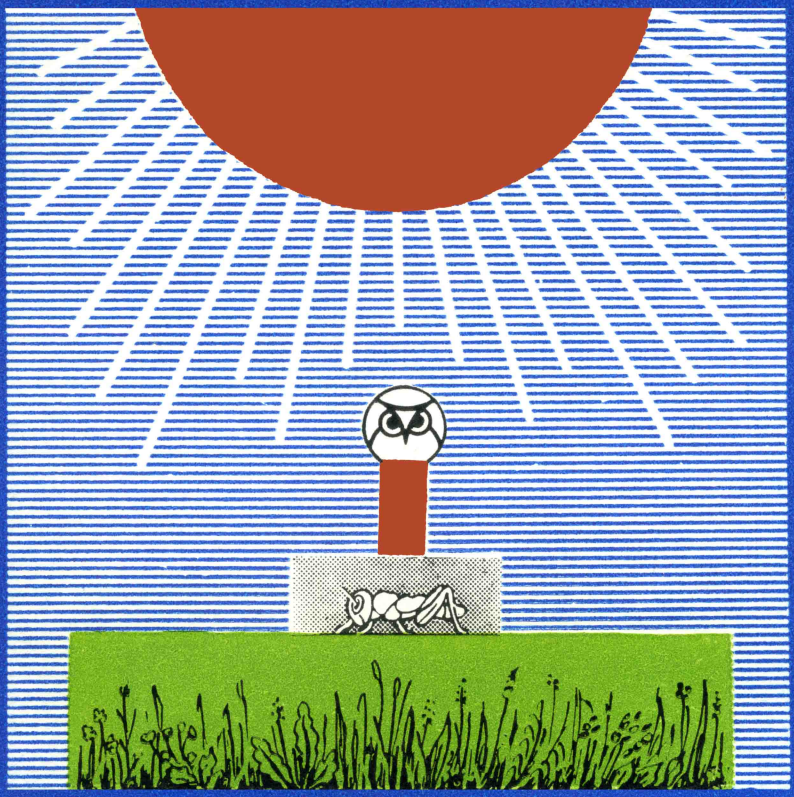
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1988

УДК 591.538

Экологическая энергетика животных: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Сборник работ сотрудников лаборатории энергетики биогеоценотических процессов посвящен новому актуальному направлению в экологии — энергетике животных. Сохранение энергетического баланса животными при влиянии факторов среды — основа адаптаций, познать закономерности развития и становления которых можно только изучая их у животных различных систематических групп — от простых к более сложным. Рассматриваются особенности поддержания энергетического баланса животными, приводятся количественные данные, выраженные в общепринятых единицах энергии, которые позволяют оценивать различные проявления жизнедеятельности организмов. Изучается влияние факторов среды на сохранение энергетического баланса у гомойотермных животных, у птиц в условиях Субарктики. Обсуждаются популяционные особенности поддержания энергетического баланса млекопитающими и птицами. Анализируются основные особенности возрастных изменений поддержания энергетического баланса птиц, рептилий, амфибий, рыб и беспозвоночных.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, интересующихся энергетической интерпретацией адаптаций животных.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **С. Н. Постников**
Рецензент доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

Э $\frac{21008-1517-155(86)}{055(02)7}$ 30—1988

© УрО АН СССР, 1988

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранения энергетического баланса организма как основа адаптации была сформулирована Н. И. Калабуховым в 1946 г. До него исследователи располагали множеством данных по влиянию условий существования на различные приспособительные особенности организма животных, но он первым на мелких млекопитающих провел оценку результирующего влияния условий существования на организм в целом. На основе ранних работ 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. За сорок прошедших лет исследователями получено много подтверждений принципа Н. И. Калабухова, а в настоящее время его идеи — фундамент развивающейся экологической энергетики животных.

Ведущие экологи страны к числу наиболее важных достижений последнего десятилетия относят становление экологической энергетики, которая причислена к ряду наиболее перспективных разделов экологии[1]. Первоочередная задача экологической энергетики животных — осмысление уже известных количественных данных в энергетической интерпретации, изучение новых энергетических особенностей существования животных (при всем многообразии факторов среды) и выражение адаптаций в общепринятых единицах энергии. Это несомненно даст новый импульс в познании и теоретическом осмыслении экологических и общих проблем биологии. Энергетический подход по сути количественный, поэтому любые хорошие материалы, будь то количественная характеристика проявлений адаптаций или динамика биомассы животных, можно дать в общих энергетических эквивалентах.

Сборник посвящен энергетическому подходу к оценке жизненных проявлений животных в естественных условиях обитания. В силу своей интегрированности он позволяет выразить в единых универсальных единицах энергии жизнедеятельность

[1] См.: Экология, 1986, № 3, с. 10.

животных различных классов, по-новому представить и понять порой трудно объяснимые стороны существования животных.

В последние годы сотрудниками лаборатории энергетики биогеоценотических процессов ИЭРиЖ УрО АН СССР и их коллегами из других научных организаций, участвующих в комплексной программе «Урал — экология» по разделу биоэнергетики, подготовлено несколько научных сборников по этим проблемам. Работы хорошо встречены исследователями, и в настоящем сборнике круг авторов расширился. Теперь наряду с материалами «профессиональных» биоэнергетиков представлена энергетическая интерпретация данных других специалистов. Статьи написаны на оригинальном материале, в них развиваются новые идеи и подходы, которые расширяют наши знания в теории и практике экологии.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ · 1988

Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ

ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ОПТИМАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ БЮДЖЕТОВ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У ГОМОЙОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ

На современном этапе в экологии отчетливо намечается тенденция к синтезу идей экологической физиологии, популяционной экологии и биогеоценологии, и этот путь, по-видимому,— основа перспективного развития экологической науки [36]. Один из необходимых шагов в данном направлении — изучение и теоретическое осмысление эффектов взаимодействия разнонаправленных факторов среды, проявляющихся на разных уровнях организации экологических систем, в том числе и на уровне организма. В этом плане полезным может стать последовательное рассмотрение изучаемых явлений и процессов с позиций биоэнергетики.

Представление о биологических объектах как об энергетических машинах имеет очевидную ограниченность, однако такой подход обладает и важными достоинствами. Во-первых, он опирается на фундаментальное естественнонаучное обоснование и имеет дело с одним из главных свойств живого вещества — способностью совершать работу [3]. Во-вторых, с позиций биоэнергетики живые системы могут рассматриваться не иначе, как в их динамическом, функциональном аспекте. В-третьих, биоэнергетический подход позволяет при измерении и описании различных процессов, происходящих в экологических системах разного уровня (от организма до биосферы в целом), пользоваться универсальными единицами и терминами. Описание динамики экологических систем в терминах биоэнергетики легко поддается формализации, что позволяет применять для ее анализа мощный арсенал математических методов и облегчает понимание закономерностей функционирования этих систем.

Основное средство влияния на поток энергии через организм животного — его способность изменять структуру бюджетов времени в зависимости от условий среды [28]. Признание адаптивного характера этих перестроек подразумевает в конечном счете, что любому состоянию среды соответствует такая структура бюджета времени (и энергии), которая в данных условиях

чем-то лучше любой другой. Появляется основание для того, чтобы рассматривать изменения структуры бюджетов времени и энергии, происходящие в ответ на действие факторов среды, как процессы оптимальной регуляции [31].

В настоящей статье описывается теоретическая модель регуляции бюджетов энергии гомойотермных животных путем изменения расхода времени на различные нужды. Для ее построения необходимо применять некоторые принципиальные положения, позволяющие рассматривать регуляцию как процесс оптимизации структуры суточного бюджета энергии, такие как представление об иерархии компонентов энергетического бюджета и принцип неделимости суточного бюджета энергии.

Формализованные построения должны иметь заведомо упрощенный характер, поэтому регуляция энергетического баланса в ответ на одновременное действие нескольких факторов среды рассматривается здесь на примере только трех из них — кормообеспеченности, плотности населения животных и температуры окружающей среды.

При описании различных компонентов энергетического бюджета и бюджета времени животных возникла необходимость ввести некоторые обозначения и термины, отличающиеся от принятых в экспериментальной биоэнергетике. Это вызвано главным образом тем, что в данной работе упор делается на функциональное назначение того или иного компонента энергетического бюджета или бюджета времени, а при проведении экспериментальных работ обычно исходят из практической возможности выделения различных статей расхода энергии или времени.

Иерархия энергетических потребностей, неделимость бюджетов энергии и критерии оптимальности их структуры

Извлеченная за определенный период времени из пищи (метаболизированная) энергия расходуется в процессе жизнедеятельности животных на различные нужды — необходимые для жизни биохимические реакции, двигательную активность, рост, размножение, создание энергетических резервов и т. д. Величина затрат энергии, так же как и скорость ее поступления в организм животного с пищей, зависит от условий среды. Иногда полученной из пищи энергии может оказаться недостаточно для удовлетворения всех потенциальных потребностей, в этом случае проявляется их конкуренция. Наблюдения, проведенные в естественной обстановке, и экспериментальные исследования свидетельствуют, что при нехватке корма одни из энергетических потребностей удовлетворяются полностью, другие — в меньшей степени или совсем не удовлетворяются, т. е. существует определенная иерархия компонентов энергетического бюджета.

У млекопитающих и птиц доминируют затраты энергии на нужды, неизбежно возникающие при их индивидуальном существовании,— основной обмен, терморегуляцию, активность, связанную с добыванием пищи, другие виды целенаправленной деятельности (например, социальные контакты). Расход энергии на создание энергетических резервов, рост, размножение и дополнительную (не связанную непосредственно с поддержанием жизни или неизбежно возникающую при существовании) активность происходит как бы во «вторую очередь» [49, 64]. Поэтому статьи расхода энергии животными в первом приближении можно разделить на две основные части. Первая включает в себя затраты, которых животное не может избежать, поддерживая свое существование. Эту часть бюджета энергии можно назвать неизбежными при существовании затратами (E_N). Необходимо отметить, что такое определение не эквивалентно тому, что обозначают как энергию существования при проведении экспериментальных исследований в области биоэнергетики птиц (для млекопитающих более распространено близкое понятие о среднесуточной интенсивности метаболизма [47, 50]), где под этим термином понимается величина энергетических затрат не растущих, не размножающихся и не линяющих особей, которые включают расход энергии на все виды активности, не связанной с размножением (в том числе и так называемое «активное безделие») [1, 5, 7, 37, 39, 58, 70]. Ясно, что на практике отличить неизбежную при существовании активность от «активного безделия» не всегда возможно, однако для теоретических построений такое разделение активности по функциональному, целевому признаку представляется достаточно оправданным.

Если расход энергии на неизбежные при существовании нужды (E_N) меньше ее количества, извлеченного из пищи (E_M), то оставшаяся часть энергии расходуется для удовлетворения других потребностей — создания резервов, роста, размножения, «активного безделия». Совокупность этих затрат можно определить как добавочную энергию (E_A). В том случае, когда E_N больше, чем E_M, масса тела животных с необходимостью должна уменьшаться (отрицательный энергетический баланс), и величина E_A принимает отрицательные значения:

$$E_M = E_N + E_A. \qquad (1)$$

Уравнение (1) — это уравнение энергетического баланса, слагаемые правой части которого определены в соответствии с их функциональным назначением на основе представлений о неравнозначности энергетических потребностей.

Величина бюджета энергии представляет собой сумму затрат энергии, включая ее аккумуляцию в виде новых тканей, происходящую в процессах роста, накопления энергетических резервов и размножения. В терминах уравнения (1) при $E_M \geqslant E_N$ она

эквивалентна величине E_M, а при отрицательном энергетическом балансе ($E_M < E_N$) — величине E_N.

В соответствии с изложенными выше представлениями, влияние среды на основные составляющие энергетического баланса можно изобразить в виде схемы:

$$\text{Среда} \rightarrow \left\{ \begin{matrix} E_M \\ E_N \end{matrix} \right\} \rightarrow E_A.$$

Таким образом, условия среды определяют величину дополнительной энергии (E_A) через посредство E_M и E_N, т. е. величина бюджета энергии — ведущая в ее распределении на различные нужды. Кроме того, E_M и E_N зависят от времени t, расходуемого на неизбежные виды активности (добычу корма, социальные взаимодействия), и некоторых внутренних, видоспецифических характеристик организма.

Учитывая эти зависимости, можно записать:

$$E_A = \Phi(t, e), \tag{2}$$

где t — время, расходуемое на неизбежную при существовании активность, а e — функция условий среды и внутренних характеристик животного.

При рассмотрении связей расхода времени и энергии принципиален учет их дискретного характера. Эта дискретность предопределена существованием биологических ритмов, имеющих сложную эндогенно-экзогенную природу. Эндогенно контролируемые ритмы подстраиваются под периодические изменения внешних условий («захватываются» ими) и представляют собой эволюционно закрепленное приспособление к существованию в циклической среде. У птиц и млекопитающих основным устойчивым ритмом, проявляющимся на уровне организма, является циркадный (или циркадианный) ритм с периодом около суток. Биологические ритмы, имеющие меньшие периоды (ультрадианные), уже не отражают функционирования всего организма как целостной системы [2]. Поэтому естественно, что наименьший период времени, для которого имеет смысл рассчитывать бюджеты времени и энергии,— одни сутки. В биоэнергетике животных это положение называется принципом неделимости суточного бюджета энергии [10]. Важное обстоятельство, связанное с принципом неделимости суточного бюджета энергии,— существование предельной величины метаболизируемой энергии (E_P), называемой потенциальной. В течение суточного цикла животные не в состоянии извлечь из пищи энергии больше, чем E_P, даже при наличии практически неограниченного количества корма.

Прежде чем перейти к рассмотрению регуляции суточных бюджетов энергии (*DEB*) путем изменения времени, потраченного на неизбежную активность, в качестве процесса оптимиза-

ции структуры *DEB* необходимо выбрать соответствующую целевую функцию (критерий оптимальности).

За последние годы в экологии получило широкое распространение направление, называемое «теорией оптимального питания», которое объясняет явления, связанные с потреблением животными корма (состав рациона, выбор местообитаний, стратегии питания и т. п.) на основе принципа оптимальности [65, 66, 69, 74]. Исследователи, разрабатывающие данную теорию, чаще всего выбирают в качестве критериев оптимальности абсолютную величину получаемой из пищи энергии, или чистый приход энергии — разность между количеством извлеченной из пищи энергии и ее затратами на добывание корма. В терминах уравнения (1) к последнему критерию в наибольшей степени приближается величина E_A. Затраты, составляющие эту часть энергетического бюджета (продуктивная энергия, запасание резервных веществ, расход энергии на «активное безделие», куда входят тренировки, обучение, исследовательская активность), можно считать направленными на повышение приспособленности животных как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях. Поскольку E_A обеспечивает размножение, то можно показать связь этой величины с так называемым эволюционным критерием Фишера [26]. Кроме того, выбор E_A в качестве меры оптимальности бюджетов энергии соответствует известному положению Н. И. Калабухова [16] о стремлении к сохранению положительного энергетического баланса как основе любой адаптации животных.

Таким образом, можно сформулировать оптимальную задачу, учитывая выражение (2):

$$\Phi(t, e) \to \max. \tag{3}$$

Решение этой задачи $t = \varphi(e)$ покажет, каким образом животные должны изменять время t, затраченное на неизбежную активность при изменениях условий среды и (или) внутренних характеристик организма, чтобы иметь максимальную в данных условиях возможность расхода энергии на продуктивные процессы и дополнительную (не связанную непосредственно с поддержанием индивидуального существования) активность, или при отрицательном энергетическом балансе для обеспечения минимального расхода энергии, аккумулированной в их тканях.

Другой распространенный в теории оптимального питания критерий — величина полученной из пищи энергии. Этот критерий в принятых обозначениях соответствует величине E_M и может быть использован как мера приспособленности животных только в том случае, если при увеличении t E_N растет медленнее, чем E_M, чего, как будет показано ниже, в действительности не наблюдается.

Тем не менее на возможность выбора E_M в качестве некоторого критерия оптимальности энергетического бюджета можно

взглянуть и несколько по-иному. С точки зрения термодинамики, организм животного представляет собой открытую систему, которая неминуемо должна стремиться к достижению стационарного состояния, характеризующегося минимальной величиной внешней диссипации энергии. При постоянной массе тела (что, по-видимому, близко к реальности для взрослых неразмножающихся особей) оценкой внешней диссипации энергии может служить величина теплопродукции [13]. Животные могут сохранять массу тела постоянной только если $E_M \geqslant E_N$ при условии, что вся добавочная энергия (E_A) расходуется на дополнительную активность, не связанную с неизбежными для поддержания существования нуждами. Очевидно, что условием, удовлетворяющим требованию минимальной теплопродукции (внешней диссипации энергии), будет равенство $E_A=0$. Стационарное состояние открытой термодинамической системы находится тем дальше от состояния равновесия (теплового хаоса), чем больше величина внешней диссипации энергии в этом стационарном состоянии, которая может служить мерой упорядоченности системы [18]. Поэтому величину E_M при $E_A=0$ можно считать дополнительным критерием оптимальности, отражающим степень организованности энергетического строения организма животных. Вероятнее всего, однако, что значение E_M при $E_A=0$ связано только с какими-то внутренними энергетическими характеристиками животных и не зависит непосредственно от времени, потраченного на неизбежные при их существовании нужды.

Зависимость компонентов *DEB* от времени, потраченного на неизбежную при существовании активность, и факторов внешней среды

Прежде чем искать решение задачи (3), необходимо конкретизировать описания слагаемых балансового уравнения (1) в зависимости от t и факторов среды. Как уже упоминалось, в настоящей работе рассматриваются только три из них — кормообеспеченность, плотность населения животных и температура окружающей среды.

Кормообеспеченность. Очевидно, что величина E_M пропорциональна количеству съеденного за сутки корма:

$$E_M = k \cdot B, \tag{4}$$

где B — биомасса корма, а k — произведение его удельной теплоемкости на коэффициент утилизации пищи.

Экспериментальные исследования и теоретические построения свидетельствуют, что величина B определяется обилием корма, и эта зависимость имеет нелинейный характер [14, 54—56, 60]. Связь между плотностью кормовых ресурсов и количеством съедаемой за определенный период пищи известна под названием

функциональной реакции хищника на плотность жертвы [55], или трофической функции [32]. Возможны по меньшей мере два способа описания трофической функции. Первый из них — уравнение, введенное В. С. Ивлевым [14]:

$$\frac{dB}{dF} = \xi \cdot (B_{\max} - B), \tag{5}$$

где $B_{\max}$ — максимальное количество пищи, которое животное может потребить за выбранный промежуток времени, ξ — коэффициент, имеющий размерность, обратную плотности корма, а F — плотность корма. Согласно уравнению (5), процесс добывания пищи представляется непрерывным, и его скорость зависит от разности величин потенциального и наблюдаемого рационов.

В настоящее время более распространено так называемое «дисковое» уравнение Холлинга [55], которое является дискретным и, кроме того, учитывает время, потраченное животным на кормовую активность (t_f). При выводе своего уравнения Холлинг разделил t_f на две составляющие: время, затрачиваемое на поиск корма (t_s), и время, расходуемое на его обработку (t_h) [54]. Такое разделение по функциональному назначению носит, конечно, чисто теоретический характер, так как на практике редко бывает возможно в точности разделить t_s и t_h.

Очевидно, что

$$B = f \cdot t_s, \tag{6}$$

где f — биомасса обнаруженных за единицу времени кормовых объектов, величина которой определяется обилием корма и вероятностью его обнаружения. В простейшем случае

$$f = s \cdot F, \tag{7}$$

где s — площадь, на которой животное может «выявить» наличие пищи за единицу времени, F — плотность корма.

Величина t_h должна быть пропорциональной количеству съеденной пищи

$$t_h = h \cdot B, \tag{8}$$

где h — среднее время, затраченное на обработку одной единицы корма. Поскольку

$$t_s = t_f - t_h, \tag{9}$$

то, подставляя (8) и (9) в уравнение (6) и решая его затем относительно B, получим уравнение функционального отклика в том виде, как оно представлено в работе Холлинга [55]:

$$B = (f \cdot t_f)/(1 + h \cdot f). \tag{10}$$

Это уравнение аналогично уравнению Михаэлиса — Ментен, опи-

сывающему скорость протекания ферментативных реакций в зависимости от концентрации субстрата.

Нетрудно убедиться, что

$$\lim_{f\to\infty} B = t_f/h, \tag{11}$$

поэтому с учетом (4)

$$\lim_{f\to\infty} E_M = (k\cdot t_f)/h. \tag{12}$$

В настоящей работе в качестве основного механизма, регулирующего структуру *DEB*, фигурирует время t, составной частью которого, очевидно, является t_f. Поскольку величина E_M не может превосходить E_P, а время t_f по условиям, принятым при формулировке задачи,— переменная величина, то h не должно быть постоянным:

$$h = (k\cdot t_f)/E_P. \tag{13}$$

Подставляя (13) в уравнение Холлинга (10) и учитывая при этом (4), получим выражение, характеризующее зависимость E_M от кормообеспеченности и времени, затрачиваемого на кормовую активность, с учетом возможности его изменения [19]

$$E_M = (k\cdot f\cdot t_f\cdot E_P)/(E_P + k\cdot f\cdot t_f). \tag{14}$$

Данное выражение показывает, что с ростом времени, затраченного на поиск и обработку корма, величина E_M возрастает нелинейно. При фиксированном t_f уравнение (14) не отличается от классического уравнения функционального отклика (10), выраженного в энергетических единицах. Заметим, что все эксперименты, подтверждающие уравнение (10), проводились при искусственно ограниченном времени питания (см., например, [14, 55, 56]).

Плотность населения. В естественных условиях одним из важнейших факторов среды, влияющих практически на все стороны жизнедеятельности животных, является плотность их населения. Это положение находится в центре внимания одной из наиболее обширных и интенсивно разрабатываемых отраслей экологии, изучающей разнообразные проявления популяционной саморегуляции. Ниже будет затронут лишь один частный аспект этой сложнейшей проблемы — возможное влияние плотности населения животных на структуру их *DEB* через изменение t.

Если в процессе существования животные какое-то время вынуждены тратить на социальные (внутривидовые) взаимодействия, то, вероятно, это время (t_c) должно быть пропорционально количеству контактов данной особи с другими:

$$t_c = c\cdot K, \tag{15}$$

где K — количество контактов данной особи с другими индиви-

дуумами за сутки, а c — время, затрачиваемое в среднем на один такой контакт. Тогда время, потраченное на неизбежную при существовании активность, будет слагаться из времени, расходуемого на кормовую активность, и времени, проведенного в социальных взаимодействиях:

$$t = t_f + t_c. \tag{16}$$

Число взаимодействий данной особи с другими представителями вида (K) можно считать пропорциональным времени, в течение которого возможны встречи животных (равному t_f), и некоторой функции от плотности населения (n):

$$K = n \cdot t_f. \tag{17}$$

Функцию n можно представить, например, в виде

$$n = p \cdot (N - 1)/A, \tag{18}$$

где N — число животных, обитающих на площади A, а p — коэффициент, зависящий от площади, на которой возможно обнаружение данной особью других представителей вида, и вероятности ее вступления во взаимодействие с другими животными.

Решая уравнение (16) относительно t_f и учитывая при этом (15) и (17), имеем

$$t_f = t/(1 + c \cdot n). \tag{19}$$

Подставив теперь (19) в уравнение трофической функции (14), получим зависимость E_M от времени, потраченного животным на неизбежную при существовании активность, от кормообеспеченности и плотности населения животных:

$$E_M = (k \cdot f \cdot t \cdot E_p)/[E_p(1 + c \cdot n) + k \cdot f \cdot t]. \tag{20}$$

Согласно этому выражению, величина прихода энергии (E_M) увеличивается с ростом как кормообеспеченности, так и времени, расходуемого на неизбежные нужды, а с ростом плотности населения уменьшается. Такая зависимость может иметь место только в том случае, когда животные с необходимостью вступают во внутривидовые взаимодействия, отнимающие часть времени, имеющегося в их распоряжении. Приведенные рассуждения могут относиться к любому фактору, выступающему как фактор беспокойства.

Температура среды. Выше было показано, что к суждению о виде зависимости величины поступления энергии в организм животного с пищей от биотических факторов можно прийти чисто умозрительным путем, не прибегая заранее к искусственным допущениям. В то же время связь E_M с температурой окружающей среды далеко не очевидна. С этим фактором явно связан другой компонент уравнения (1) — неизбежные при существовании затраты энергии (E_N). Величина E_N должна зависеть

от окружающей температуры, поскольку ее составляющие — затраты на поддержание постоянной температуры тела (терморегуляцию).

В настоящее время по экспериментальным данным о биоэнергетических характеристиках млекопитающих и птиц построен целый ряд моделей, описывающих величину расхода энергии животными на разные типы активности с учетом затрат на терморегуляцию (см., например, [8, 79]). Сильно огрубляя эти модели, которые по своей структуре принципиально не отличаются друг от друга, величину E_N можно представить как

$$E_N = R_T t + E_{RT}, \tag{21}$$

где R_T — средняя интенсивность чистых затрат энергии на неизбежную при существовании активность при данной температуре среды (в расчете на единицу времени), а E_{RT} — суточные затраты энергии в покое с учетом терморегуляции.

Для млекопитающих и птиц получены феноменологические уравнения, описывающие зависимость затрат на терморегуляцию от температуры окружающей среды в состоянии покоя [52, 53, 58]. Для птиц, кроме того, изучена связь энергии существования с окружающей температурой, на основании чего выведены линейные уравнения, описывающие эту связь [58].

Полная физическая модель терморегуляции, основанная на уравнении теплового баланса, должна учитывать возможность использования части тепла, образовавшегося при мышечной работе, на обогрев тела, теплоизолирующие свойства покровов, потери тепла путем иррадиации и так далее, т. е. представляется весьма сложной. В самом первом приближении для диапазона температур, расположенного ниже термонейтральной зоны, можно записать

$$R_T = R_0 + H_A \cdot \Delta T_A - H_R \cdot \Delta T_R, \tag{22}$$

где H_A — интенсивность затрат энергии на терморегуляцию при изменении температуры среды на 1 °С при неизбежной активности; ΔT_A — разность критической температуры и температуры среды во время активности; H_R — интенсивность затрат на терморегуляцию в расчете на 1 °С в покое; ΔT_R — разность критической температуры и температуры среды в период покоя; R_0 — интенсивность чистых затрат энергии на активность при $H_A \cdot \Delta T_A = H_R \cdot \Delta T_R$. Если считать, что величина критической температуры (при которой интенсивность энергетического обмена минимальна) в покое и активном состоянии одинакова (что, вообще говоря, является сильным огрублением), тогда R_0 отражает чистые затраты энергии на активность при нижней критической температуре для стандартного обмена.

Величину суточных затрат энергии в покое можно выразить как

$$E_{RT} = E_R + 24 \cdot H_R \cdot \Delta T_R, \tag{23}$$

где E_R — суточные затраты энергии в покое при $\Delta T_R = 0$.

Зависимость E_N от температур, лежащих выше термонейтральной зоны, должна быть сложнее, и в данной работе не рассматривается.

Модель оптимальной регуляции суточного бюджета энергии

Сведя в единую схему (рис. 1) зависимости компонентов уравнения (1) от факторов среды, элементов бюджета времени и внутренних характеристик организма, легко убедиться, что единственный элемент этой схемы, не связанный с факторами среды и характеристиками организма очевидными зависимостями,— время t, расходуемое на неизбежные при существовании виды активности. Эта величина прямо или опосредованно определяет (вместе с факторами среды и внутренними параметрами) все остальные составляющие бюджета энергии и времени. Таким образом, систематизация представлений о взаимосвязях элементов бюджета времени и бюджета энергии, выделенных по функциональным, целевым признакам, приводит к выводу о том, что t действительно можно рассматривать как эффективный регулятор DEB — перестройка структуры последнего должна «автоматически» следовать за изменениями t.

Подставляя (20) и (21) в балансовое уравнение (1) и решая его затем относительно E_A, получим конкретное выражение для (2):

$$E_A = (k \cdot f \cdot t \cdot E_p) / [E_p \cdot (1 + c \cdot n) + k \cdot f \cdot t] - R_t t - E_{RT}. \quad (24)$$

Нетрудно убедиться, что зависимость E_A от t немонотонна (рис. 2), что позволяет легко найти решение оптимальной задачи (3), которое имеет следующий вид:

$$t = \frac{E_P}{R_T} \cdot Q \cdot (1 - Q), \quad (25)$$

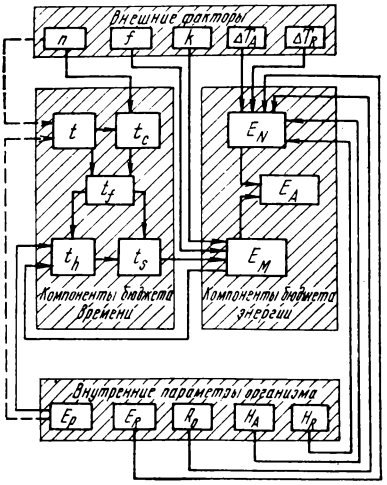
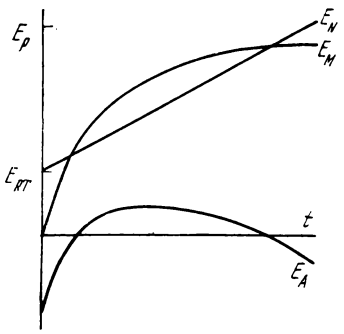


Рис. 1. Взаимосвязи внешних факторов и внутренних энергетических параметров организма с компонентами бюджетов времени и энергии гомойотермных животных.

Сплошные стрелки — «очевидные» связи (установленные эмпирически или логически неизбежные), *штриховые стрелки* — предполагаемые обратные связи, направленные на оптимальную регуляцию энергетического бюджета. Обозначения в тексте.



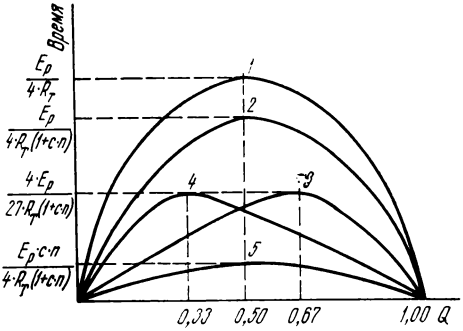


Рис. 2. Зависимость компонентов энергетического бюджета от времени (t), расходуемого на неизбежную при существовании активность в соответствии с уравнениями (20), (21) и (24). E_M — метаболизированная энергия, E_N — неизбежные затраты, E_A — «дополнительная» энергия.

Рис. 3. Зависимости компонентов бюджета времени животных, оптимизирующих *DEB*, от качества среды (Q).

1—5 — время: *1* — на неизбежную при существовании активность (t), *2* — на кормовую активность (t_f), *3* — на поиск корма (t_s), *4* — на обработку пищи (t_h), *5* — на взаимодействия между особями (t_c).

где Q — функция, зависящая от внешних условий и внутренних биоэнергетических характеристик организма,

$$Q = \{[R_T(1+c \cdot n)]/k \cdot f\}^{0,5}. \tag{26}$$

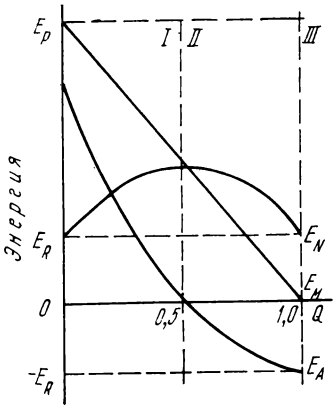
Величину Q можно считать оценкой качества среды: при ухудшении условий существования (уменьшении количества или качества корма, увеличении плотности населения животных, снижении температуры окружающей среды) Q возрастает. В соответствии с выражением (25) t обращается в нуль при $Q=0$ (бесконечно «хорошие» условия) и при $Q=1$; достигает максимума, если $Q=0{,}5$ (рис. 3). Это означает, что животные, управляющие своим *DEB* путем изменения t, должны уменьшать его как при улучшении условий среды, так и при их ухудшении ниже установленного порога, определяемого условием

$$k \cdot f = 4 \cdot R_T(1+c \cdot n). \tag{27}$$

При $Q=1$ животные уже не в состоянии оптимизировать *DEB* путем изменения t (оптимальное значение $t=0$). Такое состояние среды, описываемое выражением

$$k \cdot f = R_T(1+c \cdot n), \tag{28}$$

можно считать пределом возможности активного существования животных, оптимизирующих структуру энергетического бюджета.



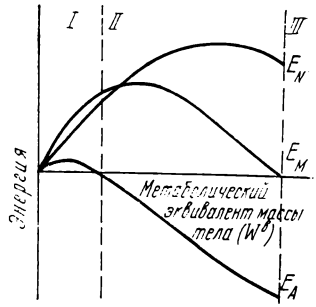


Рис. 4. Зависимости компонентов бюджета энергии животных, оптимизирующих его посредством изменения времени, которое расходуется на неизбежную при существовании активность, от качества среды (Q).

I — III — области изменения Q: I — энергетический баланс положителен; II — энергетический баланс отрицателен, III — активное существование животных невозможно.

Рис. 5. Зависимости компонентов DEB оптимизирующих его животных от массы их тела (W).

I — III — пределы изменения W. Обозначения см. на рис. 2 и 4.

Подставляя оптимальное значение t (25) в выражения (20), (21) и (24), можно определить зависимости компонентов уравнения (1) от качества среды, ожидаемые для животных, оптимизирующих свой DEB:

$$E_M = E_P \cdot (1 - Q), \tag{29}$$

$$E_N = E_P \cdot Q \cdot (1 - Q) + E_{RT}, \tag{30}$$

$$E_A = E_P \cdot (1 - Q)^2 - E_{RT}. \tag{31}$$

Таким образом, в допустимых пределах изменения среды ($Q \in \{0,1\}$) ухудшение ее качества ведет к снижению оптимальных E_M и E_A, а величина E_N при этом вначале растет, достигая максимального значения при $Q = 0{,}5$, а затем снова уменьшается, принимая при $Q = 1$ величину, равную E_{RT} (рис. 4).

Из уравнения (29) следует, что оценку качества среды можно представить как

$$Q = 1 - (E_M / E_P). \tag{32}$$

Согласно (4), (8) и (14), отношение E_M к E_P равно отношению t_h к t_f. Тогда, с учетом (9), оказывается, что функция качества среды Q равна для оптимизирующих DEB животных доле времени поиска корма в общем его расходе на кормовую активность:

$$Q = t_s / t_f. \tag{33}$$

Иными словами, ухудшение условий существования должно вызывать относительное увеличение затрат времени на поиск корма.

В термонейтральной зоне, как следует из уравнения (31), величина E_A становится равной нулю при $Q=1-(E_R/E_P)^{0,5}$. Это условие, согласно (1), эквивалентно условию равенства E_M и E_N. При этом E_M принимает максимально возможное значение, если только

$$E_P=4E_R. \tag{34}$$

Следовательно, животные, оптимизирующие структуру *DEB* путем изменения t, будут иметь наиболее упорядоченное с термодинамической точки зрения строение, если величина потенциальной энергии в четыре раза превосходит величину суточных энергозатрат в покое. Примечательно, что соблюдение условия (34) при $E_A=0$ максимизирует не только E_M и E_N, но и отношение E_A/E_N, т. е. в этом случае выполняются одновременно три требования — максимальная возможность тратить энергию на дополнительные нужды, максимальная величина потока энергии через организм и минимальные относительные затраты энергии на ее получение из пищи.

В соответствии с принципом Броди [5, 41], энергетические затраты на мышечную активность пропорциональны основному обмену (E_B). Тогда

$$R_0=g\cdot E_B, \tag{35}$$

$$E_R=r\cdot E_B, \tag{36}$$

где g и r — коэффициенты пропорциональности. Обмен в покое отличается от основного обмена незначительно, т. е. коэффициент близок к единице [9, 10]. Величина же основного обмена E_B связана с массой тела животных нелинейной зависимостью, которую обычно описывают с помощью аллометрического уравнения

$$E_B=a\cdot W^b, \tag{37}$$

где W — масса тела, a и b — постоянные, причем $b\in\{0,1\}$. Величина затрат энергии на терморегуляцию (при низких температурах) также связана с массой тела, и эта связь описывается уравнениями, имеющими сходный с (37) вид [52, 53, 58]. Это дает возможность включить в модель оптимальной регуляции *DEB* массу тела животных (рис. 5). Для термонейтральной зоны уравнения (29—31) с учетом массы тела приобретут следующий вид:

$$E_M=4arW^b(1-q\cdot W^{0,5\cdot b}), \tag{38}$$

$$E_N=a\cdot r\cdot W^b[4q\cdot W^{0,5\cdot b}(1-q\cdot W^{0,5\cdot b})+1], \tag{39}$$

$$E_A=a\cdot r\cdot W^b[4(1-q\cdot W^{0,5\cdot b})^2-1], \tag{40}$$

где

$$q=\{[a\cdot g\cdot(1+c\cdot n)]\,/\,k\cdot f\}^{0,5}. \tag{41}$$

Описанная в данном разделе формализация представлений об оптимальной регуляции DEB посредством изменений t в зависимости от условий среды и (или) внутренних параметров организма дает возможность сделать ряд предсказаний о том, какие явления следует ожидать, если животные действительно стремятся менять структуру бюджета времени таким образом, чтобы максимизировать возможность тратить энергию на нужды, не связанные непосредственно с поддержанием индивидуального существования. Эти предсказания относятся к довольно широкому кругу явлений — от пределов изменения DEB и соотношения E_P/E_R до поведения животных в различных условиях.

Предсказания модели и эмпирические факты

Критерием верности теоретических моделей обычно считается соответствие наблюдаемых в природных и экспериментальных условиях фактов следствиям из этих моделей. Об относительности этого критерия будет сказано ниже; сейчас же, по-видимому, следует оговориться, что подобное соответствие корректнее считать лишь свидетельством того, что эмпирические факты допускают интерпретацию в рамках данной теоретической схемы.

Пределы изменения DEB и соотношение E_P и E_B. В соответствии с уравнениями (29—31), величина суточного бюджета энергии, которая равна E_M при $E_A \geqslant 0$ и E_N при $E_A < 0$, может изменяться в довольно ограниченных пределах — от E_R до E_P (см. рис. 4). Учитывая требование (34) максимизации E_M при $E_A = 0$, ожидаемый размах этих изменений составит $3 \cdot E_R$. E_R немного превышает величину основного обмена (E_B), поэтому следует ожидать, что в действительности величина потенциальной энергии должна быть чуть больше $4 \cdot E_B$. Согласно эмпирическим данным, величина E_P в самом деле составляет $4 - 5 \cdot E_B$; ее зависимость от массы тела для млекопитающих и птиц довольно хорошо описывается уравнением [59]

$$E_P = 0{,}137 \cdot W^{0{,}72} \text{ (кДж/сут)}. \tag{42}$$

Конечно, расход энергии в некоторых случаях может превосходить величину E_P (например, во время миграций перелетных птиц [7]), однако в таких ситуациях он обеспечивается за счет заранее созданных жировых запасов; животные, получающие энергию только из пищи, не могут расходовать энергии больше, чем E_P [10].

Соответствие эмпирических наблюдений предсказываемому моделью соотношению основного обмена и потенциальной энергии представляется довольно сильным аргументом в пользу правильности основных положений, легших в ее основу, так как данное предсказание является следствием сразу двух экстре-

мальных принципов (максимумов E_A и потока энергии через организм, находящийся в термодинамически стационарном состоянии), «надстроенных» друг над другом таким образом, что второй принцип не может выполняться, если не выполняется первый.

Изменения t и компонентов DEB в зависимости от кормообеспеченности. Модель предсказывает, что снижение плотности и (или) качества корма должно приводить сначала к росту t, а затем, после того как кормообеспеченность снизится до уровня, описываемого условием (27), к его снижению. Увеличение активности при уменьшении кормообеспеченности неоднократно наблюдали на самых разных видах млекопитающих [35]. Кроме того, имеются сведения и об увеличении доли кормовой активности в общей активности птиц, если корма становилось меньше [49]. Согласно данным, полученным в неволе, растительноядные млекопитающие тратят на кормежку больше времени, чем всеядные, а последние — больше, чем хищные [23].

Косвенными свидетельствами снижения кормовой активности грызунов при улучшении кормовых условий могут служить материалы, показывающие уменьшение длины индивидуальных перемещений зверьков при внесении на участки, где проводилось их мечение, искусственной подкормки [71], а также отрицательная связь размеров участков обитания этих животных с обилием корма [25]. Такая связь величины участков с показателями, характеризующими обилие и качество корма, была показана и для других млекопитающих [51].

В то же время эксперименты, проведенные на лесных мышах, выявили, что выраженная нехватка корма приводит сначала к увеличению, а затем к снижению активности зверьков [48]. Таким образом, изменение активности животных в ответ на изменение кормообеспеченности качественно соответствует предсказаниям модели.

Другое ее предсказание заключается в том, что животные, оптимизирующие DEB, увеличат потребление валовой и «дополнительной» энергии при улучшении кормовых условий, несмотря на уменьшение кормовой активности. Рост потребления корма с увеличением его плотности наблюдали для животных, относящихся к самым разным группам, как уже упоминалось выше [14, 55, 56, 60]. Многочисленные эксперименты, проведенные на мелких млекопитающих, показали, что повышение качества и обилия корма приводит к интенсификации роста этих животных, а снижение кормообеспеченности — к его торможению, причем переход с обедненного на полноценный рацион часто сопровождается резким увеличением скорости роста подопытных зверьков [24]. Было также продемонстрировано, что обилие пищи положительно отражается на темпах роста млекопитающих в естественных условиях [75, 72, 76], а эксперименты по внесению искусственной подкормки подтвердили существование

положительной связи интенсивности размножения мелких млекопитающих с кормообеспеченностью [40, 71, 76—78].

