тироксином уровень метаболизма повышается, но остается не ясным, является ли это следствием повышенной потребности развивающегося организма в энергии или прямой реакции на тироксин (Fletcher, Myant, 1959). Можно полагать, что первыми проходят метаморфоз животные с относительной гиперфункцией щитовидной железы. Тироид стимулирует развитие и одновременно интенсифицирует обмен веществ. Поэтому быстроразвивающиеся особи характеризуются повышенным уровнем метаболизма. Однако взаимосвязь этих процессов такова, что общий расход энергии с увеличением продолжительности метаморфоза увеличивается. Соответственно с этим быстроразвивающиеся особи покидают водоем при более крупных размерах тела.

Следует обратить внимание на скорость метаморфических реакций северных лягушек. При низкой температуре она не только выше, чем у южных, но и изменчивость ее значительно

ниже. Так, у субарктических популяций остромордой и травяной лягушек диапазон изменчивости продолжительности метаморфоза при низкой температуре 5—10 дней, а у южных форм этих видов при 20—22° — 3—7 дней. Диапазон изменчивости длительности метаморфоза у южных форм и видов при низкой температуре значительно выше, чем у северных форм. Например, у травяной, малоазиатской и закавказской лягушек он достигает 28—32 дня. Возможно, что скорость метаморфоза южных популяций определяется физиологическими отличиями отдельных особей, которые естественный отбор еще не успели закрепить в определенную систему. По-видимому, у северных амфибий этот процесс завершился. Особи, не способные завершить метаморфоз в экологически допустимые сроки, были элиминированы отбором, оставшиеся в живых образовали новую популяцию, изменчивость которой по этому показателю очень близка к изменчивости южных форм в нормальных для них условиях среды.

Однако северные формы приобрели новые свойства: при низкой температуре метаморфизируют быстро и при относительно высоком уровне метаболизма. Это значит, что северные популяции лягушек проходят метаморфоз на фоне гиперфункции щитовидной железы и, что наиболее существенно, ткани животных сохраняют высокую чувствительность к тироксину при низкой температуре.

Результаты опытов с личинками, прошедшими свое развитие в условиях повышенной плотности, показали, что их энергетические затраты в период метаморфоза меньше, чем у контрольных животных. Так, личинки малоазиатской лягушки при температуре 20—22°, развивающиеся в условиях наименьшей плотности, затрачивают на весь период метаморфоза в среднем 123,5 *кал*, из колоний высокой плотности — 86,8. Это значит, что в зависимости от популяций формируются животные разных физиологических особенностей, которые проявляются и после того, как непосредственный эффект группы снят.

Здесь мы сталкиваемся с вопросом, имеющим для всей комплексной темы принципиальное значение: следует ли рассматривать развивающихся в условиях высокой плотности личинок в качестве морфофизиологически своеобразных животных или же в качестве животных, обреченных на вымирание. Для решения этого вопроса были поставлены эксперименты (Шварц, Пястолова, 1970 а, б; Пястолова, Иванова, 1974; Иванова, Пястолова, 1976; Пястолова, 1978, и др.), которые показали, что в условиях регулярного кормления даже очень мелкие животные могут в течение 10 дней достичь веса тела животных, развивающихся при наименьшей плотности. Однако в природе они должны тратить больше энергии для добывания корма. В условиях чрезмерно высокой плотности, которая в мелких замкнутых, скоро пересыхающих водоемах наблюдается довольно часто, быстроразвивающиеся личинки заканчивают метаморфоз на

10—12 дней раньше и к моменту выхода основной массы личинок на сушу, могут достичь их размера.

Изучение скорости роста сеголеток девяти видов амфибий позволило сделать вывод о том, что даже самые мелкие животные вполне жизнеспособны и в процессе роста становятся физиологически своеобразными животными. Этот вывод подтвердили многочисленные эксперименты, которые показали, что повышение плотности популяций личинок амфибий и связанное с этим увеличение концентрации метаболитов в среде ведет к снижению уровня их удельного метаболизма (Шварц и др., 1974), к увеличению скорости деления клеток (Амстиславская, 1971; Гатиятуллина, 1973, 1975), к изменению некоторых морфофизиологических показателей (Пястолова, 1978), к стимуляции эритропоэза (Сюзюмова, Гребенникова, 1978). Исследования Л. А. Ковальчук (1977) по изучению особенностей дыхания и окислительного фосфорилирования в онтогенезе пяти видов бесхвостых амфибий показали, что уровень потребления кислорода у личинок всех изученных видов понижается с 26-й стадии развития (недифференцированные зачатки задних конечностей), и его увеличение начинается в начале метаморфического климакса (29-я стадия). Это еще раз свидетельствует о том, что происходящие в такой период в организме головастиков деструктивные и конструктивные процессы требуют не меньших затрат энергии, чем поддерживание нормальной жизнедеятельности. Мы установили, что завершение метаморфоза сопровождается не только изменением интенсивности дыхания, но и существенными изменениями в соотношении свободного и фосфорилирующего окисления. Особенно интересные данные получены на личинках, содержащихся в различных условиях плотности экспериментальных колоний. Например, объем фосфорилирующего дыхания у сеголеток остромордой лягушки, прошедших личиночное развитие в условиях высокой плотности, составил 52% от общего дыхания, у сеголеток, выросших в стандартных условиях,— 31%. Таким образом, экологические условия среды обитания определяют закрепление в процессе адаптации новых структурно-функциональных свойств животного организма.

Факт длительного последствия повышенной плотности личинок амфибий показывает, что условия ранних стадий развития животных определяют энергетику их морфогенетических реакций.

ЛИТЕРАТУРА

Алешин Б. В. Наблюдения над ускоренным метаморфозом.— Успехи экспериментальной биологии, 1925, сер. А, т. 1.

Алешин Б. В. Исследования по метаморфозу амфибий. Опыт теории метаморфоза.— Биол. ж., 1935, т. 4, № 3.

Амстиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевый рост.— Экология, 1971, № 6, с. 85—87.

Белкин Р. А. Взаимодействие внешних и внутренних факторов в процессе онтогенеза амфибий.— Докл. АН СССР, 1934, т. 14, вып. 3.

Бляхер Л. Я. К механике метаморфоза амфибий.— Труды Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка, 1928, т. 4, с. 125.

Войткевич А. А. О роли температурного фактора в период метаморфоза головастиков лягушки.— Биол. ж., 1938, т. 7, № 4.

Гатиятуллина Э. З. Явления гипертрофии и гиперплазии в процессе морфогенеза амфибий.— В кн.: Вопросы герпетологии, 1973. 62 с.

Гатиятуллина Э. З. Явления гипертрофии и гиперплазии при изменении скорости роста и развития личинок амфибий. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными (с помощью оптико-акустического газоанализатора).— Экология, 1974, № 1, с. 73—78.

Иванова Н. Л., Пястолова О. А. Рост сеголеток амфибий в экспериментальных условиях.— Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1976, с. 49—50.

Ковальчук Л. А. Особенности окислительного метаболизма у хвостатых и бесхвостых амфибий и период постэмбрионального развития. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1977. 21 с.

Марвин М. Я. Развитие щитовидной железы у амфибий.— Труды Карельского пед. ин-та. Сер. биол., 1939, т. 1, с. 5—21.

Пястолова О. А. Влияние условий развития личинок *Rana arvalis* Nilss на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток.— Экология, 1978, № 3, с. 59—63.

Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры.— Экология, 1974, № 2, с. 50—55.

Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И. Особенности эритропоэза личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития.— В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 32—48.

Терентьев П. В. Лягушка. М.: Наука, 1950. 345 с.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, 1. Специфичность действия.— Экология, 1970а, № 1, с. 77—82.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. II. Разнообразие действия.— Экология, 1970б, № 2, с. 37—54.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий.— Экология, 1974, № 4, с. 13—28.

Abderhalden E. Studien über die von einzelnen Organen hervorgebrachten Substanzen mit spezifischer Wirkung, 1. Verbindungen, die einen Einfluss auf die Entwicklung und den Zustand bestimmer Gewebe ausüber.— Pflüger Arch., 1915, Bd 169, S. 99.

Abelin J., Scheinfinkel N. Gaswechsel und Metamorphose von Amphibienlarven nach Verfütterung von Schilddrüse oder von jodhaltigen Substanzen.— Pflüger Arch., Physiol., 1923, Bd 198, S. 151—163.

Abelin J., Scheinfinkel N. Gaswechsel und Metamorphose von Amphibienlarven nach Verfütterung von Schilddrüse oder von jodhaltigen Substanzen.— Pflüger Arch., 1923, Bd 198, S. 151.

Adler. Metamorphosestudien an Batrachierlarven. A. Extirpation der Hypophise.— Arch. Entwicklungsmech., 1914, Bd 39, S. 21.

Allen B. The effects of extirpation of the thyroid and pituitary glands upon the limb development of anuras.— J. Exp. Zool., 1925, vol. 42, N 13.

Allen B. The response of *Bufo larvae* to different concentrations of thyroxin.— Anat. Rec., 1932, vol. 54, p. 45.

Ashley H., Katti P., Frieden E. Urea excrtion in the bullfrog tadpole. Effect of temperature, metamorphosis and thyroid hormones.— Devel. Biol., 1968, vol. 17, p. 293—307.

Barth L. G., Barth L. Y. The energetics of development.— Columb. Univ. Press., 1954, N 4.

Bowers C. Y., Segaloff A., Brown B. Factors affecting the thyroid gland uptake of J^{131} of the *Rana catesbeiana tadpole.*— Endocrinology, 1959, vol. 65, p. 882—888.

Brett J. R. Energeting responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations on the physiology and freshwater ecology of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*).— Amer. Zool., 1971, vol. 11, p. 99—113.

Brown G. W. The Metabolism of Amphibia. In Physiology of the Amphibia. N.Y.: Acad. Press., 1964.

Etkin W. The phenomena of anuran metamophosis. Oxygen consumption during normal metamorphosis.— Physiol. Zool., 1934, vol. 7, N 1.

Etkin W. The mechanism of anuran metamorphosis, 1. Thyroxine concentration and the metamorphic pattern.— J. Exp. Zool., 1935, vol. 71, p. 317—340.

Etkin W. Metamorphosis.— J. A. Moor. Physiology of the Amphibia, N.Y.-London: Akademik Press, 1964, p. 427—462.

Fletcher B. K., Myant N. B. Oxygen consumption of Tadpoles during metamorphosis.— J. Physiol., 1959, vol. 145, p. 353—368.

Fox H. Tissue degeneration: an electron mixroscopic study of the tail skin of *Rana temporaria* during metamorphosis.— Arch. Biol., 1972, N 3, p. 373—394.

Fox H. Tail degeneration in anuran larvae.— Brit. J. Herpetol., 1974, vol. 5, N 2, p. 397—404.

Frieden E., Wahlborg A., Howard E. Temperature control of the response of tadpoles to triiodothyronine.— Nature, 1965, vol. 205, p. 1173—1176.

Funkheuser A., Foster S. A. Oxygen uptake and thyroid activity in *Hyla regilla tadpoles.*— Herpetologica, 1970, vol. 26, N 3, p. 366—371.

Funkheuser A., Mills K. S. Oxygen consumption during spontaneous amphibian metamorphosis.— Physiol. Zool., 1969a, 42, N 1, p. 15—21.

Funkheuser A., Mills K. S. Oxygen consumption during induced amphibian metamorphosis.— Ibid. 1969b, vol. 42, N 1, p. 22—28.

Groebbels F. Der Einfluss unzureichen der Ernährung und Schiddrüsefutterung auf den Sauerstoffverbrauch von Larven von *Rana temporaria.*— Zeitschr. Biologie, 1922, Bd 75, S. 155.

Gudernatsch J. Feeding experiments on tadpoles, 1. Influence of specific organs given as food on growth an differentiation.— Arch. Entwicklungsmech., 1912, Bd 35, S. 457.

Helff O. The oxygen consumption of tadpoles undergoing precocious metamorphosis follwing treatment with thyroid an di — iodotyrosine.— J. Exp. Zool., 1926, vol. 45, p. 69.

Hexly J. S. Thyroid and temperature in cold blooded vertebrates.— Nature, 1929, vol. 123, q. 712.

Hirschlerova Z. Mikroskopisch-anatomische Untersuchngen an der Amphibienschilddrüse mit besonderer Berücksichtigung ihres Golgi Apparates.— Zeitschr. Zellforsch., 1928, Bd 6, S. 234.

Hoskins E., Hoskins M. Growth and development of amphibia as effected by thyroidectomy.— J. Exp. Zool., 1919, vol. 29, p. 1.

Hourdry J. Evolution des processus lytique dans l'épithélium intestinal de *Discoglossus pictus* OTTH (amphibien anoure) au cours de sa metamorphose.— J. Microsc., 1971, vol. 10, N 1, p. 41—58.

Hourdry J. Remaniements de l'épithélium intestinal chez les amphibiens anoures en métamorphose.— Année biol., 1973, vol. 12, N 3—4, p. 97—138.

Just J., Gatz R. N., Crawfort E. C. Changes in respiratory functions during metamorphosis of the bullfrog, *Rana catesbeiana.*— Respirat. Physiol., 1973, 17, N 3, 267—283.

Kahn R. Zur Frage der Wirkung von Schilddrüe und Thymus auf Froschlarven.— Pflüger Arch., 1916, Bd 163, S. 384.

Kollros J. J. Mechanisms of amphibian metamorphosis: hormones.— Amer. Zool., 1961, vol. 1, p. 107—114.

Lillywhite H. B., Licht P., Chelgren P. The role of behavioral thermoregulation of the growth energetics of the toad *Bufo boreas.*— Ecology, 1973, vol. 54, N 2.

Lim R. The histology of tadpoles fed with thyroid.— Quart. J. Exp. Physiol., 1920, vol. 12, p. 303.

Locker A., Weish P. Beziechungen zwischen Sauerstoffverbrauch, Wachstum und Körpergröse während der Larvenentwicklung und Metamorphose von *Rana temporaria.*— Biol. Zbl., 1969, N 4, S. 497—507.

Moll E. O., Legler J. M. The life history of a neotropical slider tutle, *Pseudemys scripta (Schoepff)* in Panama.— Bull. L. A. Cty. Mus. Nat. Hist. Sci., 1971, N 11, p. 102.

Porter K. R. Herpetology.— Philadelfia — London — Toronto: V. B. Faunder Compani, 1972.

Regal P. M. Thermophilic response following feeding in certain reptiles.— Copeia, 1966, p. 588—590.

Romeis B. Der Einfluß von Thyreoidea — und Thymusfütterung auf das Wachstum, die Entwicklung und die Regeneration von Anuralarven.— Arch. Entwicklungsmech., 1915, Bd 41, S. 57.

Romeis B. Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven, 1. Einleitung verschspetokolle, Ergebnisse derselben.— Arch. Mikr. Anat. Entwicklungsmech., 1923, Bd 98, S. 579.

Schultze W. Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanz auf die Morphogenie, III. Über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung.— Ibid, Bd 101, S. 338.

Sklower A. Das incretorische System in Lebenscyclus der Frösche. 1. Schilddrüse, Hypophyse, Thymus und Keimdrüsen.— Zeitschr. vergl. Physiol., 1925, Bd 2, S. 474.

Swingle W. Quantitative experiments on iodine feeding and metamorphosis.— J. Gen. Physiol., 1919, vol. 2, p. 161.

Swingle W. Iodine and amphibian metamorphosis.— Biol. Bull., 1923, vol. 45, p. 229.

Uhlenhuth E. Die Morphologie und Physiologie der Salamander — Schilddrüse. 1. Histologisch-embryologische Untersuchung des Sekretionsprozesses in den verschiedenen Lebensperioden der Schilddrüse des Marmolsalamanders.— Roux'Arch. Entwicklungsmech., 1927, Bd 109, S. 611.

Viparina S., Just J. J. The Life Period, Growth and Differentiation of *Rana catesbeiana* larvae Occurring in Nature.— Copeia, 1975, N 1.

Weber R. Induced metamorphosis in isolated tails of Xenopus larvae.— Experimentia, 1962, vol. 18, N 2, p. 84—85.

Wills S. A. The respiratory rate of development amphibia with special reference to new differentiation.— J. Exp. Zool., 1936, vol. 73.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

Т. М. СОКОЛОВА

ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ГАЗООБМЕНА РЕПТИЛИЙ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ

Согласно современным представлениям, рептилии — промежуточная группа между истинно пойкилотермными и гомойотермными животными. У них наблюдаются элементы гомойотермии. Терморегуляция рептилий осуществляется двумя путями: физиологическим (учащением или замедлением дыхания, вазомоторными реакциями и др.) и поведенческим (использованием убежищ, температурного градиента среды, изменение позы тела и т. п.).

Бартоломью и Такер (Bartholomew, Tucker, 1963) показали, какое действие на нагревание и охлаждение агамовых ящериц (*Amphibolurus barbatus*) оказывают физиологические процессы. Они сравнивали скорость нагревания и охлаждения у живых и мертвых ящериц. Живые ящерицы нагревались более быстро, чем охлаждались, что свидетельствует о некотором физиологическом контроле этих процессов. Кроме того, скорость остывания живых ящериц была ниже, чем скорость нагревания и охлаждения мертвых экземпляров, т. е. живые животные нагревались быстрее, чем неживая модель, имеющая ту же теплопроводность.

Физиологическая терморегуляция у питонов в период размножения была описана еще в прошлом веке Ламарри-Пиквотом (Lamarre-Piquot, 1835), который утверждал, что индийский питон (*Python molurus*) продуцирует тепло для инкубации яиц. После этого Валенсиннес (Valencinnes, 1841) и Ламарри-Пиквот (Lamarre-Piquot, 1842) сообщили о новых наблюдениях этого явления, но Дюмериль (Dumeril, 1842) объяснил это тем, что тепло получается в результате разложения части яиц. Новые данные по физиологической терморегуляции у крупных питонов в период размножения были получены затем несколькими исследователями (Selater, 1862; Wray, 1862; Forbes, 1881; Lederer, 1944). Аналогичные результаты были получены и на более мелких питонах (Noble, 1935; Kratzer, 1962; Benedict, 1932). Наиболее детальные исследования физиологической терморегу-

ляции у рептилий принадлежат Стеммлер-Моресу (Stemmler-Morath, 1956), Винегару, Хатчисону и Доулингу (Vinegar и др., 1970).

Учитывая физиологическую терморегуляцию у некоторых ящериц (Bartholomew, Tucker, 1963, 1964; Bartholomew и др., 1965), термогенезис и терморегуляцию у питонов (Hutchison и др., 1966), можно предположить, что механизмы физиологической терморегуляции функционировали и у некоторых крупных примитивных рептилий, а не появились de novo у млекопитающих и птиц. Доказательства того, что динозавры могли иметь некоторую физиологическую терморегуляцию, были представлены Расселом (Russell, 1965), который первый установил, что динозавры были промежуточной группой между птицами и крокодилами и во многих отношениях стояли ближе к птицам. Он предполагал, что динозавры имели раздельную артериальную и венозную системы и, следовательно, некоторую степень гомойотермии.

Родбард (Rodbard, 1949) описал приспособление, представляющее собой крупные пластиновидные структуры пермских рептилий *Dimetrodon* и *Edaphosaurus*, которые использовались ими для поглощения солнечной энергии (физическая терморегуляция). Проблеме физической терморегуляции рептилий, обитающих в нашей стране, посвящена работа А. Сергеева (1939).

В ряде сравнительно-физиологических работ показано, что по мере повышения температуры интенсивность физиологических процессов увеличивается. Давсон (Dawson, 1960) приводит для сцинка (*Eumeces fuscus*) зависимость между интенсивностью обмена (определение проводилось по потреблению кислорода) и температурой, выраженную в логарифмической форме:

$$\ln O_2\ (см^3/г \cdot ч) = \ln\ (2{,}839 - 10) + 0{,}046\ \ln T^\circ.$$

Автор подчеркивает, что указанная зависимость справедлива до верхнего предела (40°), выше которого наблюдается каталитическое снижение потребления кислорода.

Исследованию различных аспектов термальной физиологии крупных австралийских ящериц посвящена серия работ Бартоломью, Такера и Ли (Bartholomew, Tucker, 1963, 1964; Bartholomew и др., 1965). В одной из работ (Bartholomew и др., 1965) рассматривается скорость потребления кислорода у четырех австралийских сцинков (*Tiliqua scincoides*) со средним весом 493 *г*. Измерения потребления кислорода проводились при температурах 20, 30 и 40°С. Авторами были получены данные как по минимальному потреблению кислорода (в спокойном состоянии), так и по максимальному.

Среднее минимальное потребление кислорода при 20°С равно 0,027, максимальное 0,136 *мл* O_2 $(г \cdot ч)^{-1}$; при 30°С — соответственно 0,089 и 0,252 *мл* O_2 $(г \cdot ч)^{-1}$, а при 40°С — 0,192 и 0,389 *мл* O_2 $(г \cdot ч)^{-1}$ $(t = 2{,}64)$.

Согласно результатам, приведенным Моберли (Moberly, 1968), интенсивность основного обмена у рептилий возрастает экспоненциально с повышением температуры от 14 до 42°С (температурный коэффициент $Q_{10}=2{,}24$), но не превышает 0,25 *мл* O_2/*г·ч*. В работе Винегара, Хатчисона и Доулинга (Vinegar и др., 1970) было отмечено, что уровень дыхательного обмена у питона (*Python molurus*) при изменении температуры от 15,5 до 30°С возрастал в четыре-восемь раз, а повышение температуры на 15°С вызывало у питона увеличение потребления кислорода с 5 до 40 *см*^{3}/*кг·ч*. Александер и Уитфорд (Alexander, Whitford, 1968) приводят данные по изменению интенсивности газообмена в зависимости от температуры у *Uta stansburiana*: при повышении температуры от 15 до 35°С у неподвижных ящериц потребление кислорода возрастало от 0,17 до 0,34 *см*^{3}/*г·ч*, т. е. в два раза. Таким образом, авторы наблюдали вариант очень низкой скорости изменения обмена с температурой, что, видимо, связано с акклимацией ящериц к данному температурному диапазону. В исследовании Найлсен (Nielsen, 1961) отмечается, что интенсивность метаболизма по потреблению кислорода у зеленой ящерицы (*Lacerta viridis*) составляла при 10°С 0,1—0,2 *мл* O_2/*г·ч* и повышалась до 0,6—0,9 *мл* O_2/*г·ч* при 35°С. Потребление кислорода у *Caiman sclerops* изменяется прямо пропорционально температуре среды.

Поскольку средняя теплопродукция пойкилотермных при 20°С по Геммингсену (цит. по Pomianowska, 1972) составляет 7 *ккал*/*кг*$^{3/4}$ за 24 *ч*, величину основного обмена, наблюдаемую у змей, следует считать низкой по отношению к другим группам рептилий (Pomianowska, 1972). У ящериц величина основного обмена сильно варьирует в зависимости от вида и у *Lacerta viridis* (Nielsen, 1961), *L. melisellensis* и *L. sicula* (St. Gelineo., A. Gelineo, 1955), *Uta stansburiana* (Alexander, Whitford, 1968) значительно превышает среднюю теплопродукцию, по Геммингсену. С другой стороны у *Amphibolurus barbatus* (Bartholomew, Tucker, 1963) и *Sauromalus obesus* (Nagy, Shoemaker, 1975) величина теплопродукции была значительно ниже средней.

Подробное изучение терморегуляции и газообмена было проведено на прыткой ящерице — *Lacerta agilis* (Либерман, Покровская, 1943; Стрельников, 1944; Тертышников, 1973, «Прыткая ящерица», 1976). Проведенные М. Ф. Тертышниковым (1973) эксперименты показывают, что с повышением температуры тела потребление кислорода у прыткой ящерицы (и у разноцветной ящурки) увеличивается, а с понижением — уменьшается. Наиболее низкое потребление кислорода прыткой ящерицей было отмечено при 0°С. При такой температуре энергетический обмен очень низок, что биологически оправдано, так как удлиняется продолжительность жизни этих животных в от-

сутствии корма. Повышение количества потребляемого кислорода происходит при подъеме температуры тела до 30°С. При ее увеличении с 30 до 35°С количество потребляемого кислорода резко падает и находится на более или менее постоянном уровне. Дальнейшее повышение температуры тела приводит к тому, что газообмен прыткой ящерицы прекращается при 41,6—42°С, а у разноцветной ящурки — при 47—47,2°С (при этих температурах ящерицы погибают). Сохранение уровня потребления кислорода в узкой зоне температур от 30 до 35°С на более или менее постоянном уровне свидетельствует о наличии у прыткой ящерицы химической терморегуляции. Однако интенсивность этих процессов невысока, что подтверждается их неспособностью удерживать температуру тела на оптимальном уровне (около 30°С) при изменении температуры среды. Аналогичные данные известны и для других видов рептилий (Dawson, Bartholomew, 1958; Dawson, Templeton, 1963; Калашников, 1964; Benedict, 1932; Benedict, Lee, 1938, и др.).

Изменение температуры среды на протяжении суток или одного сезона сильно сказывается на уровне газообмена рептилий. Весной, летом и осенью прослеживается наиболее четкая зависимость между количеством потребляемого ящерицами кислорода и температурой среды («Прыткая ящерица», 1976). При исследовании проблемы зависимости интенсивности газообмена от температуры тела необходимо использовать информацию по средним, предпочитаемым, оптимальным и критическим температурам. Диапазоны изменений температуры тела в природе и средние температуры (в скобках) у некоторых групп рептилий (Brattstrom, 1965) следующие:

Гаттерия	6,2—18,0	(12,5)
Аллигатор	26—37	(33)
Черепахи	8,0—37,8	(28,4)
Активные змеи	9,0—38,0	(25,6)
Ящерицы	11,0—46,4	(29,1)

Браттстром предполагает, что тропические виды пресмыкающихся предпочитают не более высокие температуры, чем виды умеренного пояса, но большинство их не переносит низких температур, по мнению А. Д. Слонима (1971), рептилии вообще не адаптируются к холоду. Однако Лихт (Licht, 1967) отмечает, что каждый вид характеризуется определенным диапазоном предпочитаемых температур. Причем различия в диапазонах предпочитаемых температур рептилий разных видов и мест обитания могут доходить до 10—15°С. Например, у *Dipsosaurus dorsalis*, с одной стороны, и у *Anolis*, с другой, различия в диапазонах предпочитаемых температур достигают 15°С (Licht, 1967).

Материал и методика

Интенсивность выделения углекислого газа при различных температурах тела изучалась на 597 особях рептилий, принадлежащих к 21 виду, среди них 15 видов (525 особей) ящериц и шесть видов (72 особи) змей.

Среди обследованных видов ящериц по таким показателям, как температурные условия обитания в природе, и по наблюдениям за выбором предпочитаемых температур в террариуме можно выделить три экологические группы: аридные виды, семиаридные и мезофильные. Группа аридных видов включала песчаную (90 особей), такырную (5) круглоголовки, сетчатую (18), линейчатую (5) и быструю (6) ящурки, кавказскую (13) и степную (13) агамы. К семиаридным видам мы относили рептилий, отловленных в полупустыне Армении: стройная змееголовка (84), полосатая ящерица (56) и ящурка Штрауха (87). Наконец, кавказская (24) и прыткая ящерицы (3) были отнесены к группе мезофильных видов.

Кроме того, проведены измерения интенсивности выделения углекислого газа при некоторых температурах у двух видов игуэновых ящериц (у заборной игуэне и анолисе); у следующих видов змей: у красноспинного полоза (20 особей), тигрового ужа (6), щитомордника обыкновенного (24), щитомордника восточного (10), амурского полоза (8).

Наши установки в зависимости от размеров животных и их физиологических особенностей комплектовались оптико-акустическими газоанализаторами ОА-5501 или ОА-2209, предназначенными для определения процентного содержания CO_2 в газовых смесях (Добринский, Малафеев, 1974). При изучении динамики выделения углекислого газа рептилиями и другими пойкилотермными животными весом от 10 до 80 *г* мы пользовались установкой с газоанализатором ОА-5501, а в опытах с более крупными рептилиями — с прибором марки ОА-2209 (пределы измерения от 0 до 2 об. %). Его схема включает газоанализатор с самопишущим прибором; мембранный побудитель расхода газа (типа МПР1-68); сосуд с змеевиком; аскаритовую колонку; респирационную камеру; влагопоглотитель; ротаметрический индикатор расхода газа (типаРС-3а). Газоанализатор питается от сети переменного тока 127 или 200 *в* и частотой 50 *гц* через электромагнитный стабилизатор (типа С-09). Соединение отдельных блоков осуществляется полихлорвиниловыми трубками.

Воздух при помощи побудителя расхода газа со строго постоянной скоростью (0,5 *л/мин*) нагнетается в систему. Питание побудителя расхода газа должно осуществляться через стабилизатор. Определенная температура воздуха в системе устанавливается благодаря змеевику, опущенному в сосуд, где циркулирует вода, поступающая из ультратермостата. Это

особенно важно в тех случаях, когда температура нагнетаемого воздуха значительно отличается от той, которая поддерживается в камере с животным. При небольшой разнице между температурами в лабораторном помещении и в респирационной камере можно обходиться и без змеевика.

Концентрация углекислого газа в атмосфере равна примерно 0,03—0,04% (в лабораторных помещениях она выше). При использовании газоанализатора ОА-5501 с пределами измерения 0—0,05 об. % возникла необходимость удалять CO_2 из воздуха перед его поступлением в респирационную камеру с помощью колонки, представляющей собой трубку из органического стекла с внутренним диаметром 50 *мм* и длиной 600 *мм*, заполненную аскаритом.

Респирационная камера изготовляется из плексигласа в виде пенала (60×60×300 *мм*) с двойными стенками. В пространство между стенками поступает вода определенной температуры из ультратермостата. При использовании камер больших размеров необходимо предусмотреть устройство для перемешивания воздуха с целью выравнивания концентрации CO_2 во всем объеме.

Поскольку пары воды, как и CO_2, поглощают инфракрасное излучение, нужно полностью осушать воздух перед поступлением его в рабочую кювету газоанализатора. С этой целью в схему включен влагопоглотитель — трубка из органического стекла диаметром 50 *мм* и длиной 400 *мм*, наполненная хлористым кальцием или хлористым цинком. Верхняя часть трубки, обращенная к ротаметру, на 10—15 *см* заполняется ватой и служит пылевым фильтром.

В случае работы с газоанализатором ОА-5501 со шкалой от 0 до 0,05 об. % расчет количества CO_2, выделяемого животными, производится по формуле

$$X = \frac{a \cdot 0{,}00345 \cdot y}{p} \text{ мл } CO_2 \text{ г/ч},$$

где a — отклонение стрелки прибора от нулевой отметки, *мм*; 0,00345 — цена 1 *мм* шкалы прибора[1] (*мл* CO_2 на 1 *л* воздуха);

y — объем воздуха, *л*, прошедшего через респирационную камеру с животным за 1 *ч*; p — вес животного, *г*.

Для газоанализатора ОА-2209 со шкалой от 0 до 2 об. % эта формула принимает вид

$$X = \frac{a \cdot 0{,}1307 \cdot y}{p} \text{ мл } CO_2 \text{ г/ч}.$$

Проверять и при необходимости корректировать нулевые показания и показания по контрольной газовой смеси нужно не реже одного раза в сутки при непрерывной работе газоанализа-

[1] Вся школа газоанализатора ОА-5501 равна 145 *мм*, т. е. 1 *мм* шкалы соответствует 0,000345 об.%, или 0,00345 *мл* CO_2 в 1 *л* воздуха.

тора после включения и прогрева прибора. Поскольку проверка и корректировка показаний производится при том атмосферном давлении, при котором прибор будет эксплуатироваться, поправка на изменение атмосферного давления не вводится.

В процессе работы нам приходилось длительное время содержать рептилий. С этой целью в экспериментальных мастерских УНЦ были изготовлены террариумы из дерева, пластика, оргстекла и металлической сетки, а также ящики и аквариумы для разведения корма.

Особое внимание, уделенное нами вопросу содержания рептилий, вполне оправдано. Действительно, данные некоторых авторов по обмену рептилий невозможно использовать только лишь потому, что опыты проводились на больных, «угасающих» особях.

В террариумах поддерживалась необходимая каждому виду влажность и градиент температур (например, у пустынных — от 16 до 50 на каменных горках).

Самым сложным при содержании является кормление. Полноценность обеспечивалась обилием, разнообразием и сменой кормов. Кормление ящериц производили ежедневно, ad libitum.

Ящерицы хорошо брали корм сами при условии создания достаточно благоприятного режима температур и влажности. Все изучаемые нами виды, за исключением песчаной круглоголовки, не проявляли признаков узкой пищевой специализации и с равным «вниманием» относились ко всем видам корма. Кормление песчаной круглоголовки было сопряжено с большими трудностями. Этот вид не поедал «традиционный» корм: ни мелких мучных червей, ни молоди тропических тараканов. Ящериц этого вида летом кормили мелкими земляными муравьями.

Змей кормили один-два раза в неделю. Молоди амурского полоза в течение одного года жизни давали три раза в неделю детенышей полевок и подкармливали искусственно сырым яйцом и кусочками мяса и печени (говяжей или полевок). Более крупных змей кормили половозрелыми полевками. Полевок выращивали в металлических клетках в виварии.

Необходимое ультрафиолетовое облучение проводили два раза в неделю (использовали ртутную лампу). Температуру тела рептилий измеряли с помощью электротермометра ЭТМ-ЭБ (пределы измерений от 16 до 42°С, цена деления 0,2°С, погрешность показаний не превышала 0,2°С). Рассматривали как температуру всего тела, так и клоакальную (известно, что температура клоаки выше, чем температура ротовой полости).

Результаты и их обсуждение

Известно, что по мере повышения температуры тела наблюдаются закономерные изменения интенсивности газообмена

рептилий. Характер этого процесса обусловливается комплексом факторов.

Поэтому при обсуждении данных по динамике выделения углекислого газа у пресмыкающихся нами учитывалась экологическая специфика изученных видов и их физиологическое состояние. Исследования проводились как на покоящихся, так и на активных особях. В данной работе учитываются и сравниваются только результаты изменений интенсивности выделения углекислого газа у рептилий, находящихся в состоянии покоя.

В табл. 1 приводятся материалы по интенсивности выделения углекислого газа в зависимости от температуры и по энергозатратам животных. Конечно, проведенный пересчет данных по интенсивности выделения углекислого газа в энергетически эквивалентные единицы теплопродукции носит ориентировочный характер и не претендует на высокую точность, поскольку не были получены данные по интенсивности поглощения кислорода.

Стройная змееголовка (*Ophisops elegans*)

Интенсивность выделения углекислого газа определялась на 39 особях стройной змееголовки при температурах тела 10, 20, 30, 35 и 40°С. Диапазон изменения интенсивности выделения углекислого газа при повышении температуры тела от 10 до 40°С составлял 0,07—0,95 *мл* CO_2 *г/ч*. Количество выделяемого углекислого газа возрастало при повышении температуры тела от 10 до 20°С более чем в три раза, что энергетически эквивалентно изменению теплопродукции от 0,422 до 1,387 *кал/г·ч*. В диапазоне температур 20—30°С интенсивность газообмена повышалась в 2,6 раза, а величина теплопродукции достигала при 30°С 3,558 *кал/г·ч*. Не наблюдалось существенных различий в уровнях интенсивности выделения углекислого газа при 30 и 35°С ($t<2$). При дальнейшем повышении температуры тела до 40°С интенсивность газообмена увеличивалась в 1,5 раза (по сравнению с газообменом при 35°С), а величина теплопродукции имела при данной температуре наибольшее значение — 5,727 *кал/г·ч* (см. табл. 1).

Таким образом, интенсивность газообмена у стройной змееголовки закономерно увеличивается по мере повышения температуры тела. Причем скорость увеличения интенсивности газообмена различна в разных температурных интервалах. Наиболее высокая она при 10—20°С (увеличивается на 32,9% за 1°) и 35—40°С (на 29% за 1°). Минимальный темп изменения интенсивности выделения углекислого газа наблюдался при 30—35°С (рис. 1). Надо отметить, что этот диапазон температур является предпочитаемым для данного вида.

Таблица 1

Результаты измерений интенсивности выделения углекислого газа у рептилий при различных температурах (сводная таблица с ориентировочными пересчетами полученных данных на кислород и теплопродукцию)

Вид	Дата	n	T, °C	Средний вес, г	Интенсивность выделения CO_2			Потребление O_2, мл/г·ч	Теплопродукция, кал/г·час
					мл/особь·ч	мл/г·ч	мл $\sqrt[3]{\text{вес, г}^2}$·время, ч		
Амурский полоз *Elaphe schrehcki* Strauch	Февраль 1974 г.	8	20	16,0±0,09	1,76±0,30	0,11±0,01	0,28±0,04	0,140	0,676
		8	30		4,77±0,48	0,30±0,02	0,75±0,06	0,375	1,850
Красноспинный полоз *Elaphe rufodorsata* Cantor	Апрель 1974 г.	14	20	72,0±1,20	5,90±0,96	0,08±0,03	0,26±0,04	0,100	0,483
		6	30	42,2±0,95	6,33±0,89	0,15±0,02	0,52±0,04	0,188	0,907
Узорчатый полоз *Elaphe dione* Pallas	Октябрь 1973 г.	4	20	81,5	5,18	0,06	0,28	0,075	0,362
Тигровый уж *Natrix tigrina* Boie	Март 1974 г.	6	20	32,1±0,83	1,93±0,35	0,06±0,01	0,19±0,03	0,081	0,389
		4	30	27,6	4,97±0,51	0,18±0,03	0,54±0,05	0,225	1,086
Щитомордник обыкновенный *Ancistrodon halys* Strauch		12	20	25,4±0,82	2,03±0,21	0,08±0,02	0,23±0,04	0,101	0,491
		12	30	25,4±0,82	5,59±0,33	0,22±0,03	0,65±0,05	0,275	1,327
Щитомордник восточный *Ancistrodon blomhoffi* Boie		10	20	31,3±0,67	3,76±0,42	0,12±0,01	0,38±0,03	0,145	0,698
△Стройная змееголовка *Ophisops elegans* Menetries	Апрель 1974 г.	10	10	2,3±0,2	0,16±0,07	0,07±0,02	0,09±0,3	0,875	0,422
		7	20	2,3±0,2	0,53±0,10	0,23±0,01	0,30±0,03	0,2875	1,387
	Июнь 1975 г.	12	30	2,3±0,2	1,36±0,10	0,59±0,02	0,78±0,04	0,7375	3,558
		5	35	2,3±0,2	1,47±0,16	0,64±0,01	0,85±0,02	0,800	3,860
		5	40	2,3±0,2	2,19±0,21	0,95±0,02	1,25±0,03	1,187	5,727
△Полосатая ящерица *Lacerta strigata* Eichwald	Апрель—май 1975 г.	3	5	2,5±2,8	0,10	0,04	0,5	0,050	0,241
неполовозрелые		4	10	2,5±2,8	0,50	0,20	0,27	0,250	1,206
		18	20	2,5±2,8	1,10±0,22	0,36±0,02	0,50±0,11	0,450	2,171
		22	30	2,5±2,8	1,36±0,08	0,50±0,04	0,69±0,04	0,625	3,016
		30	35	2,5±2,8	1,69±0,19	0,67±0,07	0,91±0,09	0,838	4,043
половозрелые		10	40	2,5±2,8	2,11±0,15	0,75±0,05	1,06±0,7	0,937	4,52
		4	5	8,5—9,5	0,17	0,02	0,04	0,025	0,121
		5	10	8,5—9,5	0,77±0,09	0,09±0,03	0,18±0,05	0,113	0,545
		14	20	8,5—9,5	1,62±0,20	0,19±0,05	0,38±0,04	0,238	1,148
		23	30	8,5—0,5	2,29±0,18	0,28±0,02	0,56±0,03	0,350	1,689
		27	35	8,5—9,5	2,57±0,23	0,27±0,03	0,57±0,04	0,338	1,872

○Прыткая ящерица *Lacerta agilis* L.	Май 1974 г.	3	15	22,2	0,82	0,04	0,10	0,050	0,241
		3	20	21,7	1,81	0,08	0,23	0,100	0,483
		3	30	22,8	3,20	0,14	0,40	0,175	0,844
×Кавказская агама *Agama caucasica* Eichwald	Апрель 1974 г.	10	20	45,1±0,2	2,38±0,26	0,05±0,01	0,19±0,03	0,063	0,304
		21	30	46,0±0,1	7,04±0,32	0,19±0,02	0,55±0,02	0,188	0,907
		15	40	46,0±0,1	5,20±0,22	0,20±0,01	0,71±0,01	0,250	1,206
×Степная агама *Agama sanguinolenta* Pallas		5	20	8,4±0,3	0,83±0,20	0,10±0,02	0,20±0,03	0,125	0,603
		8	30	8,0±0,2	2,48+0,29	0,31±0,1	0,62+0,01	0,388	1,872
		8	40	8,0±0,2	3,44+0,33	0,43±0,01	0,86+0,02	0,538	2,596
×Песчаная круглоголовка *Phrynocephalus interscapularis* Licht	Июнь 1975 г.	25	20	1,20	0,19	0,15	0,16	0,188	0,907
		22	30	1,20	0,41	0,34	0,36	0,425	2,051
		28	40	1,20	0,62	0,56	0,58	0,700	3,378
×Такырная круглоголовка *Phrynocephalus helioscopus* Pallas	Май 1974 г.	5	40	4,7±0,3	2,89±0,22	0,616±0,04	1,03±0,06	0,770	3,715
×Сетчатая ящурка *Eremias grammica* Licht	Март 1974 г.	6	13	6,0±0,4	0,13±0,05	0,02±0,005	0,04±0,01	0,025	0,121
		6	15	6,0±0,4	0,25±0,09	0,04±0,01	0,08±0,01	0,050	0,241
		6	20	6,0±0,4	0,36±0,13	0,06±0,01	0,12±0,02	0,075	0,362
		5	30	6,6+0,3	0,81±0,21	0,12±0,02	0,23±0,03	0,150	0,724
		7	40	9,7±0,5	3,00±0,36	0,31±0,01	0,66±0,02	0,387	1,867
×Быстрая ящурка *Eremias velox* Pallas		6	30	7,4±0,5	1,76±0,19	0,24±0,02	0,46±0,03	0,300	1,448
×Линейчатая ящурка *Eremias lineolata* Nikolsky	Апрель 1974 г.	5	30	2,2±0,2	0,62±0,10	0,28±0,01	0,37±0,01	0,350	1,689
△Закавказская ящурка *Eremias pleskei* Bedriaga	Ноябрь 1974 г.	5	14	1,0±0,3	0,11	0,11±0,02	0,11±0,03	0,140	0,676
неполовозрелые		20	20	0,6±0,1	0,12	0,21±0,02	0,17±0,03	0,263	1,269
		22	30	0,6±0,2	0,37	0,62+0,01	0,52+0,01	0,775	3,739
		15	35	0,6±0,1	0,62	1,04+0,02	0,87+0,02	1,300	6,273
половозрелые		4	14	2,8±0,3	0,14	0,05+0,01	0,07+0,02	0,0625	0,302
		8	20	2,7±0,2	0,93	0,35+0,02	0,48+0,03	0,4375	2,111
		18	30	2,5±0,2	1,49	0,60+0,01	0,81+0,03	0,750	3,619
		20	35	2,7±0,3	2,48	0,92+0,03	1,28+0,04	1,150	5,549
		14	40	3,2±0,3	2,90	0,91+0,01	1,34+0,02	1,138	5,491

Вид	Дата	n	T, °C	Средний вес, г	Интенсивность выделения CO_2			Потребление O_2, мл/г·ч	Теплопродукция, кал/г·ч
					мл/особь·ч	мл/г·ч	мл $\sqrt[3]{\text{вес, г}^2}$·время, ч		
△Ящурка Штрауха *Eremias strauchi* Kessler	Декабрь 1974 г.	9	4	8,0	0,076	0,010	0,019	0,013	0,063
		9	5	8,0	0,138	0,019	0,035	0,024	0,116
		9	6	8,0	0,221	0,030	0,055	0,038	0,183
		9	7	8,0	0,221	0,030	0,055	0,038	0,183
		9	8	8,0	0,241	0,033	0,060	0,041	0,198
		9	9	8,0	0,297	0,041	0,074	0,051	0,246
		9	10	8,0	0,049	0,062	0,112	0,078	0,376
		9	15	8,0	0,676	0,093	0,169	0,116	0,560
		9	20	8,0	0,960	0,120	0,240	0,150	0,723
		9	25	8,0	1,150	0,158	0,287	0,198	0,955
		9	27	8,0	1,438	0,197	0,360	0,246	1,187
		9	30	8,0	1,722	0,237	0,431	0,296	1,428
		9	40	8,0	3,660	0,458	0,916	0,573	2,765
		9	43	8,0	7,850	0,980	1,800	1,225	5,911
○Кавказская ящерица *Lacerta caucasica*	XI 1975	10	10	8,0	0,072±0,03	0,009±0,002	0,018±0,004	0,011	0,053
		14	20	8,7	0,310±0,11	0,037±0,005	0,070±0,010	0,046	0,222
		12	30		1,760±0,26	0,200±0,020	0,410±0,03	0,250	1,206
Заборная игуана *Sceloporus* sp.	III 1974	4	20	27,8	1,95	0,07	0,21	0,0875	0,449
		4	30	31,0	4,65	0,15	0,47	0,188	0,907
Р. Анолис *Anolis* sp.	III 1974	1	20	5,1	1,07	0,21	0,36	0,263	1,269
		1	20	4,1	0,93	0,21	0,38	0,263	1,269
		1	30	4,1	1,99	0,45	0,78	0,563	2,717

Примечание. × — пустынные виды (аридные); △—полупустынные виды (семиаридные); ○ — виды умеренной зоны (почти мезофильные). При пересчете данных, полученных по углекислому газу, на кислород, дыхательный коэффициент ориентировочно принимался равным 0,8; энергетический эквивалент одного миллилитра потребленного кислорода составляет 4,8 *кал* (Brody, 1945).

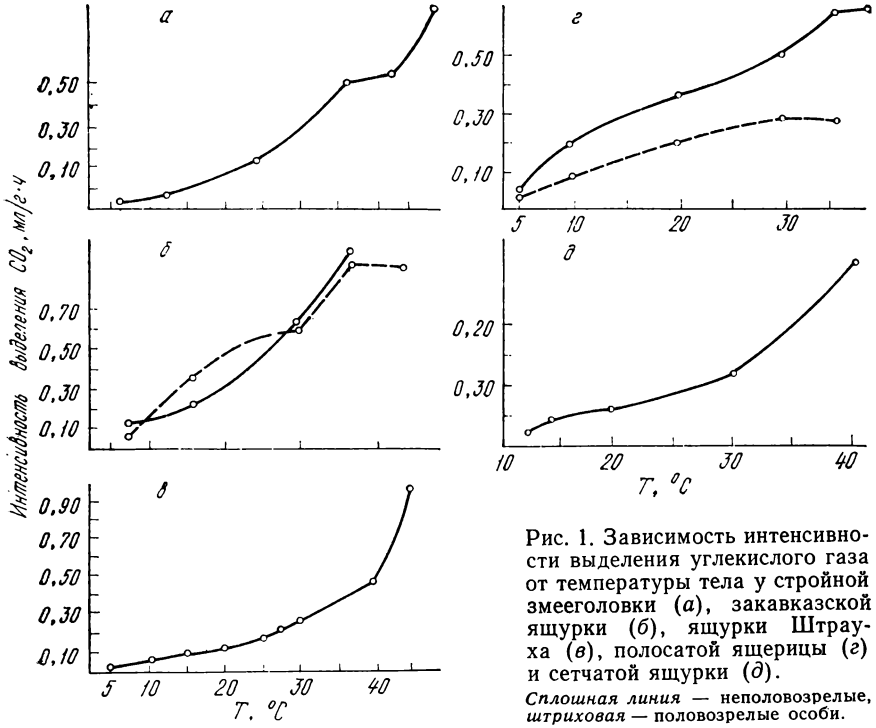


Рис. 1. Зависимость интенсивности выделения углекислого газа от температуры тела у стройной змееголовки (*а*), закавказской ящурки (*б*), ящурки Штрауха (*в*), полосатой ящерицы (*г*) и сетчатой ящурки (*д*).

Сплошная линия — неполовозрелые, *штриховая* — половозрелые особи.

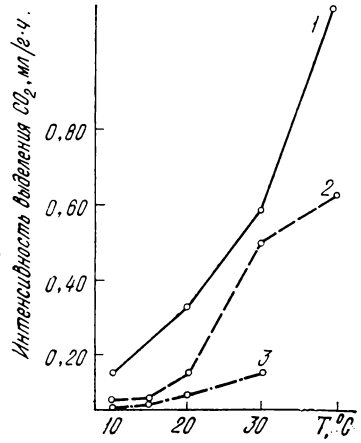


Рис. 2. Зависимость интенсивности выделения углекислого газа от температуры тела у ящериц, обитающих в полупустынной (10 видов) — *1*, пустынной (пять видов) — *2*, и умеренной (два вида) — *3* эколого-географических зонах.

Закавказская ящурка (*Eremias pleskei*)

Измерения интенсивности выделения углекислого газа проведены в 160 опытах при температурах 14, 20, 30, 35 и 40°С. В целом у сеголеток закавказской ящурки со средним весом 0,6—1,0 *г* при повышении температуры тела от 14 до 35°С наблюдалось увеличение интенсивности выделения углекислого газа приблизительно в девять раз. Так, этот показатель у сеголеток закавказской ящурки весом 1 *г* при 14°С составлял 0,11 *мл* CO_2/*особь·ч*. При повышении температуры тела до 20°С величина данного показателя возрастала до 0,12 *мл* CO_2/*особь·ч* (0,21 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,17 *мл* CO_2/ $\sqrt[3]{\text{вес, г}^2}$·время, *ч*) и при 30°С интенсивность выделения углекислого газа составляла 0,37 *мл·*CO_2/*особь·ч* (0,62 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,52 *мл* CO_2 $\sqrt[3]{\text{вес, г}^2}$·время, *ч*), а при 35°С — 0,62 *мл* CO_2/*особь·ч* (1,04 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,87 *мл* CO_2/ $\sqrt[3]{\text{вес, г}^2}$·время, *ч*). Величина теплопродукции, эквивалентная данному количеству выделяемого углекислого газа, составляла 0,676 и 6,273 *кал/г·ч* соответственно при 14 и 35°С (см. табл. 1). Рассматриваемый показатель у половозрелых особей со средним весом 2,5—3,2 *г* также возрастал по мере повышения температуры тела от 14 до 40°С в 18 раз. Диапазон изменений интенсивности выделения углекислого газа при повышении температуры тела от 14 до 40°С составлял 0,05—0,91 *мл* CO_2/*г·ч*, что энергетически эквивалентно изменению величины теплопродукции от 0,302 до 5,491 *кал/г·ч* соответственно. Динамика процесса изменения интенсивности выделения углекислого газа у половозрелых закавказских ящурок при повышении температуры тела отражена на рис. 1, *б*.

Первая фаза — постепенное повышение интенсивности выделения углекислого газа — охватывает широкий диапазон температур: от 14 до 35°С. Однако дальнейшее повышение температуры тела не приводило к существенному увеличению интенсивности выделения углекислого газа (см. рис. 1, *б*). Термопреферендум у закавказской ящурки 36—37°С, т. е. и у этого вида фаза «стабилизации» газообмена наблюдается в зоне предпочитаемых температур. Согласно полученным нами результатам, интенсивность выделения углекислого газа у половозрелых особей закавказской ящурки увеличивается в 18 раз по мере повышения температуры тела от 14 до 35°С. Так, при повышении температуры тела от 14 до 20 °С интенсивность выделения углекислого газа (в *мл/г·ч*) возрастала на 117% за 1°, от 20 до 30°С — на 17,1% за 1°, а от 30 до 35°С — на 30,6% за 1°. В диапазоне температур 35—40°С, который совпадает с термопреферендумом данного вида, существенного изменения величины этого показателя не наблюдалось.

Ящурка Штрауха (*Eremias strauchi*)

Данные по интенсивности выделения углекислого газа у ящурки Штрауха были получены в опыте при непрерывном и постепенном возрастании температуры тела от 4 до 43°С (см. табл. 1). Измерения проводились на группе животных, средний вес которых составлял 8,0 *г*. Все особи были акклимированы к 4—6°С. Продолжительность акклимации 1,5 *мес*.

Интенсивность выделения углекислого газа при изменении температуры тела от 4°С (имитация температурных условий спячки) до 43°С (верхняя критическая температура) возрастала в 98 раз (от 0,010 до 0,980 *мл* CO_2/*г·ч*), что эквивалентно изменению теплопродукции от 0,063 до 5,911 *кал/г·ч*.

Как показали результаты опытов, наиболее высокий темп повышения интенсивности выделения углекислого газа наблюдался при низких температурах (5—10°С) и температурах, близких к критической (40—43°С). В этих температурных диапазонах интенсивность выделения углекислого газа возрастала соответственно на 65,2 и 71,0% за 1°С.

Наиболее низкие значения скорости изменения интенсивности газообмена наблюдались в диапазоне температур (30—40°С), близких к термопреферендуму, и составляли в среднем 19,3% за 1°С. При температурах 10—15, 15—20, 20—25 и 25—30°С интенсивность выделения углекислого газа возрастала в среднем на 25,8—30,0% за 1°С.

Полосатая ящерица (*Lacerta strigata*)

Изменения интенсивности выделения углекислого газа в зависимости от температуры тела были прослежены на группах неполовозрелых и половозрелых особей при 5, 10, 20, 30, 35 и 40°С.

Результаты эксперимента показали, что неполовозрелые особи весом 2,5—2,8 *г* при 5°С продуцируют 0,10 *мл* CO_2/*особь·ч* (0,04 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,05 *мл* CO_2/ $\sqrt[3]{\text{вес, г}^2}$·время, *ч*). При повышении температуры тела до 10°С интенсивность газообмена возрастала в пять раз и составляла 0,50 *мл* CO_2/*особь·ч* (0,20 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,27 *мл* CO_2/ $\sqrt[3]{\text{вес, г}^2}$·время, *ч*). В дальнейшем при изменении температуры тела на каждые 10°С (в пересчете на 1 *г* веса тела в час) интенсивность выделения углекислого газа возрастала в 1,5—1,8 раза. Таким образом, у неполовозрелых особей полосатой ящерицы максимальная скорость изменения интенсивности выделения углекислого газа с температурой наблюдалась в диапазоне 5—10°С (100% на 1°С). В диапазоне температур 10—20 и 20—30°С темп повышения газообмена с увеличением температуры тела имел самые низкие значения: 18 и 14,1% за 1°С соответственно. Скорость

повышения интенсивности выделения углекислого газа при 30—35 и 35—40°С была приблизительно одинаковой (26,8 и 25,8% за 1°С соответственно).

Аналогичная картина рассматриваемого процесса характерна и для половозрелых особей с той лишь разницей, что у взрослых полосатых ящериц уровень газообмена стабилизирует в температурном диапазоне 30—35°С, у молодых неполовозрелых животных этого не отмечается (см. рис. 1, *г*). Возможно, что именно в этом температурном диапазоне данный вид способен поддерживать оптимальный уровень обмена в покое с наименьшими энергозатратами. Стабилизация интенсивности выделения углекислого газа наблюдалась в диапазоне предпочитаемых температур.

Сетчатая ящурка (*Eremias grammica*)

Интенсивность выделения углекислого газа у особей сетчатой ящурки весом 6,0—9,7 *г* определялась при температурах 13, 15, 20, 30 и 40°С.

Количество углекислого газа, выделяемого ящурками при 13°С, составляло в пересчете на особь в час 0,13 *мл*, на 1 *г* веса тела в час 0,02 *мл* и на $\sqrt[3]{\text{вес, } г^2}\cdot$время, *г* — 0,04 *мл*. По величине этого показателя можно косвенно оценить и энергозатраты при данной температуре. Если дыхательный коэффициент принять за 0,8, то уровень энергозатрат (теплопродукция) будет равен 0,133 *кал/г·ч*.

При повышении температуры тела до 15° (т. е. на 2°С) интенсивность выделения углекислого газа (в *мл* CO_2 *г·ч*) увеличилась в два раза и составила 0,04 *мл* CO_2/*г·ч* (энергозатраты составляли 0,241 *кал/г·ч*).

Повышение температуры еще на 5°С приводило к возрастанию газообмена в 1,5 раза (0,06 *мл* CO_2/*г·ч*). В диапазоне температур 20—30°С интенсивность выделения углекислого газа увеличивалась в два раза, а при повышении температуры тела от 30 до 40°С — в 2,5 раза. Энергетический уровень газообмена при 30 и 40°С эквивалентен теплопродукции 0,724 и 1,869 *кал/г·ч* соответственно. Динамика процесса повышения интенсивности выделения углекислого газа по мере повышения температуры тела отражена на рис. 1, *д*. Полученные данные свидетельствуют о том, что темп изменения интенсивности выделения углекислого газа различен в разных температурных интервалах. Так, при изменении температуры тела от 13,5 до 15° интенсивность газообмена возрастала на 133% за 1°С. В остальных температурных интервалах (15—20, 20—30 и 30—40°С) темп повышения газообмена изменялся от 20 до 30% за 1°С. Причем наиболее низкие значения этого показателя наблюдались в диапазоне 20—30°С.

Таким образом, по мере повышения температуры тела у особей сетчатой ящурки с 13 до 40°С количество выделяемого углекислого газа возрастает от 0,13 *мл* CO_2/*особь·ч* (0,02 *мл* CO_2/*г·ч*) до 3,00 *мл* CO_2/*особь·ч* (0,31 *мл* CO_2/*г·ч*). Однако этот процесс неравномерный: темп повышения интенсивности газообмена с ростом температуры тела различен в разных температурных интервалах. При низких температурах тела (13—15°С) скорость увеличения интенсивности выделения углекислого газа была наиболее высокой. В диапазоне температур 20—30°С — относительно более низкой. Данный температурный интервал приблизительно соответствует диапазону температур, при которых ящерицы активны в природе. При температуре воздуха 16°С особи сетчатой ящурки выходили на поверхность, а при температуре воздуха 31°С они уже не встречались.

Сравнение интенсивности выделения углекислого газа у разных видов ящериц при определенных температурах тела

Приступая к анализу полученных результатов, необходимо отметить, что при сравнении интенсивности выделения углекислого газа у разных видов рептилий при определенных температурах не представляется возможным использование показателя интенсивности выделения углекислого газа, рассчитанного на особь в час, поскольку вес тела особей различается существенно. Наиболее удобными для подобного анализа являются показатели интенсивности выделения углекислого газа в пересчете на 1 *г* веса тела в час или на корень кубический из веса тела в квадрате в час (на поверхность).

Согласно полученным данным, интенсивность выделения углекислого газа не одинакова у различных видов рептилий при одной и той же температуре (см. табл. 1). Так, при 10°С наиболее низкий показатель интенсивности выделения углекислого газа наблюдался у кавказской ящерицы, обитающей в умеренной зоне (мезофильный вид); 0,009 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,018 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, } г^2}\cdot$время,*ч*. Наиболее высокая величина данного показателя была у полосатой ящерицы из полупустынной зоны (семиаридный вид): 0,200 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,270 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес. } г^2}\cdot$время, *ч* (неполовозрелые) и 0,090 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,180 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес. } г^2}\cdot$время, *ч* (половозрелые). Таким образом, интенсивность выделения углекислого газа у полосатой ящерицы при 10°С в 10—20 раз выше, чем у кавказской.

Значение данного показателя у ящурки Штрауха и стройной змееголовки было несколько выше, чем у кавказской ящерицы,

но ниже, чем у полосатой ($t>2$), и составляло соответственно 0,062 *мл* CO_2/*г·ч* (0,112 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$) и 0,070 *мл* CO_2/*г·ч* (0,090 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$).