Все эти факты хорошо известны, однако их сопоставление с наблюдающимся при изменениях кормообеспеченности изменением кормовой активности свидетельствует о том, что рост потребления энергии и ее затрат на продуктивные процессы сопровождается снижением t_f, что отвечает предсказаниям модели и является следствием положенного в ее основу экстремального принципа.

Влияние плотности населения животных на t и компоненты *DEB*. Модель оптимальной регуляции *DEB* предсказывает, что увеличение плотности населения животных в том случае, когда они вынуждены тратить часть времени на взаимодействие с другими особями, должно сопровождаться увеличением времени t, пока оно не достигнет предельного значения при соблюдении условия (27). Расход времени на социальные взаимодействия должен в таком случае возрастать, а на сбор и обработку корма — снижаться. Следовательно, при увеличении плотности населения животных расход энергии на неизбежные при существовании потребности (E_N) будет увеличиваться, а ее приход из пищи (E_M) — снижаться, что в свою очередь должно вызывать торможение роста, размножения и сокращение дополнительной активности.

В опытах, проведенных на мелких млекопитающих, было показано, что при повышении численности экспериментальных групп зверьков выше определенного уровня действительно наблюдается увеличение энергетических затрат из-за повышения социальной активности [46, 68], а величина потребления энергии при этом снижается [73]. При повышении плотности мелких млекопитающих происходит уменьшение участков их обитания (определенных по данным отлова) [27], а удаление части зверьков с огороженных территорий приводит к увеличению среднего расстояния между точками их поимки [72]. Эти факты могут служить свидетельством уменьшения кормовой активности с ростом плотности населения, так как данные, полученные методом мечения и повторных отловов грызунов в живоловки, отражают их кормовую активность в большей степени, чем какую-либо другую.

К настоящему времени накоплены весьма многочисленные данные о торможении роста животных при повышении плотности их населения [24], а зависимость интенсивности размножения от численности животных — бесспорный факт.

Выше указано, что представления о связи *DEB* с плотностью населения животных, фигурирующие в модели, весьма упрощенны и затрагивают лишь один из возможных путей влияния этого фактора на биоэнергетические показатели животных. Тем не менее включение в модель оптимальной регуляции *DEB* даже таких односторонних и грубых представлений дает ей воз-

можность предсказывать некоторые проявления эффектов взаимодействия популяционных факторов с иными факторами среды. Так, модель показывает, что животные, регулирующие *DEB* путем изменения *t*, могут испытывать энергетическое голодание, несмотря на кажущееся изобилие пищи, если плотность их населения достаточно высока. Из анализа литературных данных вытекает, что такие ситуации время от времени возникают в естественных условиях [21, 63].

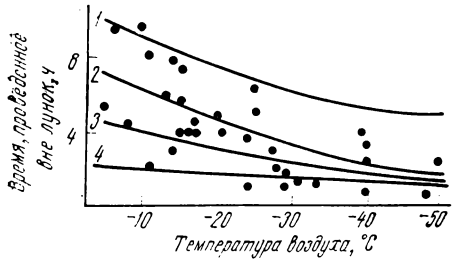
Влияние температуры среды на *t* **и** *DEB*. Одно из следствий модели — предсказание различного характера реакций животных, оптимизирующих *DEB*, на понижение температуры окружающей среды в зависимости от того, имеют ли они возможность использовать микроклимат убежищ.

В естественных условиях почти все млекопитающие и птицы в той или иной степени могут экономить энергию во время пребывания в укрытиях (норах, гнездах, естественных убежищах). Довольно часто температура в этих укрытиях сохраняется на уровне, близком к термонейтральной зоне, несмотря на значительное ее понижение вне укрытия [1, 22, 34, 61]. Согласно модели, в этом случае снижение температуры вне убежища должно приводить к росту R_T и, соответственно, уменьшению времени *t*, расходуемого на поддержание индивидуального существования.

Наблюдения, проводившиеся в естественных условиях, а также те эксперименты, где животные имели возможность укрываться в теплых убежищах, подтверждают это следствие модели [4, 38, 17, 33, 42, 43, 30, 64]. В качестве примера приведем данные Р. Л. Потапова [30] о бюджетах времени тетеревиных птиц в зимний период. В этой работе представлены материалы, касающиеся основных биоэнергетических показателей тетеревиных и времени, проведенного птицами вне подснежных лунок (которое в первом приближении можно отождествить с *t*) при температуре —20 °С. На основе этих данных появилась возможность рассчитать конкретные значения предсказываемых моделью *t* для других температур. Сопоставление этих расчетов с многолетними сведениями об активности четырех видов тетеревиных птиц показывает удовлетворительное (с учетом того, что остальные факторы среды принимались постоянными, хотя этого, конечно, в действительности быть не могло) соответствие ожидаемых и эмпирических величин *t* (рис. 6).

В связи с уменьшением *t* должна снижаться и величина потребляемой с кормом энергии (E_M), что действительно было обнаружено в экспериментах, проведенных на мелких млекопитающих [43, 64].

Если животные не имеют возможности использовать микроклимат убежищ для снижения затрат на терморегуляцию или последние не могут его обеспечить (при очень низких температурах и слабых теплоизолирующих свойствах укрытий), то, со-



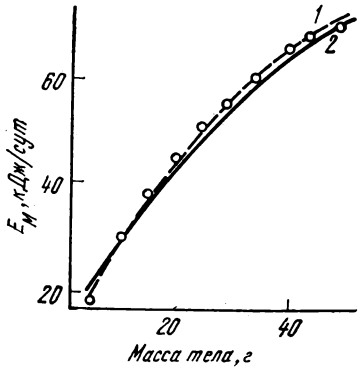


Рис. 6. Рассчитанная по модели оптимальной регуляции *DEB* и наблюдавшаяся продолжительность пребывания тетеревиных птиц вне подснежных лунок при различной температуре воздуха (по данным [30]).

Точками обозначены экспериментальные данные для четырех видов тетеревиных [30]: *1* — белой куропатки, *2* — глухаря, *3* — рябчика, *4* — тетерева.

Рис. 7. Зависимость *DEB* (E_M) мелких грызунов от массы их тела.

Кружками обозначены результаты расчетов по уравнению (38) оптимальной регуляции *DEB*, построенного с использованием (46) при моделировании содержания зверьков в «метаболических клетках»: $E_M = 7{,}334 \cdot W^{0{,}750} - 0{,}855 \cdot W^{1{,}125}$. *1* — линия регрессии, построенная по результатам расчетов: $E_M = 8{,}389 \cdot W^{0{,}546}$ ($R^2 = 0{,}955$); *2* — линия регрессии, полученная эмпирическим путем [47]: $E_M = 9{,}611 \cdot W^{0{,}500}$.

гласно предсказанию модели, изменения t и *DEB* в ответ на снижение температуры среды должны быть направлены в противоположную сторону. По правилу компенсации Рубнера, часть тепла, образовавшегося при работе мышц, расходуется на обогрев животных. В терминах модели это означает, что при $\Delta T_A = \Delta T_R$ $H_A < H_R$, т.е. понижение температуры окружающей среды приводит к уменьшению R_T. Следствием этого должен быть рост t и, соответственно, E_M.

Увеличение потребления корма при понижении температуры содержания млекопитающих и птиц в экспериментальных условиях — хорошо известный факт [45, 57, 58]. В литературе имеются также данные, указывающие прямо или косвенно и на увеличение периода кормовой активности по мере снижения температуры содержания [29, 44]. Наблюдения, проведенные в природных условиях, также подтверждают повышение активности животных при низких температурах воздуха, если они не имеют достаточно хорошо защищающих их от холода убежищ. Например, хорошо известно, что подвижность диких копытных в сильные морозы заметно увеличивается [35].

Таким образом, как и следует из описанной в настоящей работе формальной модели, наличие или отсутствие убежищ, позволяющих животным снижать энергетические затраты на под-

держание постоянной температуры тела, определяет направление изменений величины и структуры *DEB*, а также величины t при снижении температуры среды.

DEB **и масса тела животных.** Согласно уравнению (40), зависимость E_A от массы тела животных является немонотонной (см. рис. 5). В термонейтральной зоне она имеет максимум при

$$W = [(3 - \sqrt{3})/4 \cdot q]^{2/b}, \qquad (43)$$

а значение E_A становится равным нулю при $W=0$ и $W = (2q)^{-(2/b)}$. Если считать, что аллометрическое уравнение (37) справедливо как для животных разных видов, так и для особей одного, тогда для растущих животных (тратящих по крайней мере часть E_A на ростовые процессы) модель предсказывает S-образную форму ростовых кривых, параметры которых будут определяться условиями среды. Как хорошо известно, большинство животных действительно имеет S-образные кривые роста, для описания которых в различных ситуациях используют различные функции.

Уравнение (38) показывает, что зависимость E_M от массы тела тоже немонотонна, однако E_M достигает максимума при $W = (1{,}5 \cdot q)^{-(2/b)}$, т. е. при отрицательном энергетическом балансе. Следовательно, E_M практически всегда возрастает с увеличением массы тела, причем это возрастание происходит медленнее, чем увеличение интенсивности основного обмена.

Действительно, зависимость *DEB* от массы тела для птиц, например, хорошо описывается уравнением [12]

$$DEB = 12{,}06 \cdot W^{0{,}63} \text{ (кДж/сут)}, \qquad (44)$$

в то время как интенсивность основного обмена — уравнениями, аллометрический экспонент которых колеблется в пределах 0,66—0,73 [58]. Связь *DEB* с массой тела грызунов имеет вид [47]

$$DEB = 9{,}61 \cdot W^{0{,}50} \text{ (кДж/сут)}, \qquad (45)$$

а величина E_B мелких млекопитающих описывается уравнением [62]

$$E_B = 1{,}81 \cdot W^{0{,}75} \text{ (кДж/сут)}. \qquad (46)$$

Можно показать, что в определенных пределах изменения массы тела (примерно соответствующих пределам изменения массы тела мелких грызунов) кривая, построенная по уравнению (45), практически совпадает с кривой, построенной на основе модели оптимальной регуляции *DEB* (38) с учетом биоэнергетических показателей грызунов и использованием уравнения (46), если считать, что зверьки содержатся поодиночке в не-

больших клетках и получают количество корма, эквивалентное 15—20 г (в сухой массе) овса в сутки, т. е. при моделировании условий экспериментального содержания грызунов в «метаболических клетках» (рис. 7).

Ограниченность модели и возможности ее уточнения

Проведенное в предыдущем разделе беглое сопоставление эмпирических фактов с предсказаниями модели дает основание интерпретировать эти факты как свидетельство того, что животные стремятся изменять время, затрачиваемое ими на неизбежную при существовании активность, чтобы максимизировать таким образом возможность тратить энергию на нужды, не связанные непосредственно с поддержанием индивидуального существования. Ясно, что представленное в настоящей работе формальное описание регуляции *DEB* очень огрублено и модель остается открытой для дополнений и уточнений.

Кроме того, эвристическое значение формальных построений заключается не только (и не столько) в том, чтобы с их помощью объяснять наблюдаемые явления, но и в том, что они помогают определить границы применимости предположений, лежащих в их основе, и таким образом указывают пути дальнейшего изучения [67]. Иными словами, исследование того, что модель описать не может, не менее важно, чем поиск подтверждений ее верности.

Одним из наиболее грубых допущений модели, сильно ограничивающих область ее применимости, является предположение о постоянстве R_0 — средней интенсивности чистых затрат энергии на активность. Эта величина в действительности обусловлена в первую очередь распределением времени на активность разной интенсивности и, вне всякого сомнения, может выступать в качестве эффективного регулятора *DEB*. Так, уменьшение R_0 должно приводить к увеличению t и расширению спектра условий среды, в котором возможно активное существование животных. Одновременно модель, описывающая изменения распределения времени на разные по интенсивности типы активности с учетом принципа оптимальности *DEB*, должна быть существенно сложнее, чем представленный здесь предельно упрощенный вариант, и решение оптимальной задачи (3) в рамках этой сложной модели, по-видимому, будет невозможно найти простым аналитическим путем. Поэтому исследование регуляции *DEB* через изменение распределения времени на разные типы активности осталось за рамками описанной в настоящей статье схемы, хотя и представляется очень нужным для интерпретации реальных явлений (таких, например, как сохранение постоянной массы тела).

Модель не охватывает также такого явления, как зависимость затрат энергии на поддержание постоянной температуры тела от интенсивности мышечной работы и специфического динамического действия пищи. Поэтому она применима (и то в ограниченных пределах) только для интерпретации явлений, происходящих при температурах окружающей среды, лежащих ненамного ниже термонейтральной зоны. Можно ожидать, например, что при повышении температуры среды животным станет выгоднее (с точки зрения оптимизации *DEB*) снижать время и (или) интенсивность мышечной работы, чтобы избежать образования «лишнего», вредного для организма тепла. Вопрос о связи H_A и R_0 тесно соприкасается с упомянутой выше проблемой регуляции *DEB* путем изменения средней величины R_0, а также с тем, что период активности животных в течение суток ограничен.

Максимальная величина t в реальных условиях должна контролироваться как эндогенно, так и экзогенно (например, длительностью фотопериода). Отсутствие такого ограничения в описанной здесь формализации представлений о регуляции *DEB* наряду с допущением о постоянстве R_0 приводит, например, к тому, что с ее помощью нельзя описать достижение E_M своего предельного значения (E_P) при снижении температуры содержания животных реалистически (по модели это может произойти, только если $R_T = 0$, а величина t возрастает до бесконечности).

В модель включен только крайне очевидный механизм влияния плотности населения на величину и структуру *DEB* через время, которое животные вынуждены тратить на социальные взаимодействия. Сложные внутрипопуляционные взаимоотношения имеют гораздо больше аспектов, которые в принципе могут быть описаны в терминах биоэнергетики и, следовательно, включены в модель оптимальной регуляции *DEB*. Это относится к таким явлениям, как зависимость интенсивности основного обмена от иерархического статуса особей и плотности населения животных.

В естественных условиях величина c (среднее время, затрачиваемое особью на контакт с другим представителем вида) скорее всего не постоянна и зависит от ранга особи, сезона, условий среды. Вообще говоря, плотность населения в рассматриваемой модели выступает в качестве простого фактора беспокойства, и рассуждения, примененные для вывода зависимости *DEB* от этого фактора, могут быть распространены на любой другой, если он требует отвлечения части времени, которым располагает животное. Изменение чувствительности к факторам беспокойства также может служить механизмом, регулирующим *DEB*.

Модель не учитывает такого важного экологического фактора, каким является гетерогенность среды; она имеет дело с

идеализированной равномерной средой, что тоже сильно ограничивает ее общность. Можно ожидать, что учет неравномерности среды приведет к предсказаниям, несколько отличающимся от тех, которые, как правило, имеют место, если предположить, что среда однородна; модель в этом случае станет намного сложнее.

В настоящей работе рассматривается только самое грубое разделение *DEB* на две составляющие — E_N и E_A. При этом совершенно не учитывается, какой из компонентов дополнительной энергии (E_A) доминирует по отношению к другим. Между тем имеются данные, указывающие на существование иерархии энергетических потребностей внутри E_A. Так, в уже упоминавшихся экспериментах Перриго и Бронсона [64] было показано, что у молодых самок домовой мыши при искусственном увеличении затрат энергии на получение корма запасание энергии в жировых депо преобладает над ее затратами на рост и развитие (созревание) зверьков. Вероятно, степень доминирования той или иной энергетической потребности внутри E_A не постоянна в течение жизненного цикла, и смена этой степени должна отвечать каким-то принципам оптимальности, связанным с приспособленностью животных. Так, есть основания полагать, что разделение во времени процессов роста и размножения, которое имеет место практически у всех живых организмов, удовлетворяет условию максимума биомассы потомства одной особи [15].

Вполне допустимо также, что иногда (когда требуется интенсификация получения энергии) часть E_A может расходоваться на дополнительную кормовую активность, что, по-видимому, наблюдается в предмиграционный период у перелетных птиц [7] или при выкармливании потомства. Такие ситуации также остались вне рассмотрения при конструировании модели оптимальной регуляции *DEB*.

Все эти упрощения и допущения, принятые при формализации представлений об оптимальной регуляции *DEB* (перечисление которых можно было бы продолжить), существенно суживают область практического применения модели в том ее варианте, какой описан в настоящей статье. В то же время качественное соответствие довольно широкого круга явлений, наблюдаемых в естественных и экспериментальных условиях, следствиям из этой модели позволяет сделать вывод о возможности уточнения или изменения модели с сохранением ее концептуальной основы.

Наиболее важными в данном направлении представляются разработка вопросов, связанных с описанием механизма оптимизации *DEB* путем изменения времени, затраченного на активность разной интенсивности с учетом правила компенсации Рубнера, а также более подробное рассмотрение проблемы доминирования компонентов E_A.

Заключение

По мнению Р. Розена [31], принцип оптимальности в биологии получает экспериментальное подтверждение всякий раз, когда его удается подвергнуть прямой проверке, что далеко не всегда возможно. Основная трудность здесь состоит в правильном выборе целевой функции, который во многом определяется «вкусом» исследователя.

С эволюционной точки зрения критерием оптимальности, по-видимому, должна быть некая мера приспособленности, часто трактуемая как вероятность оставить наибольшее число доживающих до репродуктивного возраста потомков. Такая трактовка чрезвычайно широка и охватывает самые разнообразные стороны жизнедеятельности организмов. В то же время единственным способом формулирования того или иного экстремального принципа является построение математической модели изучаемых явлений, а любая модель принципиально может отражать (да и то схематически) лишь отдельные стороны реальных процессов.

Вследствие обязательной ограниченности любого математического описания одно и то же явление может быть описано разными моделями с одинаковой степенью «верности» (понимаемой как соответствие эмпирических фактов предсказаниям модели). Так, выше уже упоминалось, что зависимость интенсивности потребления корма от его плотности при фиксированном периоде кормовой активности одинаково хорошо может быть представлена по крайней мере в виде двух математических выражений — уравнения Ивлева (5) и уравнения Холлинга (10). Еще один пример касается зависимости *DEB* грызунов от массы их тела, которая с одинаковой степенью точности может быть описана двумя функциями (см. рис. 7). Первая из них — аллометрическое уравнение (45) — простая параметризация экспериментальных данных, не основанная на каких-либо логических построениях; вторая же (уравнение (38)) опирается на ряд теоретических представлений, и в ее параметры вложен определенный биологический смысл. Математические описания, подобные выражению (45), в силу своей простоты легко поддаются аналитическому исследованию, но пределы их применимости сильно ограничены (в крайнем выражении — только тем материалом, на основе которого они построены). Сложные «умозрительные» модели претендуют на возможность описания гораздо более широкого круга явлений, однако их труднее анализировать. Два способа формализации (феноменологический и умозрительный) взаимно дополняют друг друга и позволяют строить логически непротиворечивые и довольно обширные теории [67].

Так, модель оптимальной регуляции *DEB* позволяет объяснить, почему аллометрический экспонент уравнения (45) мень-

ше, чем соответствующий коэффициент уравнения (46), описывающего связь массы тела с основным обменом мелких млекопитающих. Рассматривая уравнение (46) в качестве хорошего приближения модели оптимальной регуляции *DEB*, можно проанализировать следствия этой модели, недоступные подобному анализу при ее представлении в полном виде. Такой анализ может быть полезен, например, при интерпретации некоторых явлений, происходящих уже на надорганизменном уровне [20]. Кроме того, «умозрительные» модели неминуемо должны базироваться на некоторых аксиоматических положениях, в качестве которых часто выступают феноменологические уравнения (например, уравнение (46) в модели оптимальной регуляции *DEB*).

Представленное в настоящей работе формальное описание регуляции *DEB* само по себе не может претендовать на то, чтобы служить всеобъемлющим. Скорее, его следует считать первым приближением, необходимым для того, чтобы оценить возможность интерпретации наблюдаемых фактов в рамках концепции оптимальной регуляции энергетического бюджета путем перестроек бюджета времени. Совпадение фактических данных с тем, что ожидается в соответствии с этой концепцией, может служить основанием для дальнейшей ее разработки. Без построения формальной модели было бы невозможно продемонстрировать, что явления, относящиеся к разным сторонам жизнедеятельности животных, согласуются между собой в рамках единых теоретических представлений.

Концепция оптимальной регуляции *DEB* позволяет учитывать эффекты взаимодействия различных факторов среды и показывает относительный характер лимитирующего действия любого из них. Соответствие предсказаний предельно упрощенной математической модели, построенной на основании этой концепции, эмпирическим фактам демонстрирует, таким образом, несостоятельность приписывания какому-либо фактору внешней среды, будь то кормообеспеченность, плотность населения или температура, исключительно важного по сравнению с другими значения. Появляется надежда, что изложенные в настоящей работе взгляды могут оказаться полезными для дальнейшей разработки комплексной (многофакторной) теории динамики населения животных.

Кроме того, следствия из представлений об иерархии энергетических потребностей согласуются с положением об определяющей роли *DEB* в формировании суточного бюджета времени [6, 7, 10, 11]. Следовательно, качественное совпадение эмпирических фактов с предсказаниями модели, построенной на основании таких представлений, может служить аргументом в пользу ведущей роли *DEB* по отношению к расходу времени.

Наконец, анализ ограниченности модели указывает на направления дальнейшего поиска; таким образом, она может быть отправной точкой для целенаправленных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев В. А. Температурные условия в снежных лунках рябчика (*Tetrastes bonasia kolymensis* But.).— Экология, 1977, № 5, с. 93—95.

2. Ашофф Ю. Обзор биологических ритмов.— В кн.: Биологические ритмы. Т. 1. М., 1985, с. 12—21.

3. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. М.: Мир, 1978. 303 с.

4. Данилов П. И., Туманов И. Л. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.

5. Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных.— Успехи соврем. биологии, 1968, т. 66, вып. 2(5), с. 276—293.

6. Дольник В. Р. Сравнение энергетических расходов на миграцию и зимовку у птиц.— Экология, 1971, № 3, с. 88—89.

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

8. Дольник В. Р. Поток энергии в организме и энергетическая модель гомойотермных животных.— Экология, 1980, № 6, с. 5—14.

9. Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности.— Орнитология, 1980, вып. 15, с. 63—74.

10. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц.— В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982, с. 3—37. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Вып. 113).

11. Дольник В. Р., Блюменталь Т. И. Биоэнергетика миграций птиц.— Успехи соврем. биологии, 1964, т. 58, вып. 2(5), с. 280—301.

12. Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (*Apus apus*) и ласточек (*Delichon urbica*, *Hirundo rustica*).— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1841—1851.

13. Зотин А. И., Зотина Р. С. Экспериментальные и теоретические основы качественной феноменологической теории развития.— В кн.: Термодинамика биологических процессов. М., 1976, с. 47—65.

14. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.

15. Инсаров Г. Э. Ступенчатая модель роста и размножения организмов.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., 1975, с. 114—121.

16. Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации.— Журн. общ. биологии, 1946, т. 7, вып. 6, с. 417—434.

17. Калабухов Н. И., Полузадова О. Б. Некоторые эколого-физиологические особенности арктического и пустынного видов лисиц: песца и корсака.— Докл. АН СССР, 1946, т. 54, вып. 4, с. 343—345.

18. Коноплев В. А., Зотин А. И. Статистическая интерпретация функции внешней диссипации и критерия эволюции.— В кн.: Термодинамика биологических процессов. М., 1976, с. 65—69.

19. Кряжимский Ф. В. Трофический ресурс и оптимизация бюджетов времени и энергии у растительноядных животных.— В кн.: Оптимальные местообитания растительноядных животных. Красноярск, 1985, с. 10—17.

20. Кряжимский Ф. В. Энергетический обмен и дифференциация животных по размерам тела.— В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 3—10.

21. Лазуткин А. И., Мосин А. Ф. К оценке физиологического состояния природных популяций некоторых видов полевок в различные сезоны года.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Ч. 2. Животный мир. Магадан, 1983, с. 37—38.

22. Ларин С. А. Белка. М., 1953. 88 с.

23. Макарова А. Р. Изучение пищевого поведения у некоторых млекопитающих.— В кн.: Сложные формы поведения. М.; Л., 1965, с. 134—138.

24. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

25. Никитина Н. А. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР.— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 1, с. 119—126.
26. Овсянников Л. Л., Свирежев Ю. М. Эволюция плодовитости и критерий Фишера.— Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, вып. 5, с. 621—626.
27. Окулова Н. М., Аристова В. А., Кошкина Т. В. Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков грызунов в тайге Западной Сибири.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 6, с. 908—915.
28. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
29. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980, с. 80—126.
30. Потапов Р. Л. Биоэнергетика тетеревиных птиц *Tetraonidae* в зимний период.— В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982, с. 57—67. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 113).
31. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 215 с.
32. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
33. Сегаль А. Н. Экологическая терморегуляция у американской норки.— Экология, 1972, № 5, с. 82—85.
34. Скворцов Г. Н. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей мохноногого тушканчика и торбоганчика в условиях Туркмении.— В кн.: Грызуны и борьба с ними. Саратов, 1959, с. 21—36.
35. Соколов В. Е., Кузнецов Г. В. Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука, 1978. 264 с.
36. Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии.— Экология, 1972, № 6, с. 13—19.
37. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во МГУ, 1968. 252 с.
38. Щеглова А. И. Влияние температуры среды на суточный ритм активности у некоторых грызунов.— В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций. Л., 1953, т. 2, с. 170—182.
39. Andrzejewski R. Supplmentary food and the winter dynamics of the bank vole.— Acta theriol., 1975, vol. 20, N 7, p. 23—40.
40. Bendell J. F. Food as a control of a population of the whitefooted mice, *Peromyscus leucopus noveboracensis* (Fis her) — Can. J. Zool., 1959, vol. 37, N 1, p. 173—209.
41. Brody C. S. Bioenergetics and growth. N. Y.: Reynolds Publ. Co., 1945. 1023 p.
42. Buchalczyk A. Seasonal changes in the activity of shrews.— Acta theriol., 1972, vol. 17, N 20, p. 221—243.
43. Churchfield S. The influence of temperature on the activity and food consumption of the common shrew.— Ibid., 1982, vol. 35, N 4, p. 128—146.
44. Clarkson D. P., Ferguson J. H. Environmental temperature versus spontanious running — wheel activity in the red squirrel *Tamiosciurus hudsonicus*.— Intren. J. Biometeorol., 1972, vol. 16, N 3, p. 269—276.
45. Davis D. F., Golley F. B. Principles in mammalogy. N. Y.: Reynolds Publ. Co., 1963. 335 p.
46. Gibb J. A. Food, feeding habits and territoriality of the Rock Pipit, Anthus spinoletta.— Ibid., 1956, vol. 98, p. 163—208.
47. Gorecki A. Metabolic rate and energy budgets in the bank vole.— Acta theriol., 1968, vol. 13, N 25, p. 341—365.
48. Grodzinski W., Wunder B. A. Ecological energetics of small mammals.— In: Small mammals: their productivity and population dynamics / Eds: F. B. Golley, K. Petrusewicz, L. Ryszkowski. Cambridge; L.; N. Y.; Melbourne, 1975, p. 173—204.
49. Gurnell J. Notes on the activity of wild wood mice, Apodemus sylvaticus, in artificial enclosures.— J. Zool., 1975, vol. 175, N 2, p. 219—229.
50. Hansson L., Grodzinski W. Bioenergetic parameters of the field vole, *Microtus agrestis* (L.).— Oikos, 1970, vol. 21, N 1, p. 76—82.

51. Harestad A. S., Bunnell F. L. Home ranges and body weight — a reevaluation.— Ecology, 1979, vol. 60, N 2, p. 389—402.
52. Hart J. C. Rodents.— In.: Comparative physiology of thermoregulation. Vol. 2. Mammals. N. Y., 1971, p. 1—149.
53. Herreid C. F., Kessel B. Thermal conductance in birds and mammals.— Comp. Biochem. Physiol., 1967, vol. 21, p. 405—414.
54. Holling C. S. The components of predation as revealed by a study of small — mammal predation on the European pine sawfly.— Canad. Entomol., 1959, vol. 91, p. 293—320.
55. Holling C. S. The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation.— Mem. Entomol. Soc. Canada, 1965, vol. 45. p. 60.
56. Johnstone-Wallace D. B., Kennedy K. Grazing management practices and their relationship to the behaviour and grazing habits of cattle.— J. Agric. Sci., 1944, vol. 34, p. 190—197.
57. Kendeigh S. C. Effects of temperature and season on the energy resources of the English sparrow.— Auk., 1949, vol. 66, p. 113—127.
58. Kendeigh S. C., Dol'nik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics.— In.: Grazing birds in ecosystems / Eds. J. Pinowski, S. C. Kendeigh. Cambridge; L.; N. Y.; Melbourne, 1977, p. 127—204.
59. Kirkwood J. K. A limit to metabolizable energy intake in mammals and birds.— Comp. Biochem. Physiol., 1983, vol. 75 A, p. 1—3.
60. Mac Arthur R. A., Aleksiuk M. Seasonal microenvironments of the muskrat (Ondatra zibetica) in a Northern marsh.— J. Mammal., 1979, vol. 60, N 1, p. 146—154.
61. Monod I. Recherches sur la croissanca des cultures bacteriennes. Paris: Hermann, 1942.
62. Morrison P. R., Ryser F., Dawe A. Studies of the physiology of the masked shrew, *Sorex cinereus*.— Physiol. Zool., 1959, vol. 32, p. 256—271.
63. Packard J. M., Mech L. D. Population regulation in volves.— In.: Biological mechanisms of population regulation / Eds. M. N. Cohen, R. S. Malpass, H. G. Hlein. L.; New Haven, 1980, p. 135—150.
64. Perrigo G., Bronson F. H. Foraging effort, food intake, fat deposition and puberty in female mice.— Biol. Reprod., 1983, vol. 29, N 2, p. 455—463.
65. Pyke G. H. Optimal foraging theory: a critical revew.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1984, vol. 15, p. 523—575.
66. Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov E. L. Optimal foraging: a selective revew of theory and tests.— Quart. Rev. Biol., 1977, vol. 52, N 1, p. 137—154.
67. Pielou E. C. The usefullness of ecological models: a stocktaking.— Ibid., 1981, vol. 56, N 1, p. 17—31.
68. Prychodko W. Zur Varibilitat der Rötemaus (*Clethrionomys glareolus*) in Bayern.— Zool. Jahrb. (Systematik), 1951, Bd 80, S. 482—506.
69. Schoener T. W. Theory of foraging strategies.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1971, vol. 2, p. 369—404.
70. Skogland F. The effect of density dependent resource limitation on size of wild reindeer.— Oecologia, 1983, vol. 60, N 2, p. 156—168.
71. Smith M. H. Food as a limiting factor in the population ecology of *Peromyscus polionotus* (Wagner).— Ann. Zool. Fenn., 1971, vol. 8, N 1, p. 109—112.
72. Smith M. H., Maza B. G., Weiner J. G. Social interactions and spatial distribution in a desert rodent.— J. Mammal., 1980, vol. 61, N 1, p. 113—116.
73. Springer S. D., Gregory T. A. Bioenergetics of golden mouse (*Ochotomys nuttalli*) in grouped and ungrouped treatment.— Ohio J. Sci., 1980, vol. 80, p. 91.
74. Stephens D. W., Charnov E. L. Optimal foraging: simple stochastic models.— Behav. Ecol. Sociobiol., 1982, vol. 10, p. 251—263.

75. Suitte J. M., Hamilton W. J. The effect of winter nutrition on growth of young Scottish red deer.— J. Zool., 1983, vol. 201, N 1, p. 153—159.
76. Sullivan T. P., Sullivan D. S., Krebs C. J. Demographic responses of a chipmunk (*Eutamias townsendii*) population with supplemental food.— J. Anim. Ecol., 1983, vol. 52, N 3, p. 743—755.
77. Taitt M. J., Krebs C. J. Population, cover, and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii*.— J. Anim. Ecol., 1983, vol. 52, N 3, p. 837—848.
78. Watts C. H. S. Effect of supplementaly food on breeding of woodland rodents.— J. Mammal., 1970, vol. 51, N 1, p. 169—171.
79. Wunder B. A. A model for estimating metabolic rate of active and resting mammals.— J. Theoret. Biol., 1975, vol. 49, p. 345—354.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ • 1988

С. К. КРИВЦОВ

СУТОЧНЫЕ БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У БЕЛОЙ СОВЫ ПРИ НИЗКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Все виды животных переживают неблагоприятные в пищевом отношении периоды, применяя разные тактики жизнедеятельности. Хищные птицы-миофаги, основные объекты питания которых подвержены значительным флуктуациям численности, имеют ряд приспособлений. Одним из них является снижение метаболизма в условиях голодания [9, 13]. Так, Шапиро и Витерс [13] в эксперименте на американском соколе *(Falco sparverius)* обнаружили снижение на 23,4 % базального метаболизма и температуры тела с 39,3 до 38,3 °С. Однако в естественной обстановке использование этих механизмов на количественном уровне изучено не было. Автор имел такую возможность, наблюдая в течение двух суток поведение белой совы *(Nyctea scandiaca)* в северо-западной части Югорского полуострова в июле 1984 г. За 48 наблюдений сова поймала лишь одного лемминга, энергетическая ценность которого не превышает 25—30 % ее суточных потребностей. Малая эффективность охоты была связана с крайне низкой численностью мышевидных грызунов (2—20 особей на 1 га) в этот год [5].

Методом индивидуального хронометрирования поведения самца белой совы, не принимавшего участия в размножении, 16 и 26 июля получены два суточных бюджета времени (*DTB*). Для пересчета их в суточные бюджеты энергии (*DEB*) использованы коэффициенты, разработанные В. Р. Дольником [2], которые показывают, во сколько раз расход энергии при данном типе активности выше, чем минимальный расход ее при базальном метаболизме (*BM*). Величина *BM* у птиц зависит от массы их тела (m), сезона и систематической принадлежности [10]. Для неворобьиных птиц в летний период она составляет: *BM*, кДж/(птицу·ч) — 0,0988 $m^{0,7282}$. Винандтс [15] показал, что уровень *BM* у сов ниже, чем у других неворобьиных птиц того же размера, и описывается уравнением: *BM*, кДж/(птицу·ч) = 1,435 $m^{0,759}$. Поэтому ожидаемая величина *BM* у самца белой совы при средней массе тела 1615 г [1] равна 21,43 кДж/(птицу·ч) по

уравнению для неворобьиных птиц, или 16,28 кДж/(птицу·ч) по уравнению для сов. В литературе имеется одно измерение *BM* у белой совы в зимний период [12], давшее значение на 22 % ниже, чем предсказывает уравнение Винандтса [15], что обусловлено, во-первых, тем, что у северных сов *BM* ниже [15], а во-вторых, тем, что измерение проводилось зимой. При пересчете с коэффициентом зависимости *BM* от массы 0,759, *BM* белой совы массой 1615 г должен быть равен 12,77 кДж/(птицу·ч).

Умножая длительность (в часах) пребывания птицы в каждом типе активности на соответствующий коэффициент (табл. 1), получаем *DEB* птицы при условной температуре среды 30 °С, выраженный в числе ее *BM*. Для того, чтобы выразить *DEB* в кДж, умножаем его на величину *BM*, кДж/ч. В табл. 1 сделан расчет при значениях *BM* 16,28 и 12,77 кДж/(птицу·ч).

Затраты на терморегуляцию рассчитаны исходя из среднесуточной температуры воздуха (T) +9 °С (16 июля) и 23 °С (26 июля), величины удельной теплопроводности птиц (h_1) и времени (t), в течение которого были затраты на терморегуляцию (24 ч минус время полета).

Удельная теплопроводность рассчитана для массы тела 1615 г по обобщающим уравнениям зависимости удельной теплопроводности неворобьиных птиц летом при существовании в клетке [10]: h_1, кДж/(°С·сут) $=1{,}1560\ m^{0{,}2818}$.

Полученный коэффициент ($h_1=9{,}27$) умножали на разность между 30 °С и среднесуточной температурой среды и на долю суток, в течение которых сова не летала. Ожидаемые затраты на терморегуляцию составили 188,8 кДж/сут 16 июля и 64,2 кДж/сут 26 июля. Они были прибавлены к соответствующим значениям DEB_{30} для оценки полной величины *DEB*. Следует также заметить, что, несмотря на высокие значения температуры среды, сова использовала солнечную инсоляцию. Вечером и ночью при низком стоянии солнца сова располагалась на вершинах наиболее высоких холмов, что способствовало сокращению расхода энергии на терморегуляцию.

Для выяснения ритмов суточной активности белой совы хронометрирование проводили следующим образом. Полные сутки разбивали по часам и в течение каждого часа отдельно хронометрировали различные типы активности. Затем изложенным выше способом (исключая только расчеты на терморегуляцию) рассчитывали затраты энергии совы за каждый отдельный час суток, на основе чего строили диаграмму распределения бюджета энергии в течение суток.

Бюджеты времени. Основное время суток белая сова находилась в малоактивном состоянии (см. табл. 1). Она неподвижно сидела на склонах и вершинах небольших холмов и значительно реже у их подножья. Длительное высматривание и подкарауливание жертвы — основной способ охоты совы в тундре и, по-видимому, в бо́льшей степени практикуется ею в безлем-

Тип активности	Цена активности, *BM* *	*DTB*, ч/сут	
		16/VII	26/VII
Высматривание и подкарауливание жертвы	1,2	22,69	22,75
Чистка оперения	1,3	0,54	0,61
Поза готовности к действию	1,3	0,08	0,50
Кормежка	1,3	0,01	—
Отрыгивание погадок	1,6	0,01	—
Ходьба	1,6	0,01	0,02
Взлет, трепетание на месте	16	0,02	0,013
Машущий полет	12	0,44	0,066
Планирующий полет	1,6	0,20	0,041
Всего	—	24	24

* В связи с тем, что крайне сложно дифференцировать такие типы активности, как фициент (1,2×*BM*).

минговые годы. Затраты времени на высматривание, подкарауливание добычи и отдых в сумме составили 22,7—22,8 ч, комфортное поведение (чистка оперения, потягивание и т. п.) 0,54—0,61 ч, позу готовности к действию 0,08—0,5 ч. Всего на малоактивные формы поведения уходило от 23,3 до 23,9 ч. В полете совы охотились незначительное количество времени, от 0,12 до 0,66 ч/сут.

Бюджеты энергии. *DEB* совы с учетом терморегуляции, при *BM*=12,77 кДж/(птицу·ч) составил 622,7 (16 июля) и 445,3 кДж/сут (26 июля): при *BM*=16,28 кДж/(птицу·ч) — 742,0 и 550,0 кДж/сут соответственно.

Энергия существования (*EM*) белой совы в клетке измерена неоднократно. Известны следующие значения (при пересчете на массу тела 1615 г и коэффициенте 0,578): 395,8 кДж/сут [12], 567,9 [8], 628,0 [7] и 1630,7 кДж/сут [6], в среднем это составляет 805,6±242 кДж/сут. Полученные нами оценки *DEB* в природе оказываются ниже этой средней величины на 8—45 %.

Винандтс [15], используя данные о 13 видах сов, содержавшихся в клетках, рассчитал зависимость их энергии существования от массы тела: *EM*, кДж/сут=8,63 $m^{0,578}$. Согласно этому уравнению, у совы массой 1615 г *EM* должна быть равной

Таблица 1

и энергии белой совы

DEB_{30}					
число *BM* в час		кДж (при *BM*=16,28)		кДж (при *BM*=12,77)	
16/VII	26/VII	16/VII	26/VII	16/VII	26/VII
27,23	27,30	443,3	444,4	347,7	348,2
0,70	0,79	11,43	12,90	8,97	10,13
0,10	0,65	1,69	10,58	1,33	8,31
0,01	—	0,21	—	0,17	—
0,02	—	0,26	—	0,21	—
0,02	0,03	0,26	0,53	0,21	0,42
0,32	0,21	5,20	3,39	4,09	2,66
5,28	0,79	85,95	12,89	67,43	10,11
0,32	0,07	5,20	1,07	4,09	0,84
33,98= 1,4 *BM* в сут	29,84= 1,2 *BM* в сут	553	485,8	433,9	381,1

отдых и высматривание добычи, нами они были объединены и введен усредненный коэф-

617 кДж/сут, что лежит в пределах наших оценок. В то же время Винандтс обнаружил, что у ушастой совы (*Asio otus*) при содержании в маленьких клетках *EM* ниже *DEB* примерно на 25 %, чем в природе. Сходную картину на белой сове наблюдал Гессэман [9] в зимний период. Таким образом, оценки *DEB*, полученные нами, близки к таковым у птиц в клетке и ниже, чем это наблюдается у птиц в природе. На это же указывают полученные нами величины DEB_{30} за 16 и 26 июля (в единицах *BM*), равные соответственно 1,4 и 1,2 *BM*. Для неразмножающихся птиц летом эти значения оказываются низкими, обычно они равны 1,5 *BM* [2, 3].

Эффективность снижения расхода энергии еще более очевидна при сравнении величин полученных нами полных *DEB* (табл. 2) и *DEB* неворобьиных птиц того же размера. Так, уравнение Кинга [11] (*DEB*, кДж/сут=10,19 $m^{0,7052}$) предсказывает для птицы массой 1615 г *DEB*, равный 1864,6 кДж/сут, что в 2—3 раза выше полученных нами значений. Рассчитанные по большему числу данных, уравнения Дольника [4] (*DEB*, кДж/сут= 12,06 $m^{0,63}$) и Валсберга [14] (*DEB*, кДж/сут = 13,05 $m^{0,6052}$) предсказывают для неворобьиной птицы массой 1615 г *DEB*, равные

Таблица 2

Расходы энергии белой совы, кДж/сут

Дата	*BM*	DEB_{30}	*T* среды, °С	Затраты на терморегуляцию	*PE* *, кДж/сут	DEB_T, кДж/сут
16/VII	12,77	433,9	9,0	188,8	175,0	797,7
26/VII	12,77	381,1	23,0	64,2	175,0	620,3
16/VII	16,28	553,2	9,0	188,8	175,0	917,0
26/VII	16,28	485,8	23,0	64,2	175,0	725,0

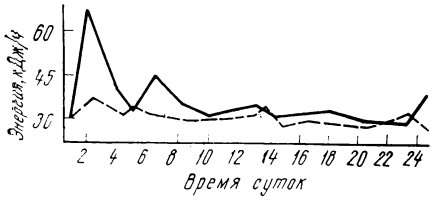
* В связи с тем, что совы в период нашего исследования находились в состоянии интенсивной линьки, к *DEB* была прибавлена еще величина продуктивной энергии (*PE*). Согласно Винандтсу [15], сова массой 240 г во время линьки в среднем ежедневно расходует 26 кДж на синтез нового оперения. Поэтому при массе 1615 г *PE* белой совы будет равна 175,0 кДж/сут.

1266,2 и 1140,8 кДж/сут соответственно. Это на 20—50 % выше оцененного нами.

Суточная активность. Данные, полученные нами описанным выше способом, показывают, что активность белой совы значительно изменяется в течение суток (см. рисунок). Максимумы активности в дни наблюдений отмечали между 23.00 и 7.00, а минимумы — между 8.00 и 18.00 часами, что в целом сходно с таковыми у других представителей этого отряда птиц. Одним из основных факторов, регулирующих у белой совы ритмику суточной активности и степень ее проявления в различные сутки, служит температура окружающей среды. Наибольшая активность зарегистрирована при прохладной ветреной погоде, и, наоборот, активность значительно снижалась в жаркую безветренную погоду. В течение суток совы также наиболее активны в периоды с минимальными значениями *T* среды. Из других абиотических факторов к снижению активности приводил туман, а к повышению — облачность.

Таким образом, при недостатке кормовых ресурсов белая сова снижает расход энергии в природе до минимального уровня, обнаруживаемого в клетке. В единицах *BM* это снижение достигает 1,2—1,4 *BM*, а при сравнении с величинами *DEB* неворобьиных птиц того же размера в природе, согласно обобщающим уравнениям [4, 14], расход энергии снижается на 20—50 %.

Распределение суточной активности белой совы сходно с рас-



Суточные ритмы активности белой совы.

Сплошная линия — за 16 июля, *штриховая* — за 26 июля.

пределением ее у других представителей этого отряда птиц в более южных широтах. Одним из наиболее важных синхронизаторов ритмов (датчиком времени) в условиях круглосуточного освещения служит температура окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дементьев Г. П. Отряд совы.— В кн.: Птицы Советского Союза. М., 1951, т. 1, с. 342—429.

2. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц.— В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982, с. 3—37.

3. Дольник В. Р. Бюджеты времени и энергии свободноживущих птиц.— Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 7, с. 1009—1022.

4. Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии у птиц в гнездовой период у стрижа (*Apus apus* L.) и ласточек (*Hirundo rustica* L., *Delichon urbica* L.).— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1841—1851.

5. Кривцов С. К., Ермаков А. А. Экологические механизмы регуляции численности и территориальное распределение зимняка на Югорском полуострове.— В кн.: Размещение и численность животных на Европейском Севере. Сыктывкар, 1986, с. 23—29. (Тр. Коми филиала АН СССР, № 74.)

6. Ceska V. Untersuchungen zu Nahrungsverbrauch, Nahrungsnutzung und Energiehaushalt bei Eulen.— J. Orn., 1980, Bd 121, p. 186—199.

7. Duke G. E., Jegers A. A., Loff G., Evanson O. A. Gastric digestion in some raptors.— Comp. Biochem. Physiol., 1975, N 50A, p. 649—656.

8. Duke G. E., Evanson O. A., Jegers A. A. Meal to pellet interval in 14 species of captive raptors.— Ibid., 1976, Bd 53A, p. 1—6.

9. Gessaman J. A. Bioenergetics of the snow owe (Nyctea seandiaca).— Arctic and Alpine Research, 1972, N 4, p. 223—238.

10. Kendeigh S. C. Resistance to hunger in birds.— J. Wildl Mgmt., 1945, N 17, p. 304—311.

11. Kendeigh S. C., Dolnic V. M., Gavrilov V. M. Avian Energetics.— In: Granivorour birds in ecosystems / Ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh. Cambridge, 1977, vol. 12, p. 127—204. (Intern. Biol. Programme.)

12. King J. R. Seasonal allocation of time and energy resources in birds.— In: Avian energetics / Ed R. A. Paynter. Cambridge, 1974, N 15, p. 4—60.

13. Shapiro C. J., Weahters W. W. Metabolic and behavioral responses of american kestrels to food deprivation.— Comp. Biochem. Phisiol., 1981, vol. 68A, N 1, p. 111—114.

14. Walsberg G. E. Avian ecological energetics.— Avian Biology, 1983, vol. 7, Ch. 3, p. 161—220.

15. Wijnandts H. Ecological energetics of the Long-eared owe (Asio otus).— Ardea, 1984, N 72, p. 1—92.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ · 1988

Н. А. НАХОДКИН

ОСОБЕННОСТИ ПОДДЕРЖАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ПОЛЕВЫХ И ДОМОВЫХ ВОРОБЬЕВ, ПУНОЧЕК, ЗИМУЮЩИХ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Центральная Якутия является регионом мира с уникальным климатом, годовой диапазон температур здесь превышает 100 °С. В таких условиях могут существовать только хорошо приспособившиеся организмы. Особый интерес представляют оседлые воробьиные птицы. Высокий уровень метаболизма (по сравнению с млекопитающими), мелкие размеры в сочетании с меньшими возможностями использования микроклимата убежищ делают птиц удобной моделью для изучения особенностей поддержания энергетического баланса при широко изменяющихся условиях среды. Необходимость такого рода исследований неоднократно отмечалась [8, 18, 25, 27]. Но до сих пор работ по изучению биоэнергетики мелких воробьиных птиц при крайне низких температурах немного. Большинство исследований проведено при положительных температурах [5, 10, 12, 14, 26] С. Н. Постников [23, 24] расширил температурный диапазон исследований энергетического баланса у 17 видов воробьиных птиц до —40 °С. При более низких температурах среды до —50 °С исследовал биоэнергетику кедровки, кукши, чечетки и сероголовой гаички А. В. Андреев [1, 2, 3].

В данной статье предпринята попытка сравнения некоторых параметров биоэнергетики трех воробьиных птиц, приспособившихся к экстремальным условиям зимовки в Якутии. Выбор видов определялся их особым положением среди зимующих птиц.

Полевой воробей — синантропный вид, зимует в населенных пунктах. В Якутии появился в начале XIX в. вместе с первыми крупными поселениями человека. Существование в экстремальных условиях среды обусловило возникновение у него ряда морфологических изменений. В настоящее время исследователи выделяют подвид — якутский полевой воробей *Passer montanus stegmanni* [20], отличающийся от номинального большими размерами. Полевые воробьи широко распространены в Центральной Якутии и на севере заходят за Полярный круг.

Домовые воробьи (*Passer domesticus* L.) появились в Якут-

ске в середине прошлого столетия [19]. В 20-е гг. этого столетия они не были обнаружены в Якутске даже при специальных поисках [16]. В начале века отмечались очень холодные зимы со среднеянварской температурой ниже — 50°С и минимумами до —64 °С. По всей вероятности, сочетание сильных холодов и коротких зимних дней послужило причиной исчезновения домовых воробьев на несколько лет. В настоящее время в Центральной Якутии имеется устойчивая популяция домовых воробьев [21].

Пуночка (*Plectrophenax nivalis* L.) является единственным представителем отряда воробьиных, достигающим Северного полюса, что свидетельствует о ее приспособленности к жизни в экстремальных условиях. Тем не менее пуночка в Якутии зимой встречается не каждый год.

Материалы и методы

Птицы отлавливались осенью и в течение всей зимы содержались в уличных вольерах размерами 3,5×2,5×2 м в Якутске (62 ° с. ш.) при естественных температуре и фотопериоде.

Среднемесячные температуры в течение зимы были следующие, ° С:

X	XI	XII	I	II	III	IV
—7,9	—28,0	—37,5	—43,2	—35,9	—22,2	—7,4

Минимальная температура доходила до —58 °С. Световой день (от восхода до захода солнца) в конце декабря составил всего 5 ч 9 мин.

Птиц регулярно взвешивали на весах типа ВЛТК-500 с точностью до 0,05 г утром за полчаса до их просыпания. Всего проведено 208 индивидуальных взвешиваний полевых воробьев, 125 — домовых воробьев и 148 — пуночек.

Энергетические потребности птиц определяли по известным методикам [4, 24]. Энергию существования находили как разницу между энергией, полученной с кормом, и энергией, потерянной с экскрементами, при близком балансе массы тела. Перед опытами корм высушивали при температуре 60 °С до постоянной массы. Перед рассветом птиц помещали в клетки с деревянным каркасом и сеткой из толстой рыболовной дели. После опыта, длившегося 1—3 дня в зависимости от устойчивости температуры воздуха, вручную разбирали остатки корма и экскременты, которые высушивали до постоянной массы при температуре 60 °С. Калорийность кормов дана по литературным данным [15], калорийность экскрементов — по данным С. Н. Постникова для птиц, изученных на Среднем Урале. Поступление и усвоение энергии с пищей измерено при температурах от 0 до —52 °С у полевых воробьев (32 опыта), домовых воробьев (22) и пуночек (36), что составило 270 суточных определений. Потери массы

тела в покое ночью определяли по В. Р. Дольнику [10], проведено 216 определений. Наполнение пищеварительного тракта в вечерние часы измерено в 127 опытах по методу, предложенному С. Н. Постниковым [24].

Результаты и их обсуждение

Масса тела. Показателем благополучного поддержания энергетического баланса является масса тела. В течение зимнего периода масса якутских полевых воробьев имеет очень высокое для вида значение (27,5 г). Видимо, большое влияние оказывает температура среды, так как в районе с примерно равным фотопериодом — Ленинградской области (60 °С) — зимняя масса полевых воробьев составляет 24,7 г (n=20), что на 10 % ниже, чем в Якутске. Наблюдается зависимость массы полевых воробьев от температуры воздуха (рис. 1.1, *А*). При температурах от 0° до —20 °С масса мало изменялась и была на уровне 26,5—26,6 г, в дальнейшем она увеличивалась до 28,0 г при —28 °С. Последующее понижение температуры вплоть до —54 °С практически не влияло на массу тела воробьев, которая стабилизировалась на уровне 27,5—28,3 г. Видимо, полевые воробьи при температурах ниже —30 °С достигают предела запасания энергетических резервов, и их существование возможно лишь благодаря комплексу экологических адаптаций (хорошо выраженному осеннему гнездованию, групповым ночевкам и т. д.), которые сокращают энергетические расходы.

В течение зимы масса тела полевых воробьев увеличивается с октября (26,6 г) и достигает максимума в конце декабря (28 г), затем с января по февраль постепенно снижается с 27,6 до 27 г (рис. 1, *Б*). Необходимо отметить следующее: несмотря на то, что среднеянварская температура воздуха ниже, чем в декабре, масса тела воробьев увеличивается.

Интересна и зависимость массы тела домовых воробьев от крайне низких температур (см. рис. 1, *А*). Домовые воробьи ведут сходный с полевыми воробьями образ жизни, но имея бо́льшую массу тела, меньше распространены в Якутии. У домовых воробьев при понижении температуры от 0° до —12,5 °С масса тела уменьшалась от 36 до 33,5 г. При дальнейшем понижении температуры масса тела одинакова. В течение зимы у домовых воробьев отмечены небольшие колебания массы тела (см. рис. 1, *Б*). С октября по ноябрь она увеличилась с 32,1 до 33,9 г. В декабре наблюдалось понижение до 33,6 г, а в январе масса достигала максимума и постепенно снижалась к концу зимы. В отличие от полевых, домовые воробьи испытывают затруднения в поддержании энергетического баланса в период короткого фотопериода в сочетании с низкими температурами (декабрь), тогда как даже при действии более низких температур, но с несколько удлиненным днем (в январе) масса у них увели-

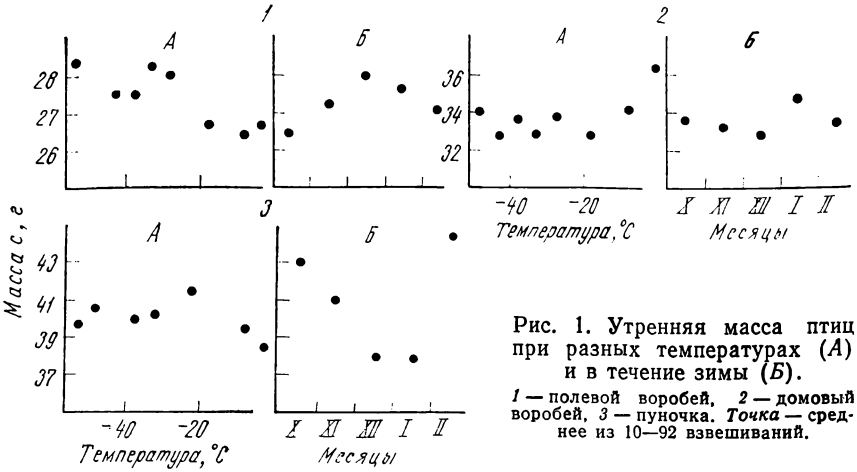


Рис. 1. Утренняя масса птиц при разных температурах (*А*) и в течение зимы (*Б*).

1 — полевой воробей, *2* — домовый воробей, *3* — пуночка. *Точка* — среднее из 10—92 взвешиваний.

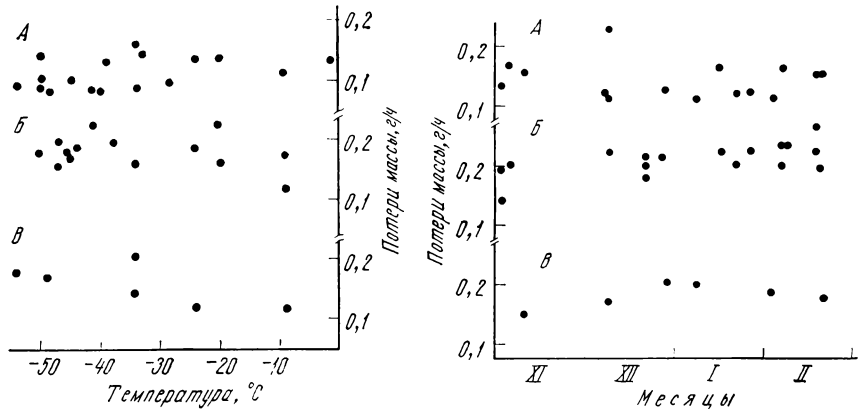


Рис. 2. Потери массы тела в покое ночью при разных температурах.

А — полевой воробей, *Б* — домовый воробей, *В* — пуночка. *Точка* — среднее из 3—19 взвешиваний.

Рис. 3. Потери массы тела в покое ночью в течение зимы.

Обозначения см. на рис. 2.

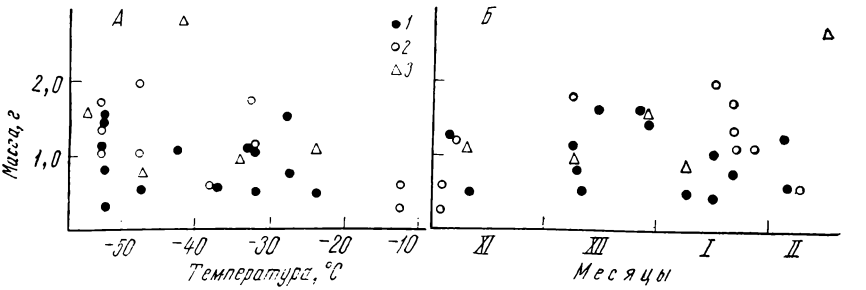


Рис. 4. Вечернее наполнение пищеварительного тракта при разных температурах (*А*) и в течение зимы (*Б*).

1 — полевой воробей, *2* — домовый воробей, *3* — пуночка.

чивается. У птиц в привычном диапазоне температур зимняя масса в природе увеличивается с понижением температуры [31, 28] вследствие накопления жировых резервов [11, 13]. В умеренных широтах зимняя масса птиц выше летней, и чем севернее зимуют птицы, тем больше разница. У пуночек превышение зимней массы над летней достигает 17 %, у полевых воробьев 12 %. Домовые воробьи при коротком световом дне в декабре имеют массу такую же, как летом, или несколько ниже, в январе масса увеличивается на 5 %. Меньшее превышение зимней массы у воробьев, чем у пуночек, связано с их зимовками в населенных пунктах и использованием теплых укрытий. По сравнению с другими популяциями оба вида якутских воробьев имеют большую массу тела. Устойчивость к низким температурам у них выше. При наличии корма они достаточно уверенно переносят зимние температуры ниже —50 °С без теплых укрытий. В других популяциях нижняя летальная температура значительно выше. Так, у домовых воробьев в Прибалтике она составляет —35 °С [14]. Исследования Б. Бруса [30] показали, что у американских популяций домового воробья предел выживания зимой —25 °С. Эти данные получены в климатических камерах, в природе предел должен быть ниже, так как птицы активно используют адаптивное поведение. Блем и Кенди [29, 32], изучая биоэнергетику домового воробья в различных точках США, установили, что нижняя летальная температура коррелирует с самой низкой среднемесячной (от —17,4 до —21,9 °С), причем ее изменчивость ниже у северных популяций. По мнению Блема, это отражает генетические различия популяций в холодоустойчивости.

Пуночки выделяются очень большими индивидуальными различиями в массе тела. Во время осенней миграции в одной стае могут находиться птицы, отличающиеся друг от друга на 10—20 г. Сроки миграций осенью и весной у пуночек растянуты, поэтому зимой между миграциями температура среды практически не поднимается выше —30 °С. Общая картина зависимости массы от температуры в области отрицательных температур от 0° до —30 °С несколько размыта, так как больше зависит от миграционного состояния птиц. Без учета мигрирующих птиц масса пуночек при понижении температуры до —25—30 °С увеличивалась и при дальнейшем понижении оставалась практически на одном уровне (см. рис. 1, *А*). В зимний период изменение массы пуночек характерно для мигрирующих птиц (см. рис. 1, *Б*). Высокая миграционная масса 43,1 г снижается с начала зимы до конца января. Причем в ноябре это происходит быстрее, чем в другие месяцы. Уже с февраля начинается интенсивное повышение массы, которое свидетельствует о подготовке пуночек к весенней миграции. Надо отметить, что в это время температура воздуха почти такая же, как в декабре (среднедекабрьская и среднефевральская температуры равняются соответственно —37,5 и —35,9 °С).

Потери массы тела в покое ночью. Потери массы тела в покое ночью при пустом пищеварительном тракте происходят за счет расхода жира, респирационных потерь воды. У пуночек эта зависимость почти прямолинейная, при изменении температуры воздуха от —24 до —54 °С потери массы увеличились от 146 до 203 мг/ч, т. е. на 39% (рис. 2, *В*). Такой характер зависимости потери массы тела от температуры отмечается у птиц, хорошо приспособленных к действию холодов [22]. Пуночки ночуют по одной и значительно меньше используют микроклимат убежищ. Зимой потери массы тела пуночек изменяются обратно пропорционально температурам, имея максимальные значения в декабре-январе (рис. 3, *В*). У полевых воробьев четкой связи потерь массы с температурой не наблюдается (рис. 2, *А*). Видимо, это больше связано с адаптивным поведением воробьев, с их способностью к групповым ночевкам. Исследования А. Ф. Давыдова [7] показали сокращение теплопотерь при групповых ночевках у полевых воробьев при температурах до —16 °С. При более низких температурах эффективность групповых ночевок должна быть выше. Резких межпопуляционных различий в потере массы тела не отмечалось [23]. В зимний период потери массы у полевых воробьев остаются примерно на одном уровне (рис. 3, *А*). У домовых воробьев с понижением температуры потери массы не увеличиваются (рис. 2, *Б*). У них наблюдается более высокий уровень потерь массы во всем диапазоне температур и в течение всей зимы (рис. 3, *Б*), чем у других сравниваемых видов.

Вечернее наполнение пищеварительного тракта. Вместимость пищеварительного тракта в зимний период с ограниченным кормовым днем может быть одним из факторов, влияющим на возможность поддержания энергетического баланса [10]. Для птиц, зимующих в высоких широтах, характерно более продолжительное нахождение пищи в пищеварительном тракте, чем у южных видов [17]. При уменьшении скорости прохождения пищи увеличивается степень ее усвоения [4, 6, 9]. По нашим наблюдениям, у пуночек пища проходит через пищеварительный тракт не менее чем за 8 ч с момента засыпания. Максимальное наполнение пищеварительного тракта полевых воробьев (1,6 г) отмечено в декабре при температурах ниже —50 °С и минимальное (всего 0,49 г) при температуре —24 °С (рис. 4). При понижении температуры воздуха степень наполнения пищеварительного тракта постепенно возрастает, но необходимо отметить, что даже при —28 °С она может у отдельных птиц достигать максимума (1,6 г). При одних температурах степень наполнения выше в короткие дни. Так, при температуре —34 °С в декабре вечернее наполнение пищеварительного тракта составляло 0,62 г, а в январе при той же температуре 0,57 г. Потери массы в покое были одинаковыми — 114 мг/ч.

У домовых воробьев наблюдается тенденция к увеличению

наполнения пищеварительного тракта при понижении температуры (см. рис. 4, *А*). В течение зимы оно более высокое в декабре-январе (см. рис. 4, *Б*). Общий уровень вечернего наполнения пищеварительного тракта у этого вида выше, чем у других.

У пуночек вечернее наполнение пищеварительного тракта при температуре —24 °С составляло 1,11 г и находилось в пределах 0,78—1,11 г до температуры —49 °С. При дальнейшем понижении температуры оно резко увеличивалось до 1,58 г (при —54 °С, рис. 4, *А*). В первой половине зимы (с ноября до января) вечернее наполнение пищеварительного тракта изменялось незначительно, лишь при крайне низких температурах достигало больших значений (см. рис. 4, *Б*). Резкое увеличение его в феврале отражает подготовку к весенней миграции.

Поступление и усвоение. У полевых воробьев потребление энергии с пищей (большая энергия) при температуре —9 °С составляло 25,585 ккал на птицу в сутки (рис. 5). При понижении температуры до —52 °С оно увеличилось до 51,81. У домовых воробьев, несмотря на их немалую массу, увеличение большой энергии идет более интенсивно, при —9 °С она составляла 28,382 ккал на птицу в сутки и при —50 °С достигала 58,397. Увеличение большой энергии в этом диапазоне температур у полевых воробьев составляло 102,5 %, а у домовых — 106 %; энергия существования соответственно увеличивалась на 112,4 и 113,7 %. Усвоенная энергия в общем повторяет изменения большой энергии у обоих видов, увеличиваясь при понижении температуры. Экскреторная энергия в данном диапазоне температур у полевых воробьев меняется от 2,59 до 4,17 ккал на птицу в сутки, а у домовых воробьев различие более существенно — от 3,746 до 7,132.

В Центральной Якутии сильно растянуты сроки миграций пуночек, поэтому для сравнения видов во время зимовки рассматриваем результаты балансовых опытов у пуночек за ноябрь — начало февраля, когда температура очень редко поднимается выше —30 °С. Повышение энергетических параметров у них при низких температурах менее выражено, чем у обоих видов воробьев. При понижении температуры от —9 до —54 °С большая энергия увеличивалась от 36,86 до 52,53 ккал на птицу в сутки (т. е. всего на 42 %), усвоенная энергия — от 34,71 до 46,91 (35 %) и экскреторная — соответственно от 3,02 до 7,56 ккал на птицу в сутки. Коэффициент усвоения пищи у всех видов был близок во всем диапазоне температур — 0,87—0,91.

В течение зимы у полевых воробьев показатели большой и усвоенной энергии наиболее высокие в декабре-январе (рис. 6). Экскреторная энергия не изменяется. У домовых воробьев большая и усвоенная энергия увеличивалась от ноября к январю, в феврале несколько уменьшилась. Экскреторная энергия была выше в декабре-январе. У пуночек энергетические параметры в течение зимы мало изменялись.

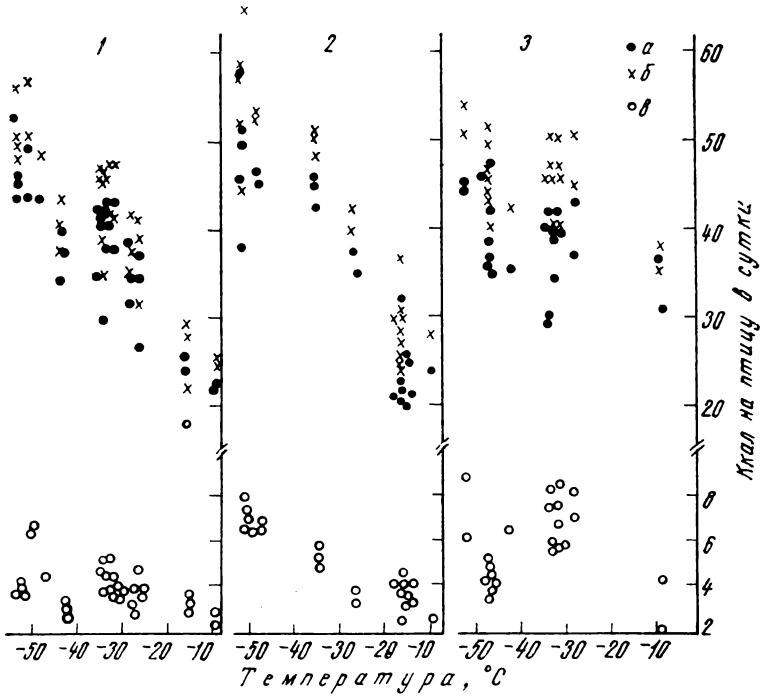


Рис. 5. Поступление и усвоение энергии с пищей при разных температурах.

1 — полевой воробей, *2* — домовый воробей, *3* — пуночка.
а — *в* — виды энергии: *а* — усвоенная, *б* — большая, *в* — экскреторная.

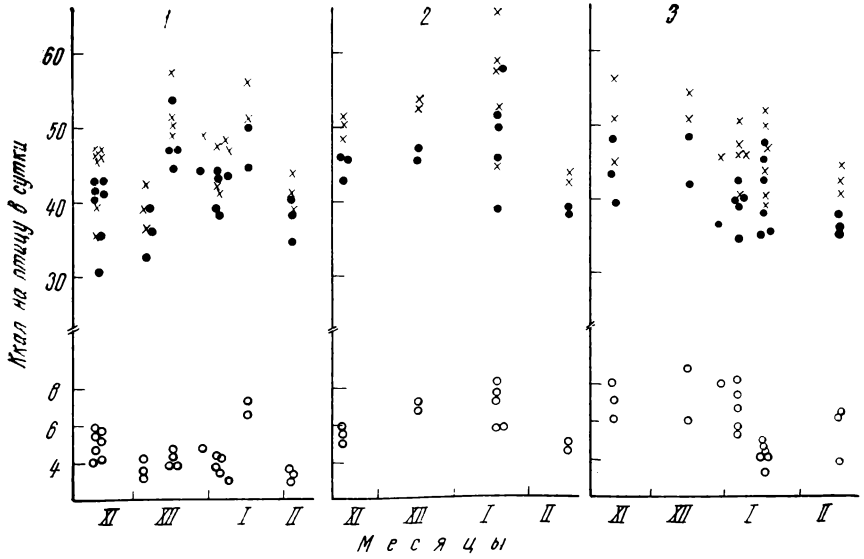


Рис. 6. Поступление и усвоение энергии с пищей в течение зимы.

Обозначения см. на рис. 5.

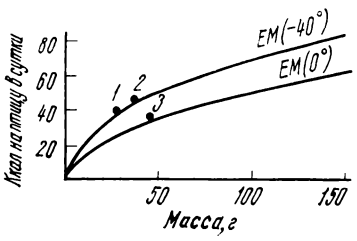


Рис. 7. Теоретические (*линии*) и экспериментальные (*точки*) энергии существования.

1 — полевой воробей, *2* — домовый воробей, *3* — пуночка.

Зависимость энергии существования воробьиных птиц от температуры, по усредненным данным, выглядит линейно [33], но некоторыми исследователями показан криволинейный характер зависимости в области крайне низких температур [3, 24, 34]. Если допустить, что линейная зависимость существует и при низких температурах, то можно рассчитать значения энергии существования при определенной низкой температуре (—40 °С) и сравнить их с экспериментальными данными. Полученные нами экспериментальные значения энергии существования полевых и домовых воробьев при этой температуре хорошо совпадают с теоретическими (рис. 7). Обобщающие уравнения получены в результате экспериментов с более южными птицами, следовательно, энергетические затраты воробьев при низких температурах, несмотря на их успешные зимовки в Якутии, остаются характерными для птиц умеренных широт.

У пуночек экспериментальные значения энергии существования ниже расчетных при —40 °С, по своему значению они ближе к рассчитанной по обобщающим уравнениям для птиц с такой же массой тела при 0 °С. Энергетические потребности пуночек при крайне низких температурах сравнимы со значениями энергии существования, полученными А. В. Андреевым [3] у семи видов оседлых таежных птиц Субарктики, что свидетельствует о достаточно хорошей приспособленности пуночек к воздействию низких температур.

Заключение

В результате изучения поддержания энергетического баланса двух видов воробьев и пуночек в зимний период в Центральной Якутии выяснили видовые особенности приспособлений к условиям существования, близким к экстремальным. Все изученные виды при наличии доступного корма могут благополучно зимовать без теплых укрытий, но добиваются этого различными путями.

При понижении температуры среды кривая энергетических затрат более круто возрастает у домовых воробьев, чем у полевых и пуночек. При низких температурах домовые воробьи с трудом удерживают массу тела, при сочетании низких температур и короткого светового дня (в декабре) масса у них падает.

Полевые воробьи с понижением температуры и уменьшением фотопериода увеличивают массу тела. Этим, по-видимому, можно объяснить более широкое распространение полевых воробьев в Центральной Якутии. Домовые воробьи зимуют только в крупных населенных пунктах, а полевые могут заселять небольшие поселки, вплоть до отдельных жилых построек.

Энергетические потребности пуночек на единицу массы тела ниже, чем у воробьев. Таким образом, пуночки, несмотря на их нерегулярные зимовки, являются биоэнергетически более приспособленными к воздействию низких температур. Несовершенство биоэнергетических адаптаций воробьев компенсируется особенностями их поведения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев А. В. Биоэнергетика кедровки (*Nucifraga caryocatactes*) в условиях крайне низких температур.— Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 10, с. 1578—1581.

2. Андреев А. В. Энергетический баланс и явление гипотермии у кукши в зимний период.— Экология, 1978, № 4, с. 66—72.

3. Андреев А. В. Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука, 1980. 175 с.

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

5. Гаврилов В. М. Направление биоэнергетических адаптаций к сезонности климата у птиц.— В кн.: Экология, география и охрана птиц. Л., 1980, с. 73—97.

6. Гаврилов В. М., Дольник В. Р. Годовые циклы метаболизма, поведения и состава тела у перелетных и оседлых подвидов зяблика и домового воробья.— В кн.: Орнитология. М., 1976, вып. 12, с. 179—199.

7. Давыдов А. Ф. Энергетическая стоимость групповых ночевок у трех воробьиных птиц с малым весом тела.— В кн.: Групповое поведение животных. М., 1976, с. 87—88.

8. Данилов Н. Н., Шварц С. С. Экологическая физиология птиц и некоторые перспективы ее развития.— В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, с. 89—99.

9. Дольник В. Р. Сравнение циклических изменений биоэнергетического состояния, линьки, полового цикла и двигательной активности у птиц в природе и в неволе.— В кн.: Материалы III Всесоюзной орнитологической конференции. Львов, 1962, с. 133—136.

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

11. Дольник В. Р. Энергетика перелетов птиц.— В кн.: Вопросы орнитологии. М., 1971, с. 52—81.

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

13. Дольник В. Р., Блюменталь Т. И. Биоэнергетика миграций.— Успехи соврем. биологии, 1964, № 58, с. 280—301.

14. Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Биоэнергетические адаптации воробьиных птиц к зимовкам в высоких широтах.— В кн.: Физиология птиц. Таллин, 1967, с. 242—246.

15. Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц.— В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982, с. 143—153.

16. Иванов А. И. Птицы Якутского округа. Л.: Изд-во АН СССР, 1929. 206 с.
17. Кулакова Л. В., Постников С. Н. Особенности пищеварения некоторых воробьиных птиц зимой.— В кн.: Миграция и экология птиц Сибири. Якутск, 1979, с. 153—154.
18. Кумари Э. В., Шилов И. А. Состояние и задачи эколого-физиологического и этологического изучения птиц в СССР.— В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, с. 100—110.
19. Маак Р. К. Вилюйский округ Якутской области. СПб, 1886, ч. 2. 354 с.
20. Находкин Н. А. Материалы по биоэнергетике некоторых воробьиных птиц в зимний период.— В кн.: Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983, с. 118—120.
21. Носков Г. А., Фетисов С. А., Гагинская А. Р. Полевой воробей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 304 с.
22. Постников С. Н. Влияние зимних температур на суточные изменения веса тела у некоторых зимующих воробьиных.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972, с. 333—334.
23. Постников С. Н. Вес тела и способности к поддержанию энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, с. 188—192.
24. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980, с. 80—116.
25. Постников С. Н. Проблемы экологической энергетики птиц в высоких широтах.— В кн.: Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983, с. 120—122.
26. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во МГУ, 1968. 252 с.
27. Шилов И. А. Проблемы общей экологической физиологии птиц.— В кн.: Зоология позвоночных. М., 1971, с. 7—51.
28. Baldwin S. P., Kendeigh S. C. Variation in the weight of birds.— Auk., 1938, vol. 55, p. 416—467.
29. Blem C. R. Geographic variation in the bioenergetics of the Hous Sparrow.— Ornitol. Monogr., 1973, vol. 14, p. 96—121.
30. Bruce B. L. Seasonal changes in temperature acclimatization of the Hous Sparrow, Passer domesticus.— Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 33, p. 559—578.
31. Kendeigh S. C. The role of environment in the life of birds.— Ecol. Monogr., 1934, vol. 4, p. 299—417.
32. Kendeigh S. C., Blem C. R. Metabolic adaptation to local climate in birds.— Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 48A, p. 175—187.
33. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics.— In: Granivirous Birds in Ecosistems. Cambridge, 1977, vol. 12. p. 125—204.
34. Olson O., Kendeigh S. C. Effect of season on the energetics, body composition and cage activity of Field Sparrow.— Auk., 1980, vol. 97, p. 704—720.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ 1988

С. Н. ПОСТНИКОВ

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОДДЕРЖАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА У НЕКОТОРЫХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Популяционные особенности физиологии птиц почти не исследованы [18], хотя хорошо известны различия в уровнях обмена у северных и южных видов [23, 24]. Найдены географические различия в развитии оперения у дрозда рябинника [16], в ряде показателей энергетики [4—16] и сроках линьки, предмиграционного жироотложения у зяблика [1]. Хадсон и Кимцой [21], проводя исследования четырех популяций домового воробья в США, нашли, что ночной и дневной метаболизм различался у одной, теплоизучение у двух. Особи популяций с низким дневным метаболизмом выдерживали в течение двухчасового опыта более высокую внешнюю температуру (48,6 °С), чем другие. На основании этих данных авторы [21] полагают, что более низкий уровень метаболизма у первых представляет собой эволюционное изменение вследствие иных климатических условий.

Нами были проведены исследования энергетических особенностей домового воробья пермской и горьковской популяций в зимний период. Используя методы биоэнергетики, биохимии и морфофизиологических индикаторов [17], мы пришли к выводу, что эти популяции различаются по ряду энергетических показателей, в основе изменений которых лежат популяционные адаптивные изменения ритма кормежки [5]. В последующие годы Блем и Кенди [19, 20, 22] изучали биоэнергетику популяций домового воробья в 11 районах Северной Америки. Были исследованы холодоустойчивость, теплоизоляция, энергетический баланс. Общие выводы, полученные в результате этих работ, сводятся к следующему. Нижние летальные температуры тесно коррелируют с температурами акклиматизации, и воробьи, акклиматизированные к зимним условиям, имели значительно более низкие летальные температуры, чем акклиматизированные к летним. Сезонные различия между нижней летальной темпера-

турой у воробьев, акклиматизированных к зиме и лету, сходны (—17,4 и —21,9 °С) для всех изученных популяций, но изменчивость значительно ниже у северных популяций. Нижняя летальная температура коррелировала с самой низкой среднемесячной температурой. Данные, полученные к северу от широты 40°, на 3,4 °С ниже, чем к югу от широты 35°, что, по предположению Блема, отражает генетические различия в холодоустойчивости. Интересно, что не отмечено различий в теплоизоляции перьев у исследованных популяций, но теплопроводность тканей северных птиц на 3—18 % ниже, чем южных, и Блем предполагает, что это связано с увеличением жирового слоя. Сухая масса обезжиренного тела и сырая масса тесно коррелировали с региональной температурой.

Значительно сложнее исследовать популяционные особенности поддержания энергетического баланса у перелетных видов. Птицы, совершающие перелеты или кочующие, занимают на зимовках обычно значительные территории, разные участки которых могут заметно отличаться по температурным условиям и длине дня. Так, гнездящиеся в Скандинавии обыкновенные чечетки во время осенней миграции летят в двух направлениях: южном и юго-восточном [2]. Некоторые особи этого вида зимуют в Средней Азии, на Кавказе, долетают до Средиземного моря, Гоби [3], а часть остается на севере. У некоторых птиц происходит значительное перемешивание части популяций, а ежегодное перемещение вида из гнездового района в зимовочный должно выработать более лабильные формы приспособлений, чем у оседлых. Возникают вопросы, какими путями идет приспособление к условиям в разных районах, обусловлен ли выбор мест зимовки эколого-физиологическими особенностями отдельных групп птиц или происходит настройка на определенные условия среды.

Материал и методика

Отлавливали оседлых и перелетных птиц из различных географических районов и перемещали в Свердловск (56° 50′ с. ш.) и Пермь (58°01′ с. ш.), где они и исследовались.

Энергетические особенности птиц из мест с похожим температурным режимом исследованы у 170 домовых воробьев (*Passer domesticus* L.) из Перми и Свердловска, у них изучены восемь энергетических параметров в течение трех месяцев в Свердловске.

Энергетические особенности птиц из районов с отличающимся температурным режимом изучены в Перми. Для этого в ноябре было отловлено по 12 самцов домовых воробьев и снегирей (*Pyrrhula pyrrhyla* L.) в Перми и Горьком (56° 20′ с. ш.). Температуру тела измеряли термометром ТЭМП-60 ночью у про-

снувшихся птиц в клоаке. В период опытов в Перми птицы находились под влиянием следующих факторов среды:

	Декабрь	Январь	Февраль
Длина светлой части суток, ч, мин . . .	6,29	7,17	8,35
Дневные температуры в дни опытов, °С:			
M	—25	—27	—22
min	—29	—30	—28
max	—21	—24	—16

У перелетных видов в Перми изучили суточные изменения и потери массы тела в покое у 30 чижей *Spinus spinus* L. и *Carduelis carduelis* L., отловленных в октябре во время осенней миграции на Куршской косе Балтийского моря (55° с. ш.), и сравнили с птицами, отловленными в конце ноября в Перми. Подробно с методами сбора и обработки материала можно познакомиться в наших предыдущих работах [5, 9, 10].

Результаты и их обсуждение

1. Энергетические особенности оседлых видов

Изучались домовые воробьи из пермской и свердловской популяций, удаленных друг от друга на 350 км, но с похожими температурными условиями существования. Для этого в Свердловске исследовались птицы, которые были отловлены в Перми и Свердловске.