Относительно более низкий уровень газообмена при 15°С наблюдался у сетчатой ящурки из пустынной зоны (аридный вид) и у прыткой ящерицы из умеренной зоны (мезофильный вид), что составляло соответственно 0,04 *мл* CO_2/*г·ч* (0,06 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$) и 0,04 *мл* CO_2/*г·ч* (0,10 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$). С другой стороны, наиболее высокий уровень интенсивности выделения углекислого газа был отмечен у закавказской ящурки и ящурки Штрауха (семиаридные виды, полупустынная зона): 0,08 *мл* CO_2/*г·ч* (0,09 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$) и 0,09 *мл* CO_2/*г·ч* (0,17 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$) соответственно.

Таким образом, величина различий и интенсивности газообмена при 15°С у перечисленных видов ящериц была значительно меньше, чем при 10°С (в два раза).

При температуре 20°С минимальный уровень газообмена был зарегистрирован у кавказской ящерицы (0,037 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,070 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$). В целом относительно более низкий уровень газообмена (кроме кавказской ящерицы) отмечался у пустынных видов: у сетчатой ящурки (0,060 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,120 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$), у песчаной круглоголовки (0,150 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,160 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$) и у кавказской агамы (0,050 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,190 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время ч}}$).

Наиболее низкие значения интенсивности выделения углекислого газа (*мл* CO_2/*г·ч*) при 30°С наблюдались у прыткой ящерицы (0,140) и у кавказской агамы (0,200), у таких семиаридных видов как полосатая ящерица (0,390), змееголовка (0,590) и закавказская ящурка (0,620) интенсивность выделения углекислого газа была относительно более высокой.

Промежуточное положение по интенсивности выделения занимали следующие виды: ящурка Штрауха (0,237), быстрая ящурка (0,240), линейчатая ящурка (0,280), и песчаная кругло-головка (0,340). При переводе данных по интенсивности выделения углекислого газа при 30°С в другие единицы (*мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, г}^2\cdot\text{время, ч}}$) оказалось, что наиболее низкое значение газообмена наблюдалось у более аридного вида — сетчатой ящурки (0,230), а наиболее высокий уровень у змееголовки (0,780) и закавказской ящурки (0,870), т. е. у полупустынных семиаридных видов

($t>3$), тогда как величина данного показателя у более мезофильных видов из умеренной зоны: у прыткой ящерицы (0,400) и у кавказской ящерицы (0,410) — занимала промежуточное значение.

Интенсивность выделения углекислого газа при 40°С была относительно более низкой у пустынных видов: песчаной круглоголовки (0,56 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,58 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, } г^2 \cdot \text{время, } ч}$), кавказской агамы (0,20 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,71 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, } г^2 \cdot \text{время, } ч}$) и сетчатой ящурки (0,31 *мл* CO_2/*г·ч* или 0,66 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, } г^2 \cdot \text{время, } ч}$). Наиболее высокий уровень газообмена был зарегистрирован у полосатой ящерицы (0,86 *мл* CO_2/*г·ч*), закавказской ящурки (0,91 *мл* CO_2/*г·ч* или 1,34 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, } г^2 \cdot \text{время, } ч}$) и стройной змееголовки (0,95 *мл* CO_2/*г·ч* или 1,25 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес, } г^2 \cdot \text{время, } ч}$), т. е. у семиаридных полупустынных видов.

Общий анализ полученных результатов по интенсивности выделения углекислого газа (при выделении трех групп ящериц, обитающих в разных эколого-географических зонах) подтверждает отмеченные выше более частные наблюдения. Так, при относительно низких температурах тела ящериц (10 и 20°С) наиболее высокие значения интенсивности выделения углекислого газа отмечались у полупустынных (семиаридных) видов, а наиболее низкие значения этого показателя — у пустынных (аридных) видов и видов из умеренной зоны (у мезофильных). Не наблюдалось достоверных различий по интенсивности выделения углекислого газа между группами пустынных и полупустынных ящериц при 30°С ($t<2$). Однако у перечисленных двух групп ящериц интенсивность газообмена была в целом несколько выше, чем у мезофильных видов из умеренной зоны (см. рис. 2). При 40°С величина данного показателя была существенно выше в группе семиаридных видов по сравнению с более аридными ($t>2$).

Таким образом, при относительно низких температурах тела (10 и 20°С) и высоких (40°С) наименьшие значения интенсивности выделения углекислого газа наблюдались в группе аридных видов, по сравнению с семиаридными.

При температуре тела ящериц 30°С, близкой к термопреферендуму большинства изученных видов (исключение — виды из умеренной зоны), достоверных различий между аридными и семиаридными видами не выявлено. То есть, учитывая данные и по теплопродукции (см. табл. 1), можно отметить, что энергозатраты у аридных видов при 40°С более низкие, чем у семиаридных видов, а в зоне термопреферендума они существенно не различаются.

У видов из умеренной зоны (мезофильные виды) показатель газообмена при всех температурах тела был относительно низким.

Сравнение интенсивности газообмена у змей при некоторых температурах тела

Интенсивность выделения углекислого газа у некоторых видов змей имела разные значения при одной и той же температуре. Так, при 20°С минимальный уровень газообмена наблюдался у тигрового ужа и узорчатого полоза — 0,060 *мл* CO_2/*г·ч*, а максимальный — у восточного щитомордника — 0,120 *мл* CO_2/*г·ч*. Промежуточное положение по данному показателю занимают следующие виды: красноспинный полоз и щитомордник обыкновенный — 0,080 *мл* CO_2/*г·ч*, стройный полоз — 0,097 *мл* CO_2/*г·ч* и амурский полоз — 0,110 *мл* CO_2/*г·ч*.

Интенсивность газообмена, рассчитанная на *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес}}$, *г*²·время, *ч*, была минимальной у тигрового ужа — 0,19 и максимальной у восточного щитомордника — 0,38. Промежуточное положение по этому показателю занимают такие виды как обыкновенный щитомордник — 0,23, красноспинный полоз — 0,26, амурский и узорчатый полозы — 0,28, стройный полоз — 0,31.

При 30°С минимальный уровень газообмена (*мл* CO_2/*г·ч*) был зарегистрирован у красноспинного полоза — 0,15 и тигрового ужа — 0,18, а максимальный — у амурского полоза — 0,30. Интенсивность выделения углекислого газа при 30°С в пересчете на 1 *мл* $CO_2/\sqrt[3]{\text{вес}}$, *г*²·время, *ч*, была наиболее низкой — у красноспинного полоза — 0,52 и тигрового ужа — 0,54 и наиболее высокой — у амурского полоза — 0,75. Степень различия в интенсивности газообмена у разных видов змей при 30°С ниже, чем при 20°С.

С целью сравнения темпов повышения интенсивности газообмена у рептилий разных видов при увеличении температуры тела методом наименьших квадратов были рассчитаны уравнения регрессии.

Расчеты проводились по обычно используемой формуле: $M = e^{bT}$ или $M = M_0 \cdot Q_{10}^{0,1T}$ или $\ln M = \ln M_0 + bT$,

где M — интенсивность выделения углекислого газа (*мл* CO_2/*г·ч*);

M_0 — значение интенсивности выделения углекислого газа при температуре 0°С;

T — температура тела;

Q_{10} — температурный коэффициент;

b — значение степени, отражающее в логарифмическом уравнении наклон прямой ($b = tg\,\beta$).

Зависимость интенсивности выделения углекислого газа от температуры тела, выраженная в аллометрической и логарифмической формах, имела следующий вид:

Сетчатая ящурка	Стройная змееголовка
$M = 0{,}0082 \cdot e^{0{,}091T}$	$M = 0{,}0353 \cdot e^{0{,}0856\,T}$
$M = 0{,}0082 \cdot (2{,}49^{0{,}1\,T})$	$M = 0{,}0353 \cdot (2{,}35^{0{,}1\,T})$
$\ln M = -4{,}802 + 0{,}091\,T$	$\ln M = -3{,}3433 + 0{,}0856\,T$

Закавказская ящурка

$$M = 0{,}0227 \cdot e^{0{,}1020\,T}$$
$$M = 0{,}0227 \cdot (2{,}78^{0{,}1\,T})$$
$$\ln M = -3{,}7861 + 0{,}1020\,T$$

Ящурка Штрауха

$$M = 0{,}0155 \cdot e^{0{,}092}$$
$$M = 0{,}0155 \cdot (2{,}59^{0{,}1\,T})$$
$$\ln M = -4{,}1699 + 0{,}0920\,T$$

Половозрелые особи полосатой ящерицы

$$M = 0{,}0257 \cdot (2{,}17^{0{,}1\,T})$$
$$\ln M = -3{,}6631 + 0{,}0775\,T$$

Неполовозрелые особи полосатой ящерицы

$$M = 0{,}0572 \cdot e^{0{,}0710\,T}$$
$$M = 0{,}0572 \cdot (2{,}03^{0{,}1\,T})$$
$$\ln M = -2{,}8612 + 0{,}0710\,T$$

Величина степени (b) и температурный коэффициент (Q_{10}) в уравнениях регрессии не различались достоверно у неполовозрелых и половозрелых особей полосатой ящерицы ($t<2$). Однако значительно отличались ($t>3$) от аналогичных показателей, полученных для других видов (табл. 2). Также не наблюдалось существенных различий по этим величинам у сетчатой ящурки и ящурки Штрауха ($t<2$). Известно, что температурный коэффициент показывает, во сколько раз увеличился уровень обмена при повышении температуры тела на 10° С.

Исходя из величины температурного коэффициента, можно отметить, что скорость изменения метаболизма при повышении температуры тела выше у закавказской ящурки (наиболее теплолюбивого вида полупустыни Армении) и более низкая у полосатой ящерицы (сравнительно более мезофильного вида полупустыни Армении).

Таблица 2

Параметры уравнений регрессии интенсивности выделения углекислого газа по температуре тела

Вид	ln M_0*	M_0	b	Q_{10}
Сетчатая ящурка (*Eremias grammica*)	—4,80218	0,0082	0,091	2,49
Закавказская ящурка (*Eremias pleskei*)	—3,7861	0,0227	0,1020	2,78
Ящурка Штрауха (*Eremias strauchi*)	—4,1699	0,0155	0,0920	2,52
Стройная змееголовка (*Ophisops elegans*)	—3,3433	0,0353	0,0856	2,35
Полосатая ящерица (*Lacerta strigata*)				
неполовозрелые	—2,8612	0,0572	0,0710	2,03
половозрелые	—3,6631	0,0257	0,0775	2,17

* M_0 — количество, *мл* CO_2/*г*·*ч*, при 0°С; b — величина степени, Q_{10} — температурный коэффициент.

Заключение

Измерения интенсивности выделения углекислого газа при различной температуре тела проводились на рептилиях, обитающих в разных экологических условиях.

Самая низкая интенсивность выделения углекислого газа при температуре 10° С была у мезофильного вида, обитающего в умеренной зоне (кавказская ящерица). Наиболее высокий уровень газообмена наблюдался у полосатой ящерицы из полупустынной зоны. Интенсивность газообмена у этих видов при 10° С различалась приблизительно в 10—20 раз. Интенсивность выделения углекислого газа при 15°С была наиболее низкой у прыткой ящерицы из умеренной зоны и у пустынного вида — сетчатой ящурки, а наиболее высокой у полупустынного вида ящурки Штрауха. При 20° С самый низкий уровень газообмена наблюдался у мезофильного вида из умеренной зоны (кавказская ящерица) и у аридных из пустыни (сетчатая ящурка, кавказская агама, песчаная круглоголовка, сетчатая агама). Наиболее высокий уровень газообмена был зарегистрирован у полупустынных видов: змееголовки и полосатой ящерицы. Интенсивность выделения углекислого газа возрастала при переходе от видов из умеренной зоны к полупустынным в шесть-семь раз. При температуре 30° С, близкой к термопрефендуму для большинства изученных видов, не наблюдалось существенных различий ($t<2$) по этому показателю в группах аридных (пустынных) и семиаридных (полупустынных) видов. Относительно более низкие значения интенсивности выделения углекислого газа при данной температуре наблюдались у мезофильных видов (кавказской и прыткой ящериц). При температуре 40° С интенсивность газообмена была значительно ниже у аридных видов (кавказская агама, сетчатая ящурка); у семиаридных ящериц из полупустыни величина этого показателя оставалась относительно высокой. Интенсивность газообмена у этих двух групп видов различалась в четыре-пять раз.

Таким образом, наиболее низкие показатели газообмена при температурах 10—15, 20 и 30° С наблюдались у мезофильных видов ящериц. Интенсивность выделения углекислого газа при низких температурах (10, 15, 20°) и температуре, близкой к критической (40° С), была существенно выше у семиаридных видов, чем у аридных. Не отмечено достоверных различий в уровне газообмена этих двух групп ящериц при температуре, близкой к термопреферендуму (30° С).

Используя данные по интенсивности выделения углекислого газа (с учетом того, что дыхательный коэффициент принимался равным 0,8), можно косвенно оценить и энергозатраты рептилий. То есть можно заключить, что при температурах тела 10, 15, 20 и 40° С энергозатраты у аридных видов были значительно ниже, чем у семиаридных. Аридные виды в биоэнерге-

тическом аспекте являются более «экономными», чем семиаридные в диапазонах температур, отличающихся от термопреферендума.

При температурах тела 20, 30 и 40° С в пределах одной географической зоны (полупустыня Армении) относительно наиболее низкие показатели газообмена наблюдались у ящурки Штрауха, а наиболее высокие — у закавказской ящурки.

Среди пустынных видов ящериц наиболее низкий уровень газообмена при температурах 20 и 30° С наблюдался у сетчатой ящурки, а максимальный — у степной агамы. При температуре же 40° С минимальный уровень газообмена был зарегистрирован у песчаной круглоголовки, а максимальный — у степной агамы. Таким образом, среди изученных пустынных видов ящериц наиболее «экономным» видом в плане энергозатрат являются песчаная круглоголовка и сетчатая ящурка, а наименее «экономным»— степная агама.

Нами особое внимание уделялось изучению динамики интенсивности выделения углекислого газа у рептилий. Наибольшая скорость увеличения данного показателя при повышении температуры тела рептилий наблюдалась в диапазоне низких и высоких температур. В зоне термопреферендума скорость изменения интенсивности газообмена была наиболее низкой.

Общий диапазон изменения изучаемого показателя у ящурки Штрауха при изменении температуры тела от 4° С (температурные условия спячки в природе) до 43° С (критическая температура) составлял 0,010—0,980 *мл* CO_2/*г·ч*, т. е. уровни газообмена различались в 98 раз.

Величина температурного коэффициента у изученных видов ящериц изменялась от 2,03—3,17 (у полосатой ящерицы) до 2,78 (у закавказской ящурки).

Показано, что в среднем уровень газообмена у обследованных видов змей был ниже, чем у ящериц. Соответственно, вычисленная величина теплопродукции была у змей ниже, чем у ящериц и чем средняя теплопродукция у пойкилотермных по Геммингсену.

ЛИТЕРАТУРА

Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения интенсивности углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора.— Экология, 1974, № 1.

Калашников В. П. Физиология газообмена у ядовитых змей Средней Азии.— В кн.: Вопросы герпетологии. М., 1964.

Либерман С. С., Покровская Н. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы.— Зоол. ж., 1943, т. 22, вып. 4.

Прыткая ящерица. М.: Наука, 1976. 376 с.

Сергеев А. Температура пресмыкающихся в естественных условиях.— Докл. АН СССР, 1939, т. 22, № 1.

Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 449 с.

Стрельников И. Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий.— Зоол. ж., 1944, т. 23, вып. 5.

Тертышников М. Ф. К вопросу об особенностях газообмена прыткой ящерицы и разноцветной ящурки.— В кн.: Вопросы геронтологии. Л., 1973.

Alexander C. E., Whitford W. G. Energy reguirements of Uta stansburiana.— Copeia, 1968, vol. 4, p. 678—683.

Batholomew G. A., Tucker V. A. Control of changes in body temperature, metabolism and circulation by the agamid lizard *Amphibolurus barbatus*.— Physiol, Zool., 1963, vol. 36, p. 199—218.

Bartholomew G. A., Tucker V. A. Size, body, temperature, thermal conductance, oxygen consumption and heart rate in Australian varanid lizards.— Ibid, 1964, vol. 37, p. 341—354.

Bartholomew G. A., Tucker V. A., Lee A. K. Oxygen consumption, thermal conductance and heart rate in Australian skink Tiliqua soincoides.— Copeia, 1965, vol. 6, p. 169—173.

Benedict F. G. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizardsand alligators.— Carnegie Institution, Washington, Publ., 1932, N 425, p. 539.

Benedict F. G., Lee R. S. Lipogenesis in the animal body, with special reference to the physiology of the goose. Washington, 1938.

Brattstrom B. H. Body temperatures of reptiles.— Amer. Midland Natur., 1965, vol. 73, N 2, p. 376—422.

Brody S. Bioenergetics and Growth. N.Y., 1945, p. 1023.

Dawson W. R. Physiological responses to temperature in the lizard Eumeces obsoletus.— Physiol. Zool., 1960, vol. 33, N 2, p. 87—103.

Dawson W. R., Bartholomew G. A. Metabolic and cardiac response to temperatures in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*.— Ibid, 1958, vol. 31, p. 100—111.

Dawson W. R., Templeton T. R. Physiological responses to temperature in the lizard *Crotaphytus collaris*.— Ibid, 1963, vol. 36, p. 219—236.

Dumeril A. M. C. Sur le developpement de la chaleur dans les oeufs: des serpents, et sur l'influence attribuée à l'incubation de la mer.— Compt. Rend., Acad. Sci. Paris, 1842, vol. 14, p. 193—203.

Forbes W. S. Observation on the incubation on the Indian Python (*Python molurus*), with special regard to the alleged increase of temperature during that process.— Proc. Zool. London., 1881, p. 960—967.

Gelineo S., Gelineo A. Les échanges respiratoires des lézards noirs de Dalmatie adaptés à différentes températures.— Compt. Rend. Soc. Biol., 1955, vol. 149, N 3—4, p. 387—389.

Hutchison V. H., Dowling H. G., Vinegar A. Thermoregulation in a brooding female Indian Python, Python molurus bivittatus.— Science, 1966, vol. 151(3711), p. 694—690.

Kratzer H. Überraschende Nachsucht von *Chondepython viridis*.— Aquar. Terrar. Zeitschr., 1962, vol. 4, p. 117—119.

Lamarre-Picquot P. L'Institut. 3 : 70 (not seen), 1835.

Lamarre-Picquot P. Troisième mémoire sur l'incubation et autre phénomènes observés chez les ophidiens.— Comp. Rend., Acad. Sci., Paris, 1842, vol. 14, p. 164.

Lederer J. Nahrungserwerb, Entwicklung, Paarung und Brutfursorge von *Python reticulatus* (Schneider).— Zool. J. (Anat.), Jena, 1944, vol. 68, p. 363-368.

Licht P. Thermal adaptation in the enzymes of lizards in relation to preferred body temperatures.— Molec. Mech. Temperat. Adaptat. Washington, D. C. 1967, p. 131—145.

Moberly W. R. The metabolic responses of the common iguana, *Iquana iquana*, to activity under restraint.— Comp. Biochem. Physiol., 1968, vol. 27, p. 1—20.

Nagy K. A., Shoemaker V. H. Energy and nitrogen budgets of the free-living desert lizard Sauromalus obesus.— Physiol. Zool., 1975, vol. 48, N 3, p. 252—262.

Nielsen B. On the regulation in reptiles, 1. The effect of temperature and CO_2 on the respiration of lizards (Lacerta).— J. Exptl. Biol., 1961, vol. 38, N 2, p. 301—314.

Noble G. K. The brooding habit of the blood python and other snakes.— Copeia, 1935, N 1, p. 1—3.

Pomianowska J. Metabolic rate in adder.— Bull. Acad. Pol. Sci. Biol., 1972, vol. 20, N 20, p. 143—146.

Rodbard S. On the dorsal sail of Dimetroden.— Copeia, 1949, N 3, p. 224.

Russel L. S. Body temperature of dinosaurs and its relationships to there extinction.— J. Palcontol., 1965, vol. 39, N 3, p. 497—501.

Selater P. L. Notes on the incubation of Python sebae, as observed in the society s gardens.— Proc. Zool. Soc. London, 1862, p. 365—368.

Stemmler-Morath C. Beitrag zur Gefangenschafts — und Fortpflanzungsbiologie von Python molurus.— L. Zool. Garden, 1956, Bd 21, N 5—6, S. 347—364.

Valenciennes A. Observations faites pendant l'incubation d'une femelle du python à deux raies (*Python bivittatus*, Kuhl.) pendant les mois de mai et de juin 1841.— Comp. Rend., Acad. Sci., Paris, 1841, vol. 13, p. 126—133.

Vinegar A., Hutchison V. H., Dowling H. G. Metabolism, energetics and thermoregulation during breeding of snakes of the genus Python (Reptilia, Boidae) Zoologica (USA)55—19—50. Published by the society at the zoological parc. N.Y., 1970.

Wray G. O. Extract of letter communicated to the secretary of the zoological society.— Proc. Zool. Soc. London, 1862, vol. 108.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ • 1980

С. Н. ПОСТНИКОВ

ПОДДЕРЖАНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА У НЕКОТОРЫХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ ПРИ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Согласно МБП в ряде стран велись сравнительные исследования особенностей поддержания энергетического баланса у популяций, широко распространенных и общедоступных для изучения видов. Среди многочисленных работ по биоэнергетике птиц данные по метаболизму при низких температурах у адаптированных к холоду животных немногочисленны. Еще более интересным представляется изучение энергетических путей приспособления к низким температурам у перелетных видов, для которых низкие температуры зимы в местах, где проводились эксперименты, во много раз превышают колебания температур обычного для вида района зимовки. Познание таких явлений позволит выяснить пути приспособления птиц к низким температурам, возникшие в процессе эволюции.

Исследованию особенностей поддержания энергетического баланса при низких температурах было уделено мало внимания. Есть данные по энергетическим особенностям домового воробья в Северной Америке (Kendeigh, 1934, 1944, 1949; Kendeigh, Blem, 1974; Blem, 1973, 1974) и интенсивности обмена веществ у некоторых воробьиных (West, 1965, 1972; Pohl, West, 1973; Brooks, 1968; Dawson, Tordoff, 1964; Scholander и др., 1950). В Западной Европе отрывочные данные по отдельным показателям у некоторых видов были получены Стином (Steen, 1957, 1958). В СССР наиболее полное исследование выполнено В. Р. Дольником (1967). На большой группе воробьиных в помещении Биологической станции Зоологического Ин-та АН СССР в пос. Рыбачьем Калининградской обл. им были изучены годовые циклы у 16 видов воробьиных. На зимний период птиц переводили в помещение, где в отдельные дни при открытых окнах температура падала до —5° С. Показав энергетические адаптации к зиме на фоне годового цикла, В. Р. Дольник специально не исследовал влияние низких температур. Существенный вклад в исследование европейских воробьиных внесли И. А. Шилов (1968) и Ньютон (Newton, 1968). И. А. Шилов

исследовал теплообмен птенцов и взрослых птиц при «обычных» температурах. Ньютон (Newton, 1964, 1968) показал изменения веса некоторых вьюрковых, зимующих в Великобритании. Но и работы, выполненные в зимний период за Полярным кругом (Scholander и др., 1950; West, 1972; Steen, 1957, 1958), в связи с различиями в методических подходах, могут трактоваться неравнозначно.

Температурные адаптации животных — одна из наиболее интересных и актуальных проблем современной экспериментальной экологии. Проблема сохранения энергетического баланса организма как основы адаптации впервые была сформулирована Н. И. Калабуховым (1946), хотя до него исследователи располагали множеством данных по влиянию условий существования на различные приспособительные особенности организма птиц (Kendeigh, 1934, 1939, 1944; Кабак, Тереза, 1939; Ларионов, 1928, 1940; Светозаров, Штрайх, 1940, 1941). Заслуга Н. И. Калабухова состоит в том, что он первым на мелких млекопитающих дал оценку результирующего влияния условий существования на организм в целом. На основе своих ранних работ (Калабухов, 1935, 1940) он пришел к заключению, что интеграция приспособлений определяет общую характеристику организма — его энергетический баланс. Влияние внешней среды вызывает реакции организма, которые направлены на поддержание и сохранение этого баланса.

Для сохранения и поддержания энергетического баланса у птиц есть ряд приспособлений, среди которых ведущее место занимают адаптивные изменения теплообмена. В допустимых для жизни птиц пределах регуляция теплообмена организма со средой осуществляется терморегуляцией. Мерой интенсивности обмена веществ служит уровень основного обмена — обмена веществ животного в термонейтральной зоне, находящегося в покое с пустым пищеварительным трактом, т. е. тратящего энергию только на поддержание основных процессов жизнедеятельности. Уровень основного обмена у птиц зимой несколько ниже, что позволяет расходовать меньше энергетических ресурсов в этот трудный период (Шилов, 1968). Более низкий обмен в зимний период, отмеченный и Меркелем (Merkel, 1958), играет существенную роль в поддержании более «экономного» энергетического баланса.

Перелетные птицы не встречаются с длительным воздействием низких температур и поэтому в целом имеют более низкий уровень обмена, чем виды, зимующие в средней полосе и нуждающиеся в постоянном «притоке» тепла. Птицы, способные к значительному повышению обмена веществ, более реактивны на изменение температуры среды. Это легко понять с экологических позиций: во-первых, это позволяет более энергично увеличивать теплопродукцию; во-вторых, для зимующих в суровых климатических условиях видов такая быстрая и энергичная

реакция представляет собой одно из ведущих приспособлений к быстрым изменениям температуры (Шилов, 1968).

Большая, чем у перелетных, напряженность терморегуляционных реакций у оседлых видов в зимний период осуществляется за счет различий в реактивности организма птиц на изменения температуры. Такая реактивность выражается различной интенсивностью процессов химической терморегуляции, т. е. степенью повышения обмена при снижении температуры среды на одну и ту же величину (Слоним, 1952). В интервале температур от критической точки +10° С интенсивность химической терморегуляции в зимний период у оседлых видов больше, чем у перелетных (Шилов, 1968).

Было найдено, что повышение интенсивности химической терморегуляции от лета к зиме у перелетных птиц составляет 108%, а у оседлых — 132% (Шилов, 1968). Существенным приспособлением к более экономному расходованию энергии является сдвиг в зимний период термонейтральной зоны (Galineo, 1968; Pohl, 1969, 1971; Шилов, 1968). Для некоторых оседлых воробьиных это смещение критической точки наблюдалось до 20—25°, тогда как у обоих видов воробьев она не изменялась и равнялась 30—33° (Шилов, 1968). Термонейтральная зона у обыкновенной овсянки находится между 25 и 33° С, а у садовой — от 32 до 38° С (Wallgren, 1954). Могут наблюдаться небольшие сезонные изменения в верхней границе термонейтральной зоны. Рассмотрение термонейтральной зоны важно с экологической и физиологической точек зрения и интересно в сравнительном плане. Как правило, у мелких птиц термонейтральная зона имеет более высокие температурные границы, чем у крупных. У садовой овсянки кривые метаболизма повышались, когда температура падала ниже 25° С, и теплопродукция увеличивалась на 0,7 *ккал/г·ч* на каждый градус (Wallgren, 1954). Соответственно у обыкновенной овсянки при t ниже 20° С теплопродукция повышалась на 0,49 *ккал*. Температурный коэффициент у садовой овсянки при температуре от 25 до —11° С составлял 5,25%, а у обыкновенной при температуре от 20 до —17° С — 3,2%. При всех температурах между 20 и —15° С метаболизм обыкновенной овсянки составлял 75% от метаболизма садовой. При температуре ниже —5° С садовая овсянка долгое время не увеличивает теплопродукцию. Становится очевидным, что —17° С — это летальная температура. Расширение термонейтральной зоны в зимний период путем отмеченного сдвига положения критической точки настраивает организм на поддержание более экономного обмена при низких температурах среды и приводит к тому, что компенсаторное повышение теплопродукции начинается с более низких температур, и расход энергии на химическую терморегуляцию снижается. Это имеет большое значение в общем тепловом балансе птиц в зимний период, так как при ограниченных возможностях до-

бывания корма всякая экономия расхода энергии выгодна организму. В основе процесса адаптации к низким температурам лежат следующие приспособления химической терморегуляции: снижение уровня обмена, сдвиг термонейтральной зоны в сторону более низких температур, увеличение степени повышения обмена при снижении температуры среды на одну и ту же величину.

В биоэнергетике птиц широко используется понятие энергии существования. Под ней подразумевают количество энергии, которое ежедневно усваивает и расходует птица при сохранении постоянного веса тела и отсутствии требующих дополнительной энергии продуктивных процессов — увеличения веса тела, продукции яиц, линьки, половой активности, затраты на размножение и миграций. Она ближе к уровню затрат энергии птиц на свободе, чем основной обмен, и измеряется у птиц в клетках путем определения количества энергии, метаболизированной из пищи. Энергия существования, как и основной обмен, прогрессивно увеличивается при понижении температуры, но, в отличие от последнего, для нее было показано отсутствие определенной термонейтральной зоны на примере 18 видов (Kendeigh, 1969). Уравнения для энергии существования в связи с весом при 30 и 0° С у воробьиных птиц следующие:

$$\log EE_{30^\circ} M \ (ккал/птицу \cdot сутки) = 0{,}1965 + 0{,}6210 \log W \pm 0{,}0633;$$

$$\log EE_{0^\circ} \ (ккал/птицу \cdot сутки) = 0{,}6372 + 0{,}5300 \log W \pm 0{,}0613.$$

Наклон линии регрессии для энергии существования при 0° С (0,530 log W) также более пологий, чем при +30° С (0,6210 log W). Действие холода на энергию существования изменяется в широких пределах. Шесть исследованных видов воробьиных из умеренной зоны в Субарктике, которые по весу были меньше, чем два тропических, оказались менее чувствительными к холоду (Kendeigh, 1969). Субарктическая чечетка имела интенсивность метаболизма при понижении температуры с 20 до 0° вдвое меньше тропической американской овсянки. Оседлые и перелетные тропические виды не выдерживали температур ниже 0°, хотя мигранты в районе между Гульфстатис и Южной Канадой выдерживали более низкие температуры, а оседлые и перелетные виды северных областей были еще более выносливы к холоду. У домовых воробьев пороговая температура выживания колебалась от 0° летом до —31° — зимой (Kendeigh, 1969). Внутри каждой группы воробьиных, в зависимости от района распространения, существует некоторая связь между нижними границами толерантности и весом (Blem, 1973; Kendeigh, Blem, 1974). Оседлые и перелетные тропические виды не могут мобилизировать для противостояния холоду такое количество энергии, как северные. Предельное количество энергии, которое ежедневно может усваивать птица, называется потенциальной энергией. В расчете на 1 *г* веса максимум потен-

циальной энергии у тропических видов составил около 4,9 *ккал·сутки*, тогда как у оседлых и мигрирующих видов умеренных и субарктических областей от 5,3 до 6,9 *ккал·сутки*, и здесь не обнаружено связи с размером тела (Kendeigh, 1969). Интересно, что овсянки, зимующие на юге (в Мексике), по некоторым особенностям метаболизма похожи на северные виды, тогда как полевые воробьи близки к тропическим видам. Физиологическое преимущество увеличения размера при низких температурах относительно, так как крупная птица требует большего количества пищи. Увеличение веса на 10; 50 и 100% повышает общие энергетические потребности для существования при 0° соответственно на 5,24 и 44%. Крупные птицы расходуют больше пищи, но на ее добычу тратится столько же времени, как и у других видов. Хотя в основном крупные птицы физиологически приспособлены к жизни в холодном климате, они могут экологически проигрывать. По правилу Бергмана, физиологические преимущества должны превосходить экологические недостатки.

Кенди (Kendeigh, 1949), исследуя энергетические потребности домового воробья в разные сезоны года, установил, что под влиянием низкой температуры воздуха энергия существования домового воробья при —31° С становится на 114% больше, чем при 34° С. При низких температурах потребление энергии у него достигало максимума (1,31 *ккал/г·сутки*). Если такое же потребление энергии будет при более высоких температурах, то разница между потенциальной энергией и энергией существования составит величину продуктивной энергии. Кенди на основании того, что энергия существования и продуктивная энергия обратны друг другу, а вес летом меньше, пришел к выводу, что потенциальное потребление энергии летом ниже, чем зимой. В. Р. Дольник (1967) полагал, что зимние потребности птиц в энергии приближаются к затратам энергии на существование. В январе на поддержание существования идет 77% потенциальной энергии (Kendeigh, 1949). У домового воробья в августе и сентябре, т. е. при сравнительно высоких температурах и укороченном дне, суточные затраты энергии наименьшие в году (64% от потенциальной энергии). В январе продуктивная энергия составляла 8,30, а в августе и сентябре — 12,52 *ккал/птицу·сутки*. Кенди нашел, что между летней энергией существования (21,8 *ккал/птицу·сутки*) и зимней (35,89 *ккал/птицу·сутки*) разница составляет 14,09 *ккал/птицу·сутки*. Так как продуктивная энергия у них составляла 8,3 *ккал/птицу·сутки*, то остальные 5,79 *ккал/птицу·сутки* представляли собой повышение затрат энергии при низких температурах середины зимы. Потребности для существования были подсчитаны в этих экспериментах у птиц, находившихся в маленьких клетках, где они были стеснены в движениях и обильно кормились. Естественные условия отличаются от эксперимен-

тальных и, несомненно, требуют увеличения энергетических затрат. Накопление энергетических резервов (жира) необходимо на случай отклонения условий среды от обычных. Устойчивость птиц к низким температурам ограничивается возможностью получить и усвоить количество энергии, необходимое для возмещения ее затрат. У беловенечных овсянок потенциальная энергия находится на уровне, соответствующем энергии существования на нижнем пределе температур, с которыми они встречаются (King, Farner, 1966). Тропические вьюрки имеют потенциальную энергию много выше трат при самых низких температурах области обитания (Cox, 1961). У домового воробья температурные границы изменяются в течение года: они понижаются зимой и повышаются летом (Kendeigh, 1944, 1949). У перелетного подвида *Passer domesticus indicus* не найдено сезонных изменений потенциальной энергии, она весь год такая же, как у оседлого *Passer domesticus domesticus* L. летом (Дольник, 1975). У тропических вьюрков потенциальная, поддерживающая и продуктивная энергия постоянны на протяжении всего года (Cox, 1961).

Расход энергетических резервов связан с изменением веса тела. При пересчете изменений веса на траты энергии используют калорические эквиваленты 9,5 *ккал/г* (Nisbet и др., 1963; Pearson, 1964), 7,0 *ккал/г* (King, 1961), 4,0 *ккал/г* (Helms, 1963). Эти данные получены на различных группах животных и различными методами, поэтому плохо применимы для вычисления энергозатрат у воробьиных птиц. В. Р. Дольник (1967) определил, что потеря птицей 1 *г* веса тела соответствует в среднем расходованию 3,3 *ккал*. Исследуя калорический эквивалент ночных потерь веса тела у зяблика, В. Р. Дольник и В. М. Гаврилов (1971) пришли к выводу, что он связан с положительной температурой линейной зависимостью $y=ax+b$. В зимний период при 0°С он равен 5,95 *ккал/г*, что соответствует метаболизму покоя 0,681 *ккал/ч* при потере 114 *мг/ч*.

Потери веса тела в покое имеют хорошо выраженный годовой цикл (Дольник, 1967). В зависимости от сезона энергетические потери в покое могут увеличиваться в два-три раза, но в среднем они составляют 0,5 *ккал/птицу·ч* (King, Farner, 1961). Эти затраты минимальны в середине зимы (Schildmacher, 1952; Rautenberg, 1957; Merkel, 1958; Дольник, 1967). Вес тела птицы с пустым пищеварительным трактом изменяется вследствие респирационных потерь воды, углерода выдыхаемого углекислого газа, выделений пищеварительного тракта в виде слизи и гастролитов и изменения влажности оперения. Потери веса тела таких птиц ночью составляют 0,05—0,30 *г/ч*, днем — до 0,5 *г/ч* (Блюменталь, Дольник, 1962).

Энергетическим затратам, определяемым по потреблению кислорода на обмен в покое (стандартный метаболизм) и во время активности, посвящено много работ (Wallgren, 1954;

Dawson, Tordoff, 1959, 1964; Kayser, 1960; King, 1964; Lasiewski и др., 1964; West, 1965, 1972, 1973; Gelineo, 1968; Kendeigh и др., 1969; Pohl, 1969, 1971; Bruce, 1970; Hissa, Palakangas, 1970; Yarbrough, 1971; Сегаль, 1956, 1962; Шилов, 1968; Дольник, 1974), но только немногие из них содержат данные о расходах энергии при низких температурах. Так, Вальгрен (Wallgren, 1954) показал, что у перелетной садовой овсянки более интенсивный обмен, чем у оседлой обыкновенной, и она менее приспособлена к холоду. При сравнении затрат на основной обмен у двух видов клестов сходного веса оказалось, что потребление кислорода в термонейтральной зоне у клеста-еловика в час было 3,1 *мл/г*, а у белокрылого — всего 2,8 *мл/г*. Во всем интервале измеряемых температур от 28,5 до —19° С затраты на обмен в покое были выше у клеста-еловика (Dawson, Tordoff, 1964).

Следует сказать, что работ о влиянии продолжительности дня на поддержание энергетического баланса мало. Можно указать на упомянутые уже работы (Cox, 1961; Zimmerman, 1965). При низких температурах исследовались домовый воробей (Kendeigh, 1949) и обыкновенная чечетка (Brooks, 1968). В работах Эванса (Evans, 1969), Брукса (Brooks, 1968), Кенди (Kendeigh, 1944, 1949) и В. Р. Дольника (1967) и других есть данные по отдельным энергетическим показателям в зимний период, по которым можно лишь косвенно судить о влиянии на них длины дня. Экспериментальные же данные довольно противоречивы. Так, было обнаружено, что наибольший вес у снегирей в январе, а при наиболее коротких днях в декабре он был меньше (Newton, Evans, 1966), что, скорее, свидетельствует о большем влиянии температуры. Эванс (Evans, 1969) у обыкновенной овсянки обнаружил, что ее жировые запасы зимой не коррелировали ни со среднесуточными температурами, ни с продолжительностью ночи, но зависели от средних дневных температур. Он считает, что температура является основным, но непрямым фактором, влияющим на жировые отложения у овсянки, а прямым фактором может быть продолжительность светового дня. В. Р. Дольник (1965, 1967) полагает, что короткий зимний день ограничивает поступление пищи. Очень интересна работа Брукса (Brooks, 1968), выполненная на обыкновенной чечетке в зимний период. Проводя исследования при температурах от 0 до —30° С при 7, 10, 24 *ч* освещения в сутки, он нашел, что при 0° вес тела и количество жира больше в последнем случае. При —25° С вес тела и количество жира были больше при 24 *ч* освещения, а затем при 7 и 10 *ч*. Изменения ряда исследованных показателей были одинаковыми при —32 и —2° С. Кажется странным, почему наиболее высокая жирность была при температуре —2° С, а энергия, энергия существования, коэффициент утилизации, калорийность экскрементов — при 24-часовом дне.

Циммерман (Zimmerman, 1965) исследовал биоэнергетику американской овсянки при температурах от —20 до 44° и длине дня 10, 12 и 15 *ч*. Нижние границы выживания у овсянок были при 10-часовом дне — 1° С, при 15-часовом — 2° С, т. е. близки к естественным зимним (—3°). Кокс (Cox, 1961), исследуя энергетические потребности тропических вьюрков на фотопериодах в 12 и 15 *ч* освещения, не обнаружил значительных различий в весе тела, но установил, что потребление пищи было больше на длинном дне. Эффективность использования пищи, продуктивная энергия были выше при 15-часовом дне, а калорийность экскрементов была почти одинакова в обоих случаях.

Материал и методика

Изучались 17 видов воробьиных птиц в двух районах: в Перми (58°01′ с. ш.) в 1966—1970 гг. и Свердловске (56°50′ с. ш.) в 1970—1973 гг.

Исследовали зимующих и перелетных птиц следующих видов: зяблик (*Fringilla coelebs* L.), юрок (*Fringilla montifringilla* L.), чечетка (*Acanthis flammea* L.), коноплянка (*Cannabina cannabina* L.), зеленушка (*Chloris chloris* L.), белокрылый клест (*Loxia leucoptera* Gm.), клест-еловик (*Loxia corvirostra* L.), чиж (*Spinus spinus* L.), щегол (*Carduelis carduelis* L.), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* Pall.), щур (*Pinicola enucleator* L.), снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* L.), домовый воробей (*Passer domesticus* L.), полевой воробей (*Passer montanus* L.), скворец (*Sturnus vulgaris*), обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella* L.), большая синица (*Parus major* L.). Птицы отлавливались осенью тайником, паутинной сеткой и автоматическими ловушками. В течение всей зимы их содержали в просторных уличных вольерах размером 5×3×2,5 *м* и 15×3×2,5 *м*, которые были защищены от ветра и снега крышей и боковыми стенами. В вольерах не было теплых укрытий. Виды, которые в естественной обстановке пользуются укрытиями, иногда теплыми, в наших опытах были лишены их (воробьи, синицы). В вольере всегда был избыток корма, состоящего из смеси проса, овса, подсолнечника, конопли, семян лебеды, лопуха, конского щавеля, березы, ели, ольхи. Один раз в неделю птицам давали зелень ивы, березы, побеги овса, различных злаков, листья одуванчика, два раза в неделю (скворцам ежедневно) — смесь из куриных яиц с морковью и хлебной крошкой, дождевых и мучных червей. В вольере постоянно была мелкая галька, поваренная соль, дробленая яичная скорлупа. Вода не давалась, так как она быстро замерзала, и птицы для питья использовали только снег.

При исследовании были выбраны эколого-физиологические показатели, которые обеспечивают сохранение и поддержание энергетического баланса птиц.

Поступление энергии с пищей оценивалось измерением количества съедаемой пищи и степени ее усвоения при той или иной температуре. Птицы при этих опытах помещались в клетки из металлической сетки размером 35×22×26 и 60×40×30 *см* с пластмассовыми или металлическими поддонами. Во время экспериментов птицам давали установленное заранее количество подсолнечных семян, высушенных до постоянного веса при 60°С. Их калорийность определена нами в 7,5 *ккал/г*. Питьевым источником служил плотный снег (во избежание разбрасывания и смешивания его с кормом и экскрементами). В опытах по выживанию чечевиц (Постников, 1974) птицам, наряду со снегом, три раза днем давали воду. Птиц за 10 дней до начала опыта перемещали из вольеров в клетки. В ночь перед началом опыта подносы заменялись. Эксперимент продолжался от одного до трех суток (в зависимости от постоянства температур). По окончании опыта вручную разделяли остатки пищи и экскременты, которые сушили при 60°С до постоянного веса.

Поступление и усвоение энергии пищи при четырех температурах измерено у 52 птиц шести видов в 121 опыте. Калорийность экскрементов и пищи изучена у 86 птиц 18 видов и проведено 250 калориметрических определений.

Для определения энергетических расходов на поддержание энергетического баланса мы пользовались измерением в состоянии покоя затрат по потреблению кислорода и потерям веса тела. Это позволило нам сопоставить особенности расходов энергии у разных видов.

Энергетические затраты в покое (обмен покоя) мы измеряли через 5 *ч* после засыпания птиц методом непрямой калориметрии, по определению количества поглощенного кислорода и выделенного при этом углекислого газа. В январе — феврале 1973 г. ставились опыты с чечетками, чижами, юрками, щеглами, чечевицами и снегирями. Птиц между опытами содержали в вольерах. Исследования проводили, если в предшествующие два-три дня температура воздуха не изменялась. Для привыкания птиц к условиям экспериментов их за две недели до опытов на ночь помещали в маленькие клетки, которые устанавливали в газообменные камеры со снятой крышкой. В таком состоянии каждая птица проводила 7—10 ночей. На дно камеры насыпали 50 *г* $CaCl_2$, который, как оказалось, слабо адсорбировал респирационную воду, так как капельки воды намерзали на стенках камер при очень низких температурах. На крышках камер в одно из трех отверстий, наряду с грушей и градусником, вставлялся эластичный шарик, который позволял избежать при перемешивании в камерах воздуха избыточного давления и утечки исследуемого воздуха. Для опытов птиц сажали в клетки, которые помещали в прозрачные герметические камеры, и в темноте выставляли на улицу. В течение 2 *ч* через экспериментальную камеру прокачивали насосом воздух. После

выравнивания температур в камере и на улице (при температурах от 0 до —10°С это не всегда удавалось, поэтому через 2—3 *ч* после прокачивания воздуха измеряли температуру в камере) и стабилизации поведения птицы камеру герметически закрывали на 30—50 *мин*. В течение опыта температура в камере не изменялась, воздух два раза (по 50 сжатий каждый раз) перемешивался резиновыми грушами, в одну из которых мы забирали пробу воздуха и анализировали на содержание O_2 и CO_2 в аппарате Холдена. Из камер после опыта пробы воздуха, взятые в резиновые груши с резиновыми трубками, переносились в помещение. Из резиновой трубки, при легком сжатии груши, отбирался шприцем воздух, который впоследствии вводился в аппарат Холдена через резиновую трубку. Анализировались вторая-третья пробы. В конце опыта птиц взвешивали на весах типа ВЛТК-500 с точностью до 0,05 *г*. Затраты в покое по потреблению кислорода измерены у 36 птиц в 92 опытах. Калорическая «стоимость» 1 *л* кислорода принималась в зависимости от величины дыхательного коэффициента (Скворцова, Хренов, 1958), который был определен в 92 опытах. Поправочного коэффициента для проведения объема газа к 0° и 760 *мм* при низких температурах мы не нашли в руководствах. Поэтому, используя таблицу, приведенную И. А. Шиловым (1961), рассчитывали поправки для низких температур.

Потери веса тела в покое мы определяли, как В. Р. Дольник (1967), а калорический эквивалент ночных потерь веса тела — как В. Р. Дольник и В. М. Гаврилов (1971). Потери веса тела в покое измеряли у 450 птиц 17 видов при шести температурах. Калорический эквивалент ночных потерь веса тела вычислили у 86 птиц шести видов при трех температурах.

При прямой калориметрии энергетические затраты у отдельных видов обычно оценивают в *кал/г·сутки* или *ккал/птицу·сутки* (Kendeigh, 1949), а при непрямой калориметрии — *ккал/г·ч* (Dawson, Tordoff, 1964). Для понимания общих закономерностей поддержания энергетического баланса птиц, по нашему мнению, лучше всего рассчитывать его в *ккал/птицу·сутки*. Для сравнения особенностей поддержания энергетического баланса под влиянием факторов среды у видов со сходным весом мы вычисляли энергетические показатели в расчете на сутки и на 1 *г* веса тела у видов с различным весом.

Для выяснения влияния продолжительности дня на энергетический баланс в феврале были проведены опыты на птицах, 3 месяца выдержанных при следующих фотопериодах: 4 *ч* света + 20 *ч* темноты, 9 *ч* света + 15 *ч* темноты (естественный), 15 *ч* света + 9 *ч* темноты. Вольеры размером 2×3×2,5 *м*, где проводили опыты, были освещены лампами накаливания общей мощностью 1000 *вт*. Клетки находились на расстоянии 1,5—2 *м* от источника света, а при удалении от ламп более чем на 3 *м* освещенность составлял 25 *лк*. При четырехчасовом дне вольеру

ночью закрывали темной двойной шторой, которую открывали через 5 *ч* после начала естественного дня. Длинный фотопериод — 15Д9Т — получали включением света за 6 *ч* до начала естественного дня. Вечернее засыпание во всех трех вольерах шло в соответствии с естественным снижением освещенности. При температурах —12, —15 и —23°С были изучены чечетки, зяблики, юрки и полевые воробьи. До начала опытов были подобраны группы птиц сходного веса. Вместе с исследованными группами по пять-шесть птиц содержали по три-пять запасных птицы каждого вида. Всего в этом эксперименте участвовало 110 птиц четырех видов. Сравнивали изменения веса тела, потери веса тела в покое, большую и усвоенную энергии, коэффициент усвоения, калорийность экскрементов, вечернее наполнение пищеварительного тракта и двигательную активность при разных температурах.

Двигательную активность измеряли в клетках размером 35×22×26 и 60×40×32 *см*, где одна из двух жердочек была подвижной. При прыжке на нее птица прижимала пружинные контакты, которые замыкали цепь из электромагнитного счетчика и источника питания. Подача напряжения осуществлялась от источника УИП-2 через изготовленные выпрямители со 102 диодом. Это позволило иметь постоянное напряжение, не зависящее от расхода энергии и изменения температуры. Показания электромагнитных счетчиков записывали каждый час. Всего сделано 320 записей двигательной активности.

Определяли наполнение пищеварительного тракта перед наступлением ночи. Методику, предложенную для этого Т. И. Блюменталь и В. В. Дольником (1962), нельзя применять в короткие зимние дни с низкой температурой. Поэтому мы пользовались другим способом. Известно, что пищеварительный тракт мелких зерноядных птиц полностью освобождается за 3—5 *ч* после окончания питания (Kendeigh, 1944, 1949; Дольник, 1967). Разница в весе тела сразу после окончания кормового дня и через 4 *ч* сна образуется за счет выделенных экскрементов и энергетических потерь веса тела в покое. Энергетические потери веса тела в покое за 1 *ч* вычислялись по разнице между весом тела через 4 *ч* сна и утренним весом. Таким образом, формула для определения наполнения пищеварительного тракта перед засыпанием птиц имеет вид

$$P_{н.п.} = \left[(P_з - P_с) - \frac{4(P_с - P_у)}{T}\right] : 0{,}87 \ ,$$

где $P_{н.п.}$ — наполнение пищеварительного тракта; $P_з$ — вес после засыпания; $P_с$ — вес через 4 *ч* сна; $P_у$ — вес утром после сна; T — время от второго до утреннего взвешивания; 4 — первые

4 *ч* сна; 0,87 — коэффициент усвоения пищи, средний для видов (или известный для вида при измеряемой температуре). Наполнение пищеварительного тракта определено в 145 опытах.

Поступление и усвоение энергии

Одним из важнейших показателей энергетического баланса является поступление энергии с кормом. Неоднократно отмечалось, что количество поглощенной пищи линейно увеличивается с уменьшением температуры ниже термонейтральной зоны (Kendeigh, 1949; Davis, 1955; West, 1958). В своей работе мы ставили задачу проследить особенности поступления и усвоения энергии, полученной с пищей, у видов в зависимости от их экологических особенностей.

При сравнении близких по весу чижа и чечетки (табл. 1) установили, что поступление энергии у первого всегда больше. Количество всей потребленной с пищей энергии при понижении температуры от —1 до —30°С у чижа возрастало от 25,85 до 33,68 *ккал/птицу·сутки* (на 30%), тогда как у чечетки с 23,11 до 29,72 *ккал/птицу·сутки* (на 29%). Если поступление энергии с пищей рассчитывать на 1 *г* веса тела, то она была при —1° у чижа 1,74, а у чечетки 1,28 *ккал/г·сутки* (табл. 2). При понижении температур на 30°С у чижа она возрастала до 2,70 *ккал/г·сутки*, или на 55%, а у чечетки до 2,06 *ккал/г·сутки*, или на 61%. Общее увеличение энергии у обоих видов было по существу одинаковым. Но у чечетки оно шло почти равномерно, незначительно возрастая ниже —20°, а у чижа увеличивалось значительно.

Усвоение пищи почти повторяло изменения большой энергии. Чиж усваивал при —1° 22,16 *ккал/птицу·сутки*, а при —30° до 28,80 *ккал/птицу·сутки*, или увеличивал количество усвоенной пищи на 30% (см. табл. 1). Чечетка при более низком, чем у чижа, количестве суточного усвоения пищи при —1° в 20,08 *ккал/птицу·сутки* при —30° доводила его до 25,79 *ккал/птицу·сутки*, или увеличила на 28%. При расчете на 1 *г* веса тела усвоенная энергия у чижа увеличивалась с 1,49 до *2,31 ккал/г·сутки*, или на 55%, тогда как у чечетки — с 1,11 до 1,79 *ккал/г·сутки*, или на 61%. Скорость увеличения усвоенной энергии на 1° у чижа была 27, а у чечетки 23 *ккал/г·сутки* (см. табл. 2).

Таким образом, вес тела у чижа и чечетки снижался при температурах ниже —12°, причем у чечетки больше. Усвоенная энергия до —12° была одинакова, но у чечетки меньше, поскольку у нее ниже обмен. При —12° наблюдалось заметное снижение веса и увеличение усвоенной энергии. Далее у чечетки интенсивность обмена продолжала равномерно увеличиваться, а у чижа до —20° не менялась, хотя в целом у него снижалась интенсивность обменных процессов. В интервале

Таблица 1

Поступление и усвоение энергии у чижа и чечетки, *ккал/птицу·сутки*

t, °С	Энергия					
	большая	экскреторная	усвоенная	большая	экскреторная	усвоенная
	Чиж			Чечетка		
—1	25,85	3,69	22,16	23,11	3,03	20,08
—12	28,83	4,02	24,81	27,09	3,50	23,59
—20	27,76	4,13	23,63	26,53	3,70	22,83
—30	33,68	4,88	28,80	29,72	3,93	25,79
Увеличение энергии при *t* от 1 до —30°, %	30	32	30	22	30	28

температур от —20 до —30° у чижа интенсивность вновь резко возрастала. В связи с этим можно предполагать, что далее для поддержания энергетического баланса была необходима интенсификация метаболизма.

У следующих, близких по весу, но более крупных видов — юрка, щегла и чечевицы — большая энергия была соответственно выше. У юрка она увеличивалась с 33,58 (при —1°) до 44,49 *ккал/птицу·сутки* (при —30°), или на 33%; у щегла соответственно с 28,26 до 40,80 *ккал/птицу·сутки*, или на 44% (табл. 3). При расчете поступления энергии на 1 *г* веса тела в сутки у юрка (табл. 4) большая энергия при —1° была 1,32, при —30° — 2,17 *ккал/г·сутки*, что соответствовало увеличению

Таблица 2

Поступление и усвоение энергии у чижа и чечетки, *ккал/г·сутки*

t, °С	Вес тела, *г*	Энергия			Вес тела, *г*	Энергия		
		большая	экскреторная	усвоенная		большая	экскреторная	усвоенная
	Чиж				Чечетка			
—1	14,85	1,74	0,25	1,49	18,08	1,28	0,17	1,11
—12	14,50	1,99	0,28	1,71	17,50	1,55	0,20	1,35
—20	13,60	2,04	0,30	1,74	15,20	1,75	0,24	1,50
—30	12,45	2,70	0,39	2,31	14,43	2,06	0,27	1,79
Увеличение энергии, % при *t* от —1° до —30°С	—16*	55	56	55	—20	61	59	61
при изменении *t* на 1°	—	0,032	0,005	0,027		0,026	0,004	0,022

* Знак «минус» обозначает уменьшение веса тела при *t* от —1 до —30°С, %.

Таблица 3

Поступление и усвоение энергии у юрка и щегла, *ккал/птицу·сутки*

t, °C	Энергия					
	большая	экскреторная	усвоенная	большая	экскреторная	усвоенная
	Юрок			Щегол		
—1	33,58	3,83	29,75	28,26	3,49	24,77
—12	31,55	3,85	27,70	28,52	3,56	24,96
—20	35,69	4,06	31,63	31,41	4,14	27,27
—30	44,49	5,69	38,80	40,80	5,63	35,17
Увеличение энергии при *t* от —1 до —30°C, % . .	33	49	30	44	61	42

на 64%, у щегла при —1° — 1,14 и при 30° — 1,74 *ккал/г·сутки*, т. е. увеличивалась на 30%. У юрка, как и у чижа, возрастание начиналось и заканчивалось при бо́льших, чем у щегла, величинах большой энергии. При понижении *t* на 1° щегол увеличивал большую энергию всего на 20 *кал/г*, тогда как юрок — на 28 *кал/г*. Возрастание усвоенной энергии при понижении температуры у юрка не было равномерным. При *t* от —1 до —30° она увеличивалась на 30%, а у щегла на 42%. При вычислении же на единицу веса тела (см. табл. 4) величины усвоенной энергии у юрка были больше, чем у щегла. Так, при —1° усвоенная энергия у юрка была 1,17 и при —30° 1,89 —

Таблица 4

Поступление и усвоение энергии у юрка и щегла, *ккал/г·сутки*

t, °C	Вес тела	Энергия			Вес тела *г*	Энергия		
		большая	экскреторная	усвоенная		большая	экскреторная	усвоенная
	Юрок				Щегол			
—1	25,40	1,32	0,15	1,17	24,8	1,14	0,14	0,99
—12	25,85	1,22	0,15	1,07	22,7	1,25	0,16	1,09
—20	23,60	1,51	0,17	1,34	23,0	1,37	0,18	1,18
—30	20,50	2,17	0,28	1,89	23,4	1,74	0,24	1,50
Увеличение энергии, % при *t* от —1 до —30	—19*	64	87	61	—6	53	71	52
при изменении *t* на 1°		0,028	0,004	0,024		0,020	0,003	0,017

* То же, что в табл. 2.

ккал/г·сутки, и ее увеличении в этом температурном интервале составляло 61%, тогда как у щегла — соответственно 0,99 и 1,50 *ккал/г·сутки*, или 52%. Увеличение усвоенной энергии от —1 до —30°, при расчете на 1° было значительно больше у юрка (0,024 *ккал/г·сутки*), чем у щегла (0,017 *ккал/г·сутки*).

Таким образом, вес тела у юрка не менялся до —12°, а при дальнейшем понижении температуры снижался, у щегла уменьшался от —1 до —12°, а далее не менялся. Можно полагать, что у юрка уменьшались энергетические резервы, а у щегла после —12° оставались одинаковыми. Усвоенная энергия у юрка от —1 до —12° несколько уменьшалась, а у щегла оставалась на том же уровне, хотя у него она меньше, чем у юрка, поскольку ниже обмен. После —12° наблюдалось увеличение усвоенной энергии у юрка. Интенсивность обмена до —20° у щегла не менялась, а у юрка от —1 до —12° даже несколько снижалась. После —12° интенсивность у юрка быстро возрастала, а у щегла после —20° — менее быстро.

У чечевицы большая энергия при всех температурах была практически одинаковой (табл. 5). При расчете поступления энергии на 1 *г* веса тела в сутки у чечевицы наблюдались незначительные изменения (табл. 6) от 1,55 *ккал* при —1° до 1,57 *ккал* при —20°. Величина усвоенной энергии у чечевицы незначительно снижалась с 30,73 *ккал/птицу·сутки* при —1° до 29,68 *ккал/птицу·сутки* при —20°. При расчете на 1 *г* веса тела она несколько уменьшалась при понижении температуры, но наибольшее в интервале от —1 до —12°, что соответствовало 1,38 и 1,28 *ккал/г·сутки*.

У чечевиц вес с —1° до —12° несколько увеличивался, а при дальнейшем понижении температуры уменьшался. Можно предположить, что до —12° чечевицы еще могли восполнять энергетические резервы, тогда как ниже этой температуры уже нет. Усвоенная энергия при понижении температуры снижалась, и чечевицы не были способны покрывать ночные расходы энергии. Интенсивность обмена была на одном и том же уровне или даже несколько ниже.

Снегирь — вид с наибольшим весом из всех изученных нами — потреблял с пищей примерно то же количество энергии, что и щегол. Количество всей потребленной энергии при понижении температуры от —1 до —30° у снегиря возрастало от 33,51 до 47,59 *ккал/птицу·сутки*, или на 42% (см. табл. 5), что сходно с показателями для щегла, у которого это увеличение составляло 44%. Поступление энергии с пищей на 1 *г* веса тела у снегиря было минимальным. Большая энергия при понижении температуры на 30° у снегиря возрастала с 0,97 до 1,51 *ккал/г*, или на 56% (см. табл. 6), что близко к увеличению у щегла, чижа и чечетки. При увеличении t на 1° большая энергия снегиря возросла всего на 18 *кал/г*, что близко к показателям для щегла.