Масса тела домовых воробьев этих популяций в течение всей зимы была близкой (табл. 1). Очевидно, у каждой из изученных популяций не было приспособлений, связанных с изменениями массы тела, т. е. не было существенных различий в количестве поступления жировых резервов. Однако бóльшее вечернее наполнение пищеварительного тракта у свердловских птиц создавало на ночь дополнительные энергетические резервы. Поступление энергии с пищей (большая энергия) выше у свердловских воробьев, и различия наибольшие (7,3 ккал) при коротком дне в декабре. Выделенная с экскрементами энергия ниже относительно большой энергии у свердловских птиц: в декабре она составляла у пермских птиц 13,8, а у свердловских 11,3 %. Это могло быть следствием лучшего усвоения пищи свердловскими птицами, что подтвердила более низкая калорийность экскретов свердловских птиц (4652 кал/г), чем пермских (5207 кал/г). Поэтому при более высокой выделенной энергии у пермских птиц наблюдалась сходная масса экскретов у обеих популяций. Отношение усвоенной энергии к большой — коэффициент усвоения — в связи с изложенным выше больше у свердловских воробьев, чем у пермских. Наиболее значительные различия у популяций наблюдались в периоды с коротким днем и низкими температу-

Таблица 1

Энергетические показатели домовых воробьев Пермской (П) и Свердловской (С) популяций, в сутки на птицу

Показатель	Декабрь		Февраль		Март	
	П	С	П	С	П	С
Средняя суточная масса тела, г	29,7	29,2	29,5	28,9	29,2	29,1
Вечернее наполнение пищеварительного тракта, мг	165	300	250	1250	—	—
Энергия, ккал						
большая	39,8	47,1	48,2	50,6	35,7	37,7
выделенная	5,5	5,3	12,7	12,0	8,8	8,7
усвоенная	34,3	41,8	35,5	38,6	26,9	28,9
Коэффициент усвоения пищи	0,86	0,89	0,74	0,76	0,75	0,77
Потери массы тела в покое ночью за 1 ч, мг	116	127	160	170	125	176
Двигательная активность за день, кол-во прыжков	1267	269	747	564	1376	834

Таблица 2

Энергетические показатели домовых воробьев Пермской (П) и Горьковской (Г) популяций, в сутки на птицу

Показатель	Декабрь		Январь		Февраль	
	П	Г	П	Г	П	Г
Средняя суточная масса тела, г	28,18	29,07	28,89	29,46	29,21	29,42
Вечернее наполнение пищеварительного тракта, мг	930	1228	862	1661	1620	1090
Энергия, ккал						
большая	43,33	42,89	38,69	35,55	38,33	36,05
выделенная	11,40	9,58	8,56	7,68	8,51	8,00
усвоенная	31,93	33,31	30,13	27,87	29,82	28,05
Коэффициент усвоения пищи	0,74	0,78	0,78	0,78	0,78	0,78
Потери массы тела в покое ночью за 1 ч, мг	157	176	135	142	128	155
Двигательная активность за день, кол-во прыжков	90	167	44	2222	241	900

рами, тогда как по мере увеличения этих важнейших факторов среды различия снижались.

Наблюдавшиеся отличия свердловских птиц могли быть результатом более высоких затрат птиц, адаптированных к существованию при более низких температурах. Потери массы тела в покое — энергетические расходы — при одинаковых температурах среды выше у свердловских воробьев. Это свидетельствовало о больших расходах энергетических резервов в покое и менее экономном обмене у свердловских птиц ночью. Суммарная суточная двигательная активность у пермских птиц выше, чем у свердловских.

Для выяснения степени отличий домового воробья этих популяций было проведено изучение антигенной дифференциации. Исследованиями общности и различий комплекса эритроцитарных антигенов установлено, что обследованные особи этого вида из Свердловска отличались не менее, чем по двум антигенным специфичностям клеток красной крови. Установленные различия в комплексе эритроцитарных антигенов у обследованных птиц из географически разобщенных районов носят групповой характер, что подтверждает популяционную антигенную дифференциацию воробьев.

Показатели энергетического обмена выше у свердловских птиц, что свидетельствует о больших энергетических потребностях популяции в районе с более низким температурным режимом. Обнаружив у изученных популяций сходную массу тела и различия в энергетических показателях, мы можем предположить, что в данном случае наблюдаем начальные пути дивергенции энергетики популяций. В дальнейшем должны появиться различия в массе тела.

Изучались домовые воробьи из пермской и горьковской популяций, удаленных на 1000 км, с различными температурными условиями существования. В Перми исследовались птицы, которые были отловлены в Горьком и Перми. Для удобства обсуждения мы условно назвали горьковских птиц южными, а пермских северными.

Масса тела у горьковских особей в течение всего зимнего периода исследований была несколько выше, и различия между популяциями увеличивались при сокращении светлой части дня (табл. 2). Наполнение пищеварительного тракта следовало тенденциям изменения массы тела, что свидетельствовало о более активном питании южных птиц перед ночевкой.

Поступление энергии с пищей (большая энергия) было выше у пермских воробьев, и различия между популяциями в среднем за зиму составляли 2 ккал на птицу в сутки. В январе и феврале усвоенная энергия следовала изменениям большой, но в декабре за счет непропорционального увеличения выделенной энергии усвоенная энергия у южных птиц была выше. Это же подтверждают коэффициенты усвоения пищи, которые у птиц

из более южного района в декабре выше, тогда как в другие периоды зимы они были одинаковыми у воробьев обеих популяций и составляли 0,78. Видимо, в декабре, при наиболее коротком фотопериоде, пермские домовые воробьи пропускают больше пищи через пищеварительный тракт при меньшем ее усвоении, чем горьковские. В этот период птицам, видимо, выгоднее больше поглощать пищи и использовать из нее наиболее легко усвояемую часть.

Такой вид энергетических затрат, как потери массы тела в покое, в течение всех зимних опытов выше у птиц из района с более высоким температурным режимом, т. е. пермские воробьи экономнее расходовали энергетические ресурсы. Регистрируемая в клетках двигательная активность также выше у горьковских птиц, что свидетельствовало о более высоких энергетических затратах, чем у воробьев из северного района. Домовые воробьи пермской и горьковской популяций отличались по особенностям поддержания энергетического баланса. У птиц из района с более высоким температурным режимом масса тела, наполнение пищеварительного тракта, потери массы тела в покое и двигательная активность больше, чем у особей из северной популяции. Потребление энергии с пищей и выделение ее с экскретами выше у более северных — пермских птиц.

2. Энергетические особенности мигрирующих видов

После рассмотрения особенностей поддержания энергетического баланса у оседлого вида — домового воробья — целесообразно сравнить энергетические параметры у ближнего мигранта — снегиря. По данным биостанции ЗИН АН СССР в Прибалтике, этот вид мигрирует до 2000 км, а в районах наших исследований зимующие снегири, по данным нашего кольцевания, отмечены со второй половины ноября. Птицы, отловленные в Горьком, были перевезены в Пермь, где изучались параллельно с пермскими (табл. 3). Масса тела пермских снегирей в декабре на 3,4 г выше, чем горьковских, а при увеличении фотопериода в январе у птиц обеих популяций она близка. Птицы из популяций района с более низким температурным режимом способны при наиболее коротком декабрьском дне аккумулировать больше энергии, увеличивая массу тела. Это же подтверждает вечернее наполнение пищеварительного тракта, которое у пермских птиц в течение всего периода исследований было больше, чем у южных снегирей (см. табл. 3).

Различия в поступлении энергии с пищей (большая энергия) у снегирей значительно глубже, чем у домового воробья. Так, в декабре пермские снегири потребляли с пищей на 20,7 ккал, в январе на 24,34 и в феврале на 11,77 ккал больше, чем горьковские. Усвоенная и выделенная энергия следует изменениям большой энергии, что свидетельствует о значительном исполь-

Таблица 3

Энергетические показатели снегирей Пермской (П) и Горьковской (Г) популяций, в сутки на птицу

Показатель	Декабрь		Январь		Февраль	
	П	Г	П	Г	П	Г
Средняя суточная масса тела, г	33,9	30,48	33,05	33,43	32,80	32,32
Вечернее наполнение пищеварительного тракта, мг	1,258	0,737	1,270	200	568	538
Энергия, ккал						
большая	55,68	34,98	58,17	33,83	47,82	36,05
выделенная	6,35	4,97	6,35	4,30	6,53	4,06
усвоенная	49,33	30,01	51,82	29,53	41,29	31,99
Коэффициент усвоения пищи	0,89	0,86	0,89	0,87	0,86	0,89
Потери массы тела в покое ночью за 1 ч, мг	106	118	136	140	113	106
Двигательная активность за день, кол-во прыжков	3230	796	2199	1482	6592	2210

зовании энергии с пищей на всех уровнях аккумуляции. Пермские снегири способны при тех же климатических условиях потребить и использовать больше энергии пищи, чем живущие южнее горьковские. Это обстоятельство подтверждает и больший коэффициент усвоения пищи пермских птиц.

Энергетические затраты (потери массы тела в покое) были у горьковских снегирей в декабре и январе несколько выше, чем у пермских, и различия тем глубже, чем ниже температура среды и короче фотопериод. Большие энергозатраты в покое у снегирей, живущих южнее, создавали определенные ограничения в расходе энергии на другие формы жизнедеятельности. У них в течение всей зимы отмечена более низкая двигательная активность, чем у пермских. Различия в величинах активности в декабре у горьковских птиц в четыре, в январе в два и в феврале в три раза ниже, чем у пермских.

Таким образом, снегири, зимующие севернее, имели бо́льшие массу тела, вечернее наполнение пищеварительного тракта, все параметры энергии существования, коэффициенты усвоения пищи и двигательную активность, чем птицы, зимующие южнее. Однако горьковские снегири больше расходовали энергоресурсов в покое ночью.

Масса тела птицы — интегральный показатель сохранения энергетического баланса. Она изменяется в зависимости от по-

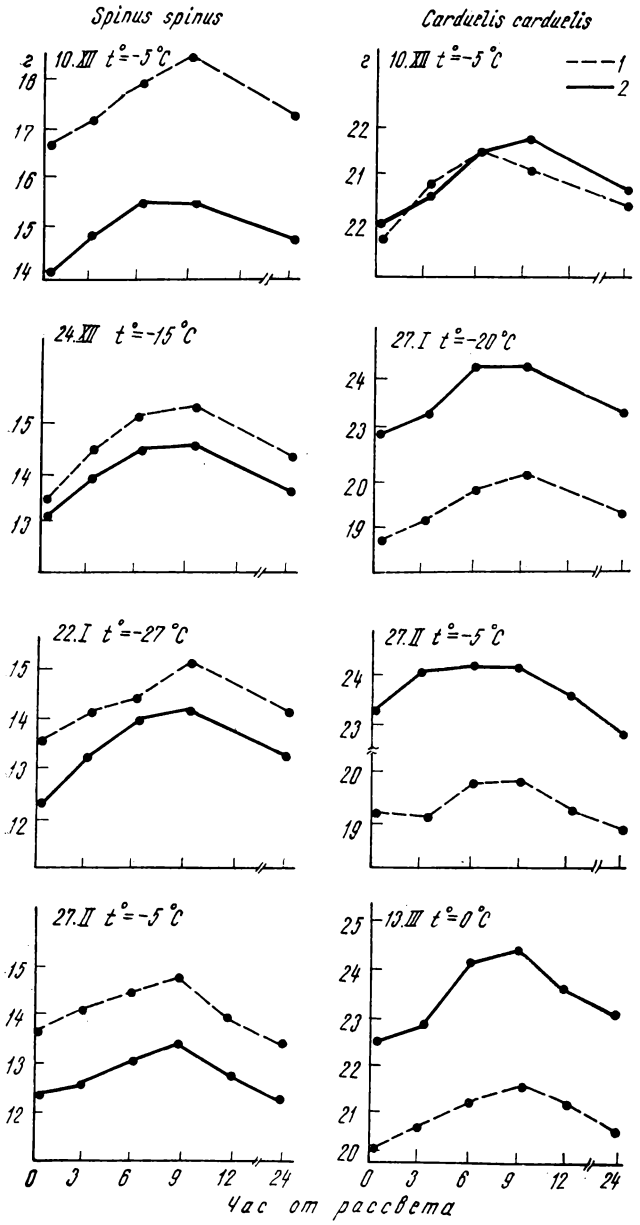
ступления, расхода и аккумуляции энергии и может использоваться как чуткий показатель энергетики видов [10]. Исследовали щеглов и чижей, у которых прослежены суточные изменения массы тела. Изучены птицы, мигрирующие в начале октября через Куршскую косу в Калининградской области и зимующие с конца ноября в Перми. По данным кольцевания биостанции ЗИНа, пролетающие через Куршскую косу чижи и щеглы зимуют на юге Европы. Отмечены щеглы, зимующие и в районе Перми, а чижи обычно мигрируют южнее Среднего Урала. В теплые зимы мы иногда встречали чижей в стаях чечеток, но это, как правило, были молодые или больные птицы. Мы попытались сравнить суточные изменения массы тела птиц, зимующих в Западной Европе ($t=0$ — —5 °С) и на Западном Урале, где низкие температуры достигают —45 °С, а день значительно короче.

В течение января, февраля масса тела была выше у щеглов из Перми, чем из пос. Рыбачьего (см. рисунок). В декабре у обеих популяций она близка. Масса щеглов из Перми меньше при коротком дне в декабре и увеличивалась по мере увеличения дня к февралю (утренняя масса на 3,3 г, или 16,5 %). У птиц из пос. Рыбачьего она в течение всей зимы была примерно одинаковой. Влияние на массу тела оказывала продолжительность дня, а не температура. Так, при одной температуре —5 °С 10 декабря масса тела пермских и рыбачинских щеглов была одинаковой, тогда как 27 февраля она была больше у пермских. В характере суточных изменений массы тела щеглов этих популяций различий не наблюдалось.

Ниже приводим данные о потерях массы тела в покое у щеглов и чижей, мг:

	10/XII	24/XII	22/I	27/II
Температура	—5	—15	—20	—5
Щегол				
г. Пермь	90	108	88	82
пос. Рыбачий	80	94	69	57
Чиж				
г. Пермь	67	72	68	75
пос. Рыбачий	85	77	83	67

Потери массы тела в покое (энергетические расходы), как и масса тела, были больше у щеглов из Перми. Эти показатели выше и при одинаковой массе тела в декабре, что дополнительно свидетельствовало о более высоких тратах энергоресурсов птиц из Перми. В декабре при понижении температуры от —5 до —15 °С потери массы у щеглов увеличивались, причем значительнее у птиц из Перми. Это говорит о способности к большей теплопродукции у северных зимовщиков и экономии у южных. Снижение потерь массы тела в покое при одной и той же



Суточные изменения массы тела щеглов и чижей при низких температурах.

1 — птицы из пос. Рыбачьего, *2* — из Перми.

температуре —5° от декабря к январю было следствием увеличения продолжительности дня.

Подобные данные получены нами для обыкновенной чечетки (*Acanthis flammea L.*). Масса тела в ноябре и первой половине декабря (в начале зимовки) выше у птиц из Перми, чем из Горького, но в конце декабря масса тела чечеток обеих популяций выравнялась [4].

В декабре, феврале масса тела у чижей из пос. Рыбачьего, зимующих в более южных широтах, выше, чем у птиц из Перми (см. рисунок), причем в обеих популяциях она выше при коротком дне в декабре и снижалась по мере увеличения дня к февралю. Так, утренняя масса у чижей из пос. Рыбачьего снизилась к февралю на 3 г, или 22 %, а из Перми на 1,6 г, или 13 %. Таким образом, можно предположить, что реакция на изменение температуры и длины дня была у них несколько различной, причем заметное влияние оказывала продолжительность дня, а не температура. Так, при температуре —5 °С 10 декабря различия между особями разных популяций были больше, чем 27 февраля. В характере суточных изменений массы тела чижей этих популяций не наблюдалось значительных различий, хотя в декабре и январе пермские чижи массу тела увеличивали на 3 ч раньше, чем птицы из пос. Рыбачьего. Смещение наиболее активной кормежки на более ранние часы дня позволяет раньше запасать энергетические резервы на ночь и в случае ухудшения условий к концу дня уже располагать жировыми резервами. Такой ритм давал возможность уходить на сон с максимально наполненным пищеварительным трактом.

Потери массы тела в покое, как и масса тела вообще, были больше у чижей из пос. Рыбачьего, кроме затрат в феврале,— следствие повышенных, по сравнению с чижами из Перми, трат энергоресурсов. Так, в декабре утренняя масса тела чижей из пос. Рыбачьего больше на 14,3 %, а потери массы тела в покое на 12,7 %. В декабре при понижении температуры от —5 до —15 °С потери массы у чижей из Перми несколько увеличились, тогда как у птиц из пос. Рыбачьего снизились. Возможно, это свидетельствовало о способности к большей теплопродукции у северных зимовщиков и экономии у южных.

Таким образом, можно предположить, что у перелетных птиц наряду с выбором мест зимовки, соответствующим эколого-физиологическим особенностям популяций, происходит настройка энергетики на определенные условия. При этом особенности поддержания энергетического баланса у популяций, зимующих в разных климатических районах, несколько различаются.

Заключение

Популяционные вариации энергетики птиц анализировать сложно, так как до сих пор не выработано надежных критериев оценки, таких, которые существуют, например, в методе морфо-

физиологических индикаторов [17]. Точность биоэнергетических измерений обычно не требует сложных статистических обработок, однако до сих пор не оценены видовые вариации энергетики в одной популяции. Поэтому большинство энергетических адаптаций даже у географически разноудаленных популяций приходится трактовать не как закономерности, а как вариации энергетики. В течение ряда лет мы изучали особенности поддержания энергетического баланса у птиц из различных географических популяций [5—8, 11—16] и в настоящей статье попытались проследить возможные пути их проявления у оседлых и мигрирующих видов.

Энергетический баланс играет важную роль в приспособлениях популяций, но границы их у птиц не изучены, поэтому особенности поддержания энергетического баланса лучше выявляются у географически разобщенных оседлых космополитов. Анализ энергетического баланса птиц из разноудаленных популяций показал, что становление дивергенции популяций идет путем изменения: энергетика→масса тела→морфологические отличия. Энергетический баланс видов из разноудаленных популяций отличается неодинаковыми величинами притока и расхода энергии, при этом большая или меньшая степень приспособленности выражается не только более высоким или низким уровнем энергозатрат, а степенью соотношения притока и потери энергии. Оседлые и зимующие виды птиц в высоких широтах с более холодным климатом имели бо́льшие массу тела и приток энергии при экономии ее ночью в покое, тогда как особи из более «теплого» климата имели меньшие массу тела и поступление энергии с пищей, они больше расходовали ее в покое.

ЛИТЕРАТУРА

1. Блюменталь Т. И., Дольник В. Р., Зимин В. Б. Географические различия в сроках и соотношении послебрачной линьки, предмиграционного отложения жира и начала осенней миграции у зяблика.— В кн.: Тезисы докладов V Прибалтийской орнитологической конференции. Тарту, 1963, с. 19—21.

2. Лебедева М. И., Шеварева Т. П. Куда летят чечетки.— Природа, 1966, № 11, с. 77—78.

3. Портенко Л. А. Птицы СССР. М.; Л.: Наука, 1960. 414 с.

4. Постников С. Н. Географические различия в энергетических резервах в ходе осенней миграции обыкновенной чечетки.— В кн.: Ученые записки ППИ. Пермь, 1970, т. 99, с. 107—110.

5. Постников С. Н. Энергетические особенности домового воробья пермской и горьковской популяций в зимний период.— Экология, 1971, № 6, с. 48—55.

6. Постников С. Н. Исследование энергетического баланса домового воробья пермской и свердловской популяций в зимний период.— В кн.: Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе. Пермь, 1976, с. 315—317.

7. Постников С. Н. Локомоторная активность полевого воробья.— В кн.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977, с. 145—147.

8. Постников С. Н. Популяционные особенности поддержания энергетического баланса полевого воробья.— Там же, с. 147—148.

9. Постников С. Н. Особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977.

10. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980, с. 80—126.

11. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса при низких температурах.— В кн.: Полевой воробей. Л., 1981, с. 78—84.

12. Постников С. Н. Экологическая энергетика птиц.— В кн.: Экология и охрана птиц. Кишинев, 1982, с. 184—189.

13. Постников С. Н. Популяционные вариации энергетики птиц.— В кн.: 18 Международный орнитологический конгресс. М., 1982, с. 216—217.

14. Постников С. Н. Поступление энергии с пищей у птиц на Среднем Урале и в Субарктике.— В кн.: Адаптации на разных уровнях биологической организации. Сыктывкар, 1982, с. 132—137.

15. Постников С. Н. Проблемы экологической энергетики птиц в высоких широтах.— В кн.: Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983, с. 120—122.

16. Постников С. Н. Популяционные особенности роста и развития рябинника.— В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 38—47.

17. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН АН СССР, 1968. 386 с.

18. Шилов И. А. Проблемы общей экологической физиологии птиц. Зоология позвоночных.— В кн.: Вопросы орнитологии. М., 1971, с. 7—51.

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

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

21. Hudson J. W., Kimzeu S. L. Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of House sparrow, Passer domesticus.— Ibid., 1966, vol. 17, p. 203—217.

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

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

24. Wallgren H. Energy metabolism of two species of the genus Emberiza as correlated with distribution and migration.— Acta Zool. Fennica, 1954, vol. 84, p. 11—110.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ · 1988

Л. А. КОВАЛЬЧУК, М. В. ЧИБИРЯК

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭНЕРГЕТИКИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

Рыжая полевка — вид большой экологической пластичности. Границы ее ареала от 38° с. ш. распространены далеко на север (до 65°30′ с. ш.), а отдельные особи достигают и 67° с. ш. [3, 16, 17]. Эти мышевидные грызуны, тесно связанные с лесной зоной, населяют все горные системы в их ареале, поднимаясь до 1700 м над ур. м. [23, 25]. Высокая эвритопность вида с достаточно развитой степенью химической терморегуляции отмечена многими исследователями [1, 4, 12, 14, 21]. Биохимический аспект данного феномена — терморегуляторные возможности биоэнергетики рыжей полевки — представляет несомненный интерес, так как известно, что терморегуляция в организме сопровождается не только количественными изменениями, но и качественными перестройками метаболизма.

Настоящая статья отражает результаты комплексных исследований экологических закономерностей адаптации полевок различных климато-географических зон в естественной среде их обитания и посвящена изучению этой проблемы с помощью физиологических и биохимических методов.

Материал и методы исследования

Объектами исследования служили животные, отловленные в Талицком районе Свердловской области (57° с. ш.), и из районов Оренбургской области (51° с. ш.). Стандартизация полевого материала для межпопуляционного сравнения проводилась согласно методам экспериментальной экологии [10, 18].

Условия холодового стресса создавали с помощью пульта глубокого охлаждения. Полевок индивидуально помещали в холодильную камеру при $t = -20$ °С на 30 мин и при $t = 0-10$ °С на 5 ч. Контрольные животные содержались в виварии при $t = 20 \pm 4$ °С. Основной обмен полевок замеряли по потреблению O_2 с помощью газоанализатора МН-5130. Регистрацию дыхания митохондрий исследуемых тканей и оценку скорости отдачи кислорода кровью проводили полярографическим методом, ис-

пользуя в качестве субстратов глутамат и сукцинат. Температуру тела замеряли ректально с помощью медицинского электротермометра ТПЭМ-1. При обработке экспериментальных данных на ЭВМ БЗ-38 использованы стандартные методы математической статистики [11].

Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ результатов популяционной изменчивости основного обмена и теплопродукции рыжей полевки ($p \leqslant 0{,}05$, август, ♂) показал, что географические различия энергетического обмена не проявляются у полевок при продвижении в северные районы:

	n	Масса тела, г	Потребление O_2, мл/(г·ч)	Энергозатраты, ккал/(10г×сут)
Оренбургская обл. (51° с. ш.) . .	12	17,7±0,8	4,1±0,14	4,6±0,15
Свердловская обл. (57° с. ш.) . .	41	22,9±1,8	3,9±0,19	4,59±0,27
Критерий достоверности различий (t)	—	3,61	1,03	0,0

Эти закономерности установлены ранее польскими экологами у рыжих полевок по потреблению кислорода и показателям периферической крови [24]. Другие авторы отмечают внутривидовые популяционные и географические различия уровня обмена и количества форменных элементов крови рыжих полевок [2, 5].

В целях получения общих представлений о закономерностях популяционной изменчивости морфофизиологических и энергетических параметров организма, связанных с экологическими особенностями условий обитания и образа жизни отдельных популяций, проведен сравнительный анализ основного обмена рыжей полевки, обитающей в Талицком районе Свердловской области, с учетом годичной динамики параметров.

Получены следующие результаты ($p \leqslant 0{,}05$, август, ♂):

	n	Масса тела, г	Потребление O_2, мл/(г·ч)	Энергозатраты, ккал/(10 г×сут)
1983 г.	30	20,3±0,9	3,3±0,13	3,8±0,15
1984 г.	41	17,7±0,8	4,1±0,14	4,6±0,15
Критерий достоверности различий (t)	—	2,24	4,2	3,8

Достоверные различия животных, исследованных по массе тела, потреблению кислорода и энергозатратам, по-видимому, являются результатом комплексного воздействия климатических

факторов. При этом, очевидно, непосредственная реакция на микроклиматические и температурные условия среды может перекрывать и географическую изменчивость.

Анализ сезонных колебаний энергетики рыжих полевок показал отсутствие достоверных различий у самцов как по массе тела, так и по потреблению кислорода. Намечается лишь несущественная тенденция к росту энергозатрат в конце ноября. По-видимому, животные при переходе на зимний режим находятся в сравнительно стабильном состоянии по данным параметрам. В качестве примера приведем сезонную изменчивость основного обмена и энергозатрат у рыжих полевок в районе д. Ретино Талицкого района Свердловской области в 1984 г. ($p \leqslant 0{,}05$, t замера = 20 °С, ♂):

	n	Масса тела, г	Потребление O_2, мл/(г·ч)	Энергозатраты, ккал/(10 г×сут)
Август	41	17,7±0,8	4,1±0,14	4,6±0,15
Ноябрь	18	19,3±2,0	4,2±0,15	4,9±0,15
Критерий достоверности различий (t)	—	1,0	0,8	1,7

Отмечено, что физиологическое состояние животного определяет уровень основного обмена мелких млекопитающих. В исследованные годы отмечается достоверность различий по параметрам энергообмена у самцов и самок, в то же время августовские животные по массе тела не имеют существенных половых различий.

Данные основного обмена и энергозатрат рыжей полевки в августе 1983 г. (1, 2) и августе 1984 г. (3, 4) следующие:

	Пол	n	Масса тела, г	Потребление O_2, мл/г	Энергозатраты, ккал/(10 г×сут)
1	♂	30	20,3±0,9	3,3±0,3	3,8±0,15
2	♀	18	20,9±0,6	2,8±0,12	3,1±0,14
3	♂	18	16,4±0,6	4,3±0,6	4,73±0,23
4	♀	19	18,8±2,4	3,7±0,2	4,13±0,4
Критерий достоверности различий (t)	—	—	0,6/1,2*	2,8/3,15	3,5/2,95

* В числителе — август 1983 г., в знаменателе — август 1984 г.

Изучение морфофизиологических параметров не дает ясного объяснения экологической пластичности вида и возможностей рыжих полевок в адаптивном терморезерве. Учитывая, что при адаптации энергетический гомеостаз любого организма поддерживается на всех уровнях организации — от высших форм пове-

Место обитания	Масса тела, г	Температура тела, °С	Теплопроводность шкурки, ккал/с / град/см	Основной обмен O_2, мл/ч	Кол-во животных	Орган*	Индекс органа	Митохондр. белок	$V_э$
Свердловская популяция, 57° с. ш.	26,6	36,7±±0,1	0,268 [12]	3,9±±0,19	31	I	65,3	1,3	21,5
						II	6,48	1,4	15,8
Оренбургская популяция, 51° с. ш.	20,5	36,2±±0,2	—	4,5	10	I	29,5	1,35	29,5
						II	—	1,4	10,8

* I — печень, II — сердце.

дения до молекулярных механизмов трансформации энергии, мы рассмотрим роль тканевой биоэнергетики в развитии адаптационного синдрома и вклад в химическую терморегуляцию рыжих полевок окислительного метаболизма нетермогенных тканей (сердце, печень).

Функциональное состояние изолированных митохондрий сердца и печени рыжих полевок определяется как лабильно сопряженное. Исходный уровень энергетического метаболизма животных характеризуется низкоэнергизованными митохондриями ($2 > АДР > 1$ и $2 \geqslant ДК > 1$), которые отличаются высокой энергопродуктивностью: $V_з$, $V_ф$, V_4, СД (см. таблицу). Лабильно сопряженное состояние дает, по-видимому, возможность обратимости *in vivo* патологических изменений.

По-видимому, ведущим звеном, обусловливающим достаточно широкий ареал рыжей полевки в сравнении с другими лесными видами, является высокая энергопродуктивность тканей в сочетании с механизмом терморегуляции (так, коэффициент, отражающий отношение фосфолирирующей способности органелл ткани к их окислительной активности АДФ/0=1,25—1,35 для печени ($p \leqslant 0{,}05$) и АДФ/0=1,05—1,1 для сердца ($p < 0{,}05$). Убедительным доказательством в пользу существования связи энергетических процессов в тканях животных с их экологической специализацией могут служить и данные о высоком физиологическом «диапазоне» сердца и печени рыжих полевок.

При анализе энергетического потенциала полевок Свердловской области следует отметить их высокий «резерв» ($V_{ДНФ} - V_з$)

рыжей полевки из природных популяций (♂)

V_c	V_3	V_4	$V_ф$	АДФ/0	СД	ДК	$V_{ДНФ}$	$V_{ДНФ}-V_3$	$V_{ДНФ}-V_4$
62,4± ±3,0	122± ±4,1	80,0	150± ±1,2	1,35	2,0	1,5	198±10	76	118
22,5	62,1	29,6	83,5	1,05	2,7	2,0	102±1	40,1	72,4
84,1	72,2	105	228,9	1,25	2,0	1,6	191,6	119,4	86
19,5	52,2	26,0	82,0	1,1	2,6	2,0	82,5	30,3	56,5

и «диапазон» дыхательной активности ($V_{ДНФ}-V_4$) печени. Резерв дыхательной активности печени полевок оренбургских популяций снижен в сравнении с другими лесными полевками, но уровень физиологического диапазона относительно высок (см. таблицу).

Сравнительный анализ данных показал, что низкое соотношение АДФ/0 интактных животных способствует термализации функциональных возможностей тканей в нестабильных условиях обитания животных и реализует возможность организма к выходу из патологического состояния, прежде всего усиливая в дальнейшем активацию пластического обмена (достаточно легко поставляет теплопродукцию организму, уменьшая разобщение и стимулируя газообмен при действии кратковременного холода, выступает как срочный механизм мобилизации тепла и физиологически эффективный тип тканевого дыхания полевок, рис. 1). Масса тела животных не меняется при действии экстремального краткого охлаждения. Активизация окислительных процессов выше у северных особей.

Заслуживает внимания повышение скорости эндогенного дыхания митохондрий печени и миокарда зверьков. Этот интегральный показатель энергетических процессов в ткани отражает уровень использования в клетках богатых энергией соединений и интенсивность окислительных реакций, связанных с ресинтозом макроэргов. На величину эндогенного дыхания влияют количество и качество субстратов [8]. Увеличение эндогенного дыхания служит убедительным доказательством выражен-

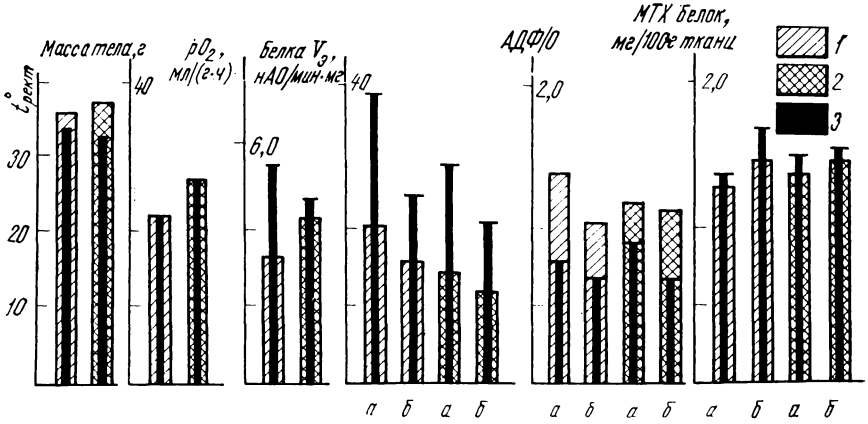


Рис. 1. Терморегуляторные возможности энергетического обмена рыжей полевки в условиях нормы в Свердловской (*1*) и Оренбургской (*2*) областях и при экстремальном кратком охлаждении (*3*) при —20 °С в течение 30 мин.
а — печень, *б* — сердце, $p \leqslant 0{,}05$.

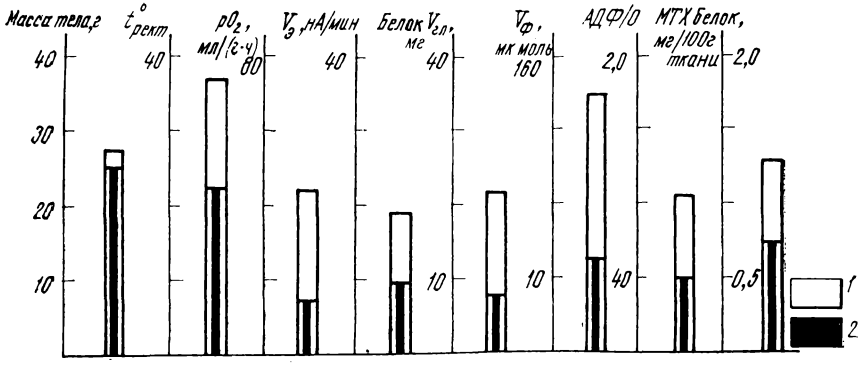


Рис. 2. Метаболическое состояние митохондрий печени рыжей полевки при холодовом длительном стрессе (0—10 °С в течение 5 ч), ♂, $p \leqslant 0{,}05$.
1 — контроль, *2* — опыт.

ной активации энергетического обмена тканей в условиях острого охлаждения.

Результаты исследований свидетельствуют о том, что при остром охлаждении митохондрии печени и миокарда полевки переходили в оптимальное энергизованное состояние с высокой скоростью фосфорилирования и максимальной наработкой АТФ (см. рис. 1). Ректальная температура снижалась, но в пределах физиологической нормы (2,3—3,0 °С). Поддержание температурного гомеостаза сопровождалось физиологически эффективным путем получения дополнительной теплопродукции за счет активации дыхательного газообмена и разобщения окисления и фосфорилирования (АДФ/0 снижалось до 0,6).

Полученные данные по холодоустойчивости зверьков, наличию у них разобщающего механизма как основы химической терморегуляции согласуются с материалами других исследований [9, 13, 15, 19, 20, 22].

Однако структура адаптивного ответа рыжих полевок на многочасовое воздействие холода является проявлением их видоспецифичности и, вероятно, несовершенного холодового термогенеза (в сравнении с проникающими в Субарктику красными полевками). Холодовая акклиматизация рыжих полевок сопровождалась торможением эндогенных энергетических субстратов митохондрий печени, снижением дыхания и фосфорилирования на глутамате (рис. 2). Угнетение НАД-зависимого звена дыхательной цепи печени выступает как показатель начинающихся патологических сдвигов при неадекватных воздействиях [6]. Скорее всего, угнетение дыхания на глутаминовой кислоте у полевок вызвано причиной отвлечения субстрата на биосинтетические процессы при развитии холодовой патологии, тем более, что слабомощная активация биосинтеза митохондриального белка не в силах противостоять разрушительному действию длительного холода.

В адаптивную реакцию вовлекаются и морфофизиологические механизмы, что свидетельствует о недостаточной мощности тканевого энергообмена и механизмов терморегуляции рыжих полевок при длительном действии низких температур (0°—10 °С, — см. рис. 2).

Наметилась тенденция к падению массы тела животных, развивалась прогрессирующая гипотермия, температура тела достигала 20±1,5 °С. При этом окисление не сохраняло в значительной степени сопряжение окисления с фосфорилированием. Активация синтеза митохондриального белка также упала, т. е. в условиях повышенного термогенного окисления тканевая биоэнергетика не в состоянии обеспечить реакции фосфорилирования их субстратами, введением дополнительного АТФ и в силу низкой мощности биосинтетических процессов (митохондриальный белок снизился до 0,7—0,65 ($p \leqslant 0{,}01$)). Налицо продолжающийся низкоэнергетический сдвиг в функциональном со-

стоянии митохондрий, вызывающий срыв метаболических процессов энергетического аппарата печени. Наблюдался переход в рыхло-сопряженное состояние митохондрий печени (слабое ускорение дыхания после добавки АДФ — V_3), состояние 4 по Чансу (V_4) ниже, чем у контрольных животных. Регуляция АДФ очень слабая. Количество эндогенной АТФ меньше, чем у контрольных особей. Скорость фосфорилирования резко упала: $V_Ф = 40 \pm 4{,}8$, снизилось количество синтеза АТФ. Падение коэффициента АДФ/0 до 0,5 является прямым следствием повреждения энергетического аппарата митохондрий печени и его сопрягающей системы, ибо возрастала скорость потребления кислорода после фосфорилирования АДФ в АТФ и наблюдалось значительное снижение дыхательного контроля — $2 > ДК > 1$ ($p \leqslant 0{,}01$). Результаты наших исследований указывают на несовершенство химической терморегуляции печени полевок при длительных холодовых нагрузках.

Заключение

Данные сравнительного анализа адаптивных и метаболических перестроек в энергетике рыжих полевок показали, что уровень основного обмена достоверно различен у самцов и самок, но географические различия энергетического обмена не проявляются при продвижении в северные районы. Наблюдается достоверная изменчивость энергетического обмена рыжих полевок в различные годы исследования, что указывает, вероятно, на непосредственную реакцию организма, на широкий спектр микроклиматических условий среды.

Энергетический аппарат сердца и печени рыжих полевок, независимо от их популяционной принадлежности (север — юг), характеризуется лабильно-сопряженным состоянием митохондрий и высокой энергопродуктивностью тканей. Вместе с тем уровень исходного окислительного метаболизма тканей, величина резерва $V_{ДНФ} - V_3$ и диапазона $V_{ДНФ} - V_4$ дыхательной активности митохондрий миокарда и печени возрастают у полевок, идущих на север, что соответствует высоким физическим терморегуляторным компонентам системы и их химической регуляции.

У рыжих полевок популяционная изменчивость окислительного метаболизма тканей имеет однонаправленный характер ответной реакции на низкие температуры. Краткосрочное действие низких температур (при —20 °С в течение 30 мин) животные северной и южной популяции переносят успешно.

Поддержание температурного гомеостаза сочетается при снижении коэффициента АДФ/0 с сукцинатоксидазной активностью, которая возрастает на 35—40 % ($p \leqslant 0{,}01$). Некоторое увеличение фонда внутримитохондриальной ЯК параллельно с усилением окисления липидов в митохондриях печени (увеличение

ротенон- и малонат-резистентного дыхания на эндогенных субстратах на 18 % при $p \leqslant 0{,}05$) способствует повышению резистентности организма к экстремальным краткосрочным воздействиям низких температур. При этом у исследуемых животных функциональная активность энергетического аппарата тканей менее устойчива к длительному действию холодового пресса.

Пониженная устойчивость рыжей полевки к длительному воздействию холода находит объяснение в наличии у интактных животных тканевой энергетики, характеризующейся невысоким исходным уровнем биосинтетических процессов (митохондриальный белок печени и сердца 1,3 и 1,4 соответственно) и низкой эффективностью АДФ ($0<2$), а также снижением резерва дыхательной активности митохондрий миокарда и печени $V_{ДНФ}$ — V_3 (достоверно ниже, чем у ранее исследованных нами лесных полевок) [7].

Общая направленность адаптивных перестроек и характер функционального состояния митохондрий печени и сердца полевок, по-видимому, связаны с экологическими особенностями условий обитания и образа жизни этого вида и ограничивают продвижение рыжих полевок в Субарктику.

ЛИТЕРАТУРА

1. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
2. Башенина Н. В. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1977. 145 с.
3. Виноградов Б. С., Громов И. М. Краткий определитель грызунов. М.: Наука, 1984. 203 с.
4. Залесский А. Н. К экологии лесной полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) в Западном Казахстане.— Тр. Науч.-исслед. ин-та защиты растений МСХ КазССР, 1962, т. 7, с. 573—576.
5. Истомина А. Б., Мясников Ю. А., Московская И. А. Морфологический состав крови рыжих полевок, рожденных в здоровом виварии, при экспериментальной инфекции ГЛПС и отловленных в природных очагах этого заболевания.— Тр. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР, 1971, т. 19, с. 267—276.
6. Кондрашова М. Н. Основные понятия биоэнергетики, используемые в функциональных исследованиях. Подвижность метаболических реакций митохондрий.— В кн.: Регуляция энергетического обмена и устойчивость организма. Пущино, 1975, с. 67—82.
7. Ковальчук Л. А. Эколого-биохимические показатели энергетического гомеостаза красной полевки.— В кн.: Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск, 1984, с. 26—47.
8. Мохова Е. Н. Использование различных тканевых препаратов при полярографическом изучении дыхания и сопряженных с ним реакций.— В кн.: Руководство по изучению биологического окисления полярографическим методом. М., 1973, с. 175.
9. Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: Наука, 1983. 269 с.
10. Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 147 с.
11. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. шк., 1973. 320 с.