Таблица 5

Поступление и усвоение энергии у чечевицы и снегиря, *ккал/птицу·сутки*

t, °С	Энергия					
	большая	экскреторная	усвоенная	большая	экскреторная	усвоенная
	Чечевица			Снегирь		
—1	34,10	3,37	30,73	33,51	3,78	29,73
—12	34,13	4,27	29,86	36,56	4,57	31,99
—20	34,13	4,45	29,68	38,53	5,19	33,34
—30	—	—	—	47,59	6,57	41,02
Увеличение энергии при *t* от —1 до —30° С, %	—	32	—	42	74	38

У снегиря вес тела начинал снижаться с *t* —1°, но при —20° он несколько увеличивался. Усвоенная энергия при понижении температуры от —20 до —30° возрастала больше, чем от —1 до —20°. Интенсивность обмена от —1 до —12° несколько возрастала, затем не изменялась до —20°, а после —20° возрастала вновь. Можно предположить, что до *t* —20° снегирь способен создавать дополнительные резервы, а при дальнейшем понижении температуры они снижаются.

Количество экскретов — это не только показатель усвоения пищи, но и пропускных способностей пищеварительного тракта птицы. Соответственно большему потреблению пищи чижом в сравнении с чечеткой экскреторная энергия у него тоже была больше (см. табл. 1). С понижением температуры она возрастала у чижа с 3697 (при —1°) до 4880 *кал/птицу·сутки* (при —30°), или на 32%, у чечетки с 3027 до 3926 *кал/птицу·сутки* соответственно, или на 30%. В пересчете на единицу веса у чижа энергия увеличивалась соответственно с 249 до 392

Таблица 6

Поступление и усвоение энергии у чечевицы и снегиря, *ккал/г·сутки*

t, °С	Вес тела, *г*	Энергия			Вес тела, *г*	Энергия		
		большая	экскреторная	усвоенная		большая	экскреторная	усвоенная
	Чечевица				Снегирь			
—1	22,20	1,55	0,17	1,38	34,65	0,97	0,11	0,86
—12	23,30	1,46	0,18	1,28	31,70	1,15	0,14	1,01
—20	21,70	1,57	0,21	1,37	33,50	1,15	0,16	0,99
—30	—	—	—	—	31,50	1,51	0,21	1,30

кал/г·сутки при —30°, или на 56%, у чечетки с 167 до 272 *кал/г·сутки*, или на 59% (см. табл. 2). Среднее увеличение энергии, выделенной с экскретами, на 1° было больше у чижа (4,76 *кал/г·птицу*), чем у чечетки (3,50 *кал/г·птицу*).

Интересной особенностью чечевиц являлось то, что при сходстве большой энергии при всех изученных температурах экскреторная энергия с понижением температуры увеличивалась с 3370 *кал/птицу·сутки* при —1° до 4450 *кал/птицу·сутки* при —20°, что составляло 32% (см. табл. 5). Количество выделенных за сутки юрком экскретов при —1° соответствовало 3826 *кал/птицу·сутки* и при —30° — 5693, увеличение составило 49% (см. табл. 3), у щегла — соответственно 3485 и 5633 *кал/птицу·сутки*, т. е. на 61% больше (см. табл. 3). У чечевицы, юрка и щегла количество экскреторной энергии на 1 *г* веса тела соответственно составляло при —1°С — 169, 151, 141 *кал/г·сутки*, а при —20° — 205, 172, 179 *кал/г·сутки*. Увеличение у чечевицы в интервале температур от —1° до —20° было 18%, а у юрка и щегла в интервале от —1 до —30° — 87 и 71%. Экскреторная энергия при возрастании t на 1° у чечевицы была 1,8, у юрка 4,1 и у щегла 3,3 *кал/г·сутки* (см. табл. 4, 6). У снегиря она увеличивалась с 3780 (при —1°) до 6569 *кал/птицу·сутки* (при —30°), или на 74% (см. табл. 3). При расчете на 1 *г* веса тела энергия была меньше, чем у других видов. Так, она возрастала от 109 при —1° до 209 *кал/г·сутки* при —30°, т. е. на 92% (см. табл. 6). Это самый высокий процент увеличения из всех исследованных видов. Скорость возрастания экскреторной энергии на каждый градус у снегиря была 3,3 *кал/г·сутки*, что аналогично энергии щегла и очень близко к энергии чечетки. Изменения количества экскреторной энергии при разных температурах в общих чертах повторяло особенности поступления и усвоения пищи.

Как указывалось ранее, в зимний период энергетические расходы близки к энергии существования (Дольник, 1967). Зависимости энергии существования от веса тела при отрицательных температурах не исследовались. Мы условно распространили эту зависимость, установленную для 30 и 0° (Kendeigh и др., 1975), на отрицательные температуры. Соединив на графике теоретические величины при 0 и 30°, мы построили прямую, которую, согласно правилу Ньютона, продолжили в область отрицательных температур. Откладывая изученные нами температуры на экстраполированной теоретической прямой, мы нашли значения энергии существования. Полученные величины были в разной степени близки к опытным (табл. 7). Надо отметить, что полученные в опыте данные были меньше расчетных. У чижа *EE* от — 1 до —35° должна была увеличиться на 10,6 *ккал/сутки*, а фактически увеличилась на 6,6; у чечетки соответственно эти величины равнялись 11,2 и 5,7; у юрка — 12,2 и 9,05; у щегла — 12,0 и 10,4; у чечевицы — 8,6 и 1,0, у сне-

Таблица 7

Рассчитанная и установленная в опыте энергия существования при низких температурах по Кенди и другим (Kendeigh и др., 1975), *ккал/птицу·сутки*

t, °C	Чиж	Чечетка	Юрок	Щегол	Чечевица	Снегирь
—1	20,00* / 22,16	21,00 / 20,08	23,30 / 29,73	24,25 / 24,77	23,75 / 30,73	28,35 / 29,73
—12	23,50 / 24,81	23,25 / 23,59	25,75 / 27,70	27,50 / 24,96	27,00 / 29,86	—
—23	26,90 / 23,63	28,00 / 22,83	31,30 / 31,63	32,00 / 27,27	32,35 / 29,68	36,50 / 33,34
—35	30,60 / 28,80	32,20 / 25,79	35,50 / 38,80	36,30 / 35,17		42,00 / 41,02

* В числителе — расчетная *EE*, в знаменателе — эмпирическая.

гиря — 13,7 и 11,3. Меньше различались они у щегла, больше — у снегиря, юрка и чижа, еще больше — у чечетки и чечевицы.

Из приведенных материалов видно, что с понижением температуры увеличение поступления энергии происходило непрямолинейно. Здесь имело значение, во-первых, изменение веса птиц, во-вторых, могло быть влияние акклиматизации к предшествующим температурам. Определить последнее в природной обстановке сложно, как и учесть суточные изменения. Наименьшие колебания как в течение суток, так и месяца наблюдались в декабре — феврале, когда и были проведены наши опыты. Условия, в которых они проводились, показаны в табл. 8.

Основное значение в особенностях поступления и усвоения энергии имела экологическая специфика исследованных видов. В частности, видно, что чиж и юрок, зимующие южнее, имеют более высокое потребление пищи, чем сходные с ними по весу чечетка и снегирь, зимующие в холодном климате. Только у чечевицы в потреблении энергии не обнаружено возможности приспособительно реагировать на низкие температуры.

Таблица 8

Температурные условия проведения опытов, °C

t, °C	Срок проведения опытов	Средняя суточная температура		
		за 10 дней до опыта	за 3 дня до опыта	через 5 дней после опыта
—1	25—26.XII	—9,24	—3	—16
—12	16—18.I	—17,5	—16	—21
—20	26.I	—17,5	—18,5	—33,1
—30	30.I	—25,3	—21,1	—20,5

Энергетические расходы

Измерение потерь веса тела пока не может считаться лучшим методом, так как мы не знаем всех причин падения веса тела в течение ночи. Пока только ясно, что эти потери идут за счет расхода жира и респирационных потерь воды. Положительной стороной этого метода является продолжительность измерения. Если учесть, что декабрьская ночь достигает 17 *ч*, то становится ясным, что важнее получение измерений за этот продолжительный период, чем потребления кислорода за 1 *ч*. При изучении энергетических расходов при низких температурах мы сделали попытку оценить энергетические затраты двумя методами.

Потери веса тела в покое

В зимний период ночью расходуется энергия, полученная за счет пищи, съеденной перед сном, и использования жировых резервов, изменения которых отражают потери веса тела в покое. Величина потерь веса тела зависит прежде всего от веса птицы, который, как мы установили, значительно связан с температурой (Постников, 1972, 1974, 1975). Поэтому, возможно, лучше было бы, сравнивая потери веса тела в покое при исследованных температурах, выражать их в процентах от среднего веса тела. Но еще правильней, по нашему мнению, брать абсолютные величины потерь веса тела в покое, так как на данном этапе мы будем сравнивать их по характеру изменений, а не по величине потерь. Исследованные виды можно условно распределить на четыре группы (рис. 1).

1. Виды, которые частично снижали потери веса тела при изменении температуры (чечевица, домовый воробей, полевой воробей и большая синица). Так, у полевого воробья различия в потерях веса тела в покое во всем ряду исследованных нами температур достигали всего 12 *мг*, у чечевицы — 15 *мг*, а у домового воробья — 37 *мг*, что свидетельствует об очень ограниченных способностях к изменению веса тела. Это подтверждает его несовершенные возможности к поддержанию энергетического баланса, и поэтому в природе полевой и домовый воробьи и большая синица ночуют в теплых укрытиях, а чечевица улетает зимовать в юго-восточную Азию.

2. Виды, которые с понижением температуры увеличивали потери веса тела в покое (обыкновенная чечетка, белокрылый клест, зеленушка, обыкновенная овсянка, щур). Меньшие колебания потерь веса тела при исследованных температурах были отмечены у чечетки и белокрылого клеста, а наибольшие — у зеленушки и овсянки. Увеличение потерь веса тела в покое у этих видов свидетельствовало о возрастании теплопродукции.

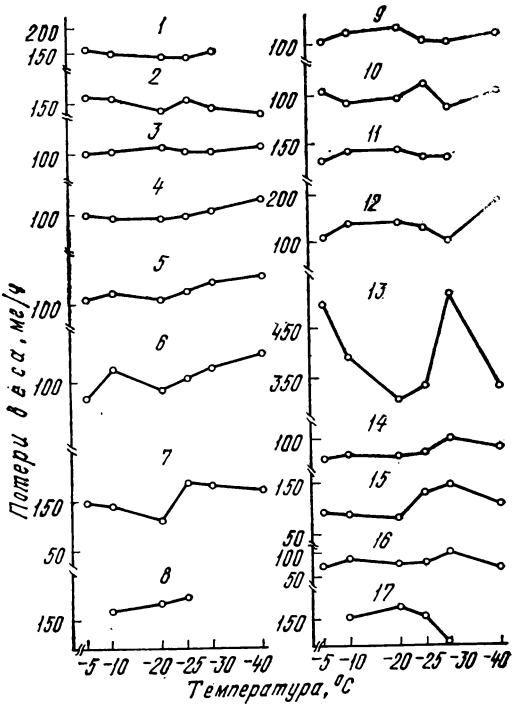


Рис. 1. Потери веса тела в покое ночью различными видами воробьиных:

1 — Carpodacus erythrinus, 2 — Passer domesticus, 3 — P. montanus, 4 — Acanthis flammea, 5 — Loxia leucoptera, 6 — Chloris chloris, 7 — Emberiza citrinella, 8 — Penicola enucleator, 9 — Fringilla montifringilla, 10 — F. coelebs, 11 — Loxia curvirostra, 12 — Purrhula purrhula, 13 — Sturnus vulgaris, 14 — Spinus spinus, 15 — Carduelis carduelis, 16 — Cannabina cannabina, 17 — Parus major. Точки — средние величины потерь веса тела.

3. Виды, у которых наряду с общей тенденцией увеличения потерь веса тела при понижении температуры наблюдалось их значительное понижение при —30° и вновь увеличение при —40° (юрок, зяблик, клест-еловик, снегирь). Действительно, у юрка при понижении температуры от —5 до —20° потери веса тела возрастали, а при —25 и —30° они были ниже, чем при предыдущих температурах. Они вновь увеличивались, но возрастали не пропорционально температуре и были почти равны потерям при —10°С. Подобный характер изменений наблюдался у зяблика, но у него потери веса тела в покое при —10 и —20° были ниже, чем при —5 и —25°. У клеста-еловика и снегиря наблюдались примерно те же изменения потерь веса тела, что и у юрка, но при —40° они были наибольшими.

4. В эту группу можно объединить виды, которые с понижением температуры до —30°С способны увеличивать потери веса тела в покое и, следовательно, поддерживать благоприятный энергетический баланс (чиж, коноплянка, щегол). При более низких температурах они значительно сокращают потери веса тела в покое, что может трактоваться, как ограничение способностей к увеличению теплопродукции или включение каких-то механизмов, способных сократить энергозатраты без понижения теплопродукции. Здесь могут иметь место различные поведенческие адаптации, способные увеличить физическую терморегуляцию.

Калорический эквивалент изменений веса тела

Для понимания особенностей поддержания энергетического баланса необходимо увязать между собой результаты, полученные двумя использованными нами методами, т. е. весовым и газообменным. Эта величина названа исследователями калорическим эквивалентом изменений веса тела. Некоторые авторы (Дольник, 1967; Дольник, Гаврилов, 1971; Давыдов, 1971, 1973) пользовались одновременно весовым и газообменным методами. В. Р. Дольник (1967), дублируя весовой метод газообменным, показал, что потеря птицей веса тела соответствует в среднем 3,3 *ккал* энергии. Нисбет с соавторами (Nisbet и др., 1963) и Пирсон (Pearson, 1964) при пересчете полученных в опытах данных используют калорический эквивалент 9,5 *ккал/г*, Кинг (King, 1961) — 7,0 *ккал/г*, Хельмс (Helms, 1963) — 4,0 *ккал/г*. Эти калорические эквиваленты получены при исследовании человека. Экспериментально калорический эквивалент в различных физиологических состояниях был исследован В. Р. Дольником и В. М. Гавриловым (1971) у зяблика: зимой при 0° он был равен 5,95 *ккал/г*, что соответствовало метаболизму покоя 0,681 *ккал/ч* при потере 114 *мг/ч*. При положительных температурах калорический эквивалент ночных потерь веса тела у зяблика связан линейной зависимостью $y=ax+b$ (Дольник, Гаврилов, 1971).

Исходя из теоретических представлений (правило Ньютона), мы предположили, что калорический эквивалент ночных потерь веса тела при отрицательных температурах с их понижением возрастает линейно. Мы продолжили линию калорического эквивалента, полученную В. Р. Дольником и В. М. Гавриловым (1971), в область низких температур. При этом калорический эквивалент зяблика при —40° достиг 13 *ккал/г*, что невозможно из-за отсутствия питательного вещества такой калорийности.

При отрицательных температурах калорический эквивалент ночных потерь веса тела не исследовался, поэтому мы сочли необходимым рассчитать его в диапазоне от —1 до —36°С (табл. 9). Как и предполагалось нами, калорический эквивалент ночных потерь веса тела при низких температурах значительно возрос.

Из табл. 9 видно, что калорический эквивалент ночных потерь веса тела увеличивается с понижением температуры. Обращают на себя внимание различные амплитуды колебаний калорического эквивалента ночных потерь веса тела. У чижа эти колебания значительно выше (6,23 *ккал/г*), чем у чечетки (2,23 *ккал/г*). Максимальный калорический эквивалент у чижа и чечетки наблюдался при —30°, при —36° он был ниже. Различные величины калорического эквивалента, возможно, связа-

Таблица 9

Калорический эквивалент ночных потерь веса тела при естественных низких температурах среды, *ккал/г*

Вид	Температура, °С				
	—1	—11	—22	—30	—36
Чечетка	9,27	9,50	10,00	11,50	9,62
Чиж	8,77	10,00	12,30	15,00	12,40
Щегол	10,45	11,00	11,20	—	10,50
Юрок	7,10	8,50	8,50	11,60	11,60
Чечевица	7,60	6,95	—	10,40	—
Снегирь	8,80	—	8,50	—	7,50

ны с различной калорийностью основного изменяющего вес тела компонента — жира. В настоящее время известно, что состав жирных кислот жира птиц имеет не только видовую специфику, но и сезонную. Так, у домового воробья от лета к зиме увеличивается количество ненасыщенных жирных кислот (Barnett, 1970). У чечетки соотношение жирных кислот заметно меняется в различные сезоны года, что связано со сменой питания (West, Meng, 1968). Перестройка состава жирных кислот может дать небольшой энергетический выигрыш. В нашей работе птицы были лишены выбора кормов, так как во время опытов находились на стандартной пище (подсолнечное семя). Тем не менее они могли усваивать и из нее наиболее калорийную часть. На показатели окисления жиров у различных птиц оказывает влияние состав жирных кислот. Поэтому точные значения окисления жиров конкретных видов в соответствующий сезон года могут быть получены при определении состава и процентного соотношения жирных кислот у этих птиц (Даргольц, 1973).

Теоретически величина калорического эквивалента может возрастать только до калорийности жира, т. е. до 9,35 *ккал/г*. Значения калорического эквивалента выше этой величины, очевидно, могут получаться за счет каких-то специальных адаптаций. Как уже указывалось, калорический эквивалент связывает две величины — метаболизм покоя и потери веса тела в покое. Метаболизм покоя возрастал линейно, согласно уравнению $y=ax+b$, тогда как потери веса тела в покое уменьшались с понижением температуры или увеличивались до определенной температуры, неизбежно снижаясь при более низких температурах. Об этом свидетельствует отсутствие линейной связи между потерями веса тела в покое и низкими температурами. В том случае, если бы зависимость была линейная и линии метаболизма покоя и потерь веса тела в покое шли параллельно между собой или линия потерь веса тела имела несколько больший угол наклона, при низких температурах калорический

эквивалент был бы не выше калорийности жира, т. е. 9,35 *ккал/г*. Снижение потерь веса тела в покое при понижении температуры, наряду с увеличением метаболизма в покое, может происходить за счет накопления в теле метаболической воды. Как известно, окисление 1 *г* жира высвобождает 1,07 *г* метаболической воды. Респирационные потери воды при низких температурах невелики, и поэтому часть воды может накапливаться в организме, уменьшая потери веса тела.

Дыхательный коэффициент

Соотношение потребленного O_2 и выделенного CO_2 (дыхательный коэффициент) зависит от характера питания и является показателем окисления тех или иных питательных веществ. Так, для углеводов он равен 1,00, для белков — 0,79, а для жиров — 0,7 и находится в прямой зависимости от степени насыщенности кислородом, т. е. от элементарного химического состава питательных веществ, подвергающихся окислению. По мнению Мак-Дональда с соавторами (1970), при достижении теоретической величины дыхательного коэффициента для жира (0,7) можно считать, что энергия получается только после перехода в углеводы, однако есть данные, что у птиц возможно и прямое окисление жиров (Дольник, 1975). При этом процесс превращения жиров в углеводы ведет к использованию поглощаемого кислорода не только в окислительных процессах, связанных с образованием CO_2, но и с внутримолекулярной перестройкой жиров в углеводы, при которой связывается добавочный кислород. В этом случае нарушается соотношение CO_2 и O_2 за счет увеличения поглощаемого O_2, и тогда получаются более низкие величины дыхательного коэффициента (до 0,6 в некоторых случаях). Очень низкие величины RQ отмечены у позвоночных при зимней спячке, что связано с нарушением интенсивности окислительных процессов, сопровождающимся нарушением процессов теплообразования и падением температуры тела. Ночью у птиц температура тела на 1-2° ниже, чем днем (Baldwin, Kendeigh, 1932). При понижении температуры воздуха у снегирей было отмечено снижение температуры тела ночью на 2-4°. Впоследствии эти данные были подтверждены (Давыдов, 1973; Haftorn, 1972). При изучении домового воробья Кенди (Kendeigh, 1944) нашел, что в среднем RQ был 0,75, при низких температурах от 0,65 до 0,81, в среднем 0,73. Он не обнаружил зависимости дыхательного коэффициента от температур и считал, что различия эти сомнительны.

В ходе экспериментов по потреблению кислорода определялся дыхательный коэффициент, который составлял 0,66—0,83, причем с понижением температуры он обычно увеличивался (табл. 10). У птиц меньших размеров (чечетка и чиж) увели-

Таблица 10

Дыхательные коэффициенты при низких температурах

Чечетка		Чиж		Щегол		Юрок		Чечевица		Снегирь	
t, °C	RQ	*t*, °C	RQ	*t*, °C	RQ	*t*, °C	RQ	*t*, °C	RQ	*t*, °C	RQ
—1	0,66	—1	0,69	—1	0,71	—1	0,73	—1	0,71	—1	0,71
—6	0,70	—6	0,72	—6	0,80	—5	0,81	—5	0,74	—5	0,74
—11	0,78	—12	0,73	—10	0,74	—7	0,72	—10	0,79	—	—
—22	0,76	—23	0,73	—23	0,75	—23	0,72	—25	0,72	—21	0,74
—35	0,79	—35	0,83	—35	0,79	—35	0,80	—	—	—35	0,80

чение было несколько больше (0,66—0,83), чем у щегла и юрка (0,71—0,80). В наших исследованиях мы отмечали очень низкие коэффициенты при —1°С у чечетки. Прежде всего необходимо учесть, что это адаптированные к низким температурам птицы, для которых на фоне уральских низких температур температура —1°С, возможно, является высокой. Тогда наше предположение можно истолковать так, что температура — 1°С не требует интенсификации обмена. Уменьшение RQ с понижением температуры при положительных температурах было отмечено у голубей (Кайзер, Генглингер, 1927, цит. по Коштоянц, 1940), у которых при 39°С он равнялся 0,86, при 29°С — 0,78, а при 12°С — 0,70. У чечетки и чижа минимальная величина RQ была меньше (0,66—0,69), чем у более крупных щегла и юрка (0,71 и 0,73). У чечевицы с весом, как у щегла и юрка, и у более крупного снегиря наименьшая величина равнялась 0,71.

Попытаемся проанализировать величину дыхательного коэффициента и ее роль в поддержании энергетического баланса. У пяти из шести изученных видов вес тела при понижении температуры снижался, а RQ увеличивался. Можно предположить, что увеличение RQ было следствием уменьшения в используемых ночью резервах доли жиров и увеличения углеводов. Интересно, что бóльшим изменениям веса (Постников, 1975) сопутствовали большие изменения RQ (см. табл. 10). При самой низкой температуре (—35°) RQ у чечетки и щегла был 0,79, у чижа и юрка — 0,83 и 0,80, что свидетельствует о меньшем количестве используемых жировых резервов чижом и юрком, чем первыми двумя видами. Это было следствием общего уменьшения жировых резервов у чижа и юрка при понижении температуры (Постников, 1975, см. табл. 10); видимо, тогда птицы использовали и углеводы. Из наших материалов по потреблению O_2 щеглом и юрком видно, что изменениям при —5 и —6° предшествовала неделя более низких температур. Следствием этого был более высокий RQ при —5 и —6°, чем при более низких температурах.

Энергетические расходы, определяемые по потреблению кислорода и потерям веса тела в покое

Потребление кислорода, как один из показателей энергетических расходов, исследовалось в диапазоне от —40 до 45°С. Энергетический обмен при низких температурах изучался у ворона (Дольник, 1974), чечеток, чижей, щеглов, юрков (Постников, 1974), чечеток (Brooks, 1968; Pohl, West, 1973; West, 1972, 1973), зяблика (Pohl, 1969), американского дубоноса (Dawson, Tordoff, 1959), клеста-еловика и белокрылого (Dawson, Tordoff, 1964), домового воробья (Kendeigh, 1944, 1949; Kendeigh, Blem, 1974), домового воробья, юрка, овсянки обыкновенной (Steen, 1958).

Привлекает внимание работа Стина (Steen, 1958), которая проведена на шести видах воробьиных, зимующих в окрестностях г. Осло. Эти птицы испытывались сразу же после поимки в природных условиях, к которым они акклиматизированы, или после недельного привыкания к условиям неволи. Показаны особенности ночного метаболизма и регуляции температуры тела в зависимости от поведения и физической терморегуляции у домового воробья, юрка, овсянки, гаички.

Наша работа по замыслу близка к работе Стина, так как исследовались птицы в естественной температурной обстановке. Отличие в том, что наряду с видами, зимующими в районе исследования, изучались и перелетные виды, которые не встречаются в природе с низкими температурами. Диапазон исследуемых нами температур расширен до —40°С (у Стина до —20°). Все указанные нами работы, кроме работ Стина и Кенди, проведены в климатических камерах, почему не всегда сопоставимы, так как при этом в подавляющем большинстве исследований не учитывается ведущий фактор — длительная акклиматизация к холоду.

При понижении температуры от —1 до —35°С обмен покоя на 1 *г* веса тела у чижа возрастал на 76,2%, а у чечетки — на 52,6%. Чиж увеличивал метаболизм в среднем на 0,91 *кал/г* на 1 *град/ч*, а чечетка — на 0,71. У чижа при —1°С затраты были на 1 *г* ниже, чем у чечетки, но при —35°С у обоих видов близки. Из табл. 11 видно, то при —6°С чечетка потребляла кислорода на 1 *г* веса тела больше, чем при —11 и —22°С. При более низких температурах чечетки снижали метаболизм за счет изменения теплоотдачи, распушая оперение, что позволяет другим видам снижать затраты на 30%. В опытных камерах чечетки распушали перьевой покров при температурах ниже —10°С. При понижении температуры от —1 до —35°С вес тела у чижа снижался меньше (1,9 *г*),чем у чечетки (4,2 *г*).

Мы сопоставили расходы энергии, полученные по потреблению кислорода и потерям веса тела в покое, допустив, что

Таблица 11

Энергетические расходы по потреблению кислорода и потерям веса тела в покое ночью, *ккал*

t, °С	Вес, *г*	Потери веса тела в покое, *мг·г*	По кислороду		По потерям веса тела		Стандартный обмен (по Kendeigh, 1969) на 1 птицу·сутки
			на 1 птицу·сутки	на 1 *г·ч*	на 1 птицу·сутки	на 1 *г·ч*	
Чиж							
—1	17,3	67	16,94	0,0408	14,95	0,0360	15,75
—6	14,7	71	16,82	0,0477	15,84	0,0448	17,35
—12	13,9	71	16,54	0,0496	15,84	0,0474	19,25
—23	14,3	78	21,53	0,0627	17,40	0,0506	22,75
—35	15,4	112	26,57	0,0719	24,99	0,0676	26,25
Чечетка							
—1	19,1	100	21,08	0,0460	22,32	0,0486	16,75
—6	16,7	92	23,69	0,0590	20,53	0,0511	18,25
—11	16,3	92	19,51	0,0499	20,53	0,0524	19,85
—22	14,4	95	18,74	0,0542	21,20	0,0613	23,35
—35	14,9	104	25,10	0,0702	23,20	0,0648	27,50
Юрок							
—1	23,5	113	19,18	0,0340	25,22	0,0446	18,10
—5	24,2	113	20,21	0,0348	25,22	0,0434	19,50
—7	28,2	131	25,73	0,0380	29,24	0,0431	20,10
—23	25,8	143	34,92	0,0564	31,92	0,0515	25,50
—35	24,9	116	35,69	0,0597	25,89	0,0433	29,50
Щегол							
—1	25,3	90	23,57	0,0388	20,09	0,0330	19,00
—6	24,4	90	24,24	0,0414	20,09	0,0343	20,50
—10	24,0	90	24,48	0,0426	20,09	0,0348	21,90
—23	23,7	88	27,41	0,0482	19,64	0,0345	26,25
—35	21,4	150	29,38	0,0572	33,48	0,0651	30,25
Чечевица							
—1	24,3	153	24,96	0,0428	34,15	0,0585	18,15
—5	23,7	153	24,96	0,0439	34,15	0,0600	19,75
—10	22,2	149	25,25	0,0474	33,26	0,0624	21,50
—25	23,1	138	34,82	0,0628	33,26	0,0603	26,50
Снегирь							
—1	34,2	120	22,58	0,0275	26,78	0,0326	21,10
—5	33,7	120	26,69	0,0330	26,78	0,0331	22,50
—21	32,5	136	31,06	0,0398	30,36	0,0389	28,25
—35	32,7	106	33,91	0,0432	23,66	0,0301	33,25

ночью птицы расходуют энергетические резервы в виде жира, поэтому потеря птицей 1 *г* эквивалентна калорийности 1 *г* жира составляет 9,3 *ккал/г*. Энергетические расходы чижей по потреблению кислорода и потерям веса тела в покое по первому показателю были всегда выше (см. табл. 11). Потребление кислорода от —1 до —11° было почти одинаковым, при дальнейшем понижении температуры оно возрастало. По потерям веса тела наблюдалась подобная картина, наибольшие энергетические расходы были от —23 до —35°С. При расчете на 1 *г* веса тела в час расходы по потреблению кислорода равномерно возрастали при понижении температуры, были выше рассчитанных по потерям веса в покое. Энергетические расходы чечеток по потреблению кислорода и по потерям веса тела в покое были близки. Расходы, определенные по потерям веса тела в покое, более равномерно возрастали при понижении температуры, чем определенные по потреблению кислорода. При расчете на 1 *г* веса тела в час расходы, определенные обоими способами, были близки и возрастали при понижении температуры (см. табл. 11).

У следующих, близких по весу видов — юрка, щегла и чечевицы — изменения обмена в покое при разных температурах были менее значительными. При понижении температуры от —1 до —23°С энергетические затраты возрастали у юрка на 39,7%, у щегла всего на 19,5%, у чечевицы от —1 до —25°С на 43,1%. Скорость увеличения обмена в покое при понижении температуры на 1° у юрка была больше (0,75 *кал/г·град/ч*), чем у щегла (0,54 *кал/г·град/ч*), у чечевицы — 0,83 *кал/г·град/ч*. Затраты на обмен в покое при —1° у юрка были меньше, чем у щегла, а при —35° — несколько выше у первого вида (см. табл. 11). Энергетические расходы юрков, определенные по потерям веса тела в покое, от —1 до —11° были выше, чем измеренные по потреблению кислорода. В интервале температур от —23 до —35° наблюдалось противоположное: расходы, определенные по кислороду, возрастали при понижении температуры, а измеренные по потерям веса тела в покое — снижались. При расчете на 1 *г* веса тела в час расходы, определенные обоими способами, возрастали; по потреблению кислорода возрастание было бóльшим. Энергетические расходы щеглов, изученные по потерям веса тела в покое, при температурах от —1 до —23° были неизменны, но значительно возросли к —35°. По потреблению кислорода они равномерно увеличивались во всем интервале температур, при —35° они были несколько ниже, чем определенные по потерям веса тела в покое. При расчете на 1 *г* веса тела характер увеличения расходов при понижении температуры был подобен расходам на одну птицу; между расходами энергии, определенными обоими способами, различие было меньше, увеличение потребления кислорода шло линейно.

У чечевицы энергетические расходы на птицу, измеренные по потерям веса тела в покое, при температурах от —1 до —11° были больше, чем по потреблению кислорода. При —23° расходы энергии, определенные двумя способами, были близки. При расчете на 1 *г* веса тела характер увеличения расходов при понижении температуры был подобен расходам на птицу; между расходами энергии, определенными обоими способами, различие было меньше, чем при сравнении с расходами энергии на птицу.

У снегиря при всех исследованных температурах наблюдался низкий уровень обмена в покое. При изменении температуры от —1 до —35°С затраты на обмен в покое возросли на 57%. Скорость увеличения обмена в покое при понижении температуры на 1° у снегиря также была низка — 0,45 *ккал/г·град/ч*. Энергетические расходы снегирей на птицу по потерям веса тела в покое при —1° были выше, чем по потреблению кислорода; при —6° они были одинаковы, при —23 и —35° первые меньше, чем вторые. При расчете на 1 *г* веса тела характер увеличения расходов при понижении температуры был подобен затратам на птицу; между расходами энергии, определенными обоими способами, различие было меньше, чем при сравнении с расходами на птицу.

Энергетические расходы, определенные нами по потреблению кислорода и потерям веса тела в покое ночью, в зимний период близки к обычно измеряемому у птиц стандартному обмену. Мы вычислили теоретический стандартный обмен для птиц изучаемого веса в термонейтральной зоне и при 0° по формулам Кенди (Kendeigh, 1969). Полученную прямую экстраполировали, согласно правилу Ньютона, в область отрицательных температур. При этом теоретический стандартный обмен у чижа был несколько выше, у юрка, чечевицы и снегиря — ниже, у чечетки и щегла совпадал только в некоторых участках эмпирических кривых. У каждого из изученных видов были свои особенности увеличения энергозатрат при понижении температуры, которые в ряде случаев изменялись нелинейно.

Сравнивали наши материалы с вычисленными по нашим данным линиям регрессии. Вычисление уравнения линейной регрессии, как указывалось, дает возможность построения, согласно правилу Ньютона, линейной зависимости потребления кислорода от температуры. Полученные нами энергетические расходы, вычисленные по потреблению кислорода и потерям веса тела в покое, нелинейны или не строго линейны, однако в некоторых интервалах температур зависимости линейны. При вычислении расходов на 1 *г* веса тела эта зависимость в ряде случаев ближе, чем построенная в расчете на 1 птицу, к линейной, что говорит о существенном влиянии изменений веса тела. Вычисленные нами линии регрессии более сходны с кривыми энергетических расходов по потреблению кислорода, чем опре-

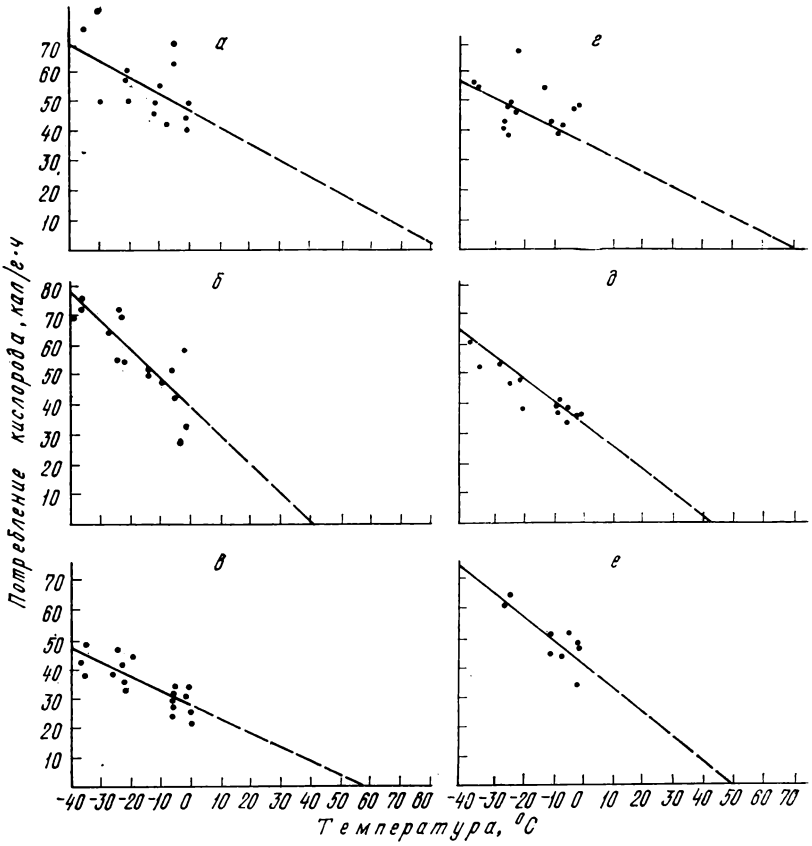


Рис. 2. Потребление кислорода при низких температурах *Acanthis flammea (а), Spinus spinus (б), Purrhula purrhula (в), Carduelis carduelis (г), Fringilla montifringilla (д), Carpodacus erythrinus (е).* *Сплошная линия* — уравнения линейной регрессии, по нашим данным; *штриховая* — экстраполяция ее на положительные температуры до пересечения с осью абсцисс.

деленные по потерям веса тела в покое, которые у трех видов были ниже, у двух — близки и у одного вида — выше.

Зависимости скорости метаболизма в покое от температуры среды обычно выражают согласно правилу Ньютона в интерпретации, данной Шоландером для теплокровных животных (King, Farner, 1961; Дольник, 1974). По этому правилу, метаболизм возрастает линейно с понижением температуры и при экстраполяции его уровня нулевому положению должна соответствовать температура, равная температуре тела. Это было подтверждено при положительных температурах. Мы проверили соответствие наших данных по обмену покоя правилу Ньютона, вычислив линейную регрессию по методу наименьших квадра-

тов. У нас (рис. 2) продолжение ее у чижа и юрка пересекает ось ординат при температуре тела, а у чечевицы около 51° (данных по чечевицам недостаточно). У зимующих в наших широтах щегла, чечетки, снегиря линия выходит далеко за пределы температуры тела; и чем меньше вес, тем дальше расположена точка пересечения с температурной шкалой. Так, у снегиря это пересечение приходится на 57°, у щегла — на 75°, а у чечетки — на 86°. Это может быть объяснено несколькими причинами: 1) непрямолинейным увеличением метаболизма в покое при низких температурах; 2) длительной акклиматизацией к предшествующим температурам, наблюдавшимся до опыта; 3) рефлекторным изменением теплоотдачи (распушение перьевого покрова).

Анализ обмена покоя у исследованных видов при разных температурах обнаруживает в ряде случаев нелинейное увеличение при понижении температуры. Поэтому попытаемся представить наши данные так, чтобы, исходя из объективных математических положений, сравнить особенности увеличения обмена покоя при низких температурах. Такие сопоставления выполняют, вычисляя уравнения линейной регрессии, которые и сравнивают (West, 1973). Допуская, что увеличение обмена в покое при понижении температуры идет линейно, мы попытались, согласно математическим представлениям, выразить это. Уравнение прямой выглядит так: $y = b + at$. Построения выполняют, вычислив уравнения прямой линейной регрессии методом наименьших квадратов. При этом под b понимают измеряемую величину при 0°, a обозначает коэффициент изменения ее на 1°, t — температура, при которой исследуется птица. Все показатели M даны в *ккал/г·ч*, а знак минус показывает, что уравнения относятся к отрицательной шкале температур. Коэффициент корреляции r дает возможность понять в математическом выражении, насколько наши данные близки к вычисленной прямой. Это важно знать, так как способность поддерживать энергетический баланс при высокой вариабельности измеряемого показателя говорит о более высоких способностях к поддержанию постоянной температуры тела. Зависимости обмена покоя от температуры у этих видов выражались следующими уравнениями линейной регрессии:

у чечетки	$M = 468 \times 10^{-4} - 575 \times 10^{-6} t$	(при $r = -0{,}55$),
у чижа	$M = 406 \times 10^{-4} - 964 \times 10^{-6} t$	(при $r = -0{,}84$),
у щегла	$M = 375 \times 10^{-4} - 492 \times 10^{-6} t$	(при $r = -0{,}58$),
у юрка	$M = 330 \times 10^{-4} - 767 \times 10^{-6} t$	(при $r = -0{,}77$),
у чечевицы	$M = 420 \times 10^{-4} - 797 \times 10^{-6} t$	(при $r = -0{,}82$),
у снегиря	$M = 157 \times 10^{-4} - 499 \times 10^{-6} t$	(при $r = -0{,}82$).

Из уравнений видно, что при 0° у чечетки затраты на обмен в покое были больше, чем у чижа, что свидетельствовало о ее большей теплопродукции. При понижении температуры на каж-

дый градус величина увеличения энергозатрат была выше у чижа. Хорошо известно, что с увеличением веса животных их удельная теплопродукция снижается. Это мы наблюдаем у видов с большим весом — чечевицы, юрка и щегла. Однако при 0° теплопродукция у чечевицы даже больше, чем у чижа, но при понижении температуры на каждый градус чечевица увеличивала ее на меньшую величину, чем чиж. Еще меньше затраты на теплопродукцию при 0°, чем у чечевицы, были у юрка и щегла. При соответственно меньших значениях коэффициентов, чем у чижа и чечетки, у юрка и щегла наблюдалась подобная картина, т. е. при 0° у щегла затраты на обмен в покое были больше, чем у юрка, а величина коэффициента увеличения энергозатрат на каждый градус была больше у юрка. Еще более низкое значение при 0° было у вида с наибольшим весом — снегиря, а коэффициент *a* был почти таким же, как у щегла.

Сравнивая эти виды по степени изменения обмена покоя при низких температурах, мы видим, что они распадаются на две группы. В первую входят чечетка, щегол и снегирь — виды, которые имели при 0° высокую теплопродукцию относительно своего веса, но при понижении температуры повышали ее незначительно, во-вторую — чиж, юрок и чечевица — виды, имевшие при 0° меньшую теплопродукцию, но при понижении температуры они повышали ее больше. Затраты на обмен в покое ограничивают возможности существования вида, так как определяют расходы энергии в длинную холодную ночь. Способность к повышенной теплопродукции при 0° и более экономное ее увеличение при понижении температуры чечеткой, щеглом и снегирем обусловливает большой резерв приспособительных возможностей для переживания зимних условий умеренных широт. Меньшие величины теплопродукции при 0° у чижа, юрка и чечевицы и значительные ее траты при понижении температуры уменьшают резерв приспособительных возможностей для поддержания энергетического баланса при низких температурах. Об этом же свидетельствует более высокое значение коэффициентов корреляции (r) наших данных относительно полученных по ним линий регрессии чижа и юрка, которое указывает на более компактное, чем у чечетки и щегла, расположение данных около полученных линий регрессии. Это свидетельствовало о меньших резервах приспособительных возможностей у первых двух видов, чем у вторых, которые находились порой на более высоком или более низком уровнях, чем это нужно было при данной температуре их организму.

Влияние продолжительности дня на особенности поддержания энергетического баланса птиц

Продолжительность светового дня — второй по значению фактор, который оказывает влияние на энергетический баланс

птиц. Изучаемая группа птиц питается исключительно в дневные часы, а в зимний период в районах наших исследований длина дня 22 декабря достигает 6 *ч* 28 *мин*. Короткий день ведет к сокращению времени питания воробьиных и изменяет условия поддержания энергетического баланса (Kendeigh, 1944, 1949; Cox, 1961; Zimmerman, 1965; Evans, 1969; Дольник, 1965, 1967). Нашими наблюдениями установлено, что в природе снегири и чечетки питаются и в сумерки. Но сумерки зимой продолжаются 20—30 *мин* и не могут значительно расширить кормовой день.

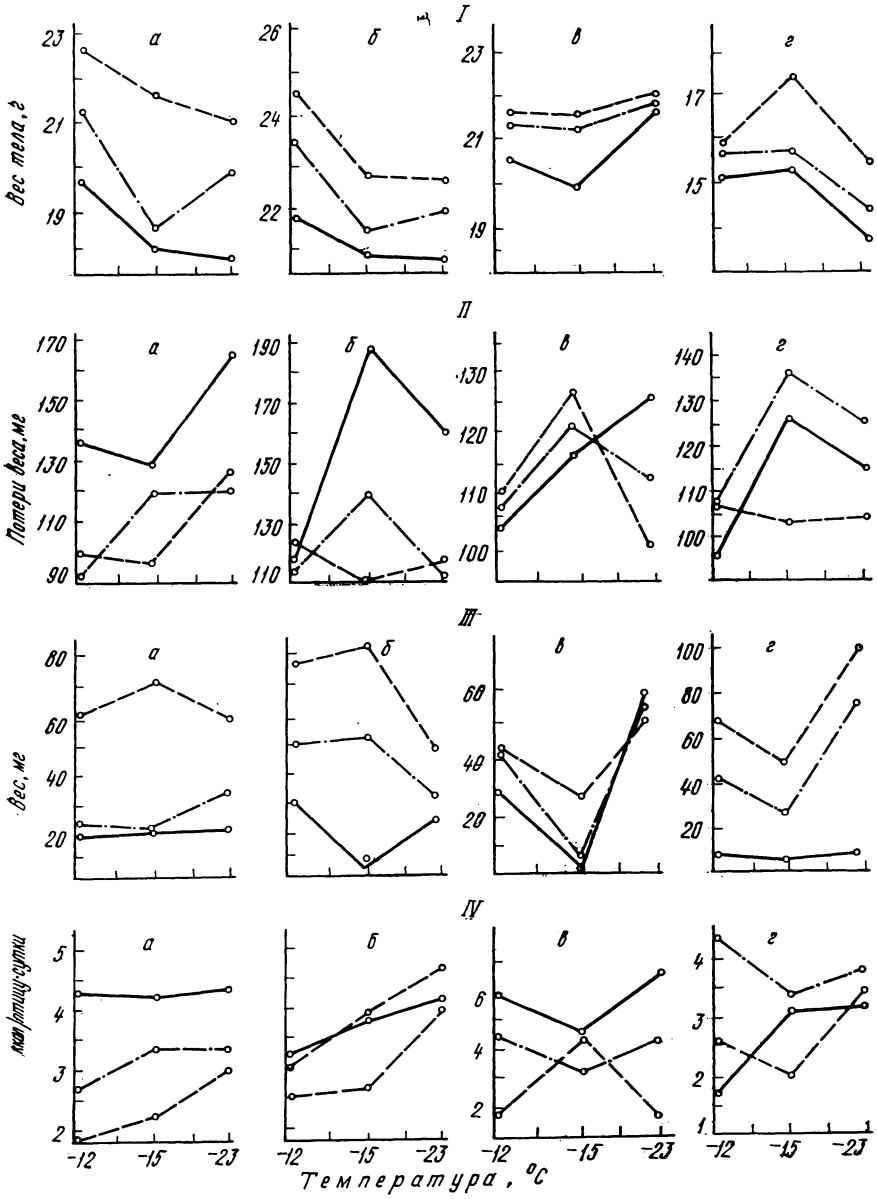
Для выяснения особенностей поддержания энергетического баланса при различной продолжительности дня мы предприняли измерение ряда показателей при трех фотопериодах: 4 *ч* света +20 *ч* темноты, 9 *ч* света +15 *ч* темноты (естественный), 15 *ч* света +9 *ч* темноты. В феврале было выполнено четыре серии опытов: две при температуре —12°, одна при —15° и одна при —23°.

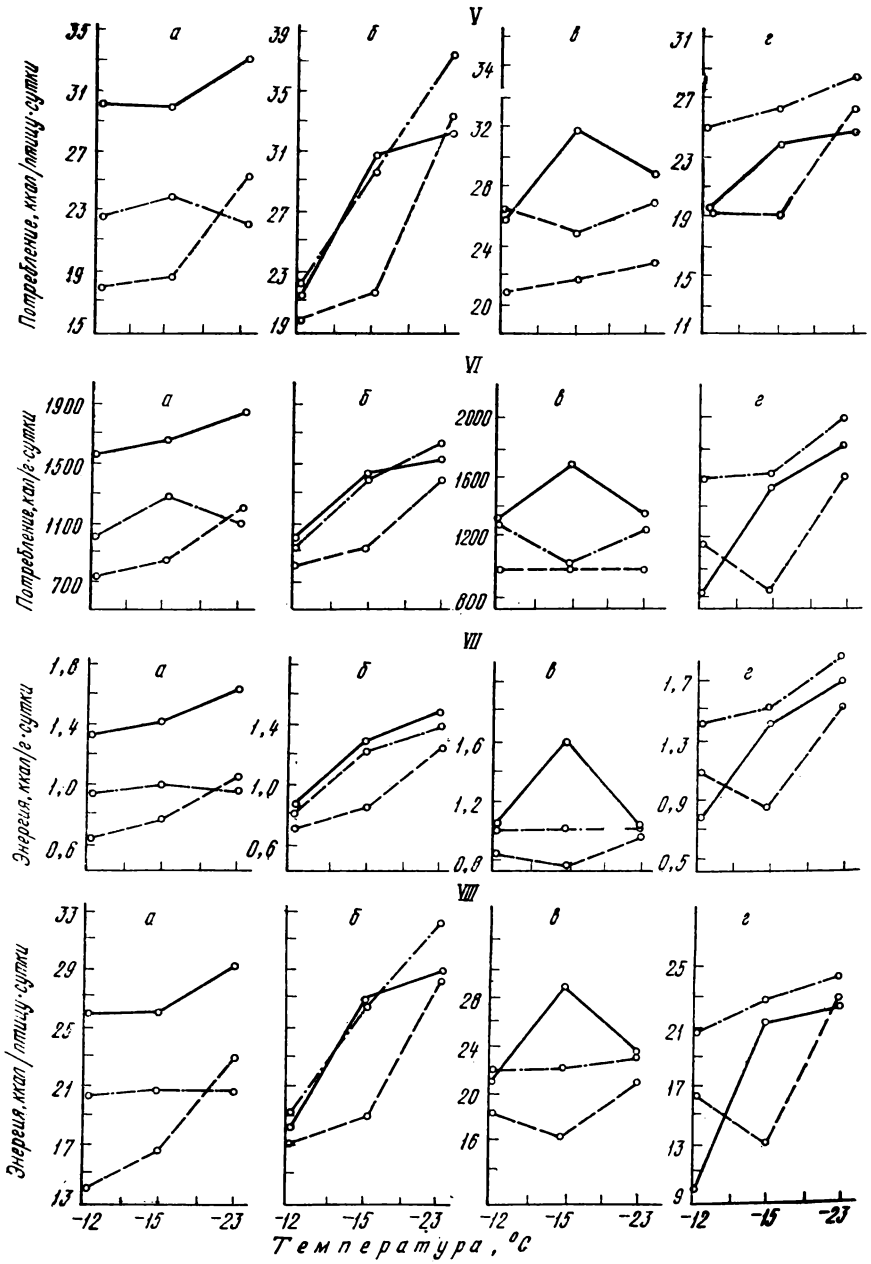
Средний суточный вес тела

Ранее проведенные исследования (Cox, 1961) показали, что вес птиц, содержавшихся в уличных вольерах, в условиях естественных температур при создаваемой 12-и 15-часовой продолжительности дня, не отличался от веса недавно пойманных птиц. Половых различий у зерноядных в экспериментальных условиях не обнаружено. У американской овсянки показано возрастание связи веса с температурой при приближении к крайним температурным границам существования вида (Zimmerman, 1965). Поэтому первым изученным показателем в этом разделе был средний суточный вес тела, так как вес тела воробьиных птиц значительно изменяется при низких температурах (Постников, 1975).

При коротком дне (4 *ч*) изученные виды при всех температурах имели больший вес тела, чем при естественном дне (9 *ч*) и экспериментальном (15 *ч*). В самый короткий день (4 *ч*) при —12° зяблики имели вес тела на 1,3 *г* больше, чем в естественный день (рис. 3, *I*). Эти различия достигали своего максимума (3 *г*) при температуре —15°. При температуре вес тела при обеих продолжительностях дня снижался. С падением температуры до —23° при 4-часовом дне вес тела зяблика уменьшился до 21,24 *г*. По-иному изменялся он в естественный день: при понижении температуры до —23° увеличивался с 18,66 *г* (при —15°) до 20,1 *г*. В наиболее длинный день (15 *ч*) наблюдался самый низкий вес тела и гибель некоторых особей. При температуре —12° вес составлял 19,62 *г*, при —15° —18,2 *г* и при —23° —18,06 *г*.

Сходные с зябликом изменения веса тела наблюдались у юрка (см. рис. 3, *I*). При температуре —15°у него были меньшие различия между 4-часовым днем и естественным. Подобное


I
II
III
IV
а
б
в
г
Вес тела, г
Потери веса, мг
Вес, мг
Температура, °С
-12
-15
-23


V
VI
VII
VIII
а
б
в
г
Потребление, ккал/птицу·сутки
Потребление, кал/г·сутки
Энергия, ккал/г·сутки
Энергия, ккал/птицу·сутки
-12
-15
-23
Температура, °С

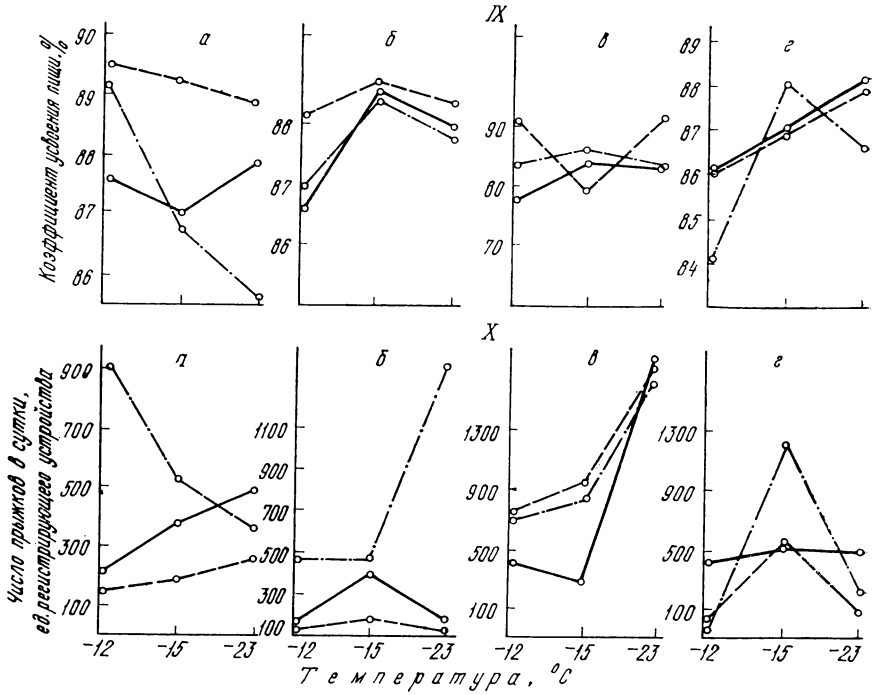


Рис. 3. Средний суточный вес тела (*I*), потери веса тела в покое ночью (*II*), вечернее наполнение пищеварительного тракта (*III*), выделенная энергия (*IV*), потребление пищи (*V* и *VI*), усвоенная энергия (*VII* и *VIII*), коэффициент усвоения пищи (*IX*) и двигательная активность (*X*) *Fringilla coelebs* (*а*), *Fringilla montifringilla* (*б*), *Passer montanus* (*б*), *Acanthis flammea* (*г*).

сближение уровней веса тела мы наблюдали у юрка —23° в 15-часовой и естественный дни. Амплитуда изменений при продолжительности дня 15 *ч* была выше у зяблика (см. рис. 3, *I*).

У полевого воробья вес тела при 4-часовом и естественном днях при понижении температуры возрастал. При 15-часовом дне при —12° он был 20,4 *г*, что на 0,8 *г* ниже, чем при той же температуре в естественный 9-часовой день и на 1,4 *г* меньше, чем при температуре —15° (он был наименьшим —19,73 *г*), при дальнейшем понижении температуры увеличивался до 21,6 *г*.

Несколько другой характер изменений веса тела был у чечетки (см. рис. 3). При 4-часовом дне вес при —15° был наибольшим, при —12° несколько выше, чем при —23°. При 9-и 15-часовых днях вес тела при —12 и —15° был одинаков, а с дальнейшим понижением температуры до —23° уменьшался и в первую продолжительность дня был выше, чем во вторую.

Энергетические резервы, судя по разнице между минимальным и максимальным весом, были наибольшими у всех видов в день с наименьшей продолжительностью (4 *ч*), меньше при 9- и, самыми низкими при 15-часовом днях. У зяблика во время искусственных фотопериодов энергетические резервы при понижении температуры снижались, в естественный день только до —15° и при дальнейшем понижении увеличивались, что соответствовало суточным изменениям веса тела. У юрка энергетические резервы при понижении температуры снижались. Полевые воробьи во время самого короткого дня (4 *ч*), по сравнению с естественным днем, увеличили резервы всего на 0,4 *г*, хотя при понижении температуры они возрастали. Подобная картина была нами отмечена при изучении суточных изменений веса тела, когда при небольшом увеличении резервов все кривые суточных изменений были близки (Постников, 1975). У чечетки энергетические резервы при —12 и —15° во время 9- и 15-часового дней не изменялись, а 4-часового при —15° увеличивались. Видимо, короткий день при —15° вызывает большее потребление пищи и аккумуляцию энергии для возможных неожиданных понижений температуры. С дальнейшим понижением температуры чечетки при всех продолжительностях дня снижали резервы, что было нами уже отмечено.

Таким образом, энергетические резервы, судя по весу, были наибольшими при коротком дне в 4 *ч*, несколько ниже при 9- и самыми низкими при 15-часовом днях. Характер изменений веса тела при снижении температуры зависел от видовых особенностей поддержания энергетического баланса.

Потери веса тела в покое ночью

У зябликов при понижении температуры потери веса тела в покое увеличивались и во время 15-часового дня были наибольшими. При 15-часовом дне при —12 и —15° они были близки, при —23° на 45 *мг/ч*, или 42 *кал/ч*, выше, что свидетельствовало о более высоких энергетических затратах при этой температуре. У зябликов во время 9- и 4-часового дня они были при —12 и —23° близки и меньше, чем во время 15-часового дня: в первом случае на 40 *мг/ч*, или 37 *кал/ч*, во втором — на 45 *мг/ч*, или 42 *кал/ч*. Более низкие затраты при —12 и —23° при 4- и 9-часовом днях, чем при 15-часовом дне, позволили сэкономить в первом случае 800, во втором — 675 *мг* за ночь, которые обеспечивали их энергией при первой температуре на 8, при второй — на 5 *ч*.

У юрков (см. рис. 3, *II*) потери веса тела в покое в общих чертах были такие, как у зяблика. Особенность заключалась в том, что почти одинаковыми они были на всех фотопериодах при —12° и разными при —15°. Самые высокие потери веса тела у юрка наблюдались при —15° при 15-часовом дне, низкие —

при 4-часовом. При этой температуре они в естественный 9-часовой день были на 30 *мг/ч*, в 15-часовой на 80 *мг/ч*, или 74 *кал/ч*, больше, чем при 4-часовом дне. При —23° потери веса тела при 9- и 4-часовом днях были близки и на 45 *мг/ч* (или на 42 *кал/ч*) ниже, чем при 15-часовом дне. Более низкие затраты во время 4- и 9-часовом днях, чем при 15-часовом, позволяли сэкономить на ночь при —15° в первом случае 1600 *мг*, во втором — 750 *мг*, при —23° соответственно 900 и 675 *мг*. Эта экономия обеспечивала юрков энергией при —15° и 4-часовом дне на 15 *ч*, при 9-часовом дне на 5 *ч* и при —23° на 8 и 6 *ч*.

У полевого воробья (см. рис. 3, *II*) потери веса тела в покое при —12° отличались от рассмотренных ранее видов: бо́льшими они были при 4- и меньшими при 15-часовом днях. Но при —23° наблюдалось противоположное: самые высокие потери наблюдались во время 15-часового дня, во время 9-часового — на 30 *мг/ч* и 4-часового на 50 *мг/ч* меньше. Можно предполагать, что только более низкие температуры, какой в данном случае была —23°, ведут к перестройке затрат в покое — к большей потере веса при длинном дне, так как до этой температуры они были близки.

У чечетки потери веса тела изменялись несколько по-иному, чем у других видов. Они были одинаковыми при —12° и 4- и 9-часовом днях, при 15-часовом — ниже. При понижении температуры до —15° при 9- и 15-часовом днях потери веса тела увеличивались, при 4-часовом при всех температурах были почти неизменны. Максимальные потери отмечены в естественный 9-часовой день, при 15-часовом были меньше на 10 *мг/ч* (9,4 *кал/ч*) и при 4-часовом — на 35 *мг/ч* (32,5 *кал/ч*). Это позволило при —15° и 4-часовом дне за ночь, по сравнению с 9-часовым днем, сэкономить 700 *мг*, а по сравнению с 15-часовым — 150 *мг*, что обеспечивало бы энергией в первом случае на 7 *ч*, во втором — на 1,5 *ч*. При понижении температуры до —23° потери веса тела в покое при 9- и 15-часовой продолжительности дня уменьшались. При 4-часовом дне они были меньше, чем при 15-часовом, на 15 *мг/ч*, при 9-часовом — на 30 *мг/ч*, что позволило бы пережить в первом случае 2 *ч*, во втором — 4 *ч*.