12. Садыков О. Ф., Баженов А.. В. Очерк экологии лесных полевок Уральских гор.— В кн.: Экология лесных полевок. Свердловск, 1984, с. 3—31.
13. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 156 с.
14. Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 328 с.
15. Слоним А. Д. Стратегия температурных адаптаций в разных климатических зонах.— В кн.: Экологическая физиология животных. Л., 1982, ч. 3, с. 188—190.
16. Топоркова Л. Н. Материалы по фауне млекопитающих Полярного Урала.— Тр. Урал. отд. МОИП, 1959, вып. 2, с. 133—136.
17. Турьева В. В. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1961.
18. Хлебович В. В. Акклиматизация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 134 с.
19. Шилов И. А. О некоторых понятиях, связанных с изучением проблемы терморегуляции.— Зоол. журн., 1962, т. 41, № 4, с. 491—497.
20. Шилов И. А. Возможные экологические пути происхождения гомотермии.— В кн.: Общие вопросы физиологии адаптации. Новосибирск, 1967, с. 83—88.
21. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во МГУ, 1968. 252 с.
22. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
23. Claude C. Biometric und Fortpflanzungsbiologie der Rotelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) auf verschiedenen Hohenstufen der Schweiz.— Rev. Suis. Zool., 1970, Bd 77, Fasc. 2, S. 435—480.
24. Kostalecka-Myrcha A. Variation of morphological indices of blood in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780).— Acta Theriol., 1967, vol. 12, N 13, p. 191—222.
25. Rey J. M. Sistematica y destribution der topillo royo *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 (*Mammalia, Rodentia*) en la Peninsula iberica, y description de una nueva subspecie: *Clethrionomys glareolus bernisi,* del sistema iberico.— Biol. Estac. Cent. Ecol., 1972, vol. 1, N 1, p. 45—46.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ · 1988

Ю. Н. КАМЕНСКИЙ

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ УРОВНЯ И ИНТЕНСИВНОСТИ ГАЗООБМЕНА У ЭМБРИОНОВ ПТИЦ

В данной статье приводятся расчеты искомых параметров по 11 видам птиц. Изучение газообмена проводили с помощью разработанной нами методики с применением физического газоанализатора [4, 11]. Обязательным условием опытов было параллельное исследование первых и последних отложенных птицей яиц при формировании кладки.

Из практики изучения газообмена известно, что изменения уровня дыхания с возрастом эмбрионов птиц происходят по кривой сложной конфигурации, причем корреляция между параметрами осей абсцисс и ординат при графическом изображении имеет явно непрямолинейный характер [10, 19, 29]. При анализе соотношений пойкилотермной и гомойотермной фаз развития было установлено, что при постепенном понижении температуры инкубации с 37,5° до 28 °С (последний показатель — нижний предел при насиживании кладки птицей) время проявления признаков терморегуляции отмечается для каждого вида зрелорождающихся птиц в определенном возрасте [4, 8]. Но в данном случае совершенно не ясна картина, которая сложилась бы после понижения температуры инкубации, например, только до 35—36 °С, что в естественных условиях — явление обычное. Возникший вопрос представляется важным и принципиальным, а решить его возможно только путем специальной расшифровки показателей газообмена, и прежде всего возрастных изменений уровня и интенсивности.

Тенденции изменений уровня эмбрионального газообмена. Для решения этого вопроса мы применяли метод анализа выборочного ряда [18], сущность которого состоит в следующем. Сложность конфигурации кривых газообмена обусловлена периодами подъемов и депрессий, повторяющихся по дням инкубации через неравные промежутки времени. Эти отклонения от некоторой плавной кривой нарастания, имеющие как закономерный, так иногда и случайный характер, можно погасить, применяя процедуру выравнивания выборочного ряда. Расчеты проводятся следующим образом.

Если y_0; y_1; y_2; y_3 и т. д.— показатели газообмена, найденные через равные промежутки времени (сут), то $y_1=y_0B$; $y_2=y_0B^2$; $y_3=y_0B^3$ и т. д., где B — удельный прирост уровня дыхания за сутки. Следовательно, можно записать так:

$$y_i=y_0B^i \text{ или } B=(y_i/y_0)^{1/i}.$$

Вычисленное таким способом B будет средним геометрическим для всех фактических B эмпирического ряда, а с помощью последней формулы становится возможным сравнительный анализ кривых газообмена (табл. 1).

В качестве примера приводим разбор показателей по эмбрионам выводкового вида шилохвости. Исследовано по два первых и последних отложенных яйца (соответственно n_1 и n_2).

По существу, расчетные данные в комплексе выступают в виде экспоненты, представляя собой как бы идеальный вариант нарастания уровня газообмена при теоретическом допущении, что эмбрионы на всем протяжении развития физически (качественно) неизменны и обладают тоже экспоненциальным ростом, иначе говоря, вычисленные кривые поглощения кислорода эмбрионами шилохвости (графы Р) являются эквивалентами роста, выраженными в единицах объема, и это обстоятельство, как мы убедимся дальше, значительно расширяет возможности анализа обсуждаемых показателей.

Экспериментальные данные в основном численно превышают теоретические (графы О), но в ряде случаев в начале и конце инкубации различия незначительны. Вопрос, насколько в целом соответствуют друг другу опытные и расчетные выборки, можно решить, вычислив их соотношения (графы О/Р), а затем и величины средних квадратических отклонений (s). В данном случае искомые показатели отклонений для первых и последних эмбрионов составляют соответственно 0,35 и 0,34. Те соотношения, величины которых отличаются от единицы в пределах, не превышающих средних квадратических отклонений, будут свидетельствовать о сходстве экспериментальных и теоретических показателей. Мера разброса (М) за пределы дисперсий обозначается условно знаком «+» или «—» в зависимости от ситуации (графы М).

Результаты анализов по рассматриваемому виду можно характеризовать следующим образом. Уровень газообмена первых эмбрионов шести первых и трех последних суток развития соответствует экспоненциальному росту. В остальное время процессы метаболизма отличаются повышенной интенсивностью, значительно превышая расчетные величины. У последних эмбрионов в целом наблюдается аналогичная ситуация, но период высокой интенсивности оказался укороченным, проявляясь с перерывами с 10-х по 18-е сут инкубации. Вместе с тем меньшая продолжительность эмбриогенеза позволяет предположить, что наличие периода повышенной интенсивности поглощения кисло-

Таблица 1

Анализ возрастных изменений газообмена эмбрионов птиц, мл O_2 в сутки на яйцо

Сутки	Первые эмбрионы				Последние эмбрионы			
	О	Р	О/Р	М	О	Р	О/Р	М
			Шилохвость — *Anas acuta* L.					
4	19	23	0,83		—	—	—	
5	29	28	1,03		29	39	0,74	
6	42	34	1,23		41	47	0,87	
7	60	42	1,43	+	59	57	1,03	
8	91	50	1,82	+	74	69	1,07	
9	102	61	1,67	+	86	83	1,04	
10	94	74	1,27		143	101	1,41	+
11	130	89	1,46	+	170	122	1,39	+
12	151	108	1,40	+	199	148	1,34	
13	253	131	1,93	+	174	179	0,97	
14	230	159	1,45	+	352	216	1,63	+
15	344	192	1,79	+	480	262	1,83	+
16	477	232	2,05	+	615	317	1,94	+
17	523	281	1,86	+	574	383	1,50	+
18	621	340	1,83	+	715	464	1,54	+
19	647	411	1,57	+	706	561	1,26	
20	649	498	1,30		697	679	1,03	
21	622	602	1,03		816	821	0,99	
22	760	729	1,04					
			Чирок-трескунок — *Anas guerquedula* L.					
4	16	26	0,60		22	41	0,54	
5	34	32	1,06		38	49	0,77	
6	39	40	0,97		35	59	0,59	—
7	58	48	1,20		39	72	0,54	—
8	84	59	1,42		39	87	0,44	—
9	122	72	1,69	+	113	105	1,08	
10	211	88	2,40	+	203	128	1,58	+
11	187	107	1,75	+	164	155	1,06	
12	271	130	2,08	+	283	187	1,51	+
13	328	176	1,86	+	328	226	1,45	+
14	372	214	1,74	+	388	274	1,42	+
15	468	262	1,79	+	477	331	1,44	+
16	424	319	1,33		446	401	1,11	
17	538	389	1,38		574	485	1,18	
18	557	475	1,17		585	587	1,00	
19	677	580	1,17		685	711	0,96	
			Тетерев — *Lyrurus tetrix* (L.)					
4	32	28	1,14		31	33	0,94	
5	34	35	0,97		48	41	1,17	
6	30	44	0,68		42	51	0,82	
7	83	54	1,54	+	66	63	1,05	
8	79	67	1,18		80	78	1,02	
9	135	83	1,63	+	115	97	1,18	
10	215	103	2,08	+	229	120	1,91	+
11	262	128	2,05	+	265	149	1,78	+
12	240	158	1,52	+	240	185	1,30	
13	381	196	1,94	+	316	229	1,38	+

Сутки	Первые эмбрионы				Последние эмбрионы			
	О	Р	О/Р	М	О	Р	О/Р	М
14	372	244	1,52	+	384	284	1,35	+
15	349	302	1,15		383	353	1,08	
16	507	374	1,35		502	437	1,15	
17	483	465	1,03		472	542	0,87	
18	569	576	0,99		555	672	0,82	
19	694	715	0,97		787	834	0,94	
Чибис — *Vanellus vanellus* (L.)								
4	12	17	0,70		—	—	—	
5	14	21	0,67		13	25	0,52	—
6	25	24	1,04		24	30	0,80	
7	34	29	1,17		30	35	0,86	
8	44	34	1,29		41	41	1,00	
9	35	40	0,87		41	49	0,84	
10	53	47	1,13		58	57	1,01	
11	88	55	1,60	+	98	68	1,44	+
12	132	66	2,00	+	109	80	1,36	+
13	144	77	1,87	+	130	95	1,37	+
14	128	91	1,41	+	125	112	1,12	
15	178	108	1,65	+	188	132	1,42	+
16	198	127	1,56	+	214	155	1,38	+
17	226	150	1,51	+	247	183	1,35	+
18	243	177	1,37	+	284	216	1,31	+
19	247	209	1,18		290	255	1,14	
20	308	246	1,25		346	301	1,15	
21	293	291	1,01		323	355	0,91	
22	365	343	1,06		424	419	1,01	
Большой кроншнеп — *Numenius arquata* (L.)								
6	29	37	0,78		27	33	0,82	
7	59	44	1,34		47	39	1,20	
8	75	52	1,44		73	47	1,55	+
9	143	62	2,31	+	101	57	1,77	+
10	128	74	1,72	+	138	68	2,03	+
11	164	88	1,86	+	176	82	2,15	+
12	211	105	2,01	+	158	98	1,61	+
13	270	125	2,16	+	226	118	1,91	+
14	338	148	2,28	+	259	141	1,84	+
15	335	177	1,89	+	357	169	2,11	+
16	364	210	1,73	+	478	203	2,35	+
17	526	250	2,10	+	512	244	2,10	+
18	579	298	1,94	+	566	293	1,93	+
19	538	354	1,52	+	498	351	1,42	
20	586	421	1,39		597	422	1,41	
21	649	502	1,29		606	506	1,20	
22	707	597	1,18		718	607	1,18	
23	745	710	1,05		821	729	1,13	
24	815	845	0,96		867	874	0,99	
25	1000	1006	0,99		1060	1049	1,01	

Сутки	Первые эмбрионы				Последние эмбрионы			
	О	Р	О/Р	М	О	Р	О/Р	М
			Сизая чайка — *Larus canus* (L.)					
4	16	20	0,80		—	—	—	
5	22	25	0,88		25	35	0,71	—
6	37	31	1,19		43	42	1,02	
7	56	38	1,47	+	73	50	1,46	+
8	83	47	1,76	+	69	60	1,15	
9	115	58	1,98	+	81	72	1,12	
10	134	71	1,89	+	120	87	1,38	+
11	177	88	2,01	+	154	104	1,48	+
12	167	108	1,55	+	139	125	1,11	
13	210	133	1,58	+	192	150	1,28	+
14	282	163	1,73	+	254	180	1,41	+
15	301	201	1,50	+	305	216	1,41	+
16	305	247	1,23		347	259	1,34	+
17	380	304	1,25		440	311	1,41	+
18	459	374	1,23		584	373	1,56	+
19	455	460	0,99		578	447	1,29	+
20	548	565	0,97		618	537	1,15	
21	682	695	0,98		796	644	1,24	+
22	677	855	0,79		774	773	1,00	
23	1062	1052	1,01		1046	927	1,13	
			Сизый голубь — *Columba livia* (L.)					
4	11	19	0,58		—	—	—	
5	22	22	1,00		14	21	0,67	—
6	18	27	0,67	—	16	25	0,64	—
7	20	32	0,62	—	23	30	0,77	—
8	29	39	0,74	—	39	37	1,05	
9	42	46	0,91		38	44	0,86	—
10	57	56	1,02		47	54	0,87	
11	82	67	1,22	+	54	65	0,83	—
12	63	80	0,79		45	79	0,60	—
13	82	96	0,85		77	95	0,81	—
14	88	115	0,76	—	85	115	0,74	—
15	97	139	0,70	—	106	140	0,76	—
16	118	166	0,71	—	139	169	0,82	—
17	115	200	0,57	—	136	204	0,67	—
18	202	239	0,84		197	247	0,80	—
19	284	287	0,99		296	299	0,99	—
			Сорока — *Pica pica* (L.)					
4	10	17	0,58		11	17	0,65	—
5	13	21	0,62		12	21	0,57	—
6	15	25	0,60	—	23	25	0,92	
7	19	30	0,63	—	21	30	0,70	—
8	18	37	0,49	—	19	37	0,51	—
9	28	44	0,63	—	25	44	0,57	—
10	37	54	0,68	—	42	54	0,78	—
11	50	65	0,77	—	47	65	0,72	—
12	69	79	0,87		72	79	0,91	
13	89	95	0,94		89	95	0,94	

Сутки	Первые эмбрионы				Последние эмбрионы			
	О	Р	О/Р	М	О	Р	О/Р	М
14	126	115	1,09		128	115	1,11	
15	124	140	0,88		126	140	0,90	
16	185	169	1,09		184	169	1,09	
Галка — *Corvus monedula* L.								
5	21	17	1,23	+	13	15	0,87	—
6	20	21	0,95		19	18	1,05	
7	19	25	0,76	—	16	22	0,73	—
8	22	31	0,71	—	21	28	0,75	—
9	28	39	0,72	—	30	35	0,86	—
10	40	47	0,85		42	43	0,98	
11	56	58	0,96		52	53	0,98	
12	68	72	0,94		64	66	0,97	
13	91	88	1,03		72	82	0,88	
14	108	109	0,99		88	102	0,86	
15	129	134	0,96		126	126	1,00	
16	172	165	1,04		173	156	1,11	
Грач — *Corvus frugilegus* L.								
5	11	20	0,55	—	12	23	0,52	—
6	20	24	0,83		15	28	0,53	—
7	34	30	1,13		23	34	0,68	—
8	42	37	1,13		28	41	0,68	—
9	63	45	1,40	+	41	50	0,82	
10	91	55	1,65	+	55	60	0,92	
11	85	68	1,25		76	73	1,04	
12	96	84	1,14		116	89	1,30	+
13	115	103	1,12		143	107	1,34	+
14	138	127	1,09		160	130	1,23	
15	174	156	1,11		156	157	0,99	
16	158	192	0,82		201	190	1,06	
17	228	236	0,97					
Серая ворона — *Corvus cornix* (L.)								
4	—	—	—		15	24	0,62	—
5	13	21	0,62		31	28	1,11	
6	23	25	0,92		34	34	1,00	
7	36	30	1,20	+	32	40	0,80	
8	42	37	1,13		34	48	0,71	—
9	39	44	0,87		29	57	0,51	—
10	52	54	0,96		33	68	0,48	—
11	74	65	1,14		76	81	0,94	
12	87	79	1,10		111	97	1,14	
13	95	95	1,00		127	115	1,10	
14	94	115	0,82		135	137	0,98	
15	109	140	0,78	—	138	163	0,85	
16	140	169	0,83		125	194	0,64	—
17	132	204	0,65	—	201	231	0,87	
18	185	247	0,75	—	278	275	1,01	
19	276	299	0,92					

Примечание. О — опыт, Р — расчет, М — мера разброса.

рода не связано с увеличением затрат на рост и развитие (КПД), а обусловлено изменением уровня рассеиваемого тепла, при этом данный период по числу суток может значительно варьировать.

Аналогичные расчеты проведены с десятью другими видами, относящимися к разным эколого-физиологическим группам.

Выводковые. Чирок-трескунок ($n_1=1$; $n_2=1$). Уровень газообмена первого эмбриона ($B_1=1{,}22$, $s_1=0{,}46$) с 9-х по 15-е сут инкубации отличался повышенной интенсивностью, в остальное время в динамике практически соответствовал экспоненте. У последнего эмбриона ($B_2=1{,}21$, $s_2=0{,}38$) отмечено «синусоидальное» изменение уровня дыхания: с очень низкой интенсивностью до 9-х сут и высокое (по сравнению с расчетными данными) до 15-х сут. В последние 4 сут имело место соответствие экспоненте.

Тетерев ($n_1=1$; $n_2=1$). Для первого эмбриона $B=1{,}24$; $s=0{,}42$, для последнего — 1,24 и 0,32 соответственно. В обоих случаях на начальных и завершающих этапах эмбриогенеза возрастные изменения уровня газообмена происходили по кривым, близким к экспоненте. Период несоответствия расчетным данным приходится у первого эмбриона на возраст 7—14 сут, у последнего — 10—14 сут. В это время фактические показатели значительно превышали теоретические.

Полувыводковые. Чибис ($n_1=4$; $n_2=4$). У эмбрионов рассматриваемого вида ($B_1=1{,}18$, $s_1=0{,}36$; $B_2=1{,}18$, $s_2=0{,}26$) в изменениях уровня газообмена так же отчетливо проявляются три периода, из которых первый (до 10-х сут развития) и третий (19—22-е сут) вполне удовлетворительно соответствуют экспоненциальному росту кривых, в остальное же время отмечено максимальное расхождение с расчетными данными.

Большой кроншнеп ($n_1=1$; $n_2=1$). $B_1=1{,}19$, $s_1=0{,}47$; $B_2=1{,}20$, $s_2=0{,}46$. Общая картина в принципе не отличается от таковой предыдущего вида. Обращает на себя внимание значительная продолжительность (11 сут) периодов высокой интенсивности газообмена.

Сизая чайка ($n_1=4$; $n_2=4$). $B_1=1{,}23$, $s_1=0{,}40$; $B_2=1{,}20$, $s_2=0{,}21$. У первых эмбрионов границы периодов сходства и несоответствия расчетным данным обозначены отчетливо. Наибольшая интенсивность газообмена отмечена с 7-х по 15-е сут. У последних же эмбрионов сходство фактических и расчетных показателей проявляется лишь в отдельные дни, чередуясь через неравные промежутки времени, но все-таки с некоторым преимуществом в начале и конце инкубации.

Полуптенцовые. Сизый голубь ($n_1=5$; $n_2=5$). $B_1=1{,}20$, $s=0{,}18$; $B_2=1{,}21$, $s_2=0{,}12$. Обращает на себя внимание очень низкая по сравнению с расчетной интенсивность газообмена. У первых эмбрионов из 16 возрастных показателей уровня дыхания более половины не укладываются в рамки экспоненциаль-

ного роста, а у последних почти за все дни наблюдений эмпирические данные не согласуются с расчетными. Объяснить этот факт трудно. Возможно, здесь сказались особенности питания взрослых птиц в зимний период. А газообмен нами был изучен на кладках яиц, отложенных в феврале-марте.

Птенцовые. Сорока ($n_1=3$; $n_2=3$). $B_1=1{,}21$, $s_1=0{,}20$; $B_2=1{,}21$, $s_2=0{,}20$. Эмбрионы обоих рангов по обсуждаемым показателям оказались практически одинаковыми. До 11 сут интенсивность газообмена была ниже расчетного уровня. В остальное время удовлетворительно соответствовала теоретическим данным.

Галка ($n_1=3$; $n_2=3$). $B_1=1{,}23$, $s_1=0{,}15$; $B_2=1{,}24$, $s_2=0{,}12$. Первые 9 сут развития интенсивность газообмена была в основном ниже расчетной. Затем несколько повысилась и до конца инкубации соответствовала теоретическим данным.

Грач ($n_1=3$; $n_2=3$). $B_1=1{,}23$, $s_1=0{,}27$; $B_2=1{,}21$, $s_2=0{,}28$. У первых эмбрионов уровень газообмена, за исключением 5-х, 9-х и 15-х сут, изменялся с возрастом по кривой, близкой к экспоненте; у последних расхождение с расчетными данными более существенное: за пределами величин среднего квадратического отклонения оказались показатели шести суток из двенадцати.

Серая ворона ($n_1=4$; $n_2=3$). $B_1=1{,}21$, $s_1=0{,}18$; $B_2=1{,}18$, $s_2=0{,}19$. В целом у эмбрионов обоих рангов возрастное нарастание уровня газообмена можно считать экспоненциальным, хотя в отдельные дни отмечены отклонения от расчетных данных преимущественно в сторону уменьшения интенсивности.

Таким образом, обнаруживаются значительное сходство между выводковыми и полувыводковыми видами и резкая обособленность птенцовых. Вычислив средние показатели для эколого-физиологических групп (графы О/Р, табл. 1), получили общую, более отчетливую картину, характеризующую особенности возрастных изменений газообмена (табл. 2).

Средние кривые газообмена эмбрионов выводковых и полувыводковых птиц, полученные опытным путем, отличаются от теоретических рядом особенностей. От начала инкубации и до возраста примерно 9—10 сут они нарастают, затем определенное время (с 10-х по 15-е сут у выводковых и с 11-х по 17-е сут у полувыводковых) остаются на некотором максимальном относительно постоянном уровне, после чего следует постепенный спад, обусловливая к последним дням развития практически абсолютное сходство опытных и расчетных данных. Если же анализировать кривые с точки зрения статистического сходства с учетом величин средних квадратических отклонений, то возрастные изменения уровней газообмена можно разделить на три периода. Первый из них (у выводковых до 9-х, у полувыводковых — до 7—8-х сут) характеризуется в самом начале пониженными (меньше единицы) показателями, а в конце — максимальными, но не превышающими величин дисперсий. Второй период

Таблица 2

Возрастные изменения эмбрионального газообмена у птиц различных эколого-физиологических групп

Сутки	Выводковые		Полувыводковые		Птенцовые	
	О/Р (s=0,38)	М	О/Р (s=0,36)	М	О/Р (s=0,20)	М
4	0,81		0,75		0,62	
5	0,96		0,70		0,76	—
6	0,86		0,94		0,85	
7	1,13		1,25		0,83	
8	1,16		1,36		0,76	—
9	1,38		1,48	+	0,80	
10	1,77	+	1,53	+	0,86	
11	1,58	+	1,76	+	0,97	
12	1,52	+	1,61	+	1,05	
13	1,58	+	1,69	+	1,04	
14	1,52	+	1,63	+	0,91	
15	1,51	+	1,66	+	0,93	
16	1,49	+	1,60	+	0,96	
17	1,30		1,62	+	0,83	
18	1,22		1,56	+	0,88	
19	1,14		1,26		0,92	
20	1,16		1,22			
21	1,01		1,10			
22	1,04		1,04			
23			1,08			
24			0,97			
25			1,00			

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 1.

(соответственно с 10-х по 16-е и с 9-х по 18-е сут) отличается уже значимым различием опытных и расчетных данных с превышением первых в полтора и более раз. И, наконец, в третьем периоде опять наблюдается статистическое сходство, но уже с обратным, чем в начале инкубации, распределением величин обсуждаемых показателей. В общих же чертах кривые первого и третьего периодов вполне удовлетворительно соответствуют экспоненциальному росту уровня газообмена.

У птенцовых птиц наблюдается иная картина. В начале развития (примерно до 8-х сут с перерывами) отмечаются достоверно наименьшие показатели интенсивности экспериментальных данных. Затем до конца инкубации они статистически соответствуют расчетным, но, как правило, не превышают единицы. На основании этого можно выделить два периода: первый — до 8-х сут инкубации, отличающийся относительно низкой интенсивностью газообмена, и второй — остальная часть эмбриогенеза, характеризующаяся достаточно близкими к расчетным данным показателями.

Итак, в эмбриогенезе зрелорождающихся видов обнаруживается своеобразный период с повышенными энергетическими

затратами. Причины этого явления еще пока не раскрыты. Но можно полагать, что указанный период не связан прямо с ростом тела зародышей, поскольку у птенцовых он практически отсутствует, а у них, как известно, процессы дифференцировки в эмбриогенезе сведены к минимуму, а ростовые очень интенсивны. Так, исходя из данных [26], 19-дневный зародыш курицы весит в 70 раз больше 4-дневного, а зародыш грача при тех же возрастных показателях — в 73 раза [24]. Следовательно, рассчитанные данные по газообмену, выраженные в единицах объема (мл O_2), мы можем считать эквивалентами роста.

Особенности возрастных изменений интенсивности газообмена. Под интенсивностью газообмена обычно понимают количество поглощенного кислорода или выделенной углекислоты из расчета на единицу массы или площади поверхности тела животного. Наиболее характерная черта этого явления состоит в том, что уровень энергетического обмена из расчета на единицу массы у относительно крупных гомойотермных организмов ниже, чем у мелких. Одновременно последним так же свойственна бóльшая площадь поверхности тела по отношению к объему, вследствие чего их газообмен и тепловые потери отличаются высокой интенсивностью. Данное свойство послужило основой для широко известного правила Бергмана, хотя в нем оказалось немало исключений, поскольку, как выяснилось позднее, существует по меньшей мере три группы неродственных гомойотермных животных с различной степенью совершенства химической терморегуляции и адаптации к меняющимся температурным условиям [27, 25, 17].

Что касается пойкилотермных животных, то существует мнение о том, что потребность в энергии на единицу массы и поверхности у них удивительно постоянна [5] или во всяком случае вариации не проявляют закономерной зависимости от массы тела [6].

Эмбриогенез птиц в этом отношении является малоизученным периодом онтогенеза. Имеющиеся же материалы свидетельствуют о своеобразии энергетического обмена. Так, по данным Романова [33], самая высокая интенсивность метаболизма в эмбриогенезе кур (поглощение кислорода в $см^3$/ч на 1 г массы эмбриона) наблюдается на 2-е сут инкубации (47,7 мл). Однако в дальнейшем она быстро падает, достигая на 8-е сутки всего 1,5 мл. Затем до 15-го дня почти не изменяется («плато»), после чего снова снижается, составляя на 18-е сутки 0,82 мл. К периоду вылупления интенсивность метаболизма достигает величины 8-х сут инкубации.

По нашим данным, интенсивность выделения углекислоты куриными эмбрионами почти не изменяется с 7-х по 13-е сут инкубации, составляя примерно 1,3 мл/(г·ч), а снижение происходит в первые и последние 6 сут [2].

Таким образом, в эмбриогенезе кур проявляются три пе-

риода, из которых первый и третий принципиально не различаются и проявляют черты гомойотермного типа энергетического обмена, второй — пойкилотермного. Такое «несоответствие» ожидаемой закономерности обусловлено, очевидно, особенностями динамики размеров сосудистого поля хорио-аллантоиса, постоянством площади теплоотдачи (поверхность яйца). В такой ситуации, по-видимому, будет правомочной попытка раскрыть особенности возрастной динамики интенсивности эмбрионального газообмена с помощью параметров, полученных в предыдущем разделе. В данном случае речь пойдет об использовании теоретической кривой в качестве эквивалента дышащей массы зародышей.

Одна из особенностей эмбриогенеза птиц — постоянство поверхности теплоотдачи, причем большую часть периода развития этот показатель совпадает с площадью дыхательной поверхности. Следовательно, параметры интенсивности газообмена из расчета на единицу поверхности (1 см^2) яйца будут своеобразным и существенным дополнением характеристики эмбрионального энергетического обмена, хорошо сопоставимым с объемным эквивалентом массы (мл или см^3).

Для определения площади поверхности яйца нами была использована общепринятая формула

$$S = 4{,}835\ P^{0{,}662}\ [31],$$

где P — масса яйца в граммах. У рассматриваемых в статье видов получены следующие величины площади (соответственно рангу отложенных яиц, см^2): шилохвость — 59,4 и 58,3; чироктрескунок — 42,2 и 42,8; тетерев — 52,2 и 52,2; чибис — 41,0 и 42,4; большой кроншнеп — 86,5 и 85,0; сизая чайка — 70,1 и 69,1; сизый голубь — 31,5 и 30,2; сорока — 26,1 и 20,0; галка — 23,9 и 22,0, грач — 31,2 и 30,0; серая ворона — 33,6 и 33,0.

При расчетах интенсивности, во избежание влияния депрессий уровня дыхания, показатели поглощения кислорода последовательно складывались по дням развития.

Результаты, анализ которых показан на примере шилохвости (выводковые) и галки (птенцовые), приведены в табл. 3.

Шилохвость. У эмбрионов обоих рангов наблюдается нарастание интенсивности газообмена по эквивалентам массы до 18 сут развития, достигая в апогее соответственно 9,31 и 8,00 мл (графы М). Затем происходит постепенный спад, причем проклев яиц (последние сутки инкубации) тенденции не нарушает. По существу, здесь мы сталкиваемся с теми же закономерностями, о которых шла речь в первом разделе, но только в более сглаженной форме. Интенсивность же газообмена из расчета на 1 см^2 поверхности яйца с возрастом увеличивается до конца инкубации и в динамике подобна общему уровню поглощения кислорода (графы П). Имеющиеся ранговые различия, такие, как относительно повышенные показатели из расчета на едини-

Таблица 3

Возрастные изменения интенсивности газообмена (по кислороду) из расчета на единицу эквивалента массы эмбриона (М) и поверхности яйца (П)

Сутки	Первые эмбрионы		Последние эмбрионы	
	М	П	М	П
	Шилохвость			
4	0,83	0,32	—	—
5	1,71	0,81	0,74	0,50
6	2,65	1,51	1,49	1,20
7	3,57	2,52	2,26	2,21
8	4,82	4,06*	2,94	3,48
9	5,62	5,77	3,48	4,96
10	5,90	7,36	4,27	7,41
11	6,37	9,54	4,93	10,32
12	6,65	12,09	5,41	13,74
13	7,41	16,35	5,45	16,72
14	7,66	20,22	6,14	22,76
15	8,05	26,01	6,90	30,99
16	8,71	34,04	7,64	41,54
17	9,06	42,84	7,82	51,39
18	9,31	53,30	8,00	63,65
19	9,28	64,19	7,87	75,76
20	8,96	75,12	7,53	87,72
21	8,44	85,59	7,22	101,71
22	8,02	98,38		
	Чирок-трескунок			
4	0,61	0,38	0,54	0,51
5	1,56	1,18	1,22	1,40
6	2,22	2,11	1,61	2,22
7	3,06	3,48	1,86	3,13
8	3,91	5,47	1,99	4,04
9	4,90	8,36	2,72	6,68
10	6,41	13,36	3,82	11,42
11	7,02	17,80	4,21	15,26
12	7,86	24,22	5,00	27,87
13	7,67	31,99	5,59	29,53
14	8,04	40,80	6,03	38,60
15	8,36	51,89	6,43	42,74
16	8,19	61,94	6,42	60,16
17	8,10	74,69	6,49	73,57
18	7,81	87,89	6,36	87,24
19	7,56	103,93	6,21	103,25
	Тетерев			
4	1,14	0,61	0,94	0,59
5	1,88	1,26	1,93	1,51
6	2,18	1,84	2,37	2,32

Сутки	Первые эмбрионы		Последние эмбрионы	
	М	П	М	П
7	3,31	3,43	2,97	3,58
8	3,85	4,94	3,42	5,11
9	4,61	7,34	3,94	7,32
10	5,90	11,65	5,09	11,70
11	6,80	16,66	5,87	16,78
12	7,02	21,26	6,03	21,38
13	7,61	28,56	6,25	27,43
14	7,63	35,69	6,39	34,79
15	7,32	42,37	6,23	42,13
16	7,27	52,09	6,18	51,74
17	6,89	61,34	5,85	60,78
18	6,55	72,24	5,55	71,41
19	6,24	85,54	5,41	86,49
Чибис				
4	0,70	0,29	—	—
5	1,24	0,63	0,52	0,31
6	2,12	1,24	1,23	0,87
7	2,93	2,07	1,91	1,58
8	3,79	3,15	2,63	2,55
9	4,10	4,00	3,04	3,51
10	4,61	5,29	3,63	4,88
11	5,54	7,44	4,48	7,19
12	6,62	10,66	5,17	9,76
13	7,54	14,17	5,73	12,83
14	7,79	17,29	5,97	15,78
15	8,21	21,63	6,49	20,21
16	8,54	26,46	6,91	25,26
17	8,74	31,97	7,20	31,08
18	8,78	37,90	7,42	37,78
19	8,62	43,93	7,42	44,62
20	8,57	51,44	7,43	52,78
21	8,25	58,58	7,21	60,40
22	8,07	67,49	7,12	70,40
Большой кроншнеп				
6	0,78	0,33	0,82	0,31
7	2,00	1,02	1,89	0,87
8	3,13	1,88	3,12	1,73
9	4,93	3,54	4,35	2,92
10	5,86	5,02	5,67	4,54
11	6,79	6,91	6,85	6,61
12	7,70	9,35	7,35	8,47
13	8,63	12,47	8,02	11,13
14	9,57	16,38	8,55	14,18
15	9,90	20,25	9,24	18,38

Продолжение табл. 3

Сутки	Первые эмбрионы		Последние эмбрионы	
	М	П	М	П
16	10,08	24,46	10,05	24,00
17	10,57	30,54	10,46	30,02
18	10,81	37,24	10,64	36,68
19	10,62	43,46	10,30	42,54
20	10,32	50,23	9,98	49,56
21	9,95	57,73	9,52	56,69
22	9,55	65,91	9,12	65,14
23	9,08	74,52	8,72	74,80
24	8,59	83,94	8,27	85,00
25	8,21	95,50	7,90	97,47
Сизая чайка				
4	0,80	0,23	—	—
5	1,52	0,54	0,71	0,36
6	2,42	1,07	1,62	0,98
7	3,44	1,87	2,82	2,04
8	4,55	3,05	3,50	3,04
9	5,67	4,69	4,04	4,21
10	6,52	6,60	4,72	5,95
11	7,27	9,13	5,43	8,18
12	7,47	11,51	5,63	10,19
13	7,65	14,51	5,97	12,97
14	7,97	18,53	6,39	16,64
15	7,96	22,82	6,74	21,06
16	7,71	27,17	6,96	26,08
17	7,52	32,60	7,21	32,44
18	7,34	39,14	7,58	40,90
19	6,95	45,63	7,61	49,26
20	6,63	53,45	7,49	58,20
21	6,37	63,18	7,48	69,72
22	5,97	72,84	7,23	80,93
23	5,86	87,99	7,16	96,06
Сизый голубь				
4	0,58	0,35	—	—
5	1,50	1,05	0,67	0,46
6	1,89	1,62	1,20	0,99
7	2,22	2,25	1,77	1,75
8	2,56	3,17	2,49	3,05
9	3,09	4,51	2,95	4,30
10	3,55	6,32	3,28	5,86
11	4,19	8,92	3,55	7,65
12	4,30	10,92	3,49	9,14
13	4,44	13,52	3,71	11,69
14	4,47	16,31	3,81	14,50
15	4,39	19,40	3,88	18,01

Сутки	Первые эмбрионы		Последние эмбрионы	
	М	П	М	П
16	4,39	23,14	4,04	22,61
17	4,22	26,79	4,01	27,12
18	4,38	33,21	4,11	33,64
19	4,63	42,22	4,39	43,44
Сорока				
4	0,59	0,46	0,65	0,50
5	1,09	1,06	1,09	1,04
6	1,52	1,76	1,84	2,09
7	1,90	2,64	2,23	3,04
8	2,03	3,47	2,32	3,91
9	2,34	4,77	2,52	5,04
10	2,59	6,48	2,83	6,95
11	2,92	8,80	3,08	9,09
12	3,28	11,99	3,44	12,36
13	3,66	16,11	3,80	16,41
14	4,12	21,94	4,25	22,23
15	4,27	27,68	4,39	27,95
16	4,63	36,25	4,73	36,32
Галка				
5	1,23	0,88	0,87	0,59
6	1,95	1,71	1,78	1,45
7	2,40	2,51	2,18	2,18
8	2,64	3,43	2,46	3,13
9	2,82	4,60	2,83	4,50
10	3,19	6,28	3,27	6,41
11	3,55	8,62	3,64	8,77
12	3,80	11,46	3,89	11,68
13	4,15	15,27	4,01	14,95
14	4,34	19,79	4,08	18,95
15	4,49	25,19	4,31	24,68
16	4,69	32,38	4,59	32,54
Грач				
5	0,55	0,35	0,52	0,40
6	1,29	0,99	0,96	0,90
7	2,17	2,08	1,47	1,67
8	2,89	3,43	1,90	2,60
9	3,78	5,45	2,38	3,97
10	4,74	8,36	2,90	5,80
11	5,09	11,09	3,42	8,33
12	5,26	14,17	4,11	12,20
13	5,41	17,85	4,75	16,97

Окончание табл. 3

Сутки	Первые эмбрионы		Последние эмбрионы	
	М	П	М	П
14	5,47	22,27	5,15	22,30
15	5,57	27,85	5,25	27,50
16	5,34	32,92	5,40	34,20
17	5,32	40,22		
Серая ворона				
4	—	—	0,62	0,50
5	0,62	0,42	0,64	1,53
6	1,44	1,15	2,35	2,67
7	2,40	2,31	2,80	3,73
8	3,08	3,65	3,04	4,87
9	3,47	4,90	3,07	5,83
10	3,80	6,57	3,06	6,93
11	4,29	8,94	3,51	9,47
12	4,63	11,73	4,07	13,17
13	4,85	14,77	4,54	17,40
14	4,83	17,79	4,79	21,90
15	4,74	21,28	4,87	26,50
16	4,75	25,76	4,74	30,67
17	4,59	30,00	4,85	37,37
18	4,54	35,93	5,09	46,63
19	4,67	44,77		

* Подчеркнуты близкие показатели (различия не более 20 %).

цу эквивалента массы у первых эмбрионов и единицу площади у последних, в данном случае не имеют для нас принципиального значения.

Галка. Интенсивность газообмена из расчета на единицу эквивалента массы неуклонно возрастает до конца периода инкубации (графы М). Это единственное и очень важное отличие от аналогичных показателей предыдущего вида. Интенсивность газообмена из расчета на единицу площади яйца в динамике обладает теми же свойствами, что и у шилохвости (графы П).

Анализ данных по другим видам показывает, что у эмбрионов выводковых и полувыводковых птиц изменение интенсивности газообмена из расчета на единицу эквивалента массы принципиально сходно и вполне укладывается в рамки характеристики первого вида (шилохвости); у полуптенцовых и птенцовых — второго (галки), за исключением первых эмбрионов грача, соответствующие показатели которых в динамике проявляют некоторое сходство с показателями выводковых. Но у нас нет оснований относить эту особенность в разряд законо-

мерных. Судя по приведенным данным возрастных изменений удельных энергетических затрат (на единицу массы), мы получили еще один факт различия эмбриогенезов зрело- и незрелорождающихся птиц.

Другой показатель — из расчета на единицу площади яйца — свидетельствует о возрастании интенсивности газообмена с увеличением массы зародыша и вообще не содержит в себе новой информации. Такая ситуация, казалось бы, создает серьезное препятствие для определения типа энергетического обмена. Однако имеется, на наш взгляд, важное свидетельство, позволяющее раскрыть сущность рассматриваемого вопроса (см. табл. 3).

В эмбриогенезе каждого вида наблюдается период, когда показатели интенсивности из расчета на единицу эквивалента массы зародыша и площади яйца практически совпадают или становятся очень близкими. У эмбрионов первых яиц шилохвости этот период приходится на возраст 8—9 сут, у эмбрионов последних яиц — 7—8 сут, у чирка-трескунка 6—7 и 4—5 сут, тетерева — 6—7 и 6—7, чибиса — 8—10 и 8—9, большого кроншнепа — 10—11 и 11—12, сизой чайки — 9—10 и 8—9, сизого голубя — 6—7 и 7, сороки — в 5—6 и 5—6, галки — 6—7 и 6—7, грача — 7—8 и 6—7, серой вороны — 7—8 и 5—6 сут соответственно (см. табл. 3).

До начала отмеченного периода относительный уровень газообмена из расчета на единицу поверхности, а стало быть рассеиваемого тепла во внешнюю среду, меньше интенсивности продуцирования энергии из расчета на единицу эквивалента массы эмбриона, затем начинает превышать ее со все возрастающей разницей к концу развития. Иными словами, до времени совпадения обсуждаемых показателей птичий эмбрион при температуре инкубации 37,5 °С обладает «экономичным» типом теплообмена и для поддержания температуры тела нуждается в притоке тепла извне. Такая зависимость может быть только у типично эктотермных организмов. В дальнейшем в процессе развития ситуация меняется и, начиная преимущественно с 6—8-суточного возраста, без отчетливых видовых и ранговых различий эмбрионы начинают отдавать избыток тепла во внешнюю среду, что характерно уже для эндотермных организмов. Таким образом, примерно с недельного возраста эмбрионы птиц уже гомойотермны, хотя в это время терморегуляторная функция еще не обнаруживается и, как известно, отмечена у выводковых и полувыводковых видов в различные сроки второй половины инкубации, у птенцовых — в начале постэмбриогенеза [4]. Данная особенность энергетического обмена, по-видимому, обязательна для раннего онтогенеза всех птиц.

Чтобы раскрыть сущность обнаруженной нами особенности эмбриогенезов птиц, сопоставим данные табл. 2 и 3. У выводковых и полувыводковых видов кривая газообмена, полученная

опытным путем, оказывается как бы более выпрямленной по отношению к расчетной, в результате чего в середине инкубации (9—18-е сут) наблюдается период повышенной интенсивности дыхания. Поскольку этот период ограничен во времени (прекращается за несколько суток до вылупления птенца), можно считать, что он вызван интенсивно растущими зародышевыми оболочками и прежде всего — хорио-аллантоисом [15, 35]. Как известно, хорио-аллантоис служит органом дыхания и, располагаясь под поверхностью скорлупы, физически должен обладать свойством эффективного радиатора. Следовательно, повышенная интенсивность газообмена (и теплообмена) у зрелорождающихся видов примерно в середине периода инкубации еще не является доказательством наличия терморегуляторных функций. У птенцовых рост зародышевых оболочек происходит аналогичным образом, но высокая интенсивность газообмена, начинаясь примерно с 7—8-х сут, сохраняется практически до конца эмбрионального развития. Все это свидетельствует (по средним показателям) о совпадении времени окончания эктотермного типа энергетического обмена зародышей и начала периода повышенной интенсивности газообмена.

Исследованиями показано, что на 6—7-е сут развития у эмбрионов птиц существенно изменяется реакция на температуру. Если в первые 5—6 сут резко отрицательное влияние оказывал длительный перегрев яиц (41 °С и выше), то затем значительно увеличивается чувствительность к воздействию гипотермии. Охлаждение яиц в течение 24 ч до комнатной температуры становится мощным элиминирующим фактором, поскольку ткани зародышей приобретают явные стенотермные черты [28, 30, 32], что сопровождается также падением темпа роста тела зародышей [20, 12, 13, 21], и в это время часто наблюдается повышенная эмбриональная смертность. В практике птицеводства 4—6-е сут инкубации получили название первого критического периода [34, 16].

Исходя из этого следовало бы полагать, что у эмбрионов выводковых и полувыводковых видов примерно с недельного возраста уже проявляются признаки терморегуляции при незначительных (порядка 1—2 °С от нормы) понижениях температуры обогрева. Однако при естественной инкубации, даже при плотном насиживании, колебания температуры в указанных пределах весьма обычны и повторяются в течение суток десятки раз. С позиций экономичности эмбриогенезов в данном случае трудно понять биологическую сущность первых признаков терморегуляции, допустим, с 8—9-х сут развития, когда зародыш еще не приобрел отчетливые черты класса птиц. Это больше напоминает явление температурной компенсации, хотя окончательного вывода здесь сделать невозможно, поскольку нами не изучалось дыхание эмбриональных тканей и органов. Мы в своих исследованиях, как уже указывалось в начале статьи, охлаж-

дали эмбрионы, понижая температуру внутри респирационной камеры до 28 °С.

Данная температура — тоже температура инкубации, только в своем нижнем пределе. Поэтому мы считаем, что наиболее точные и объективные сведения о сроках становления терморегуляции могут быть получены именно в диапазоне минимальных температур насиживания.

У птенцовых видов показатели повышенной интенсивности газообмена мало чем отличаются от расчетных данных. Следовательно, уровень избыточной теплопродукции здесь значительно ниже, чем у эмбрионов зрелорождающихся птиц, так что вопрос о возможности терморегулирования до вылупления птенцов отпадает. Переходный период в состоянии эндотермии существует, и время его проявления очень сходно с таковым выводковых.

Таким образом, исходя из наших данных, пойкилотермная фаза эмбриогенеза птиц состоит из двух энергетических стадий — первичной пойкилотермии и нерегулируемой гомойотермии. Последняя в условиях инкубирования при 37,5 °С отличается наличием избыточного тепла, выделяемого во внешнюю среду, и повышенной чувствительностью тканей зародыша к гипотермии (признаки теплокровности). Вместе с тем реакция на неглубокие охлаждения остается еще пассивной, пойкилотермной, без заметных признаков терморегуляции. Необходимо также отметить, что состояние нерегулируемой гомойотермии физиологически необратимо, поэтому термин «гетеротермия» здесь неприемлем. По данным И. А. Шилова [22], гетеротермные организмы — это особый экологический тип гомойотермных животных, для которых свойственны периоды жизни (суточные или сезонные), связанные с временной утратой гомойотермии при переживании неблагоприятных температурных условий (оцепенение, спячка).

Обе стадии пойкилотермной фазы обусловлены эколого-физиологическими особенностями эмбрионального развития и, следовательно, адаптивны к специфике режимов естественной инкубации. В период откладки яиц для многих видов птиц характерна прерывистая инкубация [3]. Этот процесс несколько замедляет темп роста и прежде всего — хорио-аллантоиса [23], предотвращая тем самым возникновение энергетической гиперфункции, что в дальнейшем благоприятно сказывается на качестве дифференцировки — относительно менее энергоемкого процесса, чем нарастание биомассы, но более зависимого от времени. Поскольку в первые дни развития зародыши пойкилотермны, существенные колебания температуры в гнезде (от 3—6° до 37—39 °С и выше [14]) только удлиняют стадию первичной пойкилотермии, не оказывая отрицательного воздействия на жизнеспособность тканей эмбрионов.

Переход в стадию нерегулируемой гомойотермии в естест-

венных условиях при наличии разновозрастности эмбрионов происходит в пределах кладки постепенно и обычно заканчивается через 7—10 дней после откладывания первого яйца. К этому времени средняя температура инкубации становится уже достаточно высокой (37—38 °С) и относительно стабильной, плотность насиживания достигает 70—87 % и более [1], что, по-видимому, благоприятно сказывается на формировании центральной нервной системы зародышей. Однако кратковременные и в основном неглубокие (26—32°) перепады температуры многократно проявляются в течение всего оставшегося времени эмбриогенеза и, очевидно, играют важнейшую роль в регуляции синтеза и расхода энергетических ресурсов. Переход эмбрионов зрелорождающихся птиц в гомойотермную фазу развития, кроме некоторого возрастания температуры насиживания, не влечет за собой каких-либо существенных изменений режима естественной инкубации [1, 7].

Подводя итог сказанному, необходимо отметить, что развивающиеся эмбрионы птиц предъявляют наиболее «сложные» требования к температурному режиму инкубации в стадии первичной пойкилотермии. Очевидно, что не случайно в практике птицеводства завершение первой недели инкубации получило название «критического периода», а попытки инкубирования в искусственных условиях ненасиженных яиц диких птиц нередко оказывались безуспешными [9]. К настоящему времени собран значительный материал по изучению начальных этапов естественной инкубации [1, 23], убедительно свидетельствующий о положительном влиянии переменных температур в период яйцекладки. Наши же данные раскрывают сущность рассматриваемого фактора. Однако практическая сторона проблемы еще ждет своего решения, поскольку без учета и моделирования процессов прерывистой инкубации в начале эмбриогенеза успешная разработка оптимальных режимов искусственной инкубации яиц диких птиц невозможна.

ЛИТЕРАТУРА

1. Болотников А. М. Экология инкубации и эмбрионального развития птиц. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Казань, 1972.

2. Болотников А. М., Каменский Ю. Н. Влияние охлаждений на выделение углекислоты куриными эмбрионами.— Уч. зап. Пермск. пед. ин-та, Пермь, 1969, т. 69, с. 77—83.

3. Болотников А. М., Каменский Ю. Н., Шураков А. И. Гетерогенность яиц и гетерохронность развития эмбрионов птиц.— В кн.: Экология и охрана птиц. Кишинев, 1981, с. 29—37.

4. Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Добринский Л. Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 228 с.

5. Гэнн Д. Л. Температура тела пойкилотермных животных.— Успехи соврем. биологии, 1944, т. 17, вып. 1, с. 87—107.

6. Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М., Соколова Т. М.

Изучение газообмена животных физическими газоанализаторами.— В кн.: Использование оптико-акустических газоанализаторов в эколого-физиологических и биоценологических исследованиях. Свердловск, 1978, с. 6—45.
7. Добродеева А. А. Гнездовая жизнь уток Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1975.
8. Каменский Ю. Н., Беликов В. И. Характеристика эмбрионального газоэнергетического обмена диких выводковых птиц.— В кн.: Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе. Пермь, 1976, с. 260—262.
9. Каменский Ю. Н., Болотников А. М. Опыт изучения искусственной инкубации яиц диких птиц.— В кн.: Сборник статей по птицеводству и орнитологии. Пермь, 1973, с. 12—14.
10. Каменский Ю. Н., Болотников А. М. Газообмен в период эмбрионального развития птиц.— В кн.: Сборник статей по птицеводству и орнитологии. Пермь, 1973, с. 15—28.
11. Каменский Ю. Н., Болотников А. М., Кочев А. И. Методика определения газообмена физическими газоанализаторами у эмбрионов и птенцов.— Уч. зап. Пермск. пед. ин-та, Пермь, 1969, т. 69, с. 73—76.
12. Махинько В. И. О некоторых закономерностях эмбрионального роста, обнаруживаемых в зародышевом периоде развития утиных эмбрионов.— Вестн. ХГУ. Сер. биол., 1965, вып. 1, с. 3—11.
13. Махинько В. И. Основные черты биоэнергетики эмбрионального развития.— В кн.: Биологическая наука в университетах и пединститутах Украины за 50 лет. Харьков, 1968, с. 336—368.
14. Пантелеев М. Ф., Болотников А. М. Температурные условия раннего онтогенеза птиц-дуплогнездников.— В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 37—41.
15. Рогозина М. Н. Развитие зародыша домашней курицы в его соотношении с желтком и оболочками яйца. М.: АН СССР, 1961. 167 с.
16. Рольник В. В. Биология эмбрионального развития птиц. Л.: Наука, 1968. 424 с.
17. Слоним А. Д. Эволюция регуляции тепла и обмена веществ в животном организме. Фрунзе: Илим, 1983. 75 с.
18. Смирнов В. С. Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным.— Экология, 1983, № 1, с. 69—76.
19. Хаскин В. В. Теплообмен и развитие терморегуляции в эмбриогенезе уток.— Науч. тр. Украинской опытной станции птицеводства, 1959, т. 6, с. 183—196.
20. Чмутова А. П. Эмбриональное развитие серой вороны.— Докл. АН СССР, 1949, т. 65, № 5, с. 773—775.
21. Шевцова М. Я. Рост и дыхание в зародышевом периоде эмбриогенеза домашней утки.— В кн.: Материалы симпозиума по основным проблемам возрастной физиологии и биохимии. Харьков, 1965, с. 251—262.
22. Шилов И. А. О некоторых понятиях, связанных с изучением проблемы терморегуляции.— Зоол. журн., 1962, т. 61, вып. 4, с. 491—497.
23. Шураков А. И. Экология размножения и раннего онтогенеза воробьинообразных птиц: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1979.
24. Шураков А. И., Соколова Т. И., Кулигин Г. И., Никулин Ю. Г. Рост зародыша и внезародышевых органов грача.— В кн.: Сборник статей по орнитологии. Пермь, 1973, т. 113, с. 69—83.
25. Benedict F. G. Vital energetics. A study in comparative basal metabolism. Washington: D. C., Carnegie Inst., 1938. 215 p.
26. Byerly T. C. The effects of breed on the growth of the chick embryo.— J. Morphol. and Physiol., 1930, vol. 50, p. 341—359.
27. Gelineo M. S. Influence du milien thermique d'adaptation sur la thermogenese des homeothermes.— Annales de Physiologie et Physiochemie Biologique, 1934, vol. 10, N 5, p. 1083—1115.
28. Kaufman L. Über Einfluß von Temperaturen unter den Entwicklungsminimum auf bebrutete Hühnereier.— Wilhelm Boux Archiv für Entwicklungsmechanik, 1934, Bd 13.

29. Kendeigh S. C. Factors affecting length of incubation.— Auk., 1940, vol. 57, N 1—2, p. 499—513.
30. Moreng K. E., Bryant R. L. The resistance of thechicken embryo to low temperature exposure.— Poultry Sci., 1956, vol. 35, N 4, p. 753—757.
31. Paganelli C. V., Olszowka A., Ar A. The avian egg surface area volume and density.— Condor, 1975, vol. 76, N 3, p. 319—325.
32. Romanoff A. L. Effect of temperature schock on development of chick embryo.— In: 7 World Poultry Congr., 1939, p. 184—186.
33. Romanoff A. L. The study of respiratory behaviour of individual chicken embryos.— J. Cellular and Compar. Physiol., 1941, vol. 18, p. 199—214.
34. Romanoff A. L. Critical periods and causes of death in avian embryonic development.— Auk., 1949, vol. 66, p. 264—270.
35. Romanoff A. L. Biochemistry of the avian embryo.— In: Bioenergetics of the developing egg, 1967, p. 276—292.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ • 1988

Т. М. СОКОЛОВА

МЕТАБОЛИЗМ АКТИВНОСТИ ЯЩЕРИЦ

Физиология животных при активности привлекает все более пристальное внимание исследователей. Большая часть работ по изучению биохимических и физиологических аспектов активности выполнена на млекопитающих и птицах. Значительно менее освещены эти вопросы для низших позвоночных, и в частности рептилий.

Показано, что различие между максимальным и минимальным потреблением кислорода (а в нашем случае — эквивалентном выделению углекислого газа), аэробный или метаболический размах могут служить характеристикой пределов аэробного метаболизма при движении животных [24, 32, 33]. Поскольку энергетическая стоимость локомоций у ящериц температурно независима [34], можно использовать показатель аэробного размаха для оценки пределов аэробного метаболизма при активности животных с различными температурами тела.

Рептилии, как известно, способны поддерживать предпочитаемую температуру тела путем поведенческой терморегуляции [8, 10, 39, 41, 45]. Поскольку наибольшая активность наблюдается именно в этом температурном диапазоне [20, 29, 35], можно ожидать при данных температурах и самую высокую способность к активности, поддерживаемую аэробным метаболизмом. Однако мнение авторов относительно этого положения разделились. Одни придерживаются гипотезы отсутствия связи аэробного размаха, т. е. потенциальной способности к активности и предпочитаемой температуре тела [40, 22, 27, 38, 44], другие же экспериментально подтверждают наличие такой связи [30, 31, 21, 9, 11 и др.]. Поэтому мы считаем необходимым уделить особое внимание вопросу интенсивности метаболизма активности при различных температурах тела рептилий. Остается невыясненным вопрос о связи интенсивности метаболизма и активности ящериц в разных по возрасту и массе группах. Анализ биоэнергетических характеристик активности рептилий позволит провести сравнение возможностей и физиологических пределов активности в этой группе позвоночных, что в свою очередь будет способствовать пониманию базиса экологических

стратегий (питания, избегания хищников и пр.) различных групп рептилий.

Материал и метод

Было отловлено по 50 особей ящурки Штрауха (*Eremias* Strauchi Kes.), полосатой ящерицы (*Lacerta strigata* Eich.) и стройной змееголовки (*Ophisips elegans* Men.) в окрестностях ст. Звартноц Эчмиадзинского района Армянской ССР и 40 особей кавказской ящерицы (*Lacerta caucasica*) в окрестностях ст. Шепси близ Туапсе.

Измерения интенсивности выделения углекислого газа проводились оптико-акустическими газоанализаторами ОА-5501 и ОА-2209. Все детали методики подробно изложены в [1—4].

Предпочитаемая температура тела определялась как средняя температура колонии ящериц, свободно двигавшихся в градиенте температур в течение дневных часов. Температурный градиент был установлен в камере (120×60×60 см) с пределами 20—50 °С с помощью лампы обогрева.

Результаты и их обсуждение

Стандартный метаболизм. Исторически сложилось, что анализ аэробного метаболизма позвоночных, в том числе и рептилий, направлен на определение стандартного, или базального, метаболизма, т. е. минимального потребления кислорода при отсутствии внешних раздражителей. Аллометрические уравнения, описывающие изменение скорости метаболизма как функцию массы тела и температуры, были получены для нескольких семейств рептилий [14, 3].

В нашем исследовании точкой отсчета, т. е. величиной, с которой мы будем соотносить метаболизм активности, является интенсивность выделения углекислого газа в мл/(г$^{-1}$ч$^{-1}$) в состоянии покоя, что соответствует эквивалентному потреблению кислорода, т. е. стандартному метаболизму.

Интенсивность выделения углекислого газа в состоянии покоя была масс-зависимой:

$$M = 0{,}099\ W^{-0{,}72} \text{ — у стройной змееголовки,}$$

а также и температурно-зависимой:

$$M = -3{,}34 + 0{,}086\ T \text{ — у стройной змееголовки,}$$

$$M = -3{,}66 + 0{,}078\ T \text{ — у полосатой ящерицы,}$$

где M — интенсивность выделения углекислого газа, мл/(г$^{-1}$ч$^{-1}$), W — масса тела, T — температура, °С.

Температурный коэффициент Q_{10} составил 2,35 и 2,17 у змееголовки и полосатой ящерицы соответственно.

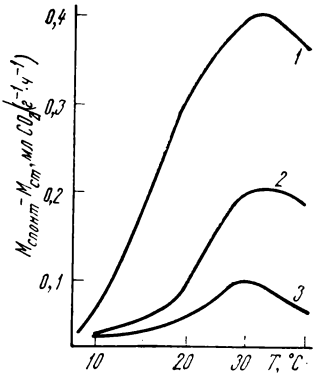


Рис. 1. Пределы метаболического размаха при спонтанной активности животных с различными температурами

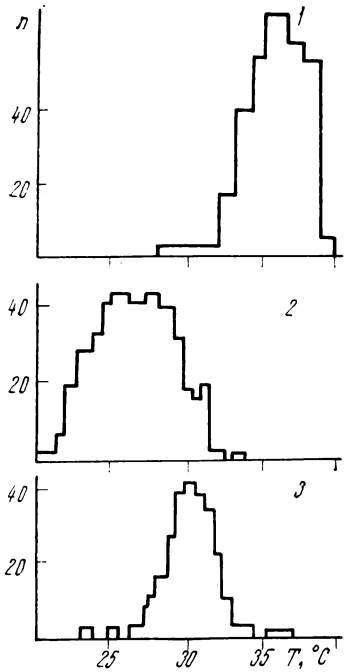
1 — полосатая ящерица, *2* — стройная змееголовка, *3* — кавказская ящерица.

Интенсивность выделения углекислого газа при спонтанной активности. Под спонтанной активностью мы понимаем нестимулированные (механически или электрически) длительные перемещения ящериц по респирационной камере, т. е. активность, которую ящерицы могут поддерживать относительно долго без заметных признаков кислородной недостаточности.

У всех изученных нами видов ящериц наблюдалось возрастание приблизительно в 3 раза интенсивности выделения углекислого газа при спонтанной активности по сравнению с метаболизмом покоя. Интенсивность метаболизма при спонтанной длительной активности лежит в пределах нормальной поведенческой активности в природе и соответствует промежуточному уровню метаболизма между стандартным и максимальным его значением. Двигательная активность такого рода полностью обеспечивается аэробным метаболизмом.

Метаболические пики при спонтанной активности ящериц положительно коррелировали с предпочитаемыми температурами тела этих ящериц (рис. 1—3). Кроме того, метаболические пределы спонтанной активности (максимальная интенсивность выделения углекислого газа — стандартная) коррелируют с поведенческими особенностями этих видов ящериц. Так, у ящериц, способных в природе к относительно длительным активным перемещениям — стройной змееголовки и полосатой ящерицы — метаболические пределы спонтанной активности были значительно выше, чем у вида (ящурка Штрауха), для которого в естественных условиях не характерны такие длительные перемещения, связанные, например, с кормодобывательным типом поведения.

Соотношение интенсивности выделения углекислого газа при спонтанной активности и в покое имеет различные значения в разных по возрасту и массе группах ящериц. Так, было показано, что у особей стройной змееголовки младшей группы при переходе от покоя к умеренной активности интенсивность выделения углекислого газа возросла примерно в 3 раза, а у ящериц старших групп — в 4,5 раза. Таким образом, метаболический размах и, соответственно, способность к локомоциям у ящериц старших по возрасту и массе групп был заметно выше, чем у более молодых и мелких ящериц при 20 °С. Однако при 30 °С достоверных по возрасту и массе различий по данному показа-



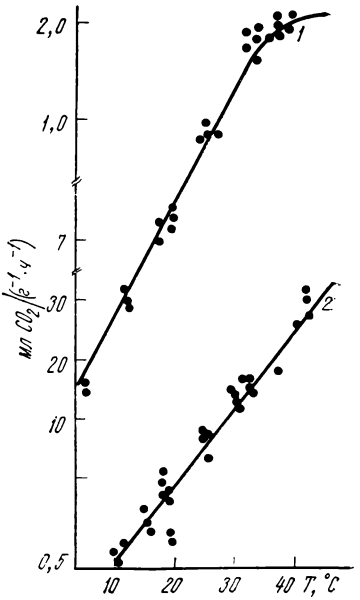


Рис. 2. Предпочитаемые температуры тела ящериц.
1 — ящурка Штрауха, *2* — полосатая ящерица, *3* — стройная змееголовка.

Рис. 3. Интенсивность выделения углекислого газа в моменты высокой активности (*1*) и в покое (*2*) при разных температурах тела у *Lacerta strigata*.

телю не наблюдалось: интенсивность выделения углекислого газа возрастала приблизительно в 3 раза у стройной змееголовки и в 2 раза у полосатой ящерицы во всех группах по возрасту и массе.

Максимальное потребление кислорода (выделение углекислого газа). Этот показатель обычно определялся у животных, стимулированных механически или электрически (низковольтный электрошок) [18, 19, 25], хотя, как было отмечено, такая стимуляция не всегда приводила к самым высоким показателям потребления кислорода (выделения углекислого газа) [18, 25, 42]. Максимальное потребление кислорода определено для некоторых видов рептилий [6, 7, 9, 11 — 16, 23, 26, 27, 33, 35, 36, 42, 44]. На основании этих исследований можно заключить, что максимальный уровень потребления кислорода превышает стандартный метаболизм в 5—15 раз. Следовательно, интенсивность метаболизма у рептилий при активности приближается к базальному метаболизму птиц и млекопитающих.

Максимальный уровень потребления кислорода (выделения

углекислого газа) теснее коррелирует с поведенческими особенностями рептилий, чем уровень стандартного метаболизма. Более активные животные способны поддерживать более высокий уровень потребления кислорода (выделения углекислого газа) [40]. Так, активно преследующие добычу змеи (*Masticophis Coluber*) имеют высокие значения максимального метаболизма активности: 1,05 $см^3/(г^{-1}ч^{-1})$, в то время как змеи рода *Crotalus*, с их стратегией выживания добычи, имеют гораздо более низкие значения метаболизма активности: 0,52 $см^3/(г^{-1}ч^{-1})$ [36].

Аналогичное явление обнаружено и у ящериц. Так, вараны-хищники, активно преследующие добычу, имеют уровень обмена активности выше, чем игуановые и агамовые ящерицы равной массы тела [7, 9, 42]. Относительно низкие значения интенсивности обмена наблюдались у *Sphenodon* [44].

Как и большинство других физиологических процессов, максимальное потребление кислорода (выделение углекислого газа) у рептилий зависит от температуры тела. У многих видов метаболизм активности увеличивается экспоненциально с повышением температуры, Q_{10} составляет 1,5—2 вплоть до летального исхода.

Однако у ряда видов максимальное потребление кислорода (выделение углекислого газа) достигается при некоторых промежуточных температурах тела и остается постоянным при дальнейшем повышении температуры (Q_{10} составляет 1,0). Этот последний тип изменения максимального потребления кислорода с температурой особенно характерен для игуановых и агамовых ящериц [11, 13, 42 — 44].

Динамика интенсивности выделения углекислого газа, согласно данным, полученным в нашем эксперименте, при высокой активности у двух видов ящериц приведена в таблице. Измерения метаболизма проводили при температуре, близкой к термопреферендуму этих видов. Показано, что метаболический размах (в пересчете на потребление кислорода) был достоверно выше у полосатой ящерицы по сравнению с ящуркой Штрауха. Наблюдалась корреляция общего уровня активности ящериц этих видов (способности к локомоциям при данной температуре) и метаболического размаха. Причем у относительно более активных в природе полосатых ящериц метаболический размах, а следовательно и способность поддерживать двигательную активность, несколько выше, чем у ящурки Штрауха.

Пределы аэробного метаболизма. Нормальная поведенческая активность требует промежуточных уровней потребления кислорода (выделения углекислого газа) между стандартным и максимальным уровнями. Способности организма поддерживать аэробный метаболизм определяются различиями между максимальным и минимальным уровнями потребления кислорода (выделения углекислого газа). Эти различия, или масштаб активности, были использованы в биоэнергетике рыб как индекс

Интенсивность метаболизма (по углекислому газу) в покое,

Вид	*n* особей	*n* опытов	Средняя масса, г	*T*, °C
Полосатая ящерица (*Lacerta strigata*)	13	30	12,0±0,2	20
	23	48	10,7±0,3	30
Стройная змееголовка (*Ophisops elegans*)	17	20	3,8±0,2	20
	34	30	3,1±0,1	30
	10	35	3,4±0,2	35
Ящурка Штрауха (*Eremias* Strauchi)	12	28	6,8±0,5	30

способности совершать работу. Определение метаболического размаха важно и в изучении интенсивности метаболизма рептилий.

Аэробный метаболический размах у изученных нами видов ящериц был относительно высоким у полосатой ящерицы и змееголовки и относительно низким у кавказской ящерицы и ящурки Штрауха. Причем этот показатель был температурно зависим: при температурах, близких к термопреферендуму (30—35 °C) наблюдалось достоверное его увеличение. Таким образом, наши данные подтверждают гипотезу температурной зависимости аэробного размаха, т. е. способности к локомоциям, и его максимального значения в зависимости от предпочитаемой температуры тела рептилий, при которой максимальное потребление кислорода (выделение углекислого газа) имеет температурное плато [24, 42].

Показано, что как и в случае спонтанной активности, метаболический размах при высокой активности температурно зависим и коррелирует с некоторыми особенностями поведения ящериц. Причем у ящериц более двигательно-активных в природе и в эксперименте показатель метаболического размаха существенно выше.

В целом среди рептилий животные, отличающиеся активностью, имеют тенденцию к более широкому аэробному размаху, отражающему высокое потребление ими кислорода (выделения углекислого газа). Так, более активная водная черепаха (*Pseudemys*) имеет аэробный масштаб на 75 % выше, чем менее активная наземная *Terrapene* [26]. Гомойотермные животные имеют аэробный размах, значительно превышающий таковой у низших позвоночных, в том числе и рептилий: 8,7 и 0,33 $см^3/(г^{-1}ч^{-1})$ для птицы и рептилии массой 1 кг соответственно [5, 14, 28]. Следует однако отметить, что корреляция между активностью и потреблением кислорода имеет противоположный знак у амфибий. В этой группе животные, способные к наиболее высокой кратковременной активности, имеют самые низкие показатели

при спонтанной и высокой активности у ящериц

CO_2, мл/(г$^{-1}$ч$^{-1}$)			Спонтанная активность/покой	Высокая активность/покой
Покой	Спонтанная активность	Высокая активность		
0,12	0,42	1,31	0,30	1,19
0,24	0,64	2,03	0,40	1,79
0,06	0,18	0,72	0,12	0,66
0,19	0,40	2,10	0,21	1,91
0,19	0,40	2,10	0,21	1,91
0,28	0,90	1,90	0,62	2,0

максимального потребления кислорода (выделения углекислого газа) [15]. Например, леопардовые лягушки, способные к быстрым движениям, имеют более низкие значения максимального потребления кислорода — 0,49 см^3/(г$^{-1}$ч$^{-1}$), чем медленно перемещающиеся жабы — 1,53 см^3/(г$^{-1}$ч$^{-1}$) [37].

Анаэробный метаболизм. У многих рептилий крайне высокая активность, приводящая к истощению и необходимости длительного периода восстановления, обеспечивается в основном (в некоторых случаях полностью) анаэробным метаболизмом [13, 14, 15, 26, 33, 36]. Такая истощающая активность у данных животных вследствие очень высокого и мобильного анаэробного потенциала и относительно низких уровней потребления кислорода не зависит от содержания кислорода в воздухе. Относительная температурная независимость образования молочной кислоты при анаэробном метаболизме при сравнении с аэробным [14, 16] служит функциональной основой такого поведения [17]. Из этого следует и то, что анаэробный метаболизм более сильно влияет на общий метаболизм при низких температурах. Высокий анаэробный потенциал рептилий, и в частности ящериц, дает им высокую активность и возможность избегания опасности даже при низких температурах.

Для большинства ящериц не характерна длительная активность. Их активность типично промежуточная с короткими вспышками высокой активности, поддерживается в основном анаэробным метаболизмом и требует длительного неактивного периода для восстановления [13]. Эти ящерицы имеют, как правило, незначительные возможности транспорта кислорода к активным тканям [36, 23] и, таким образом, имеют ограниченные возможности для поддержания аэробного метаболизма [33, 34]. К этой группе относятся изученные нами виды ящериц. Существуют, однако, и исключения, к ним относятся вараны — группа активных ящериц, аэробный потенциал которых высок.

Заключение

Нашими исследованиями показано, что метаболический размах при спонтанной и высокой активности был температурно зависим, причем при температурах, близких к термопреферендуму, наблюдалось увеличение потенциальной способности ящериц к активности.

Соотношение интенсивности метаболизма при спонтанной активности и покое имело более высокие значения у ящериц старших по возрасту и массе групп при 20 °С, температуре, значительно ниже предпочитаемых, однако при температуре, близкой к термопреферендуму этих видов (30 °С), величина данного показателя была одинаковой в различных по возрасту и массе группах ящериц. Метаболические пределы при спонтанной и высокой активности были выше у относительно более подвижных ящериц (стройной змееголовки и полосатой ящерицы) по сравнению с ящуркой Штрауха.

В целом пределы аэробного метаболизма ограничивают возможности ящериц в кормодобывающем и исследовательском типах поведения, в то время как размах анаэробного метаболизма дает ограничения для поведения избегания опасности. Нашими исследованиями установлены физиологические пределы такого типа поведения, как поиск корма, у таких ящериц, как полосатая, кавказская, стройная змееголовка и ящурка Штрауха.

ЛИТЕРАТУРА

1. Будрина Т. М. (Соколова Т. М.) К вопросу об изучении динамики выделения углекислого газа рептилиями с помощью оптико-акустического газоанализатора. Свердловск, 1974. 2 с. (Информ. матер. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР).

2. Добринский Л. Н., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М., Соколова Т. М. Руководство по использованию оптико-акустических газоанализаторов в эколого-физиологических и биогеоценотических исследованиях. Свердловск, 1972, с. 6—46.

3. Соколова Т. М. Динамика интенсивности выделения углекислого газа у рептилий и ее экологическая обусловленность: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1978.

4. Соколова Т. М. Интенсивность метаболизма у *Lacerta strigata* при различных уровнях активности.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л., 1985, с. 197.

5. Aschoff S., Pohl H. Rhythmic variation in energy metabolism.— Fed. Proc. Fed. Am. Soc. Med., 1970, vol. 29, p. 1541—1552.

6. Asplund K. K. Metabolic scope and body temperatures of whiptail lizards (Cnemidophorus).— Herpetologica, 1970, vol. 26, p. 403—411.

7. Bartholomew G. A., Turner V. A. Size, body temperature, thermal condition, oxygen consuption and heart rate in Australia varanid lizards.— Physiol. Zool., 1964, vol. 37, p. 341—354.

8. Bennett S. F. Blood physiology and oxygen transport during activity in two lizards, Varanus gouldii and Sauromallus hispidus.— Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 46A, p. 673—690.

9. Bennett S. F. The effect of activity on oxygen consuption, oxygen

debt and heart rate in the lizard Varanus gouldii and Sauromalus hispidus.— J. Comp. Physiol., 1972, vol. 79, p. 259—280.
10. Bennett A. F. Activity metabolism of lower vertebrates.— Ann. Rev. Physiol., 1978, vol. 40, p. 447—469.
11. Bennett A. F., Dawson W. R. Aerobic and anaerobic metabolism during activity in the lizard, Dipsosaurus dorsalis.— Ibid., 1972, vol. 81, p. 289—299.
12. Bennett A. F., Dawson W. R., Bartholomew G. A. Effects of activity and temperature on aerobic and anaerobic metabolism in the Galapagos marine iguana.— J. Comp. Physiol., 1975, vol. 100, p. 317—329.
13. Bennett A. F., Dawson W. R. Metabolism.— In: Biology of the Reptilia / Ed. C. Gans, W. R. Dawson. L.; N. Y.; S. Francisco, 1976, p. 127—223.
14. Bennett A. F., Licht P. Anaerobic metabolism during activity in the lizards.— J. Comp. Physiol., 1972, vol. 81, p. 227—288.
15. Bennett A. F., Licht P. Relative contributions of anaerobic and aerobic energy production during activity in amphibia.— Ibid., 1973, N 87, p. 351—360.
16. Bennett A. F., Licht P. Anaerobic metabolism during activity in amphibians.— Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 48A, p. 319—327.
17. Black E. C. Alteration in the blood level of lactic acid in certain salmonid fishes following muscular activity. I. Camploops trout, Salmo gairdneri.— J. Fish. Res. Bd. Can., 1957, vol. 14, p. 117—134.
18. Brett J. R. Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmonids.— Ibid., 1962, vol. 19, p. 1025—1038.
19. Brett J. R. The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids and a comparison with other vertebrates.— Resp. Physiol., 1972, N 14, p. 183—192.
20. Dawson W. R. Avian physiology.— Ann. Rev. Physiol., 1975, vol. 37, p. 441—465.
21. De Witt C. B. Precision of thermoregulation and its relation to enviromental factors in the desert iguana, Dipsosaurus dorsalis.— Ibid., 1967, vol. 40, p. 49—66.
22. Dmi'el R., Borut A. Thermal hehavior, heart rate exchange and metabolism in the desert cnake Spalerosophis cliffordi.— Ibid., 1972, vol. 45, p. 78—94.
23. Dmi'el R. Effect of activity and temperature on metabolism and water loss in snakes.— Am. J. Physiol., 1972, vol. 223, p. 510—516.
24. Fry F. E. Effects of the environment on animal activity.— Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 1947, N 68, 62 p.
25. Fry F. E. J. The effect of environmental factors on the physiology of fish.— In: Fish Phisiology / Ed. W. S. Hoar, D. S. Randall. N. Y., 1971, vol. 6, p. 1—98.
26. Gatten R. E. Effects of temperature and activity on aerobic and anaerobic metabolism and heart rate in the turtles Pseudemys scripta and Terrapene ornata.— Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 48A, p. 619—648.
27. Greenwald O. E. The effect of body temperature on oxygen consuption and heart rate in the Souora, gopher snake, Pituophis caternifer affinis.— Copeia, 1971, p. 98—106.
28. Hart J. S., Berger M. Energetics, water economy and temperature regulation during flight.— In: Proc. 15th Int. Ornithol. Congr., 1972, p. 189—199.
29. Lee A. K. Oxygen consumption, thermal conductance and heart rate in the Australian skink, Tiliqua scincoides.— Copeia, 1965, p. 169—173.
30. Licht P., Dawson W. R., Shoemaker V. H., Main A. R. Observations on the thermal relations of Western Australian lizards.— Ibid., 1966, p. 97—110.
31. Licht P. Response of the thermal preferendum and heart resistance to thermal acclimation under different photoperiods in the lizard Anolis carolinensis.— Amer. Midl. Nat., 1968, vol. 79, p. 149—158.
32. Moberly W. R. The physiological correlation on activity in the common iguana, *Iguana iguana*. Michigan: Ann Arbor, 1966. 123 p.

33. Moberly W. R. The metabolic responses of the common iguana, *Iguana iguana,* to activity under restraint.— Comp. Biochem. Physiol., 1968, vol. 27, p. 1—20.
34. Moberly W. R. The metabolic responses of the common iguana, *Iguana iguana,* to walking and diving.— Ibid., p. 21—32.
35. Prange H. D. Energetics of swimming of a see turtle.— J. Exp. Biol., 1976, vol. 64, p. 1—12.
36. Ruben J. A. Aerobic and anaerobic metabolism during activity in snakes.— Ibid., vol. 103, p. 147—157.
37. Seymour R. S. Physiological correlates of forced activity and burrowing in the spadefoot toad, Scaphiopus hammoudii.— Copeia, 1973, p. 103—115.
38. Stebbins R. C. An experimental study of the third eye of the tuatara.— Ibid., 1958, p. 183—190.
39. Taylor C. R. Energy cost of animal locomotion.— In: Comp. Physiol. Locomotion, Respiration, Transport and Blood / Ed. L. Bolis, K. Shmidt-Nielsen, S. H. P. Madrell. Amsterdam, N. Y., 1973, p. 23—42.
40. Tucker V. A. The role of the cardiovascular system in oxygen transport and termoregulation in lizards.— In: Lizard ecology: A symposium / Ed. W. W. Milstead. Univ. of Missouri Press Colombia, 1967, p. 258—262.
41. Tucker V. A. Energetic cost of locomotion in animals.— Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 34, p. 841—846.
42. Wilson K. J. The relationship of oxygen consuption supply for activity to body temperature in four species of lizards.— Copeia, 1974, p. 920—934.
43. Wilson K. J. The relationships of maximum and resting oxygen consumption and heart rates to weght in reptiles of the prder Squamata.— Ibid., 1974, p. 781—785.
44. Wilson K. J., Lee A. K. Changes in the oxygen consumption and heart rate with activity and body temperature in the tuatara, Sphenodon punktatum.— Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 33, p. 311—322.
45. Wunder B. A. Energetics of running activity in Merriam's chip munk, Eutamias merriami.— Ibid., 1970, vol. 33, p. 821—836.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ • 1988

О. А. ПЯСТОЛОВА, Е. А. ТРУБЕЦКАЯ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИКИ МЕТАМОРФОЗА *RANA ARVALIS* NILSS. В ТЕХНОГЕННОМ ЛАНДШАФТЕ

В предыдущих статьях нами сообщалось о высокой энергоемкости метаморфического климакса бесхвостых амфибий. Было показано, что условия ранних стадий развития животных определяют энергетику их морфогенетических реакций. В частности, большая роль отводилась влиянию таких факторов, как плотность личиночных популяций, содержание в водной среде продуктов метаболизма, температура [13]. О достаточно высокой энергоемкости метаморфического климакса бесхвостых земноводных сообщает Л. А. Ковальчук [6, 7], исследовавшая дыхание с помощью полярографического определения кислорода. С. С. Шварцем и др. [14] также была высказана мысль о том, что интенсивность обменных процессов связана с экологическими условиями обитания этих животных. При освоении новой среды увеличивается их способность создавать в организме энергетические резервы.

В настоящее время нарушения естественных ландшафтов, вызванные хозяйственной деятельностью человека, нередко приводят к коренному изменению условий обитания животных. Как правило, отходы промышленных предприятий распространяются на значительные территории и с помощью талых вод и осадков с возвышенных по рельефу мест смываются в прибрежные экосистемы, концентрируются в почве, иле, в водной и прибрежной растительности и таким образом могут оказывать сильное негативное влияние на химический состав водной среды и ее обитателей. Поэтому возникает острая необходимость исследования реакций обитающих здесь популяций водных организмов и их адаптационного потенциала к неблагоприятным воздействиям. При этом остается актуальным изучение реакций животных на различные виды загрязнений в контролируемых условиях лабораторного эксперимента.

Материал и методы исследования

Объект настоящего исследования — головастики и сеголетки остромордой лягушки из природных условий и лабораторного

эксперимента. В качестве показателей использованы липиды гепатоцитов (энергетический резерв) и уровень обмена веществ.

Полевые наблюдения проведены в зоне действия промышленного предприятия. Животные отлавливались в нескольких неравнозначных по загрязнению водоемах:

№ 1 — заболоченный участок сточного канала промышленного предприятия. Имеет обильные заросли осоки, белокрыльника, рдеста, элодеи, высокую степень засоленности грунта по сульфатному типу, в воде высокое содержание ионов Fe^{3+}, SO_4^{2-}, HCO_3^-, Cl^- и CO_2;

№ 2 — карьер, образовавшийся в результате выемки большого количества грунта. Расположен в непосредственной близости от предприятия. Глубина от 0,3 до 1,5 м. Не пересыхает даже в засушливые годы. Подводная растительность практически отсутствует. Загрязнения попадают в водоем с расположенной рядом свалки, особенно в период снеготаяния. В 1980 г. водоем был сильно загрязнен в результате послеаварийного сброса. Гидрохимический анализ показал резкие колебания некоторых исследуемых параметров в разные годы;

№ 3 (чистый) — небольшая лужа глубиной до 0,6 м на трассе высоковольтной линии с глинистым дном. Засоленность грунта не отмечена, гидрохимические показатели в норме. В засушливые годы к середине лета пересыхает;

№ 4 — расположен вдоль малозагруженной асфальтированной дороги, от которой отделен лесополосой от 3 до 10 м шириной. Глубокая часть водоема (1,2 м) лишена растительности, мелкая имеет богатую водную растительность (осоки, рдест, элодея). Грунт водоема малозасолен, гидрохимические показатели в норме;

№ 5 — мелкая лужа с двумя глубокими заливами. Дно глинистое, в заливах илистые отложения. Растительность бедная. Грунт слабозасолен, гидрохимические показатели в норме. Возможно загрязнение нефтепродуктами.

В качестве контрольного использован водоем в относительно чистом районе, не подверженный непосредственному влиянию загрязняющих веществ.