Расход энергетических резервов, судя по потерям веса тела в покое, был у зяблика и юрка наибольшим при 15-часовом дне, у чечетки — при 9-часовом. Экономия от снижения потерь веса тела в покое при 4-часовом дне была различной у видов и давала возможности для дополнительного существования от 1,5 до 15 *ч*.

Вечернее наполнение пищеварительного тракта

Известно, что оседлые и зимующие в умеренных широтах виды имеют значительно большую вместимость пищеварительного тракта, чем перелетные, зимующие в южных широтах.

Ограниченный объем пищеварительного тракта мелких воробьиных компенсируется большой пропускной способностью; он опорожняется через 2—5 *ч* (Kendeigh, 1949; Wallgren, 1954; Dawson, Tordoff, 1964; Дольник, 1975). Поэтому в зимний период с ограниченным кормовым днем вместимость пищеварительного тракта может быть одним из факторов, влияющих на возможность поддержания энергетического баланса на зимовке (Дольник, 1967).

Мы наблюдали, что у каждого вида вечернее наполнение пищеварительного тракта имело свои особенности, но общим у всех видов было то, что при дне в 15 *ч* оно было самым низким, несколько выше при естественном 9-часовом дне и самым высоким при короткой продолжительности дня (4 *ч*; см. рис. 3, *III*). Вечернее наполнение пищеварительного тракта у зяблика, полевого воробья и чечетки увеличивалось с понижением температуры, при снижении температуры до —15° у полевого воробья и чечетки наблюдалось уменьшение. При 15- и 9-часовом днях наполнение пищеварительного тракта у зябликов было близко между собой, но меньше, чем при 4-часовом. При 4-часовом дне энергетический выигрыш от большего наполнения пищеварительного тракта в 50 *мг* составлял 375 *кал*, что хватило бы для теплопродукции на 1 *ч* в покое. У юрка вечернее наполнение пищеварительного тракта при —15° и 4-часовом дне было на 95 *мг*, или на 682 *кал*, больше, чем при 9-часовом, на 50 *мг*, или на 375 *кал*, больше, чем при 15-часовом дне. Это могло обеспечить энергией в первом случае на 1,5—2 *ч*, во втором — на 1 *ч*. У полевого воробья вечернее наполнение пищеварительного тракта во всех случаях было почти одинаковым и увеличивалось с понижением температуры на 20—30 *мг*, или на 150—225 *кал*. У чечетки при 15-часовом дне пищеварительный тракт вечером был пуст, при 9-часовом дне его наполнение составляло от 30 до 70 *мг*, или 225—515 *кал*, при 4-часовом дне — от 50 до 100 *мг*, или 375—750 *кал*. Это могло обеспечить теплопродукцию чечеток в первом случае на 1 *ч*, во втором — на 1—2 *ч*.

Таким образом, вечернее наполнение пищеварительного тракта, максимальное при 4-часовом дне, давало энергетические возможности для поддержания теплопродукции на 1—2 *ч*.

Потребление и усвоение пищи

Продолжительность дня существенно влияет на количество потребляемой пищи, которое у тропических вьюрков было большим при длинном дне (Cox, 1961). Так, энергия существования при 14,2° была 10,245 *ккал/сутки* при 12-часовом дне и сократилась до 9,257 *ккал/сутки* при 10-часовом дне. Не было установлено существенного увеличения скорости поступления энергии с падением температуры при различной продолжительности дня,

но потребление пищи за 1 *ч* было значительно выше при коротком дне. У птиц с большим весом наблюдался больший метаболизм на птицу, но не на 1 *г* веса тела (Cox, 1961).

В наших опытах потребление пищи у зяблика (в сутки на птицу и на 1 *г* веса тела) было самым высоким во время 15-часового дня. Поступление энергии с пищей на птицу при 15-часовом дне было одинаковым при —12 и —15° и значительно возрастало при —23° (см. рис. 3, *V*, *VI*). При 15-часовой продолжительности дня с понижением температуры наблюдалось равномерное увеличение потребления пищи на 1 *г* веса тела (см. рис. 3, *VI*). Сходная картина наблюдалась у зябликов при 4-часовом дне, но уровень потребления пищи был значительно ниже. Так, при —12° и 15-часовом дне оно составляло 30,3 *ккал*, тогда как при 4-часовом дне и этой же температуре — всего 16,05 *ккал*, т. е. на 14,25 *ккал* меньше (см. рис. 3). Промежуточным было потребление пищи при естественном 9-часовом дне. Оно незначительно увеличивалось при понижении температуры до —15° и при —23° было таким же, как при —12°. Очень близкая картина наблюдалась при расчете на 1 *г* веса тела: потребление пищи при 4- и 9-часовой продолжительностях дня и температуре —23° было тем же, при 9-часовом дне с понижением температуры от —15 до —23° потребление пищи у зябликов снижалось, при наиболее коротком дне (4 *ч*) — увеличивалось. Следовательно, более низкий вес тела при 15-часовом дне (см. рис. 3), чем при других продолжительностях дня, птицы компенсировали более высоким потреблением пищи в расчете на 1 *г* и на птицу.

У юрка (см. рис. 3) при всех продолжительностях дня потребление пищи на птицу и на 1 *г* веса тела при понижении температуры увеличивалось. Наиболее высокое потребление пищи наблюдалось при естественном 9-часовом дне, и зависимость от температуры была почти линейна. При температурах —12 и —15° потребление пищи было очень близким во время 15- и 9-часового дней. При понижении температуры до —23° и 15-часовом дне оно было ниже на птицу и на 1 *г* веса тела, чем при естественном 9-часовом дне. Потребление пищи при 4-часовом дне было меньшим, но при —23° и коротком дне юрки могли потребить почти столько же пищи, сколько и при 15-часовом дне.

У полевого воробья наблюдались несколько другие изменения потребления пищи при понижении температуры (см. рис. 3). При 15- и 9-часовом днях при температуре —12° они были почти одинаковыми в расчете на птицу и на 1 *г* веса тела в сутки. При температуре —15° и 15-часовом дне у полевых воробьев значительно увеличивалось потребление пищи, при 9-часовом — снижалось, и различия достигали 8 *ккал/птицу·сутки* (700 *кал/г·сутки*). При температуре —23° и 15-часовом дне оно было тоже несколько больше, чем при 9-часовом дне. Все это свидетельст-

вовало о более высоких энергетических затратах во время 15-часового дня, что подтверждают наши расчетные данные. Самое низкое потребление пищи у полевого воробья отмечено в наиболее короткие дни 4-часовые. Так, при —23° потребление энергии с пищей при 4-часовом дне было всего 23,5 *ккал* на птицу, тогда как при естественном 9-часовом дне — 28 *ккал*, а при наиболее продолжительном дне в 15 *ч* — 30 *ккал*.

Своеобразно изменялось потребление пищи у чечетки. Наиболее высоким оно было при естественном 9-часовом дне и увеличивалось при понижении температуры. Несколько ниже уровень потребления пищи был при 15-часовом дне, но и в этом случае он возрастал с понижением температуры. Самое низкое потребление наблюдалось при 4-часовом фотопериоде, при —12 и —15° оно было в расчете на птицу одинаковым, а на 1 *г* веса тела при —15° ниже.

Таким образом, потребление за сутки пищи было у зяблика больше при длинном фотопериоде, меньше — при коротком; у юрка и полевого воробья — больше при 9- и 15-часовом, у чечетки — только при 9-часовом дне. Различия в поступлении количества энергии у зяблика составляли более 30%, у юрка — 30%, у полевого воробья — более 40%, у чечетки — 25%.

Энергия, выделенная с экскрементами, в общих чертах повторяла изменения в потреблении пищи, что хорошо прослеживается у юрка (см. рис. 3). Однако это наблюдалось не во всех случаях. Так, у зяблика при —23° и 15- и еще больше при 4-часовом фотопериодах экскреторная энергия была несколько ниже, чем можно было бы ожидать (см. рис. 3, *IV*). Это свидетельствовало о лучшем усвоении энергии из пищи при —23°, чем при других температурах, что подтверждают и данные по калорийности экскрементов (Постников, 1976). У полевого воробья при —12° количество выделенной с экскрементами энергии было при 15-часовом фотопериоде больше, чем при 9-часовом, хотя потребление пищи — одинаковым. При —15° и 4-часовом фотопериоде она была несколько выше, чем при 9-часовом, хотя потребление энергии на птицу было больше при 9-часовом, а при расчете на 1 *г* веса тела — одинаковым. Все это зависело от особенностей усвоения пищи. Действительно, большее выделение энергии с экскрементами при —15° и 4-часовом фотопериоде было результатом низкого усвоения пищи (см. рис. 3). У чечетки только при —12° и 9-часовом фотопериоде выделенная с экскрементами энергия не соответствует особенностям потребления пищи: она значительно больше ожидаемой, что свидетельствует о меньшем усвоении пищи (см. рис. 3, *IV*).

Усвоенная из пищи энергия изменялась почти сходно с изменениями поступления пищи (см. рис. 3). Те отклонения, которые наблюдались, объяснялись различной степенью усвоения пищи и, следовательно, количеством выделенной с экскрементами энергии (см. рис. 3).

Коэффициент усвоения пищи, вычисленный нами, у зяблика и юрка был наибольшим при самом коротком дне, что свидетельствовало о максимальном использовании энергии пищи при этом фотопериоде. У полевого воробья и чечетки коэффициент усвоения пищи был близок (см. рис. 3, *IX*).

Двигательная активность

Энергетические затраты мелких воробьиных птиц на двигательную активность в среднем составляют 3,5 *ккал/сутки*; они максимальны во время миграции — 10 *ккал/сутки* — и минимальны зимой — 1,5 *ккал/сутки* (Дольник, 1967).

Двигательная активность зябликов при температуре —12° была самой высокой при естественном 9-часовом фотопериоде и составляла 930 прыжков на жердочку, при 15-часовом —220 и при 4-часовом — 160. При понижении температуры и 9-часовом фотопериоде она снижалась, при 4- и 15-часовом — возрастала. Можно предположить, что при естественном 9-часовом дне у зябликов снижались энергетические затраты при понижении температуры, что способствовало уменьшению активности; это отмечено и у ряда воробьиных, исследованных нами. При 4- и 15-*ч* освещения уровень активности был ниже, чем при естественном дне, при 15-часовом фотопериоде выше, чем при 4-часовом. Двигательные активности при температуре —23° и 4- и 15-часовом днях были близки к таковой при 9-часовом дне (см. рис. 3, *X*).

У юрков двигательная активность была наибольшей при естественном 9-часовом дне, низкая — при 15-часовом и еще меньше — при 4-часовом. Двигательная активность при температурах —12 и —15° и естественном 9-часовом дне была одинакова, увеличивалась при понижении температуры до —23°. Большая двигательная активность при понижении температуры в феврале, по сравнению с январем, возможно, результат более длинного дня. Кроме этого, вероятно, начинается передмиграционное состояние, во время которого, как известно, увеличивается двигательная активность. Двигательная активность с понижением температуры при экспериментальных продолжительностях дня в 4 и 15 *ч* была почти на одном уровне: при 4-часовом дне она была ниже и при —15° составляла 150 прыжков, при 15-часовом — 350, т. е. в два раза больше. При коротком 4-часовом дне юрки, видимо, сохраняли энергетические ресурсы, снижая двигательную активность.

У полевого воробья двигательная активность была несколько выше, чем у зяблика и юрка. При естественном 9- и 4-часовом днях она была одинакова. Активность при —12 и —15° и 15-часовом дне была значительно ниже. При температуре —23° и всех продолжительностях дня у полевых воробьев она была на одном уровне (2319—2366 прыжков). Увеличение двигательной

активности при понижении температуры, возможно, объяснялось поддержанием температуры тела за счет двигательной активности.

У чечеток двигательная активность изменялась иначе, чем у зяблика, юрка и полевого воробья. При 9- и 4-часовой продолжительностях дня и температуре —12 и 23° она была близка. У чечеток при исследованных продолжительностях дня и данных температурах, видимо, наблюдалось достаточное потребление пищи, которое не требовало изменения активности для поддержания энергетического баланса. Активность при —15° и 4-часовом дне была ниже (500 прыжков), что наблюдалось у чечеток и в январе. Сравнивая общую картину изменений двигательной активности в январе при температурах от —1 до —32°, мы наблюдали, что в общих чертах она напоминала изменения при естественной продолжительности дня в феврале. Это отражало особенности чечеток по обеспечению благоприятного энергетического баланса при изменении низких температур. Двигательная активность чечеток незначительно увеличивалась при понижении температуры до —17°, а при дальнейшем снижении температуры уменьшалась.

Итак, продолжительность дня изменяла особенности поддержания энергетического баланса. У каждого вида наблюдались свои особенности, но общим было то, что с уменьшением продолжительности дня вес тела увеличивался, что было связано с увеличением энергетических резервов. Это достигалось при коротком дне более экономным расходованием потерь веса тела в покое, большим наполнением пищеварительного тракта вечером, более низкой двигательной активностью, хотя потребление энергии с пищей было близко или ниже, чем в более продолжительные дни.

Выводы

1. Поступление энергии с пищей у видов, зимующих южнее района исследования, было всегда больше, чем у зимующих севернее. У зимующих в высоких широтах увеличение поступления энергии при понижении температуры шло почти равномерно, незначительно возрастая ниже —20°, у зимующих южнее оно увеличивалось значительно ниже этой температуры, а у чечевиц было при всех температурах почти одинаковым. Усвоение энергии, рассчитанное на 1 *г* веса тела, у видов, зимующих южнее, увеличивалось меньше, чем у зимующих севернее, что связано с различиями в изменениях веса.

2. Можно выделить четыре вида изменения энергетических расходов, измеренных по потерям веса тела в покое. Характер уменьшения или увеличения их при понижении температуры зависел от способностей к поддержанию энергетического баланса. У чечевицы, домового и полевого воробья и большой синицы

потери веса тела в покое снижались. У обыкновенной чечетки, белокрылого клеста, зеленушки, обыкновенной овсянки и щура они увеличивались, свидетельствуя о благоприятном энергетическом балансе. У юрка, зяблика, клеста-еловика, снегиря увеличивались в определенных температурных пределах и при очень низких температурах. У чижа, коноплянки и щегла увеличивались до —30° и затем снижались, свидетельствуя о благоприятном поддержании энергетического баланса только до —30°.

Калорический эквивалент изменений веса тела у шести видов увеличивался при понижении температуры.

3. Энергетические расходы, измеренные по потреблению кислорода, при —1° у чечетки, щегла и снегиря относительно своего веса были высокими, но при понижении температуры они увеличивались незначительно. У чижа, юрка и чечевицы при —1° они были ниже, чем у предыдущих видов, но при понижении температуры повышались больше. При самых низких температурах энергетические расходы птиц обеих групп приспособленности были близки.

4. Энергетические расходы, определенные по потреблению кислорода и потерям веса тела в покое ночью, при понижении температуры изменялись различно, возрастали нелинейно. Вычисленные по нашим данным линии регрессии экстраполировались, согласно правилу Ньютона, у чижа, юрка и чечевицы в область температуры тела, а у более приспособленных к низким температурам чечетки, щегла и снегиря в область более высоких температур.

Дыхательный коэффициент составлял 0,66—0,83 и увеличивался при понижении температуры. У птиц меньших размеров его увеличение было несколько больше.

5. Продолжительность дня влияла на особенности поддержания энергетического баланса: с ее уменьшением у всех видов вес тела увеличивался, т. е. увеличивалось накопление энергетических резервов. При коротком дне они расходовались более экономно (уменьшались потери веса тела в покое); этому способствовало большее наполнение пищеварительного тракта вечером, уменьшение двигательной активности, хотя потребление энергии с пищей было близко или ниже, чем при большей продолжительности дня.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях.— Орнитология, вып. 4. М.: Изд-во МГУ, 1962, с. 394—407.

Давыдов А. Ф. Сезонные изменения энергетического обмена и терморегуляции в покое у чайки обыкновенной.— Экология, 1971, № 5, с. 59—63.

Давыдов А. Ф. Сезонные изменения энергетического обмена и терморегуляции у оседлых и мигрирующих воробьиных птиц.— Экология, 1973, № 1, с. 42—49.

Даргольц В. Г. Анализ констант, применяемых в непрямой калориметрии птиц и млекопитающих.— Экология, 1973, № 4, с. 68—74.

Дольник В. Р. Биоэнергетическая адаптация воробьиных птиц к зимовкам в высоких широтах.— В кн.: Физиология птиц. Таллин, 1965.

Дольник В. Р. Годовые циклы биоэнергетических приспособлений к условиям существования у 16 видов *Passeriformes*.— В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л., 1967, с. 115—163.

Дольник В. Р. Энергетический метаболизм ворона.— Экология, 1974, № 2, с. 56—62.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Калорический эквивалент изменения веса тела у зяблика (*Fringilla coelebs* L.) —В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: Наука, 1971, с. 226—235.

Кабак Я. М., Тереза С. И. Роль температуры и света в регуляции сезонных изменений половой системы (опыт на воробьях). — Труды по динамике развития, т. 11. М.: Медгиз, 1939.

Калабухов Н. И. Приспособление основного обмена и теплообразования у млекопитающих и птиц к температуре среды.— Успехи совр. биологии, 1935, т. 4, № 6.

Калабухов Н. И. Адаптивное значение чувствительности организма к внешним факторам.— Ж. общ. биологии, 1940, т. 1, № 2.

Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации.— Ж. общ. биологии, 1946, т. 7, № 6, с. 417—433.

Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии, ч. I. М.; Л., 1940. 400 с.

Ларионов В. Ф. О влиянии питания на окраску у *Pyrrhula pyrrhula* L.— Труды Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка, 1928, т. 4, с. 121—126.

Ларионов В. Ф. Температурный фактор постэмбрионального развития птиц.— Труды Ин-та экспериментального морфогенеза, 1940, т. 7, с. 291—305.

Мак-Дональд П., Эдвардс Р., Гринхалдж Дж. Питание животных. М.: Колос, 1970. 503 с.

Постников С. Н. Влияние зимних температур на суточные изменения веса тела у некоторых зимующих воробьиных.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, с. 333—334.

Постников С. Н. Вес тела и способности к поддержанию энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах.— В кн.: Биологические проблемы Севера, т. 1. Якутск, 1974, с. 188—192.

Постников С. Н. Суточные изменения веса тела некоторых воробьиных птиц при низких температурах.— Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 3, с. 402—406.

Постников С. Н. Усвоение пищи у зерноядных воробьиных птиц.— Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 3, с. 463—466.

Светозаров Е., Штрайх Г. Свет и половая периодичность у животных.— Успехи совр. биологии, 1940, т. 12, вып. 1, с. 25—51.

Светозаров Е., Штрайх Г. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных.— Успехи совр. биологии, 1941, т. 14, вып. 1, с. 1—29.

Сегаль А. Н. Двигательная активность и газообмен большой синицы при изменениях светового режима.— Докл. АН СССР, 1956, т. 109, № 5.

Сегаль А. Н. О суточной периодике газообмена у птиц.— Орнитология, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1962.

Скворцова А. А. Хренов И. И. Техника исследования кровообращения, газоэнергетического обмена и легочного дыхания у сельскохозяйственных животных. Л., 1958. 67 с.

Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 325 с.

Шилов И. А. Практикум по экологии наземных позвоночных животных. М.: Высшая школа, 1961. 127 с.

Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во МГУ, 1968. 252 с.

Baldwin S. P., Kendeigh S. C. Physiology of the temperature of birds.— Publ. Cleveland Mus. Natur. Hist., 1932, vol. 3.

Baldwin S. P., Kendeigh S. C. Variations in the weight of birds.— Auk, 1938, vol. 55, p. 416—467.

Barnett L. B. Seasonal changes in temperature acclimatization of the house sparrow, *Passer domesticus.*— Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 33, p. 559—578.

Blem C. R. Geographic variation in the bioenergetics of the House Sparrow.— Ornithological Monogr., 1973, vol. 14, p. 96—121.

Blem C. R. Geographic variation of thermal conductance in the House Sparrow *Passer domesticus.*— Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 47A, p. 101—108.

Brooks W. S. Comparative adaptations of the Alaskan redpols to the Arctic environment.— Wilson Bull., 1968, vol. 80, p. 253—280.

Bruce B. L. Seasonal changes in temperature acclimatization of the House Sparrow, *Passer domesticus.*— Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 33. p. 559—578.

Cox G. W. The relation of energy reguirements of tropical finches to distribution and migration.— Ecology, 1961, vol. 42, N 2, p. 253—266.

Davis E. A. Seasonal changes in the energy balance of the English Sparrow.— Auk, 1955, vol. 72, p. 385—411.

Dawson W. R., Tordoff H. B. Relation of oxygen consumption to temperature in the Evening Grosbeak.— Condor, 1959, vol. 61, p. 388—396.

Dawson W. R., Tordoff H. B. Relation of oxygen consumption to temperature in the Red and White-Winged Grossbills.— Auk, 1964, vol. 81, p. 26—35.

Evans P. R. Winter fat deposition and overnight survival of yellow buntings (*Emberiza citrinella* L.).— J. Animal Ecol., 1969, vol. 38, N 2, p. 415—423.

Gelineo S. The heat production of goldfinches and canaries in summer and winter.— Quantativ Biol. Metabol. Berlin — Heidelberg — N.Y., 1968 p. 102—105.

Haftorn S. Hypothermia of Tits in the Arctic Winter.— Ornis Scand., 1972, vol. 3, N 2, p. 153—166.

Helms C. W. Tentative field estimates of metabolism in bunting.— Auk, 1963, vol. 80, p. 318—334.

Hissa R., Palakangas R. Thermoregulation in the titmouse (*Parus maior* L.).— Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 33, N 4, p. 941—953.

Kayser C. Consommation oxygène et température centrale au cours de l'hiver austral de deux insectivoires de Madagascar, Ce tetes ecaudatus et Setifer setosus.— Compt. Rend. Soc. Biol., 1960, vol. 154, N 10, p. 1873—1876.

Kendeigh S. C. The rôle of environment in the life of birds.— Ecol. Monogr., 1934, vol. 4, p. 299—417.

Kendeigh S. C. The relation of metabolism to the development of temperature regulation in birds.— J. Exper. Zool., 1939, vol. 82, p. 419—438.

Kendeigh S. C. Effect of air temperature on the rate of energy metabolism in the English sparrow.— J. Exper. Zool., 1944, vol. 96, p. 1—16.

Kendeigh S. C. Effect of temperature and season on the energy resources of the English sparrow.— Auk, 1949, vol. 66, p. 113—127.

Kendeigh S. C. Tolerance of cold and Bergmanns Rule.— Auk, 1969, vol. 86, p. 13—25.

Kendeigh S. C., Blem C. R. Metabolic adaptation to local climate in birds.— Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 48A, p. 175—187.

Kendeigh S. C., Kontogiannis J. E., Mazae A., Roth R. R. Enviromental regulation of food intake by birds.— Comp. Biochem. Physiol., 1969, vol. 31, p. 941—957.

Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Bioenergetics.— In: Population dynamic, energetics, empact in ecosysteme and pest control of Granivorous birds.— Synthesis IBR, vol. 4. Ch. Kendeigh, J. Pinovski (Eds). Edinburgh, 1975.

King J. R. The bioenergetics of vernal premigratory fat deposition in the White — crowned Sparrow.— Condor, 1961, vol. 63, p. 128—142.
King J. R. Oxygen consumption and body temperature in relation to ambient temperature in the White — crowned Sparrow.— Comp. Biochem. Physiol., 1964, vol. 12, N 1, p. 13—24.
King J. R., Farner D. S. Energy metabolism, thermoregulation and body temperature.— In: Biology and comparative physiology of birds. N.Y., 1961, p. 215—288.
King J. R., Farner D. S. The adaptive role of winter fattening in the White — crowned Sparrow with comments on its regulation.— Amer. Natur. 1966, vol. 100, N 914, p. 403—418.
Lasiewski R. C., Hubbard H., Moberly W. R. Energetic relationship of a very small passerine birds.— Condor. 1964. vol. 66. p. 212—220.
Merkel F. W. Untersuchungen über tages- und jahresperiodische Anderingen im Energiehaushalt gekaftiger Zugvögel.— Z. Vergl. Physiol., 1958, Bd 41, S. 154—178.
Newton I. The breeding biology of the Graffinch.— Bird study, 1964, vol. 11, p. 47—68.
Newton I. The temperatures, weights and body composition of molting bullfinches.— Condor, 1968, vol. 70, p. 323—332.
Newton I., Evans P. R. Weights of birds in winter.— Bird Study, 1966, vol. 13, p. 96—98.
Nisbet I. C. T., Drury W. H., Baird J. Weight-loss during migration.— Bird-Band., 1963, N 34, p. 107—159.
Pearson O. P. Metabolism and heat loss during flight in pigeons.— Condor, 1964, vol. 66, p. 182—185.
Pohl H. Some factors influencing the metabolic response to cold in birds.— Federat. Proc. Fenerat. Amer. Soc. Exper. Biol. Med., 1969, vol. 28, p. 1059—1064.
Pohl H. Circannuale Periodik beim Bergfinken.— Naturwissenschaften, 1971, Bd 58, S. 572—573.
Pohl H., West G. C. Daily and seasonal variation in metabolic response to cold during rest and forced exercise in the Common Redpoll.— Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 45A, p. 851—867.
Rautenberg W. Vergleichende Untersuchungen über den Energiehaushalt des Bergfinken (*Fringilla montifringilla* L.) und das Haussperlings (*Passer domesticus* L.) — J. Ornithol., 1957, Bd 98, S. 36—64.
Schildmacher H. Stoffwechelphysiologische Untersuchungen und mannlichen Gartenrotschwanzen, Phoenicurus ph. phoenicurus (L.).— Biol. Zbl., 1952, N 71, S. 238—251.
Scholander P. F., Hock R., Walters V., Johnson, Irving L. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds.— Biol. Bull., 1950, vol. 99, p. 237—258.
Scholander P. F., Walters V., Hock R., Irving L. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds.— Biol. Bull., 1950, vol. 99, p. 225—236.
Scholander R. F., Hock R., Walters W., Irving L. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body metabolic rate.— Biol. Bull., 1950, vol. 99, N 2.
Steen J. Food intake and oxygen consumption in pigeons at low temperatures.— Acta Physiol. Scand., 1957, vol. 39, p. 22—26.
Steen J. Climatic adaptation in some small northern birds.— Ecology, 1958, vol. 39, p. 625—629.
Wallgren H. Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration.— Acta Zool. Fennica, 1954, vol. 84, p. 5—110.
West G. C. Seasonal variation in the energy balance of the tree sparrow in relation to migration.— Ph. D. Thesis, Univ., Illinois Urbana, 1958.
West G. C. Shivering and heat production in wild birds.— Physiol. Zool., 1965, vol. 38, N 2, p. 111—120.
West G. C. The effect of acclimation and acclimatization on the resting

metabolic rate of the common redpoll.— Comp. Biochem. Physiol., 1972, vol. A43, N 2, p. 293—310.

West G. C. Foods eaten by Tree Sparrows in Relation to Availability During Summer in Northern Manitoba.— Arctic, 1973, vol. 26, N 1, p. 7—21.

West G. C., Meng M. S. The effect of diet and captivity on the fatty acid composition of Redpoll (*Acanthis flammea*) depot fats.— Comp. Biochem. Physiol., 1968, vol. 25, p. 535—540.

Yarbrough C. G. The influence of distribution and ecology on the thermoregulation of small birds.— Comp. Biochem. Physiol., 1971, A39, N 2, p. 235—266.

Zimmerman J. L. Bioenergetics of the Dickcissel, *Spiza americana.*— Physiological Zool., 1965, N 38, p. 370—389.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

Т. Н. ХАЛЕВИНА

К ЭНЕРГЕТИКЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ЧЕЧЕТКИ

Чечетка (*Acanthis flammea* L.) — вид, обитающий в северных и умеренных широтах. Способность этого вида выживать при экстремальных условиях привлекает внимание исследователей (Steen, 1958; Irving, 1960; West, 1962; Постников, 1974). Высокая способность к теплопродукции и уменьшение теплоотдачи являются основными физиологическими факторами, позволяющими существовать чечеткам при низких температурных условиях Субарктики (Brooks, 1968; West, 1972; Pohl, 1974; Pohl, West, 1973).

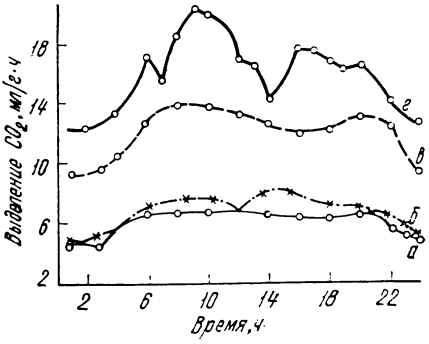
Цель настоящей работы — определение энергетических затрат у обыкновенной чечетки в период размножения и линьки в условиях, близких к естественным.

Материал и методика

Работа проводилась в июне — августе 1978 г. в г. Лабытнанги (67° с. ш.). Птиц отлавливали паутинными сетями во время весенней миграции и кочевок и содержали в уличной вольере. Корм птицам предоставлялся в избытке (подсолнечное семя, незрелые семена березы, зелень).

Энергетические затраты определяли по выделению углекислого газа с помощью оптико-акустического газоанализатора ОА-2209. Преимущество данной методики заключается в том, что она позволяет изучать динамику газообмена животных при постановке длительных экспериментов в условиях переменных температур (Каменский и др., 1969; Добринский, Малафеев, 1974). Проведено 45 суточных опытов, в которых использовано 24 птицы (12 взрослых самцов, 5 взрослых самок и 7 слетков).

Перед опытами птиц взвешивали с точностью до 0,1 *г*, оценивали жирность, состояние линьки, половой активности (по величине клоакального выступа у самцов и наседному пятну у самок). На время опыта одну из птиц в клетке размером



Суточная динамика выделения CO_2. *а* — нелиняющие самцы, *б* — нелиняющие самки, *в* — линяющие самцы, *г* — молодые. *Точки* — среднее из 5—15 значений.

35×20×25 *см* помещали в прозрачную респирационную камеру размером 50×25×75 *см*.