Параллельно с наблюдениями в природе проведены эксперименты в лаборатории. В роли загрязнителей использованы химические соединения, попадающие в водную среду со сточными водами и другими выбросами производственных предприятий: фенол, сульфат меди, сульфат натрия, хлористый натрий. Поскольку фенол способен улетучиваться, а сульфат меди при взаимодействии с солями воды выпадает в осадок, эксперимент проводился в двух вариантах. В первом — с фенолом и сульфатом меди — растворы меняли один раз в две недели, во втором — растворы солей натрия не меняли на протяжении всего эксперимента. Для каждого варианта опыта был свой контроль. В контроле для фенола и сульфата меди воду меняли так же,

как и в опыте. Концентрацию солей подбирали в установочном эксперименте.

В качестве критериев оценки энергетических резервов и затрат использованы липиды гепатоцитов. На чистое обезжиренное стекло наносили отпечатки печени и фиксировали в метаноле. Препараты окрашивали по методу Романовского [11]. Сеголеток умерщвляли декапитацией. Работу выполняли в соответствии с «Правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных», утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496. Стадии развития животных определяли по классификации Терентьева [12].

Уровень обмена определяли по методике, описанной Л. Н. Добринским и Ю. М. Малафеевым [3]. При вычислении дыхательного обмена исходили из правила Рубнера (количество выделенного CO_2 относили к величине, определяемой как $\sqrt[3]{P^2} \cdot ч$, где P — масса животного).

Результаты и их обсуждение

К 29-й стадии развития в клетках печени личинок бесхвостых амфибий происходит увеличение содержания гликогена, полисахаридов и липидов [2, 16, 19]. Запасы жира создаются организмом заблаговременно к наиболее напряженным в энергетическом отношении периодам жизни земноводных [9]. Один из таких периодов — метаморфический климакс.

Отложение жиров в гепатоцитах начинается с появления сравнительно мелких капелек, которые при слиянии друг с другом увеличиваются в размерах и заполняют всю цитоплазму. Это было показано Робертисом и др. [10] и получило подтверждение в наших наблюдениях [1] (рис. 1). В процессе расходования жиров включения вновь распадаются на более мелкие капельки (рис. 2, 3) и постепенно исчезают (рис. 4).

Исходя из этого мы провели визуальное исследование скорости накопления и расхода липидов в печени личинок, разделив животных на четыре группы по следующим признакам.

1. Во всех клетках печени отсутствуют жировые включения (см. рис. 4).

2. В гепатоцитах мало мелких включений (см. рис. 3) — начальный этап накопления липидов в печени личинок или конечный этап их расходования в печени сеголеток (31-я стадия).

3. Много мелких включений (см. рис. 2 а, б).

4. Гепатоциты заполнены крупными жировыми включениями (см. рис. 1).

При анализе процентного состава личинок разных стадий развития, принадлежащих к перечисленным выше группам, было установлено следующее.

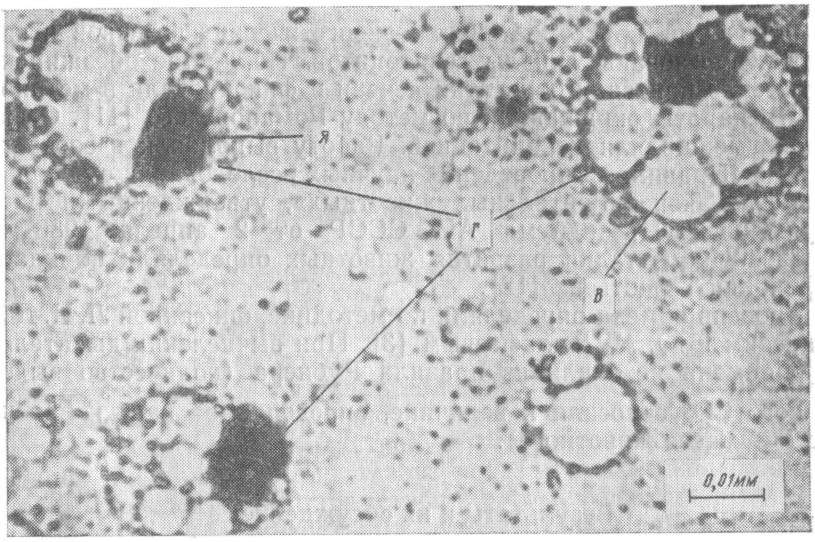


Рис. 1. Клетки печени заполнены крупными жировыми включениями.
Здесь и на последующих рисунках: *Г* — гепатоциты, *Я* — ядро, *В* — включения.

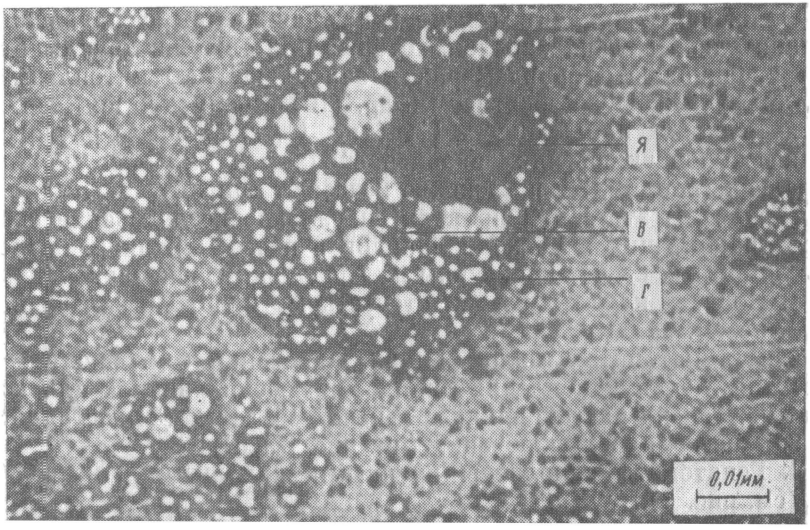


Рис. 2. Клетки печени заполнены большим количеством мелких жировых включений.

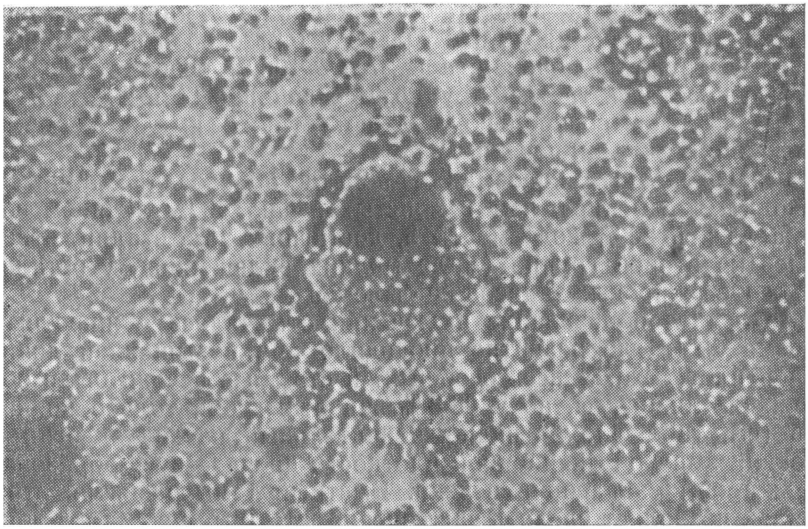


Рис. 3. В гепатоцитах мало мелких жировых включений.

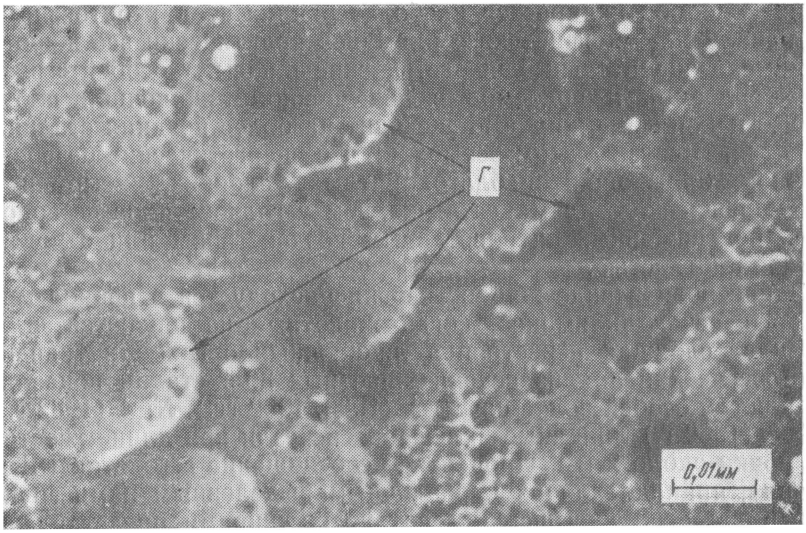


Рис. 4. В гепатоцитах отсутствуют жировые включения.

В природных условиях накопление липидов у животных относительно «чистого» водоема № 4 начинается на 25-й стадии развития (табл. 1), на 26-й — только у 6 % особей в гепатоцитах отсутствуют включения, а к 27-й — 100 % особей этого водоема относятся к третьей группе. Все личинки 26-й и 27-й стадий развития в контрольном водоеме также имели жировые включения в клетках печени.

В загрязненных водоемах [1, 2, 5] образование липидов проходило медленнее, чем в «чистых». Так, 40 % личинок водоема № 2 и 20 % водоема № 5, достигших 26-й стадии, относились ко второй группе (мало мелких включений), у остальных особей жировых запасов не было совсем.

Медленное образование включений отмечалось у животных водоема № 3, где развитие проходило при повышенной личиночной плотности. У всех особей 27-й стадии в печени были обнаружены липосомы, но у 83,3 % животных они только появились (см. табл. 1). Очевидно, значительный расход энергии в условиях высокой личиночной плотности препятствует образованию жировых запасов в печени. Быстрый темп развития этих личинок позволяет сделать заключение, что к моменту метаморфического климакса жировые запасы печени будут незначительны. Это согласуется с данными Крумпа [15] о том, что при высокой плотности головастики расходуют больше энергии, чем при разреженном содержании.

Следовательно, накопление липидов в печени животных «чистых» водоемов начинается на более ранних этапах онтогенеза и к началу метаморфического климакса практически все животные имеют значительные энергетические запасы. У особей «грязных» водоемов и водоемов с повышенной личиночной плотностью накопление жиров происходит на более поздних стадиях развития. В связи с этим возможно, что энергетические резервы личинок, обитающих в благоприятных условиях, к моменту метаморфического климакса выше, чем у головастиков из водоемов, подверженных антропогенным воздействиям или с повышенной плотностью.

Запасенная в виде жиров энергия расходуется в период метаморфического климакса, когда животные не питаются и у них идет сложная перестройка личиночных органов и тканей. Цитологический анализ печени животных 30-й стадии показал, что у части особей водоемов № 1 (1980, 1982 гг.), № 4 (1982 г.) и № 3 (1980 г.) липидные включения исчезли при длине хвостовой почки около 2 мм. Процентное соотношение сеголеток (31-я стадия), принадлежащих к различным выделенным нами группам, по степени насыщения гепатоцитов жирами представлено в табл. 2. У всех особей контрольного и опытного водоема № 2 ежегодно к окончанию метаморфоза гепатоциты заполнены включениями, которые сохраняются более десяти дней после резорбции хвостовой почки. Через 2—3 дня после окончания

Таблица 1

Наличие жировых включений в гепатоцитах личинок остромордой лягушки разных стадий развития из естественных условий

№ водоема	Стадия развития	Кол-во обследованных особей	Кол-во животных, имеющих жировые включения, %			
			Нет	Мало мелких	Много мелких	Много крупных
1	27	17	0	47,0	0	53,0
	28	4	0	25,0	0	75,0
2	26	5	60	40	0	0
	27	18	5,5	50	39	5,5
3	27	12	0	83,3	16,7	0
	28	0	—	—	—	—
4	25	9	22,2	66,7	11,1	0
	26	16	6,3	50,0	43,7	0
	27	9	0	0	100	0
5	25	7	100	0	0	0
	26	10	80	20	0	0
Контроль	26	6	0	67	0	33
	27	28	0	7,2	28,6	64,2

Таблица 2

Наличие жировых включений в гепатоцитах сеголеток из природных водоемов

№ водоема	Год	Кол-во животных	Кол-во животных, имеющих жировые включения, %			
			Нет	Мало	Много мелких	Много крупных
1	1980	10	40	30	20	10
	1982	18	33,3	38,9	16,7	11,1
2	1980	19	0	0	52,6	47,4
	1982	21	0	0	71,42	28,58
3	1980	9	67,6	33,4	0	0
4	1982	20	55	20	25,0	0
5	1980	10	30,0	50,0	20,0	0
	1982	20	0	15,0	85,00	0
Контроль	1979	31	0	33,5	0	64,50
	1980	10	0	0	10,0	90,0
	1982	15	0	0	26,7	73,3

Таблица 3

Наличие жировых включений в гепатоцитах сеголеток, развивавшихся в условиях эксперимента

Концентрация химических веществ	Кол-во животных	Кол-во животных, имеющих жировые включения, %			
		Нет	Мало	Много мелких	Много крупных
Фенол					
$5 \cdot 10^{-6}$	22	18,2	40,9	4,5	36,4
$1 \cdot 10^{-5}$	15	26,7	26,7	20,0	26,7
$5 \cdot 10^{-5}$	5	60,0	20,0	20,0	0
Сульфат меди					
10^{-8}	6	33,3	50,0	16,7	0
10^{-7}	6	66,7	33,3	0	0
Контроль 1	8	12,5	12,5	12,5	62,5
Сульфат натрия					
$5 \cdot 10^{-3}$	19	47,4	36,8	15,8	0
$2 \cdot 10^{-2}$	16	68,7	25,0	6,3	0
$5 \cdot 10^{-2}$	13	23,1	69,2	0	7,7
Хлористый натрий					
$1 \cdot 10^{-2}$	5	40,0	40,0	0	20,0
$5 \cdot 10^{-2}$	14	21,0	57,0	7,0	15,0
$7 \cdot 10^{-2}$	5	0	60,0	40,0	0
Контроль 2	14	21,4	42,9	21,4	14,3

метаморфоза полностью исчезают липиды в печени сеголеток водоемов № 1, 3, 5. Резорбция липидов у животных водоема № 3 связана, по всей вероятности, с их минимальной массой перед метаморфическим климаксом. Мелкие размеры этих особей и отсутствие энергетических резервов резко сокращают их выживаемость в период смены среды обитания.

В экспериментальных условиях у 75 % сеголеток контроля 1 и 35,7 % контроля 2 печеночные клетки были заполнены крупными или мелкими жировыми включениями (табл. 3). Известно, что смена воды вызывает стрессовые реакции с выделением гормонов, которые стимулируют отложение жировых запасов [17]. В связи с этим можно объяснить причину более высокого содержания липидов у животных контроля 1, где в процессе развития производили смену воды.

Сеголетки, не имеющие жировых включений в гепатоцитах, присутствовали во всех вариантах опыта, за исключением лягушек из раствора хлористого натрия большой концентрации ($7 \cdot 10^{-2}$ М). Отмечено, что чем выше концентрация раствора фенола и сульфата меди, тем больший процент животных относится к первой группе (нет включений). У значительной части

особей (около 80 %) из растворов химических веществ жировые включения либо отсутствовали, либо их оставалось очень мало, в то время как в контроле 1 таких сеголеток было 25 %, в контроле 2 — 64,3 %.

Наблюдения в природе и экспериментальные данные показали, что развитие животных под воздействием неблагоприятных факторов приводит к серьезным последствиям. Замедление процесса накопления липидов и их интенсивный расход в период метаморфического климакса снижают жизнеспособность молодых особей. В первые дни жизни на суше сеголетки, имеющие дополнительные запасы жиров, наиболее приспособлены к неблагоприятным условиям (засуха, бескормица, похолодание и т. д.), они способны мигрировать на большие расстояния от водоемов, снижая тем самым конкуренцию из-за пищи и возможность погибнуть от хищников.

Следует отметить еще одну особенность. Как известно, в жирах печени происходит отложение вредных веществ [20]. Поэтому активный расход липидов может приводить к освобождению и выбросу в организм большого количества токсических веществ и к повышенной гибели молодых животных. Исходя из всего изложенного можно сделать вывод, что влияние токсических веществ на выживаемость личинок амфибий нужно оценивать не по проценту вышедших на сушу животных, а по количеству особей через 10—15 дней после завершения метаморфоза (10—15 дней — приблизительный срок присутствия липидов в печени после резорбции хвостовой почки у животных при благоприятных условиях развития).

Для изучения интенсивности обмена веществ существует множество различных методик [18, 20]. В Институте экологии растений и животных УрО АН СССР разработан метод, базирующийся на использовании оптико-акустического газоанализатора, который значительно облегчает изучение газообмена животных. Этот метод был испытан в течение ряда лет при решении широкого круга вопросов, в том числе и при исследовании обмена у личинок (29—31-й стадий) и сеголеток амфибий [3, 4, 13]. Разработанная установка удобна тем, что позволяет измерять малые концентрации CO_2 в газовых смесях. С ее помощью удалось обнаружить различия в количестве выделяемой углекислоты между разными морфами и видами как взрослых амфибий, так и сеголеток. Так, полосатая морфа при 20 °С выделяет углекислоты в 1,5 раза больше по сравнению с бесполосой [4]. Благодаря данной методике стало известно, что при повышении температуры до 40 °С сеголетки переходят из спокойного состояния к активному, в результате чего этот показатель резко возрастает [3]. Известно, что интенсивность обмена сеголеток находится в прямой зависимости от начала питания [13].

Учитывая влияние различных факторов (температуры, актив-

Таблица 4

Выделение углекислоты сеголетками остромордой лягушки в состоянии покоя, $t = 20\,°C$

№ водоема	1980 г.				1982 г.			
	Число животных в опыте	Средняя масса 1 особи, мг	мл CO_2/г·ч	мл $CO_2/\sqrt[3]{P^2}$·ч	Число животных в опыте	Средняя масса 1 особи, мг	мл CO_2/г·ч	мл $CO_2/\sqrt[3]{P^2}$·ч
1	10	0,252	0,862	0,544	10	0,381	0,651	0,471
	8	0,260	0,896	0,572	10	0,433	0,727	0,551
					10	0,418	0,693	0,518
$M \pm m$	—	—	0,879± ±0,017	0,558± ±0,044	—	—	0,691± ±0,016	0,513± ±0,023
2	10	0,513	0,847	0,677	10	0,434	0,572	0,433
	10	0,443	0,840	0,640	10	0,455	0,591	0,455
	10	0,471	0,900	0,700	—	—	—	—
	10	0,465	0,867	0,671	—	—	—	—
$M \pm m$	—	—	0,863± ±0,013	0,672± ±0,012	—	—	0,581± ±0,009	0,444± ±0,011
3	10	0,182	0,540	0,306	—	—	—	—
	10	0,184	0,580	0,330	—	—	—	—
	10	0,183	0,565	0,321	—	—	—	—
	10	0,201	0,566	0,332	—	—	—	—
	9	0,175	0,559	0,313	—	—	—	—
$M \pm m$	—	—	0,562± ±0,006	0,320± ±0,005	—	—	—	—
4	10	0,232	0,534	0,328	—	—	—	—
	10	0,253	0,531	0,336	—	—	—	—
	5	0,242	0,513	0,320	—	—	—	—
$M \pm m$	—	—	0,526± ±0,007	0,328± ±0,005	—	—	—	—
Контроль	5	0,535	0,580	0,471	10	0,433	0,549	0,415
	5	0,596	0,590	0,497	10	0,364	0,532	0,380
	5	0,548	0,604	0,497	—	—	—	—
	10	0,566	0,584	0,485	—	—	—	—
$M \pm m$	—	—	0,589± ±0,005	0,487± ±0,006	—	—	0,540± ±0,008	0,397± ±0,017

Таблица 5

Различия в выделении CO_2 сеголетками из контрольных и опытных водоемов

Год	№ водоема	Различия в выделении CO_2, % к контролю	
		мл/г·ч	$\text{мл}\cdot\sqrt[3]{P^2}/ч$
1980	1	32,9	12,7
	2	31,7	27,4
	3	4,58	34,2
	4	10,7	26,5
1981	1	21,7	22,6
	2	7,0	10,5

ности животных, морфотипа, питания, количества суток со дня окончания метаморфоза и т. д.) на обмен, всех сеголеток в процессе опыта помещали в равные условия. Отловленных в природе животных 30-й стадии развития не менее 2 сут выдерживали при комнатной температуре, газообмен измеряли через день после резорбции хвостовой почки, в камеру газоанализатора помещали особей только одной морфы (либо полосатых, либо бесполосых), температуру в камере поддерживали на уровне 20 °С, привыкание к камере длилось 40 мин, показания прибора снимали в момент самой низкой активности сеголеток, на протяжении всего процесса исследования животных не кормили.

Полученные результаты (табл. 4) показывают, что у контрольных животных интенсивность выделения CO_2 составляла в 1980 г. 0,589, в 1982 г.— 0,540 мл CO_2·г/ч. Такой же обмен был отмечен у сеголеток из водоемов № 3 и 4 — 0,562 и 0,526 мл CO_2·г/ч соответственно. У сеголеток из загрязненных водоемов наблюдалось более интенсивное выделение углекислоты. Так, у животных водоема № 1 (1980 г.) оно составило 0,879, водоема № 2 (1980 г.) — 0,863 мл CO_2·г/ч.

Следует отметить, что интенсивность обмена у сеголеток из водоемов № 1 и 2 в 1980 г. была выше, чем в 1982 г., и составила 0,691 и 0,581 мл CO_2·г/ч соответственно. Исходя из того, что разница в выделении CO_2 особями водоема № 2 и контрольного в 1980 г. равнялась 31,7 %, а в 1982 г. 6,97 % (см. табл. 4 и 5), можно предположить, что личинки водоема № 2 в 1982 г. развивались в более благоприятных условиях, чем в 1980 г. У животных водоема № 1 различия с контролем продолжали оставаться значительными (21,7 %).

При увеличении размеров животного выделение углекислоты на грамм массы тела сокращается [13]. Поскольку размеры животных, развивавшихся в разных водоемах, значительно от-

личаются, полученные результаты были пересчитаны с учетом правила Рубнера. Это позволило избавиться от влияния размеров животных на величину удельного метаболизма. Полученные результаты показали, что количество CO_2 мл$\cdot\sqrt[3]{P^2}$/ч, выделяемое сеголетками водоемов № 1 и 2 (1980 г.), также превышало контрольное значение (см. табл. 4 и 5). Интенсивность выделения углекислоты животными «чистых» водоемов опытного района оказалась несколько ниже, чем контрольными особями.

Следовательно, у животных из водоемов, подверженных антропогенным загрязнениям, обмен в среднем оказался на 20 % выше по сравнению с таковым у особей из «чистых» водоемов. Исходя из этого попытаемся объяснить данные, полученные по накоплению и расходованию жиров в печени. У животных водоема № 3 обмен несколько ниже, чем у контрольных особей (см. табл. 4), а жиры из гепатоцитов исчезают до редукции хвостовой почки (см. табл. 2). Это еще раз подтверждает предположение о том, что отсутствие у этих особей липидов в печени связано с их минимальным запасом, который полностью расходуется в период метаморфического климакса.

Длительное сохранение липидов в печени сеголеток водоема № 2 в 1980 г., вероятно, не является благоприятным для животных. Отмеченные гигантские ядра и клетки [2], а также высокий уровень обмена указывают на то, что в данном случае может иметь место жировая дистрофия, которая, например, отмечена при отравлении рыб фосфором [8]. Также возможно, что именно в результате жировой дистрофии наблюдалось высокое цитоядерное соотношение гепатоцитов сеголеток этого водоема. В 1982 г. гепатоциты и их ядра не измеряли, однако интенсивность выделения CO_2, сходная с контролем, позволяет предположить, что присутствие липидов в печени сеголеток водоема № 2 связано с благоприятными условиями развития.

Согласно Н. И. Калабухову [5], стремление к поддержанию энергетического баланса — основа адаптации любого организма. Поэтому энергетический обмен как основная форма связи животных с окружающей средой имеет особое значение в процессе приспособления к измененным человеком условиям. Результаты проведенного исследования показали, что загрязнение среды химическими соединениями оказывает существенное влияние на аккумуляцию энергии в процессе раннего онтогенеза амфибий. Под действием повреждающих факторов увеличивается расход энергии, связанный с дыханием и выделением, и, как следствие, замедляется рост животных. В результате на сушу выходят сеголетки значительно меньших размеров по сравнению с контрольными. Их энергетические резервы полностью исчезают к окончанию метаморфического климакса. Это в свою очередь оказывает решающее влияние на выживаемость и численность рекрутируемых в популяцию особей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бугаева Е. А. Влияние химических веществ на рост и развитие личинок остромордой лягушки.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982, т. 5, с. 32.

2. Бугаева Е. А. Влияние антропогенных факторов на накопление и расход липидов печени личинок остромордой лягушки.— В кн.: Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983, с. 73—74.

3. 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.

4. Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М., Соколова Т. М. Изучение газообмена животных физическими газоанализаторами.— В кн.: Использование оптико-акустических газоанализаторов в экологических и биогеоценологических исследованиях. Свердловск, 1978, с. 6—46.

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

6. Ковальчук Л. А. Особенности окислительного метаболизма у хвостатых и бесхвостых амфибий в период постэмбрионального развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977.

7. Ковальчук Л. А. Регуляция энергетического обмена в процессе роста и развития амфибий.— В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 56—75.

8. Мазманиди А. В. К патоморфологии отравления рыб фосфором.— В кн.: Вопросы водной токсикологии. М., 1970, с. 128—136.

9. Пястолова О. А., Добринский Л. Н., Овчинникова Н. А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных популяциях и условиях эксперимента.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51, с. 87—93.

10. Робертис Е., Новинский В., Саэс Ф. Общая цитология. М.: Иностр. литер., 1962. 440 с.

11. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Иностр. литер., 1953. 324 с.

12. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 205 с.

13. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий.— Экология, 1973, № 4, с. 13—29.

14. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 121 с.

15. Crump M. Energy accumulation and amphibian metamorphosis.— Oecologia, 1981, vol. 49, N 2, p. 167—169.

16. Guetant R. Consequenses de l'effect de groupe ches ie tetrad d'Alytes obstetricans Laur. variations ponderales et structurales au niveau du foie.— Z. Anat. und Entwicklungsgeht., 1973, vol. 140, N 2, p. 173—186.

17. Horseman N. D., Meier A. N., Gulley D. D. Daily variations in the effect of disturbance on Growth, Fabuning and Metamorphosis in the Bullfrog *(Rana catesbiana)* Tadpole.— J. Experim. Zool., 1976, vol. 198, N 13, p. 353.

18. Marinetti G. V., Bagnara I. J., Cattien K. Lipid composition of eggs and tadpoles of *Agalychnis dacnicolor* and *Rana pipiens*.— Comp. Biochem. Physiol., 1981, vol. 70, N 4, p. 779—782.

19. Marinetti G. V., Bagnara I. J., Cattien K. Changes in the phospholipids composition and in fatty acids of phospholipid composition and of phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamine of various tissues of the developing tadpole of Agalyhchnis dacnicolor.— Ibid., 1981, Bd 70, N 4, p. 783—785.

20. Reichenbache-Klinke H. Fisch und Umwelt Vergiftung.— Umschau, 1971, vol. 71, N 15, p. 564—565.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ • 1988

С. М. МЕЛЬНИЧЕНКО

СОДЕРЖАНИЕ ЖИРА У ПЕЛЯДИ ПРИ МИГРАЦИИ НА НЕРЕСТ В Р. СЕВЕРНОЙ СОСЬВЕ

Жир в организме лососевых рыб является энергетическим источником, обеспечивающим потребности организма при миграции их на нерест [6, 13, 17, 20, 21]. Для озерных сигов и ряпушки более половины общих запасов жира организма расходуется на построение икры во время ее активного роста [14, 15, 18]. Данные по полупроходным сиговым о расходовании жира на нерестовую миграцию и созревание гонад самок практически отсутствуют. Имеющиеся сведения о жирности обских сиговых относятся к периоду летнего промысла и не рассматриваются в связи с затратами на воспроизводство [5, 7].

В задачу настоящего исследования входило определение содержания жира в организме пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) при ее нерестовой миграции в бассейне р. С. Сосьвы.

Материал и методика

Материал собран в период миграции пеляди в бассейне р. С. Сосьвы, которому принадлежит ведущая роль среди уральских притоков р. Оби в воспроизводстве собственно обского стада полупроходной пеляди [12].

Репродукционный ареал пеляди в бассейне р. Ляпин охватывает участок от пос. Хурумпауль (50 км ниже образования р. Ляпин) и простирается по р. Манье на 70 км от ее устья и по р. Хулге на 150 км от устья. Отлов рыб производился в русловой части реки и охватывал протяженность хода рыб в 370 км — от верхних соров низовья р. С. Сосьвы, существующих за счет подпора вод р. Оби, до мест нереста. Представлены рыбы, пойманные в начале миграционного пути (1980 г.), во время нереста с самых близко расположенных от устья р. С. Сосьвы нерестилищ р. Ляпин — притока первого порядка (1980 г.) и с нерестилищ р. Маньи — притока третьего порядка (1978—1985 гг.). Рыбы с промежуточного участка пути за 15—20 дней до нереста взяты на р. Ляпин (1982, 1985 гг.), посленерестовые особи — спустя 20—30 дней после нереста на р. Манье (1979 г.).

На свежих рыбах исследовалась масса тушки, гонад, печени, желудочно-кишечного тракта и отдельно обрастаний на нем жира в отношении к общей массе тела. Обработано 849 экземпляров пеляди.

Для определения содержания в организме рыб количества сухого вещества и жира в алюминиевые весовые стаканчики отбирали навески по 50—60 г сырого гомогената пропущенной через мясорубку тушки. Навески икры измельчению не подвергали. Пробы сушили в полевых условиях, затем в лабораторных до постоянной массы в термостате при температуре 62—65 °С. Содержание воды определяли по разнице сырой и сухой массы. Жир из сухого вещества выделяли этиловым эфиром уксусной кислоты. Для этого сухое вещество растирали в ступке, навеску помещали в стеклянный бокс и заливали десятикратным количеством этилового эфира. Настаивание продолжалось 3 сут с однократным перемешиванием материала. Затем в весовой стеклянный стаканчик отбирали половину объема экстракта для определения в нем навески жира. Экстракт выпаривали при температуре 40—45 °С до полного испарения эфира. Проанализировано 173 пробы фарша и 74 пробы икры. Из-за отсутствия собственных данных о содержании воды и жира в печени, мускульной ткани желудка и строме отнерестовавших самок мы, используя фрагментарные литературные указания [16], сочли возможным применить их для исследования мышечной ткани тушки. Суммарный процент массы этих органов в организме составляет менее 5 %. Содержание жира в сырой массе собственно жировой ткани с желудочно-кишечного тракта принято за 80 % от массы сырого жира. Коэффициент общей жирности (КОЖ) является отношением всего количества жира организма к массе целой рыбы [14]. Длина рыб указана до конца чешуйного покрова.

Результаты и обсуждение

Обычно половозрелая пелядь проходит в низовьях р. С. Сосьвы в первой половине августа, мест же нереста она достигает в конце сентября — первых числах октября. Ход рыбы осуществляется по русловой части реки, и поведение пеляди в это время не связано с питанием. Визуально в желудках зрелых рыб не обнаруживается пища и только в кишечнике могут встречаться остатки ее в виде отдельных гранул. В то же время у неполовозрелых рыб, пойманных при обитании совместно с половозрелыми, в кишечнике всегда отмечалась пища. На обменные процессы и на рост икры расходуются запасы всего организма. Снижается масса желудка и тушки, вынос жира сопровождается увеличением оводненности. Полостной жир расходуется в первую очередь. Масса семенников у пеляди после нагула не увеличивается или увеличивается незначительно. Масса печени

возрастает у самок в период активного роста гонад, а у самцов в период нереста [19].

Успех формирования запасов и воспроизводства сиговых и других видов рыб Обского бассейна во многом зависит от циклов многоводных лет [2, 4, 11]. Так, в условиях, когда нагул пеляди в Нижней Оби происходит при следующих один за другим маловодных годах, рыбы в возрасте 4+ — 6+ лет по массе вдвое меньше, чем в годы из цикла многоводных лет. При сокращении сроков нагула снижается не только масса рыб, но и длина тела, упитанность, плодовитость. В ряду лет 1977—1985 гг. наблюдались два цикла маловодных лет и два отдельных года (1979 и 1985) с продолжительным летним паводком в Нижней Оби, которые оказали влияние на формирование нерестового стада пеляди р. С. Сосьвы. Влияние водности на средний размер производителей в р. С. Сосьве прослеживается не так отчетливо, как было показано Б. К. Москаленко и В. А. Замятиным [11, 4] для пеляди Нижней Оби. Это определялось не только условиями нагула, но и динамикой возрастного состава [9]. В 1979—1981 гг. происходит постарение самок в нерестовом стаде вследствие медленного выбывания из размножения мощных поколений от нереста рыб в 1972 и 1973 гг. При омоложении самок в нерестовом стаде в последующие годы засвидетельствовано очень низкое воспроизводство [3]. Возрастная, размерная структура самцов в нерестовом стаде может отличаться от структуры самок.

В маловодный год, если он следует за многоводным, не отмечается снижение размеров рыб в возрастных группах, что является реализацией темпа роста в предшествующий год [8, 9]. Вместе с тем разница в массе между рыбами одинаковой длины в разные маловодные годы только за счет снижения упитанности достигает 15 % (табл. 1). Это отражается на генеративной способности самок, что проявляется в снижении как коэффициента зрелости (табл. 2), так и относительной плодовитости на 30 % [1].

При рассмотрении показателя длины, массы и упитанности мигрирующих рыб в пределах одного года (1980) обнаруживаются существенные различия в размерах рыб в выборках на разных участках миграционного пути (см. табл. 1). Самки на нересте в р. Ляпин несколько мельче, а на нересте в р. Манье крупнее, чем в выборках рыб во время хода в низовьях р. С. Сосьвы. Самцы в р. Ляпин меньше по массе таковых из р. Маньи, а последние мельче по длине и массе, чем в низовьях р. С. Сосьвы. Изменение размеров самцов при прохождении ими участка р. Маньи прослежено в 1984 г. [10]. В начале хода мигранты имели большие длину, массу, упитанность по сравнению с идущими позднее. Из рыб равной длины производители меньшей упитанности и массы достигают этого участка реки в более поздние сроки. Следовательно, производители с большим запасом

Таблица 1

Биологические показатели производителей пеляди в отдельные годы на разных участках нерестового пути

Показатель	Р. С. Сосьва 1—10/VIII 1980 г.	Р. Ляпин			Р. Манья			
		1/X 1980 г.	15/IX 1982 г.	6—17/IX 1985 г.	25/IX—1/X 1979 г.	25/IX 1980 г.	5/X 1982 г.	27/IX 1985 г.
Стадия зрелости гонад	III/III	IV/V	III—IV/IV	III—IV/IV	IV/V	IV/V	IV/V	IV/V
Условный номер выборки	1	2	3	4	5	6	7	8
Масса, г	495/490	449/387	463/426	452/389	515/390	554/430	452/413	505/318
Длина тела, см	31,1/31,3	30,8/30,5	32,0/31,9	30,8/30,0	30,9/29,9	32,2/30,6	31,7/30,8	31,4/27,8
Упитанность, по Фультону	1,62/1,59	1,53/1,36	1,41/1,31	1,56/1,46	1,74/1,47	1,65/1,50	1,42/1,36	1,63/1,45
Количество экземпляров	50/50	18/50	45/69	50/50	80/62	50/50	51/74	50/50
Удаленность от устья р. С. Сосьвы, км	190	460	430	430	560	560	560	560

Примечание. Во всех таблицах в числителе данные по самкам, в знаменателе — по самцам.

Таблица 2

Динамика относительной массы тканей и органов пеляди в ходе нерестовой миграции, % к сырой массе целых рыб

Показатель	Условный номер выборки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Тушка	87,7/92,4	79,0/94,5	87,6/94,9	83,1/93,8	76,4/94,6	79,5/94,8	84,6/95,0	79,2/94,8
Гонады	6,1/1,9	17,2/1,8	9,2/1,9	12,8/2,0	20,0/1,9	17,2/1,8	12,1/1,8	17,2/1,8
Ткань желудочно-кишечного тракта без обрастаний жиром	2,5/2,5	2,4/2,5	2,0/2,0	2,2/2,2	2,1/2,4	1,9/2,3	1,7/2,2	2,1/2,3
Жир с желудочно-кишечного тракта	2,2/2,2	0/0	0/0,2	0,2/0,8	0/0,1	0/0	0/0	0/0
Печень	1,5/1,0	1,4/1,2	1,8/1,1	1,7/1,2	1,5/1,0	1,4/1,1	1,6/1,0	1,5/1,1

Таблица 3

Содержание сухого вещества (А) и жира (Б) в тушке и гонадах пеляди в ходе нерестовой миграции, % к сырой массе

Показатель		Условный номер выборки							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Содержание в тушке	А	32,8/32,1	26,4/25,9	27,3/26,6	31,0/31,6	27,8/29,0	26,4/26,0	24,2/25,5	27,9/27,8
	Б	10,4/10,2	6,8/6,1	6,4/6,3	9,4/10,2	7,6/6,9	6,8/6,0	3,6/4,2	5,6/5,6
Содержание в гонадах	А	32,3/28,6	38,0/35,0	37,0/35,0	40,8/35,0	37,0/35,0	38,0/35,0	34,8/35,0	36,0/35,0
	Б	9,5/6,7	9,7/5,0	10,0/5,0	11,2/5,0	9,8/5,0	9,7/5,0	9,6/5,0	9,7/5,0

Таблица 4

Абсолютное содержание жира в соматических тканях и гонадах в ходе миграции пеляди на нерест, г

Показатель	Условный номер выборки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Масса жира в соматических и висцеральных тканях	47,0/56,6	25,3/23,2	27,2/27,0	37,7/41,0	31,3/26,7	31,2/25,3	14,3/17,0	23,4/17,5
Масса жира в гонадах	2,9/0,6	7,5/0,4	4,3/0,4	5,8/0,4	10,1/0,4	9,2/0,4	5,2/0,4	8,4/0,3
Коэффициент общей жирности	10,1/11,7	7,3/6,1	6,8/6,4	9,6/10,6	8,0/6,9	7,3/6,0	4,3/4,2	6,3/5,6

энергии, по сравнению с идущими позднее менее энергоемкими рыбами, оказываются на более удаленных участках нерестилищ. Эти прямые наблюдения согласуются с данными о размерно-массовом составе производителей с разноудаленных нерестилищ рек Ляпин и Манья в 1980 г. По запасам жира в соматических тканях самцы и самки на нересте в р. Ляпин равны, а на р. Манье этот показатель выше у самок (из-за значительного превы-

шения массы самок над массой самцов). Однако производители каждого пола имели одинаковое относительное содержание жира в тушке.

По КОЖ расход энергии у самок на достижение нерестилищ составляет 28 %, у самцов — 48—49 %. Вероятно, это следствие того, что самцы, не имея затрат на рост гонад, в результате меньшего снижения энергоемкости соматических тканей по сравнению с самками проходили миграционный путь в более короткие сроки, и ко времени взятия выборок на реках Ляпин и Манья они находились на расположенных выше нерестовых участках. На это указывают меньшие длина, масса и упитанность самцов в выборках с нерестилищ р. Ляпин и с нижних нерестилищ р. Маньи, чем в выборках в начале миграции.

Различная жирность соматических тканей производителей, достигших р. Маньи, может объяснить особенности воспроизводства пеляди в бассейне р. С. Сосьвы. Учет численности личинок сиговых рыб в 1979—1985 гг. [3] показал, что численность личинок пеляди в р. Манье от нереста 1979 г. была близка к общей численности пеляди со всего бассейна р. С. Сосьвы в 1980 г. В ряду маловодных лет относительная численность производителей, заполняющих нерестовые площади, может быть очень низкой. В 1979 г. отмечена максимальная средняя жирность тушки самок. Общие колебания среднего содержания жира в тушке у производителей на р. Манье составляют у самок 3,6—7,6, у самцов 4,2—6,9 %. В маловодный год, следующий за многоводным, содержание жира в тушке высокое. Вынос жира в икру составляет 23—27 % от имеющегося в организме ко времени нереста.

Следует предположить, что запас жира в организме по окончании нагула определяет дальность и темп миграции пеляди на нерест. В годы с низким содержанием жира удаленные нерестилища осваивает незначительная часть производителей. За счет этого создается возможность сохранения запаса энергии в соматических тканях для предстоящей зимовки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аспекты изучения экосистемы р. Маньи: [Препринт]. Свердловск, 1984. 67 с.

2. Богданов В. Д. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби.— Экология, 1985, № 5, с. 32—37.

3. Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Мельниченко С. М., Прасолов П. П. Особенности покатной миграции личинок сиговых рыб в бассейне Северной Сосьвы в связи с антропогенным воздействием.— В кн.: Третье Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985, с. 51—54.

4. Замятин В. А. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби.— В кн.: Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1977, с. 76—83.

5. Кляйменов И. Я. Пищевая ценность рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1971. 150 с.

6. Лав Р. М. Химическая биология рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1976. 350 с.

7. Медведев В. М. Основные породы рыб Обского Севера как промышленное сырье. Новосибирск: Изд-во Главсибрыбпрома, 1951. 254 с.

8. Мельниченко С. М., Шишмарев В. М. К линейным показателям и скорости роста нерестовой пеляди р. Маньи: [Информ. материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР]. Свердловск, 1982, с. 19.