Определения интенсивности газообмена проводили при естественных для данного района температурах и фотопериодах. Данные по каждой группе птиц усреднены.

Результаты исследования

Суточная динамика выделения углекислоты у чечеток имела два пика — утром и вечером (см. рисунок). Это соответствует суточному ритму локомоторной и кормовой активности птиц (Дольник, 1967, 1974, 1975), который сохраняется у дневных птиц Субарктики в условиях круглосуточного освещения (Касаткин, 1963; Данилов, 1966; Постников, 1977; Brooks, 1968). Минимальный уровень газообмена отмечен нами с 21.30 до 3.00 *ч*, когда, по нашим наблюдениям за вольерными птицами, чечетки находились в состоянии покоя. Кривые, отражающие дыхание нелиняющих птиц, более пологие, что, видимо, связано с чередованием кратковременных периодов активности с периодами покоя. Это объясняется тем, что птицы использовали преимущества круглосуточного освещения, позволявшие им увеличивать период кормления и при достаточном количестве корма равномерно накапливать и расходовать энергетические ресурсы. Следует отметить, что температуры воздуха в этот период были сравнительно высокими (см. таблицу). У линяющих самцов и

Интенсивность выделения углекислого газа у чечеток в период размножения

Чечетки	*n*	Вес, *г*	lim	Среднесуточная температура, °С	lim
Нелиняющие					
♀	5	14,0	12,2—14,8	16,2	11,1—23,7
♂	15	13,7	12,8—14,9	18,2	7,3—23,5
Линяющие ♂ . .	13	13,7	12,0—18,0	12,7	8,4—18,8
Молодые	7	13,0	11,8—13,9	13,8	9,7—16,5

молодых птиц двухвершинный характер выделения углекислоты более выражен (см. рисунок). Это связано с повышением обмена во время линьки, укорочением световых суток и снижением температуры воздуха. Все это ведет к повышенному расходу энергии и требует интенсивной кормовой активности для ее восполнения. В августе чечетки начали миграцию, поэтому, вероятно, интенсивность выделения CO_2 усиливалась перелетным беспокойством. Так, В. Р. Дольник (1975) отмечал такой же ритм активности у других кочующих видов. Интенсивность дыхания у нелиняющих самок в период размножения выше, чем у нелиняющих самцов (см. таблицу). В условиях вольеры самки откладывали яйца, но не насиживали их. Высокий уровень газообмена наблюдался у самцов в период послебрачной линьки и у молодых птиц во время постювенильной линьки (см. таблицу).

Так как у мелких птиц пищеварительный тракт освобождается от съедаемой пищи через 1,5—3 *ч* (Блюменталь, Дольник, 1962; Дольник, Гаврилов, 1971), мы рассчитали затраты на обмен в покое, принимая дыхательный коэффициент равным 0,71, что соответствует окислению резервных жиров (Проссер, Браун, 1967). Калорийность CO_2 составляет 6,606 *ккал/л* (Brody, 1945). По определению Вэста (West, 1972), в термонейтральной зоне (20—30°С) обмен в покое составлял у чечеток 0,2251 *ккал/птицу·ч*. В наших опытах энергетические затраты в покое у нелиняющих самцов при средней ночной температуре 16,9°С составляли 0,03247 *ккал/г·ч* или 0,4448 *ккал/птицу·ч*, а у самок при температуре 14,9°С соответственно 0,03245 и 0,4543. Определенный В. Р. Дольником (1967) по потерям веса тела в покое обмен у чечеток в период размножения в условиях Куршской косы был 0,3498 *ккал/птицу·ч*, а в период линьки — 0,4257. Возможно, что температура воздуха в этом районе была выше, чем при наших определениях, что и дало более низкие значения.

По нашим данным, энергетические затраты на обмен в покое у самцов в период послебрачной линьки при средней ночной температуре 11,0°С составляли 0,05464 *ккал/г·ч* или 0,7419 *ккал/птицу·ч*. Высокий уровень обмена отмечен у молодых птиц, покинувших гнездо. При температуре 11,9°С обмен в покое составлял 0,08073 *ккал/г·ч*, или 1,0495 *ккал/птицу·ч*. Такой высокий уровень обмена связан, вероятно, с недостаточно хорошей изоляцией покровов, с интенсивной постювенильной линькой.

Следовательно, суточная динамика выделения углекислого газа у обыкновенной чечетки имела двух-

и линьки

Выделение CO_2 *мл/птицу·сутки*	lim
2261,9	1552,3—2762,2
2087,8	1506,4—2549,8
3800,9	2506,4—5769,8
5065,5	2255,6—7137,9

вершинный характер, что соответствует суточному ритму локомоторной и кормовой активности. Энергетические затраты на обмен в покое у самцов и самок в период размножения существенно не отличались. В период послебрачной линьки затраты на обмен в покое у самцов увеличивались в среднем на 68%.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях.— Орнитология, 1962, вып. 4, с. 394—407.

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 2. Птицы. Свердловск, 1966. 147 с.

Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора.— Экология, 1974, № 1, с. 73—78.

Дольник В. Р. Годовые циклы биоэнергетических приспособлений к условиям существования у 16 видов Passeriformes.— В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л.: Наука, 1967, с. 115—165.

Дольник В. Р. Суточные ритмы кормовой и локомоторной активности перелетных птиц.— Труды ЗИН АН СССР, 1974, т. 55, с. 3—13.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Расход энергии на полет у некоторых воробьиных птиц.— В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: Наука, 1971, с. 226—235.

Каменский Ю. Н., Болотников А. М., Кочев А. И. Методика определения газообмена физическими газоанализаторами у эмбрионов и птенцов.— Уч. зап. Пермского пединститута, 1969, т. 69.

Касаткин В. И. О суточной активности птиц в гнездовой период в условиях Заполярья.— Зоол. ж., 1963, т. 42, № 2, с. 303—306.

Постников С. Н. Обмен покоя при низких температурах у некоторых воробьиных птиц.— Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974, с. 165—166.

Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков.— В кн.: Сравнительная экология фоновых видов птиц ямальской тундры. Свердловск, 1977, с. 36—47.

Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967. 766 с.

Brody S. Bioenergetics and growth. N. Y.: Reinhold, 1945.

Brooks W. S. Comparative adaptation of the Alaskan redpols to the Arctic environment.— Wilson Bull., 1968, vol. 80, N 3, p. 253—280.

Irving L. Birds of Anaktuvuk Pass, Kobuk and Old Crow. A stady in arctic adaptation.— U. S. Nate. Mus. Bull., 1960, N 217.

Pohl H. Interaction of effects of light, temperature and season on the circadian period of Carduelis flammea.— Naturwissenschaften, 1974, vol. 61, N 9, p. 406—407.

Pohl H., West G. Daily and seasonal variation in metabolic response to cold during rest and forced exercise in the Common redpoll.— Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 45A, p. 851—867.

Steen J. Climatic adaptations in some small northern birds.— Ecology, 1958, vol. 39, p. 625—629.

West G. C. Responses and adaptations of wild birds to environmental temperature.— In: Comparative physiology of temperature regulation, 1962, p. 291—333.

West G. C. The effect of acclimation and acclimatization on the resting metabolic rate of the common redpoll.— Comp. Biochem. Physiol., 43A, 1972, p. 293—310.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ · 1980

В. С. БАЛАХОНОВ

ЭНЕРГОЗАТРАТЫ НЕКОТОРЫХ ПОЛЕВОК В СУБАРКТИКЕ

Сохранение энергетического баланса организма может достигаться сдвигами в интенсивности обмена, изменениями теплоизоляционных свойств покровов, приспособительными морфофизиологическими и поведенческими реакциями (Калабухов, 1946; Слоним, 1966; Башенина, 1977). В процессе приспособления к условиям Субарктики наиболее важным является принцип экономии функций, который отмечен при сравнительном эколого-физиологическом исследовании арктических и широко распространенных видов (Scholander и др., 1950, 1950а, 1950б; Ольнянская, Слоним, 1947; Слоним, 1962).

Известно, что мелкие мышевидные грызуны отличаются эфемерностью существования (Оленев, 1964; Покровский, 1963; Шварц и др., 1964). В летний период (июль) популяция состоит из перезимовавших животных, возраст которых около 12 месяцев, и молодых особей одно-, двухмесячного возраста. В настоящей работе обсуждается интенсивность газообмена и энергозатраты полевок с учетом возраста особей.

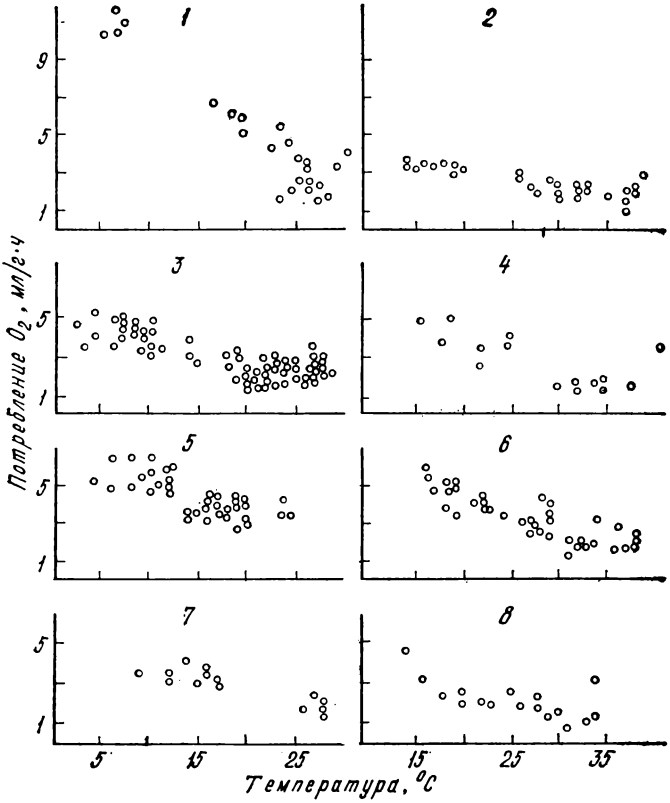
Нами изучался газообмен четырех видов полевок: красной (*Clethrionomys rutilus* Pall.), красно-серой (*C. rufocanus* Sundev.), узкочерепной (*Microtus gregalis* Pall.) и полевки-экономки (*M. oeconomus* Pall.) при температурах, обычных для северного лета. В летний период работа проводилась непосредственно в поле, где газообмен измерялся с помощью полевого камерного метода Н. И. Калабухова (1951). На красных полевках проведено изучение газообмена в зимний период. В декабре-январе полевки отлавливались из-под снега в долине р. Соби (Полярный Урал, 66° с. ш.) и доставлялись в лабораторию, где были проведены измерения. Исследовано 264 красных полевки (из них в зимний период 81 шт.), 93 полевки-экономки, 30 узкочерепных и 27 красно-серых полевок. На основе полученного материала проведен регрессионный анализ зависимости обмена от температуры. Энергозатраты полевок рассчитывались на животное (среднего веса группы) в сутки, при этом дыхательный коэф-

фициент принимался равным 0,8 (Morrison, Teitz, 1953), а литр потребленного кислорода эквивалентен 4,8 *ккал* (Kleiber, 1961; Brody, 1945).

Результаты исследования

Красная полевка

Молодые особи летних генераций красной полевки в июле имели средний вес 12,6±0,7 *г*. Интенсивность потребления кислорода в диапазоне температур от 5 до 30°С представлена на рисунке. Уравнение регрессии для этого вида имеет вид: $y=-0{,}38x+12{,}83$, при коэффициенте корреляции $r=-0{,}95$ (y — интенсивность потребления кислорода на 1 *г·ч*, x — температура опыта). Перезимовавшие животные имели вес 24,8±1,2 *г*. Ин-



Зависимость газообмена от температуры.

1 — молодые красные полевки, летом; *2* — старые красные полевки, летом; *3* — красные полевки, зимой; *4* — молодые красно-серые полевки; *5* — молодые, *6* — взрослые и *7* — старые полевки-экономки; *8* — молодые узкочерепные полевки.

тенсивность потребления кислорода определялась при температуре 4—30°С. «Критическая точка» обмена располагалась так же, как и у молодых особей (около 27°С). Увеличение потребления кислорода у старых животных по мере снижения температуры от 27 до 4°С происходило значительно медленнее, чем у молодых, и описывалось уравнением регрессии: $y=-0{,}085x+$ $+3{,}99$ при коэффициенте корреляции $r=-0{,}92$. В «критической точке» уровень потребления кислорода был такой же (см. рисунок, *2*), как и у молодых особей. Перезимовавшие особи в значительно меньшей степени, чем молодые животные, увеличивали обмен при понижении температуры.

В зимний период популяция красных полевок состоит исключительно из полувзрослых животных последних генераций. Их вес 15,6±0,4 *г*, т. е. почти такой же, как у сравниваемых пятимесячных молодых особей. Интенсивность потребления кислорода изучалась в диапазоне температур 2—29°С. «Критическая точка» обмена располагалась около 20—21°С, т. е. была значительно ниже, чем у летних полевок, а увеличение потребления кислорода при понижении температуры от 20 до 2°С происходило медленнее и описывалось уравнением $y=-0{,}16x+5{,}34$ при коэффициенте корреляции $r=-0{,}85$ (см. рисунок, *3*). Зимой интенсивность обмена красных полевок в изученном диапазоне температур была ниже, чем летом. Энергозатраты полевок, рассчитанные по количеству потребленного кислорода, показали, что летом при температуре 27°С («критическая точка») они составляли 2,9 *ккал* у молодых животных (средний вес 12,6±0,7 *г*) и 4,6 *ккал* у перезимовавших особей (средний вес — 24,8±1,2 *г*). Зимой при температуре «критической точки» 20—21°С у животных весом 15,6±0,4 *г* энергозатраты составляли 3,2 *ккал*, т. е. были такими же, как у молодых особей летом при температуре 27°С. Энергозатраты при температуре 5—10, 10—15 и 15—20°С у «зимних» полевок были соответственно равны 7,5; 5,5; 5,0 *ккал* в день на полевку со средним весом 15,6±0,4 *г*, а у «летних» молодых соответственно 15,6, 11,1, 8,2 *ккал*. Энергозатраты «зимних» полевок были ниже, чем «летних» (при одинаковом весе и температуре).

Красно-серая полевка

Обмен красно-серых полевок изучался у сеголеток весом от 18 до 28 *г* в температурном интервале 5—25°С (см. рисунок, *4*). Изменение потребления кислорода в этом температурном интервале описывалось уравнением: $y=-0{,}20x+6{,}14$ при $r=-0{,}82$. Энергозатраты в области температуры «критической точки» (25°С) составляли от 3,2 до 5,0 *ккал* (при весе 18—28 *г*). В температурном интервале 5—10°С энергозатраты составляли от 9,7 до 15,1 *ккал*, при 10—15°С соответственно 7,2 и 11,3 *ккал*, а при 15—20°С — 3,2—5,1 *ккал*.

Полевка-экономка

При изучении поглощения кислорода полевками-экономками нами выделено три размерно-весовых группы: молодые особи весом 35 *г*; взрослые, половозрелые сеголетки от 35 до 65 *г* и старые, перезимовавшие животные от 65 до 80 *г*. Такое разделение в значительной мере условно, но дает возможность объединить в группы особей с близким весом и существенно снизить влияние веса тела на данные интенсивности потребления кислорода в каждой группе. Действительно, анализируя зависимость газообмена от веса тела внутри каждой из выделенных групп, убеждаемся, что она сведена к минимуму. Это подтверждается вычисленными коэффициентами корреляции, равными соответственно 0,2; 0,02; 0,1. Анализ зависимости обмена от температуры в каждой из выделенных групп показал четкую картину снижения его по мере увеличения температуры. В группе молодых особей зависимость обмен — температура (в диапазоне 4—25°С) описывалась уравнением $y=-0{,}15x+6{,}5$ при коэффициенте регрессии $r=-0{,}60$ (см. рисунок, *5*), у взрослых (от 35 до 65 *г*) особей (см. рисунок, *6*) — уравнением $y=-0{,}15x+6{,}0$ при $r=-0{,}85$ (+6—28°С) и у старых перезимовавших особей (см. рисунок, *7*) уравнением $y=-0{,}11x+5{,}2$ при $r=-0{,}83$ (+9—28°С).

Вычисленные уравнения позволяют рассчитать потребление кислорода полевками определенных возрастно-размерных групп в изученном диапазоне температур. Суточные энергозатраты, рассчитанные по экспериментальным данным, у молодых полевок весом 27,6±0,9 *г* (группа до 35 *г*) в температурных интервалах 5—10; 10—15; 15—20°С составляли соответственно 17,5; 14,0; 11,4 *ккал* в сутки на полевку, а у взрослых особей весом 42,6±1,1 *г* (группа от 35 до 65 *г*) — соответственно 23,3; 19,1; 16,2; 9,9 *ккал* при 20—25°С. У перезимовавших животных весом 71,0±1,1 *г* энергозатраты при температурах 10—15; 15—20; 25—30°С были соответственно равны 29,4; 27,8; 16,5 *ккал*. Общие энергозатраты полевок-экономок, рассчитанные по всем экспериментальным данным, при среднепопуляционном весе особей 43,5±2,0 *г* ($CV=29\%$) и средней интенсивности потребления кислорода 3,7±0,2 *мл/г·ч* составляли 18,5 *ккал* в сутки в диапазоне температур от 4 до 28°С.

Большая узкочерепная полевка

Обмен этого вида изучался у двух возрастно-размерных групп: у сеголеток со средним весом 15,1±0,4 *г* и перезимовавших особей со средним весом 39,7±1,1 *г*. Изменение интенсивности потребления кислорода при повышении температуры от 14 до 31°С у молодых животных описывалось уравнением $y=-0{,}13x+5{,}63$ при коэффициенте корреляции $r=-0{,}80$

(см. рисунок, *8*), а у старых особей при температуре 17—23°С — уравнением: $y=-0{,}31x+8{,}24$, при коэффициенте корреляции $r=-0{,}99$.

При температурах от 24 до 32°С изменения потребления кислорода почти не происходило. Энергозатраты молодых животных при весе около 15 *г* в области температур от 15—20°С составляли 4,9 *ккал* в сутки. При самом низком обмене (при 31°С) они были равны 1,9 *ккал*. У старых перезимовавших особей энергозатраты при температуре 20—25°С равны 5,0 *ккал* в сутки, а при 25—30°С — 7,7 *ккал*.

Заключение

Интенсивность потребления кислорода в расчете на единицу веса существенно выше только у полевки-экономки. Другие виды не имели значительных различий в уровне потребления кислорода в изученном диапазоне температур. Различия в газообмене обнаружены у сезонных групп популяции.

У красных полевок при одинаковом весе животных и сходных температурных условиях зимой интенсивность потребления кислорода снижалась. Перезимовавшие особи в значительно меньшей степени, чем молодые животные, увеличивали обмен при понижении температуры. Если же учесть, что в зимний период вес зимующих особей низок (12—16 *г*), то и энергозатраты их в этот период соответственно меньше. Кроме того, микроклиматические условия жизни под снегом (не ниже —8°С под снегом в течение зимы) также имеют одно из решающих значений в экономии энергозатрат. Весь этот комплекс факторов обусловливает возможность благополучной зимовки полевок. Этим объясняется и возможность их продвижения в районы Крайнего Севера, причем исключительно там, где в зимний период создается достаточной толщины снежный покров над их местообитаниями.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма, как основа процесса адаптации.— Ж. общ. биологии, т. 7, № 6, 1946.

Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Советская Россия, 1951. 177 с.

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

Ольнянская Р. П., Слоним А. Д. О приспособлении организмов к очень низким температурам среды.— Изв. АН СССР, сер. биология, 1947, № 2.

Покровский А. В. Некоторые вопросы экспериментальной экологии полевок. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1963.

Слоним А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 498 с.

Слоним А. Д. Физиология терморегуляции и термической адаптации у сельскохозяйственных животных. М.; Л.: Наука, 1966. 146 с.

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

Brody S. Bioenergetics and Growth. N. Y., 1945. 1023 p.

Kleiber M. The fire of life-an introduction to animal energetics. N. Y., London, 1961.

Morrison P. R., Teitz W. J. Observation on food consumption and preference in four Alascan mammals.— Arctic, 1953, vol. 6, N 1.

Scholander P. F., Hoch R., Walters V., Johnson, Irving L. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds.— Biol. Bull., 1950, vol. 99, p. 237—258.

Scholander P. F., Walters V., Hoch R., Irving L. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds.— Ibid, 1950a, p. 225—236.

Scholander R. F., Hoch R., Walters V., Irving L. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body metabolic rate.— Ibid, 1950b, 99, p. 259—269.

СОДЕРЖАНИЕ

Н. Н. Данилов. Энергетические исследования в экологии животных 3

И. А. Богачева. Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера 7

Н. В. Николаева. Потребление пищи и биомасса личинок северных популяций кровососущих комаров 19

В. Н. Ольшванг. Калорийность некоторых насекомых . . . 29

О. А. Пястолова. Энергетическая стоимость метаморфоза *Anura* и ее зависимость от температуры и плотности экспериментальных популяций 37

Т. М. Соколова. Энергетическая интерпретация газообмена рептилий при различных температурах и его экологическая обусловленность 56

С. Н. Постников. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах 80

Т. Н. Халевина. К энергетике обыкновенной чечетки . . . 127

В. С. Балахонов. Энергозатраты некоторых полевок в Субарктике 131

УДК 591.5

Энергетические исследования в экологии животных. Данилов Н. Н.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Отмечены основные этапы развития энергетики и ее значение в популяционной экологии и биогеоценологии. Сформулированы задачи энергетических исследований в экологии.

Библ. 17 назв.

УДК 595:78:591.53:591.5

Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера. Богачева И. А.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

На гусеницах трех видов чешуекрылых, собранных в окрестностях г. Лабытнанги (Приобская лесотундра), поставлены лабораторные эксперименты. Описаны фенология, продолжительность отдельных стадий развития и некоторые другие биологические особенности этих видов. Количественно оценено потребление корма гусеницами в двух последних личиночных возрастах и изменение их веса. Установлен необычайно высокий коэффициент использования съеденной пищи на рост у всех трех видов, что характерно для фитофагов, адаптация которых к суровым климатическим условиям заключается в использовании для развития личинки коротких периодов с наиболее благоприятными температурами. С энергетической точки зрения обсуждается вопрос о причинах малочисленности чешуекрылых в северных консорциях по сравнению с пилильщиками и листоедами.

Таблиц 2. Илл. 4. Библ. 30 назв.

УДК 577.3+595.771

Потребление пищи и биомасса личинок северных популяций кровососущих комаров. Николаева Н. В.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Обсуждаются результаты исследований питания и роста личинок кровососущих комаров, проводившихся в 1972—1974 гг. на Южном Ямале. Отмечены высокий уровень потребления корма и низкий коэффициент использования его на рост. Рассчитана биомасса перед окукливанием, а также продукция личинок в лесных и тундровых водоемах. Обсуждаются изменения веса тела и биомассы личинок при разной плотности населения. Оценена доля корма, использованного личинками за период развития, по отношению к общим его запасам.

Таблиц 5. Библ. 22 назв.

УДК 595.7+591.531.22/29

Калорийность некоторых насекомых. Ольшванг В. Н.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

На основании собственных исследований и литературных данных приводится таблица энергетических эквивалентов различных видов и групп насекомых. Калорийность 1 *г* сухой

биомассы насекомых варьирует от 2,6 до 6,7 *ккал*. Средняя калорийность водных насекомых 4,9 *ккал/г*, наземных — 5,6 *ккал/г*. Калорийность 1 *г* сырой биомассы варьирует более сильно и составляет 0,5—0,9 *ккал/г* для личинок водных насекомых, 1,0—1,5 *ккал/г* для наземных личинок червеобразного и эруковидного типов и 2,6—2,7 *ккал/г* для других типов личинок и имаго.

Таблиц 2. Библ. 28 назв.

УДК 577.3

Энергетическая стоимость метаморфоза Anura и ее зависимость от температуры и плотности экспериментальных популяций. Пястолова О. А.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

В статье приводятся результаты исследований энергетики метаморфоза девяти видов бесхвостых амфибий. Установлено, что метаморфический климакс сопровождается значительным повышением уровня обменных процессов в организме животных в этот период. Показана зависимость энергозатрат от температуры и плотности экспериментальных колоний. Обсуждаются вопросы гормональной регуляции метаморфоза.

Таблиц 6. Илл. 5. Библ. 68 назв.

УДК 591.5+598.1

Энергетическая интерпретация газообмена рептилий при различных температурах и его экологическая обусловленность. Соколова Т. М.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса экологии животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Измеряли интенсивность выделения углекислого газа при различной температуре на 21 виде рептилий. Самая низкая интенсивность выделения углекислого газа была у мезофильного вида кавказской ящерицы, а наиболее высокая — у полосатой ящерицы из полупустынной зоны. Аридные виды более «экономные», чем семиаридные, в диапазонах температур, отличающихся от термопреферендума. Среди пустынных видов ящериц наиболее «экономным» видом в плане энергозатрат являются песчаная круглоголовка и сетчатая ящурка, а наименее «экономным» — степная агама. Скорость увеличения газообмена при повышении температуры тела рептилий наблюдалась в диапазоне низких и высоких температур. В зоне термопреферендума скорость изменения интенсивности газообмена была наиболее низкой. В среднем уровень газообмена у обследованных видов змей был ниже, чем у ящериц.

Талиц 2. Илл. 2. Библ. 40 назв.

УДК 591.5+598.8+826

Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах. Постников С. Н.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Исследовались особенности поддержания энергетического баланса у 17 видов воробьиных птиц. Поступление энергии с

пищей при понижении температуры возрастало не строго линейно и имело верхний предел, который и определял нижнюю температурную устойчивость, разную у всех видов. Известно четыре вида изменения энергетических расходов, измеренных по потерям веса тела в покое. Характер уменьшения или увеличения их при понижении температуры зависел от способностей к поддержанию энергетического баланса. Энергетические расходы, измеренные по потреблению O_2, изменялись нелинейно. Их изменения отличались от измеренных по потерям веса тела. Продолжительность дня влияла на особенности поддержания энергетического баланса, которые заключались в увеличении жировых резервов и снижении затрат при сокращении дня.

Таблиц 11. Илл. 3. Библ. 83 назв.

УДК 577.3:598.8

К энергетике обыкновенной чечетки. Халевина Т. Н.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Изучали энергетические затраты по выделению углекислого газа у обыкновенных чечеток, отловленных в окрестностях г. Лабытнанги. Показан двухпиковый характер суточной динамики выделения углекислоты. Определены затраты на обмен в покое у самок и самцов в период размножения и послебрачной линьки, а также у молодых в период постювенильной линьки.

Таблиц 1. Илл. 1. Библ. 20 назв.

УДК 591.543

Энергозатраты некоторых полевок в Субарктике. Балахонов В. С.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Энергозатраты четырех видов полевок изучали с помощью метода Н. И. Калабухова. Интенсивность потребления кислорода была выше у полевки-экономки, чем у других видов, которые не имели значительных различий в уровне потребления кислорода. У красных полевок зимой интенсивность потребления кислорода снижалась. Перезимовавшие особи меньше, чем молодые животные, увеличивали обмен при понижении температуры. Система адаптаций у этих видов способствует продвижению животных в районы Крайнего Севера.

Илл. 1. Библ. 13 назв.

ВЫХОДИТ В СВЕТ

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. 10 п. л. Цена 1 руб.

В сборнике рассматриваются вопросы внутри- и межпопуляционной изменчивости животных. Обсуждаются закономерности географической, биотопической, вековой, сезонной, возрастной и других форм изменчивости грызунов и моллюсков. Рассматривается проявление кариелогических, одонтологических, краниологических, морфофизиологических типов изменчивости этих животных, главным образом грызунов. Значительное внимание уделено методическим вопросам изучения изменчивости.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, специалистов в области популяционной экологии и морфологии и студентов биологических факультетов.

Заявки направлять по адресу:

620169 г. Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР.

ИМЕЕТСЯ В ПРОДАЖЕ

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Популяционные механизмы динамики численности животных. 10 п. л. Цена 1 руб.

В сборнике представлены материалы исследований лаборатории популяционной экологии по вопросам динамики численности животных. Рассматриваются изменения структуры популяций грызунов в биоценозах Субарктики и на Урале, реакция популяций на экстремальные условия засушливого года и динамики восстановления численности. Приводятся оригинальные материалы о пространственной структуре белки в пределах сплошного ареала. Часть работ посвящена популяционным механизмам регуляции численности и генетической структуры у амфибий, воздействию эффекта группы на личиночные популяции амфибий и комаров.

Сборник предназначен для зоологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов.

Заявки направлять по адресу:

620169 г. Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР.

ВЫШЕЛ В СВЕТ

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Проблемы создания защитных насаждений в условиях техногенных ландшафтов. 10 п. л. Цена 1 руб.

В сборнике рассматриваются вопросы охраны и восстановления растительности почвы в связи с проблемой рационального использования природных ресурсов. Показывается влияние дымо-газовых выделений промышленных предприятий на растения, даются методы озеленения промышленных площадок и санитарно-защитных зон этих предприятий. Приводится классификация техногенных ландшафтов нефтегазодобывающих районов Тюменской области. Дается биорекультивационное районирование региона Большого Урала, необходимое для планирования рекультивационных работ. Рассмотрены материалы по естественному зарастанию и опыту рекультивации нарушенных промышленностью земель. Сборник представляет интерес для специалистов различного профиля, занимающихся вопросами охраны природы.

Заявки направлять по адресу:

620169 г. Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ

Утверждено к печати
Ученым советом Института
экологии растений и животных и РИСО
Уральского научного центра АН СССР

Редактор **Т. П. Бондарович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Технический редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректоры **Е. М. Бородулина, Г. Н. Старкова**

РИСО УНЦ 990—18(80). Сдано в набор 8.01.80. Подписано к печати 14.08.80. НС 12579. Формат 60×90¹/₁₆. Усл. печ. л. 9,0. Уч.-изд. л. 10,0. Бумага типографская № 1. Тираж 800. Заказ 40. Цена 1 руб.

РИСО УНЦ АН СССР, г. Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91

Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, пр. Ленина, 49.