9. Мельниченко С. М. К анализу роста и возрастного состава самок пеляди р. Маньи.— В кн.: Тез. докл. II регионального совещания гидробиологов Урала. Пермь, 1983, ч. II, с. 48—49.

10. Мельниченко И. П. К характеристике половой и размерно-возрастной структуры пеляди в период нерестовой миграции в р. Манье.— В кн.: Третье Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985, с. 102—104.

11. Москаленко Б. К. Влияние многолетних колебаний уровня р. Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб.— Зоол. журн., 1956, № 5, с. 746—752.

12. Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень, 1958. 250 с.

13. Пентегов Б. П., Ментов Ю. Н., Курнаев Е. Ф. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты.— Изв. ТИНРО, 1928, т. 2, вып. 1, с. 3—69.

14. Решетников Ю. С. О периодичности размножения у сигов.— Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 6, с. 1019—1030.

15. Решетников Ю. С., Белянина Т. Н., Паранюшкина Л. П. Характер жиронакопления и созревание сигов.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971, с. 60—77.

16. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.

17. Таллик З. Е. Изменение химического состава мышц семги во время нерестовой миграции.— Изв. ВНИОРХ, 1932, т. 4, с. 133—148.

18. Чиченков А. В. Изменение физиологического состояния ряпушки *Coregonus albula* L. во время созревания гонад.— Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 3, с. 436—443.

19. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.

20. Idler D. R., Bitners I. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. 2. Cholesterol, fat, protein and water in the flesh of standard fish.— Can. J. Biochem. Physiol., 1958, vol. 36, p. 793—798.

21. Idler D. R., Bitners I. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. 5. Cholesterol, fat, protein and water in the body of the standard fish.— J. Fish. Res. Board Can., 1956, vol. 16, p. 235—241.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ • 1988

Д. В. ЗЕЙФЕРТ

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ И ХАРАКТЕР ПЕРЕМЕЩЕНИЙ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *EOBANIA VERMICULATA* (MÜLLER)

Локомоторная активность может трактоваться как количественная характеристика поведения [6]. Энергозатраты на локомоцию различны у разных групп организмов [7, 17], поэтому детальное перемещение отдельных индивидуумов, с учетом временных ритмов активности, дает информацию, позволяющую определить их полный энергетический баланс в естественных популяциях. Такой подход к изучению поведения рассматривается как новое перспективное направление в биоэнергетике животных [2]. У многих групп почвенных беспозвоночных, к числу которых относятся и наземные моллюски, суточное локомоторное поведение изучено на ограниченном числе объектов.

В пределах оптимальной температуры периодичность перемещений наземных моллюсков связана с четко выраженным ритмом суточной активности, проявляющимся как в природных условиях [26], так и в лаборатории [31]. Однако экстраполяция данных лабораторных наблюдений на природные популяции весьма затруднительна, поскольку ритм локомоторной активности определяется преимущественно суточными колебаниями освещенности, температуры и влажности [8]. Изучение же перемещений наземных моллюсков в естественных местообитаниях [15] производилось без учета характера суточной активности. Единственным исключением является комплексное изучение локомоторной активности слизней *Aroilimax columbianus* (Gould), *Arion ater* (L.) и *Limax maximus* L. [27, 28]. На основе полученных данных созданы имитационные модели влияния погодных факторов на локомоторную активность этих видов [29, 30]. Исследования Ролло и результаты изучения характера суточной активности у улиток *Cepaea nemoralis* (L.), *C. hortensis* (Mull.), *Arianta arbustorum* и *E. vermiculata* в одинаковых условиях содержания в лаборатории, приведенные в работе Камерона [13], свидетельствуют о перспективности сравнительного изучения ритмов суточной активности разных видов либо в одном природном местообитании, либо в лаборатории.

Исследования траектории перемещения представителей брю-

хоногих моллюсков в пространстве [12, 18 и др.] показали, что она имеет довольно сложный вид. Отношение величины удаления от исходной точки к общей длине пройденного за данный период времени пути Гамильтон [19] предложил именовать индексом «прямизны». В случае, если наблюдаемая особь будет кружиться на месте, он будет близок к нулю, а в гипотетическом случае перемещения по прямой линии — единице. Конкретные данные, характеризующие связь между этими показателями, в литературе отсутствуют.

В качестве объекта исследования была использована средиземноморская наземная улитка *Eobania vermiculata* (Müller, 1774) — эобания, которая в естественных условиях населяет открытые участки близ морского побережья, встречается в парках и скверах. Этот вид завезен в Северную Америку и Среднюю Европу. Высота раковины взрослых особей достигает 17—22 мм, ширина 27—32 мм. Наблюдается значительная межпопуляционная изменчивость по размерам раковины.

Цель настоящего исследования — изучение суточной локомоторной активности эобании в естественном местообитании кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774), обитающей в умеренной зоне. Такой подход позволяет понять связь между величинами удаления отдельных индивидуумов от исходной точки и общим пройденным расстоянием за суточный период активности в естественных условиях, а также определить степень различий в характере активности у разных видов при воздействии одинаковых факторов среды.

Материал и методика

Улитки, завезенные из Крыма (г. Севастополь), в зимний период содержались в террариумах в помещении, а весной их выпускали на экспериментальный участок. Суточную локомоторную активность эобании наблюдали в 1978—1979 гг. в период с июня по август в окрестностях пос. Бельский Талицкого района Свердловской области. Улиток выпускали на участке щучкового луга с изолированными куртинами, образованными крапивой, лопухом и полевым осотом. Подобная ситуация имеет место при интродукции наземных моллюсков в новые для них местообитания, где они могут образовывать стабильные колонии. Однако в нашем случае все улитки в зимний период погибают, и возможность образования стабильной колонии *E. vermiculata* в данном местообитании исключается. Круглосуточные наблюдения ($n=43$) проводили на открытых площадках, что соответствует перемещению улиток между отдельными куртинами растений. Для определения влияния физиологического состояния на подвижность использовали особей, взятых непосредственно с опытного участка или голодавших в течение 48 и 96 ч перед опытом. Местонахождение улиток определяли каждые 30 мин;

также фиксировали время питания и дефекации. Характеристикой локомоторной активности служило расстояние (в 1 м), на которое улитка перемещалась за 30-минутный интервал (в горизонтальном и вертикальном направлениях). Суммированием этих расстояний за весь активный период определяли общий путь, пройденный отдельной особью за сутки (*TP*). Кроме того, определяли величину удаления улитки от исходной точки за аналогичный период времени (*D*) и индекс прямизны или направленности движения (*D/TP*). В июне 1978 г. на участке размером 5×7 м, где расположена одна из куртин, для оценки возможной связи размеров индивидуумов с величиной удаления от исходной точки за период активности определяли зависимость между *D* (не менее, чем по двум суточным наблюдениям) и диаметром раковины ($n=13$).

Параллельно были проведены наблюдения за суточной локомоторной активностью четырех особей *Br. fruticum* по аналогичной методике. В остальное время характер перемещений этой улитки исследовали в естественной популяции [3]. В ночное время использовали карманный фонарик с красным стеклом. Предварительные наблюдения за суточными колебаниями температуры на опытном участке проводили помещенными на поверхность почвы термографами. В одно и то же время в отдельных точках температурные различия превышали 10 °С. Поэтому влияние температуры на локомоторную активность улиток анализировали на основе данных гидрометеостанции, расположенной в пос. Бутка (в 25 км от места исследований).

Результаты и обсуждение

В летнее время улитки проявляют локомоторную активность с 19 ч вечера до 12 ч следующего дня. Наиболее типичные примеры суточной активности приведены на рис. 1 и 2. Повышенная активность отмечена в первые часы после начала движения и (или) перед его прекращением. При возрастании активности увеличивается и интенсивность вертикальных перемещений. У разных особей питание наблюдали в течение всего периода активности, а выделение экскрементов регистрировали после начала движения и перед его прекращением.

Улитки в июне заползали на растения на высоту до 48 см, в июле — до 54 см, в августе — до 50 см, а в сентябре — лишь до 15 см. В начале активности (половина наблюдений) улитки не спускались по стеблю, а падали на землю. Эти данные учитывали при определении величины пройденного за сутки пути. Перемещения происходили при температуре воздуха от 5 до 20 °С (верхний предел выражен менее четко) и, по-видимому, зависели от степени затененности участка. При понижении температуры почвы до 3 °С улитки впадали в оцепенение, и при повышении температуры передвижения возобновлялись (см.

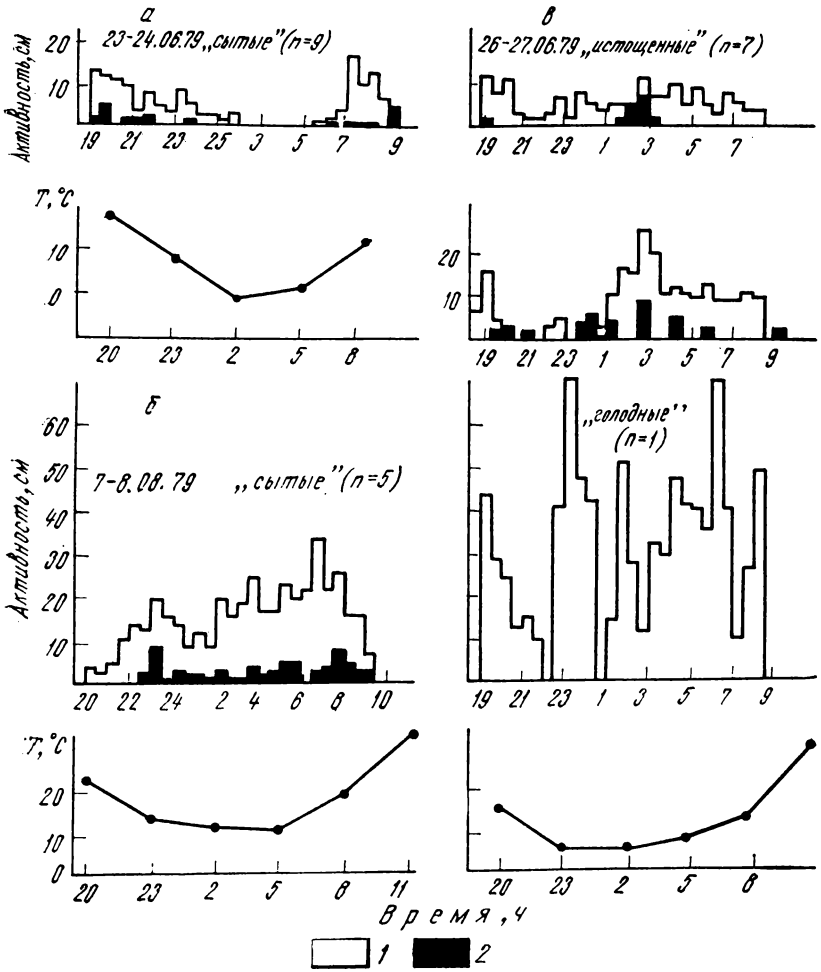


Рис. 1. Характер локомоторной активности *E. vermiculata*.

а — влияние низкой температуры воздуха, *б* — активность в конце сезона, *в* — влияние физиологического состояния на характер активности.
Перемещения: *1* — горизонтальные, *2* — вертикальные.

рис. 1, *а*). Отдельные особи начинали двигаться только в утренние часы. В целом же разница между началом ползания у разных улиток не превышала 2 ч; время окончания активности варьировало в более значительной степени.

Максимально пройденный путь (*TP*) составлял 8,65 м/сут, а максимальное удаление от исходной точки (*D*) 3,80 м/сут. Отношение между этими параметрами (индекс «прямизны» *D*/*TP*) варьировало от 0,055 до 0,72 (рис. 3) и в среднем составляло 0,36. На участках, лишенных растительности, улитки пере-

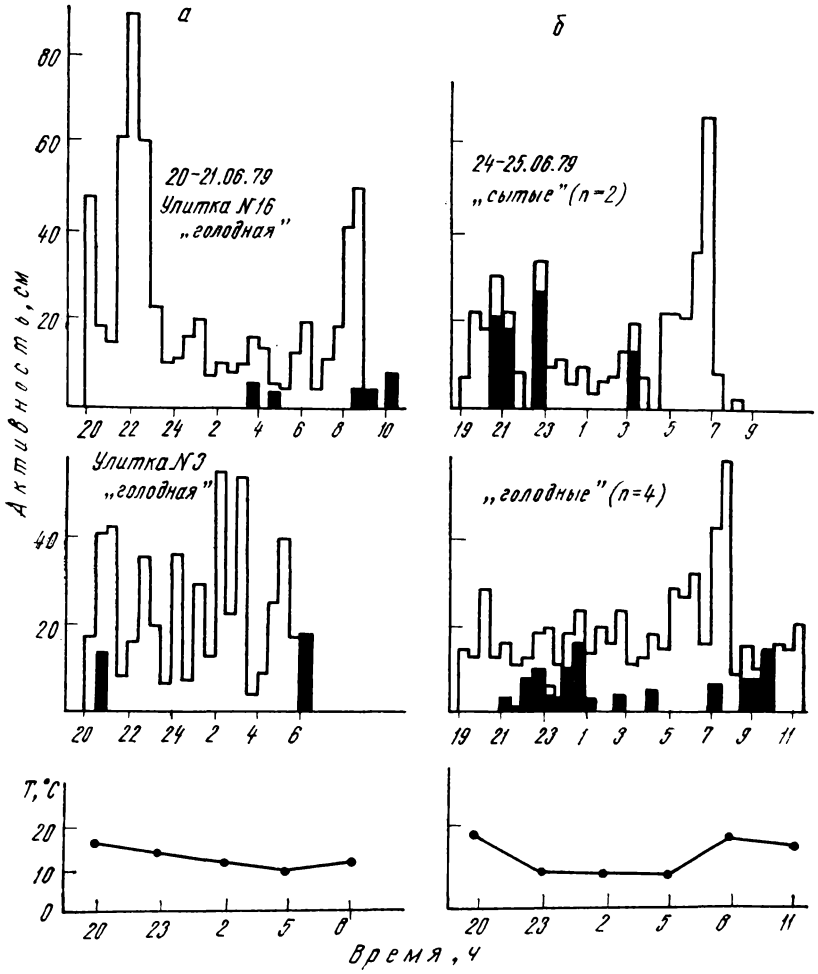


Рис. 2. Характер локомоторной активности *E. vermiculata*.
а — индивидуальная изменчивость суточной активности, *б* — влияние физиологического состояния на характер активности. Условные обозначения см. на рис. 1.

мещались более направленно. Мы наблюдали, как одна из них перемещалась, прикрепившись к раковине другой особи.

Зависимость между *TP* и *D* описывается выражением

$$TP = (0{,}741 \pm 0{,}162) + (2{,}042 \pm 0{,}167)\ D,$$
$$r = 0{,}886,\ S_e = 1{,}056.$$

У разных особей траектории движения были не одинаковы, поэтому мы не классифицировали перемещения по типам траекторий.

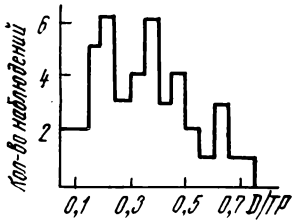


Рис. 3. Варьирование величины индекса «прямизны» движения у исследованных особей *E. vermiculata*.

Физиологическое состояние улиток влияет на перемещения и показано на рис. 1, *б*, *в* и 2, *б*. Расстояние, пройденное «сытыми» особями, составляет 3,55±0,543 м ($n=10$), а после 2 сут голодания оно увеличивается до 6,40±0,612 м ($n=7$). После 4 сут голодания двигательная активность резко снижается и составляет 1,45±0,364 м ($n=7$). Аналогичное влияние голодания на локомоторную активность отмечается Келоу [12] у пресноводных улиток.

При оценке влияния размера индивидуумов на величину их перемещений в пределах одной куртины выявлена достоверная зависимость между диаметром раковины (L, мм) и величиной среднесуточного перемещения улитки (D, см), которая описывается выражением

$$D=-213{,}837+(10{,}636\pm3{,}210)\ L,$$
$$r=0{,}707,\ S_e=20{,}8.$$

В этих опытах были использованы улитки с диаметром раковины 22,8—29,7 мм. Выявленная связь сохраняется при перемещении улиток на расстояние до 1,25 м, тогда как у особей, перемещавшихся на пространстве между куртинами, подобная зависимость не обнаружена. Отметим, что во всех случаях среднее удаление от исходной точки составило 0,96 ± 0,15 м.

Обсуждение результатов и выводы

Активность улитки *Helix pomatia* (L.) увеличивается в утренние часы (на заре) [10]. Такой ритм локомоторной активности объясняется поиском естественных убежищ с оптимальными условиями (на неактивный период). Возрастание вертикальных перемещений в этот период можно объяснить подобными причинами [22], так как на поверхности почвы наблюдается максимальный перепад суточных температур [1]. Вечерний пик вертикальных перемещений связан с переходом улиток из травяного яруса на поверхность почвы. Все особи *E. vermiculata*, выпущенные на лесные участки, в неактивный период зарывались в опад [5], а помещенные в другие биотопы концентрировались на участках с высокой травянистой растительностью. Видимо, интенсивность вертикальных перемещений и направленность движения определяются характером местообитания.

У обитающих в аналогичных условиях улиток *Br. fruticum*, в отличие от *E. vermiculata*, наблюдаются два четко выражен-

ных пика активности — утренний и вечерний [3], но активные особи встречаются в любое время суток. Например, в полдень на растениях у берега реки обнаруживались активно питающиеся улитки. У эобании питание и перемещения в дневное время не отмечены, за исключением периодов, когда шел дождь. Максимальная длина пройденного за сутки пути и величина удаления от исходной точки у исследованных видов кустарниковой улитки в аналогичных условиях составляют соответственно 2,04 и 0,76 м. Величина индекса «прямизны» совпадает с данными для эобании. Высота раковины *Br. fruticum* составляла 14—15 мм и диаметр 17—18 мм. В других местообитаниях кустарниковой улитки величины удаления от исходной точки могут существенно отличаться.

Величина максимальных суточных перемещений некоторых наземных моллюсков:

	D, м	Источник
Aegopinella nitidula . . .	0,6	[25]
Rumina decollata	0,95*	[23]
Bradybaena fruticum . . .	5,0*	[5]
Candidula intersecta . . .	1,2	[15]
Gernuella virgata	3,0	[15]
Trichia plebeia	0,9	[25]
Eobania vermiculata . . .	3,8	Наши данные

* Перемещение моллюсков за 2 сут.

В большинстве работ о перемещении наземных моллюсков дальность суточного удаления от исходной точки за сутки не превышала 4 м. Из исследованных видов самым крупным является эобания. Гигантские тропические улитки и слизни могут перемещаться гораздо дальше — до 30 м [21, 28]. Создается впечатление, что величина радиуса индивидуальной активности определяется размерами индивидуумов. В наших условиях величина перемещений эобании связана с размерами улиток. По-видимому, суточное перемещение зависит не только от размера особей при сравнении разных видов, но и от размера особей внутри одного вида.

В опытах со слизнем *Deroceras reticulatum* (Müll.) [24] отмечено два типа перемещений: в пределах индивидуальных участков обитания и между старым и новым участками. Эти данные показывают, что зависимость между размерами особей и величиной перемещений носит более сложный характер. Скорее всего, величина последнего типа перемещений определяется не размером особи, а характером местообитания.

Для улиток, которые помещались в новые для них местообитания, можно предполагать, что на первом этапе приспособления к новым условиям характер перемещений будет несколько отличаться от такового в оптимальных условиях существования. В наших опытах по изучению суточной локомоторной активности

улитки перемещались по новой для них территории, в то время как влияние размеров было исследовано на особях, освоившихся в данном местообитании. В подобных условиях существования преобладает первый тип перемещений [5]. Исходя из данных, приведенных в работах по изучению влияния слизистых следов на направленность перемещений наземных моллюсков [14, 32], можно предполагать, что эти дорожки используются другими особями как субстрат, облегчающий перемещение.

Возможность зрительной ориентации улиток экспериментально доказана [20, 18], хотя движение к различным объектам, преимущественно пищевым, может осуществляться и за счет реакции на их запах [16]. Наличие зрительной ориентации у животных в наших наблюдениях подтверждается тем, что при поисках убежища улитка движется направленно и заползает на вертикально удлиненные предметы. Подобная направленность перемещений аналогична поведению улиток в лабораторных условиях [33]. Помимо стеблей растений улитки неоднократно залезали на находящиеся на участке металлические колышки и оставались там на неактивный период. Отметим, что в течение нескольких часов активности улитки также проникали внутрь поставленного на почву термографа и объедали бумажную ленту.

При температуре 20 °С у неактивных особей *E. vermiculata* эпифрагма не образуется; при повышении температуры наблюдается образование эпифрагмы у всех улиток. Сходные результаты получены и в лабораторных условиях [11], где аналогичный эффект вызывало и снижение влажности при любой температуре. Отметим, что в этих опытах выявлены и значительные межпопуляционные различия по степени адаптированности к условиям среды.

Повышенная подвижность голодных особей *E. vermiculata* — явление, реально происходящее в природных популяциях наземных моллюсков после того периода, когда они не питаются из-за заморозков или дефицита влаги. Выявлено наличие положительной зависимости между уровнем активности и величиной суточного рациона [9]. По-видимому, увеличивая скорость потребления пищи, наземные моллюски компенсируют вынужденное голодание.

Наш расчет энергетического баланса наземных моллюсков на примере бананового слизня [4] показывает, что взрослая особь массой 20 г на 1 м пути расходует 0,76 % ассимилированной за сутки энергии. Отметим, что этот расчет проведен для случая перемещения слизней по гладкой поверхности. В естественных условиях затраты на перемещение, вероятно, выше и зависят от характера субстрата и скорости ползания. Величина суточных перемещений этого вида примерно соответствует 20 м [28], а общее пройденное за сутки расстояние может быть еще большим. По-видимому, энергозатраты на единицу пути у эобании

(средняя масса особи 5 г) и бананового слизня будут определяться величинами одного порядка.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М.: Иностр. лит., 1960. 486 с.

2. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1982, т. 113, с. 3—37.

3. Зейферт Д. В. Количественная характеристика питания наземного моллюска *Bradybaena fruticum* в природных условиях: [Информ. материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР]. Свердловск, 1979, с. 60—61.

4. Зейферт Д. В. Некоторые аспекты биоэнергетики наземных моллюсков.— В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 76—88.

5. Зейферт Д. В., Хохуткин И. М. Опыт изучения естественной миграции в популяциях аборигенных и интродуцированных видов моллюсков.— В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1979, с. 46—50.

6. Соколов В. Е., Кузнецов Г. В. Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука, 1978. 264 с.

7. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. Книга 1. М.: Мир, 1982. 416 с.

8. Bailey S. E. R. The seasonal and daily patterns of locomotor activity in the snail Helix aspersa Müller and their relation to environmental variables.— Proc. Malacol. Soc., 1975, vol. 41, N 5, p. 415—428.

9. Bailey S. E. R. Circannual and circadian rhythms in the *Helix aspersa* Müller and the photoperiodic control of annual activity and reproduction.— J. Comp. Physiol., 1981, vol. 142, N 1, p. 89—94.

10. Blanc A., Buisson B. Sur les structures photoréceptrices liées à l'entrainement des activites circadiennes de l'escargot de Bourgogne (*Helix pomatia*).— Bull. Soc. Zool., 1983, vol. 108, N 1, p. 21—25.

11. Bonavita D. Conditions écologiques de la formation de l'epiphragme chez quelques Helicides de Provence.— Vie et milieu, 1964, vol. 15, N 3, p. 721—755.

12. Calow P. Some observations on locomotory strategies and their metabolic effect in two species of freshwater gastropods, *Ancylus fluviatilus* Müll. and *Planorbis contortus* Linn.— Oecologia, 1974, vol. 16, N 2, p. 149—161.

13. Cameron R. A. D. The effect of temperature on the activity of three species of helicid snail (Mollusca: *Gastropoda*).— J. Zool., 1970, vol. 162, N 3, p. 303—315.

14. Cook A. Mucus trail folloving by the slug Limax grossui Lupu.— Anim. Behav., 1977, vol. 25, N 3, p. 774—781.

15. Cowie R. H. Observations on the dispersal of two species of British land snail.— J. Concol., 1980, vol. 30, N 3, p. 201—208.

16. Croll R. P. Gastropod chemoreception.— Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 1983, vol. 58, N 2, p. 293—319.

17. Denny M. Locomotion: the cost of gastripod crawling.— Science, 1980, vol. 208, N 4449, p. 1288—1290.

18. Hamilton P. V. Daily movements and visual location of plant systems by Littorina irrorata (Mollusca Gastropoda).— Mar. Behav. Physiol., 1977, N 4, p. 293—304.

19. Hamilton P. V. The use of mucous trails in gastropod orientation studies.— Malacol. Rev., 1977, vol. 10, N 1/2, p. 73—76.

20. Hermann H. T. Optic guidance of locomotor behavior in the land snail, Otala lactea.— Vision Res., 1968, vol. 8, N 5, p. 601—612.

21. Iga Mikio. Ecology and control of Achatina fulica Bowdich.— Сёкубуцу боэки, 1982, vol. 36, N 1, p. 24—28 (на японском языке).

22. Jaremovic R., Rolio C. D. Tree climbing by snail *Cepaea nemo-*

ralis (L.): a possible method to regulating temperature and hydration.— Can. J. Zool., 1979, vol. 57, N 5, p. 1010—1014.
23. Lokke D. H. Homing and home range for terrestrial gastropod. Rumina decollata Linne.— Texas J. Sci., 1963, vol. 15, N 2, p. 214—219.
24. Moens R., Francois E., Riga A. Les radioisotopes en ecologie animale: deplacement dans un milieu naturel de Agriolimax reticulatus O. F. Müller.— Meded. Rijksfac. Landbouwwetensch. Gent, 1966, vol. 31, N 3, p. 1032—1042.
25. Paul C. R. C. The ecology of mollusca in ancient woodland. II. Analysis of distribution and experiments in Hayley Wood, Cambridgeshire.— J. Conchol., 1978, vol. 29, N 5, p. 281—294.
26. Rollo C. D. The regulation of activity in populations of the terrestrial slug Limax maximus (Gastropoda; Limacidae).— Res. Popul. Ecol., 1982, vol. 24, N 1, p. 1—31.
27. Rollo C. D. Consequences of competition on the reproduction and mortality of three specie of terrestrial slugs.— Ibid., 1983, vol. 25, N 1, p. 20—43.
28. Rollo C. D. Consequences of competition on the time budgets, growth and distributions of three species of terrestrial slug.— Ibid., p. 44—68.
29. Rollo C. D., Vertinsky I. B., Wellington W. G., Thompson W. A., Kwan Y. Description and testing of a comprehensive simulation model of the ecology of terrestrial gastropods in instable environments.— Ibid, p. 150—179.
30. Rollo C. D., Vertinsky I. B., Wellington W. G., Katenkar V. K. Alternative risk-taking styles: the case of time-budgeting strategies of terrestrial gastropods.— Ibid., 1985, N 2, p. 321—335.
31. Sokolove P. G., Beiswanger C. M., Prior D. J., Gelperin A. A circadian rhythm in the locomotor behaviour of the giant garden slug Limax maximus.—J. Exptl. Biol., 1977, vol. 66, N 1, p. 47—64.
32. Ushadevi S. V., Krishnamoorthy R. V. Do sluga have silver-track pheromone?—Indian J. Exptl., Biol., 1980, vol. 18, N 12, p. 1502—1504.
33. Zanforlin M. Observations on the visual perception of the land snail Euparipha pisana (Müller).— Biol. Zool., 1976, vol. 43, N 3, p. 303—305.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ЖИВОТНЫХ · 1988

И. А. БОГАЧЕВА

ЭКОЛОГИЯ И ЭНЕРГЕТИКА ДВУХ ВИДОВ СЛОНИКОВ И ИХ РОЛЬ В НЕКОТОРЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРА

Редколесье, заросли кустарников по берегам водоемов и кустарниковая тундра — самые северные сообщества с выраженным ярусом древесной растительности; сочетание этих типов растительности характерно для лесотундровой зоны [6]. В этой зоне проходит и северная граница распространения многих групп насекомых [12, 13]. Если невозможность продвижения далее на Север для стрекоз, слепней, мошек, журчалок и других групп насекомых, не связанных напрямую с древесной растительностью, обусловлена, очевидно, абиотическими факторами, то существование в этом районе северной границы распространения насекомых-дендрофагов, на первый взгляд, более естественно объясняется трофическим фактором. К таким группам дендрофагов в низовьях Оби относятся трубковерты, пилильщики-ткачи, цикадки, многие слоники, грызущие чешуекрылые и минеры. Для обсуждения факторов, лимитирующих распространение таких видов в зоне лесотундры и дальнейшее продвижение их к северу, рассмотрим группу слоников, питающихся на стадии имаго листьями березы *Betula tortuosa*.

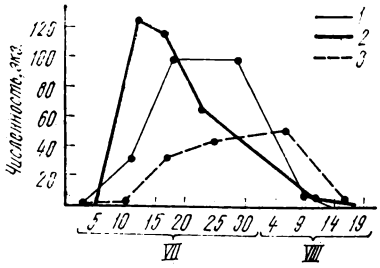
Работа по изучению консорций некоторых видов древесных растений проводилась в лесотундре низовьев Оби и на Полярном Урале с 1977 г. Было обнаружено, что в окрестностях Лабытнанги слоник *Polydrusus ruficornis* Bonsd очень многочислен на березе извилистой *B. tortuosa* и карликовой березке *B. nana*. На березе извилистой местами был обычен и второй вид слоника — *Phyllobius urticae* Deg., а единично встречался и третий — *Otiorrhynchus dubius* Ström., которого находили также на смородине шершавой *Ribes hispidulum*. О последнем виде из-за его малочисленности мы почти не имеем данных, поэтому ограничимся рассмотрением лишь первых двух.

Географическое распространение и биотопическое распределение. Слоники *P. ruficornis* и *Ph. urticae* широко распространены в лесной зоне СССР [10]. Лесотундра — северная граница их распространения; есть сообщения о регистрации этих видов в березовых редколесьях Финляндии и Норвегии [15, 16].

Однако в первые же годы работы было отмечено, что слоники, многочисленные на ближайших к стационару учетных площадках, совершенно отсутствуют на Полярном Урале, в 30 км от Лабытнанги [2]. Заинтересовавшись причиной этого явления, в 1983—1984 гг. мы предприняли широкое обследование окрестностей Лабытнанги. Было установлено, что и там слоники встречаются далеко не везде, несмотря на повсеместное распространение в этих местах их кормовых растений. Они освоили участки территории, занимающие в одних случаях десятки гектаров (на них пришлись обе наши стационарные площадки), в других — всего десятки квадратных метров. Такие участки часто имеют очень четкие границы и отделены друг от друга сотнями метров и даже километрами пространства, где на березах невозможно найти слоников или повреждения, которые они наносят. Территории, заселенные слониками,— это всегда повышенные элементы рельефа (коренные берега рек, моренные гряды, поросшие березой) или склоны южной экспозиции — сухие, прогревающиеся на большую глубину. Таким образом, распределение слоников по территории на северной границе их ареала определяется температурой и влажностью почвы, т. е. условиями их существования на стадии личинки, а не имаго. Так как прогреванию способствует нарушение целостности травяного и особенно мохового покрова, слоники тяготеют к антропогенно нарушенным территориям. Пригодные места заселяются ими достаточно плотно, тогда как участков с хорошими условиями увлажнения или ненарушенным покровом слоники совершенно избегают.

Фенология и сезонная динамика численности. Основным источником данных по фенологии слоников *Ph. urticae* и *P. ruficornis* служили учеты численности насекомых-дендрофагов, проводимые методом энтомологического кошения. На территориях с высокой численностью слоников находились две наши постоянные учетные площадки: одна в черте Лабытнанги, на территории Салехардского стационара Института экологии растений и животных УрО АН СССР (площадка 1), другая — в ближайших окрестностях города (площадка 2). Обе площадки расположены на участках березового редколесья; подробное описание рельефа и растительности площадок приводилось нами ранее [2]. На этих площадках три раза в сезон проводили энтомологическое кошение, а на площадке 2 в 1983—1985 гг. учеты повторяли еженедельно. Суммарный объем проб, взятых единовременно, составлял 100 взмахов сачка.

Имаго слоников *P. ruficornis* обычно появляются на березах в самом начале июля; этот срок заметно различается по годам в зависимости от погодных условий сезона. Наиболее ранний выход слоников (около 25 июня) отмечался в 1977 г.; самый поздний (11—13 июля) в 1979 г. Почти так же поздно появились слоники в 1978 и 1985 гг. Слоников можно было встретить на березах в течение четырех — шести (обычно пяти) недель; они



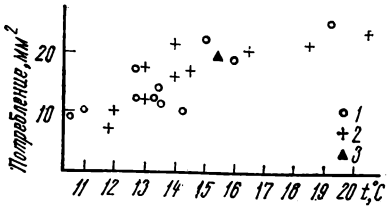


Рис. 1. Сезонная динамика численности слоников *P. ruficornis* на площадке 2 в июле-августе.

1—3 — годы: *1* — 1983, *2* — 1984, *3* — 1985.

Рис. 2. Зависимость суточного потребления корма самками слоника *P. ruficornis* от температуры.

1 — 1984 г., *2* — 1985 г., *3* — данные для копулирующей пары.

окончательно исчезают к 5—20 августа. Слоник *Ph. urticae* обычно появляется на березах на несколько дней раньше, чем *P. ruficornis*, и исчезает с растений на 7—10 дней раньше. У обоих видов почти сразу же после выхода имаго на растения происходит спаривание; яйцекладка начинается примерно через две недели после отрождения имаго и наиболее активно проходит в конце июля.

Не только начальная дата появления слоников на растениях, но и вся сезонная динамика их численности в самой сильной степени определяется конкретными температурными условиями данного сезона. В 1983—1985 гг. время появления слоников *P. ruficornis* на растительности и сроки ухода с нее последних особей различались очень мало, однако максимумы численности приходились на разные сроки (рис. 1). Например, в 1984 г. высокие температуры первой половины июля обусловили быстрое одновременное отрождение имаго из куколок и выход их на растения, после чего наблюдался постепенный спад численности. В 1985 г. весь июль был холодным, что обусловило сильную растянутость отрождения имаго; в результате максимум их численности на растениях был достигнут на 3 недели позднее, чем в 1984 г.

О фенологии преимагинальных стадий у нас имеются лишь отрывочные сведения. Судя по поведению в садках, в природе самки откладывают яйца на поверхность почвы. Зимует личинка; по-видимому, зимовка возможна в нескольких возрастах, так как весной одновременно встречаются личинки разной величины. Стадия куколки проходит в конце июня-июле и длится очень недолго.

Экология. Об экологии преимагинальных стадий в нашем распоряжении также имеется немного данных, так как специально эти стадии не изучались. Сообщается, что на Украине личин-

ки родов *Phyllobius* и *Polydrusus* встречаются в верхних горизонтах почвы, на глубине 5—15 см [7]. На Севере, однако, в горизонте 5—10 см, на глубине которого обычно брали почвенные пробы, встречаются лишь единичные личинки и куколки слоников. Основная масса их, видимо, обитает глубже, и этот факт тем интереснее, что на Севере как раз наблюдается тенденция к редукции ярусности почвенного населения, т. е. основная масса его сосредоточивается в верхних почвенных горизонтах и подстилке. Очевидно, именно значительная глубина обитания личинок слоников делает их такими требовательными к условиям температуры и влажности почвы.

Отрождаясь, имаго сразу же перемещаются на кормовые растения. В качестве последних на Приобском Севере используется исключительно береза. Такое явление, когда в экстремальных условиях (Север, горы) фитофаг переходит на один или немногие наиболее предпочитаемые виды корма, не трогая другие, которыми питается в более благоприятных частях ареала, хорошо известно [5]. В Белоруссии, например, в качестве кормовых для слоника *Ph. urticae* называют *Salix, Sorbus, Rubus, Rosa, Ribes, Alnus* [8]; все эти растения встречаются в низовьях Оби и на Полярном Урале, однако мы ни разу не отмечали питания слоника на этих растениях.

Для питания слоники предпочитают самые нежные, молодые листья березы. Удлиненные побеги берез растут в течение всего июля, и со второй половины месяца на дереве одновременно существует уже огрубевшая листва укороченных побегов и еще совсем молодые листья на верхушках удлиненных побегов. Поэтому начиная с этого времени слоники питаются в основном на дистальных частях удлиненных побегов, в результате чего листья на этих побегах бывают освоены ими более полно, чем на укороченных. Причем на первых более сильно бывают повреждены листья в их средней и верхней частях, чем на основании побега (табл. 1).

Слоники — не только самые многочисленные, но и самые подвижные грызущие филлофаги березы. Они активно передвигаются в кроне, совершая суточные миграции; утром они поднимаются в верхнюю часть кроны, освещенную солнечными лучами, а во второй половине дня опускаются в нижнюю ее часть, в слой теплого, нагретого за день воздуха. Далее, когда речь пойдет об энергетике, мы увидим, что слоники предпочитают для питания температуру 15 °С и выше, и суточные перемещения в кроне дерева как раз объясняются выбором оптимальных температурных условий. В результате наиболее полно используется для питания листва березы на высоте 1—2 м от уровня земли [3].

Энергетика. Энергетические особенности имаго слоников изучали в лабораторных условиях. В 1984 г. садки находились в комнате при температуре 13,5—15,5 °С; в 1985 г. их содержали

Таблица 1

Сезонная динамика освоения листьев березы слониками на площадке 2, % от общего числа

Год	Дата	Укороченные побеги	Удлиненные побеги		
			Основание	Середина	Верхушка
1983	10.VII	5,34	5,59	5,42	0,60
	18.VII	10,82	11,19	25,81	16,78
	24.VII	24,33	45,67	64,92	67,54
	8.VIII	14,72	20,24	37,97	57,59
	14.VIII	14,92	23,86	44,09	62,11
	21.VIII	23,83	42,80	61,11	55,56
1984	5.VII	1,71	5,84	3,90	1,30
	12.VII	3,66	13,39	11,43	8,57
	17.VII	6,52	11,49	23,36	19,63
	23.VII	8,24	34,91	64,95	37,11
	11.VIII	49,27	69,52	86,92	95,33
	18.VIII	42,68	63,39	81,25	85,71

Таблица 2

Энергетические показатели имаго слоников

Вид	Год	$t°$	Пол	n	Масса особи, мг	Число суточных данных	Потребление корма на 1 особь в сутки, мм²	Потребление корма на 1 особь в сутки, мг сырой массы	Потребление корма, мг на 1 мг массы тела
Phyllobius urticae	1984	13,7	♀♀	11	35,2±2,3	95	56,95±3,58	6,95	0,197
Polydrusus ruficornis	1984	14,1	♂♂	10	4,0±0,2	78	7,11±0,51	0,87	0,216
		14,1	♀♀	10	8,3±0,4	75	13,46±1,12	1,64	0,198
		15,4	♂ ♀	26	4,2±0,2 9,1±0,3	47	19,70±1,63	2,40	—
	1985	16,5	♀♀	10	9,3±0,7	50	20,90±1,26	3,01	0,324
		13,1	♀♀	9	8,1±0,2	45	12,31±1,02	1,77	0,219

Таблица 3

Расчет работы, произведенной слониками за сезон 1983 г. на 100 листьях березы

Календарные сроки	Число слоников, экз.		Слонико-дни
	на 100 взмахов сачка	на 100 листьев	
5—12.VII	61	0,85	5,95
13—17.VII	119	1,67	8,35
18—23.VII	90	1,26	7,56
24.VII—11.VIII	38	0,53	10,07
12—17.VIII	3	0,04	0,24

в двух разных помещениях, температура в которых несколько различалась (табл. 2). Слоники имеют хорошо выраженный половой диморфизм, причем самка весит примерно вдвое больше самца; этим вызывалась необходимость в опытах по энергетике учитывать пол экспериментальных животных. Слоников обычно содержали в садках поодиночке, кроме одного варианта, где изучалось питание копулирующей пары слоников. Перед экспериментом слоники, отловленные в природе, в течение одного — двух дней проходили акклиматизацию в лабораторных условиях. Кормом во всех случаях служили листья березы извилистой, взятые с дистальной части удлиненного побега (но не самый последний лист из-за его малых размеров). Методика энергетических экспериментов принципиально не отличалась от методики экспериментов, проводимых ранее на личинках многих видов листогрызущих насекомых [4], но самца и самку копулирующей пары взвешивали только один раз — после опыта. Этот вариант опыта продолжался только один — три дня, до распада посаженной в садок копулирующей пары; длительность всех остальных вариантов была от 5 до 11 дней. Количество особей (или их пар), использованных во всех вариантах экспериментов, а также количество регистраций (суточных данных) указаны в табл. 2.

Основной параметр, определявшийся в этих экспериментах,— потребление корма. Это один из главных показателей, по которому впоследствии рассчитывалось потребление корма за сезон. Прежде всего следует отметить, что интенсивность питания (суточное потребление корма в пересчете на единицу массы тела) у двух видов, заметно различающихся по размерам, практически одинакова, как и у самцов и самок слоника *P. ruficornis*, по массе различающихся вдвое. Другими словами, потребление корма особью возрастает пропорционально возрастанию ее массы.

С другой стороны, в отдельных группах тесная зависимость потребления корма от массы тела наблюдается только у слоника

Ph. urticae ($r=+0{,}85$). Представители второго вида (даже самки) весьма мелкие. В зарегистрированных колебаниях массы тела у них велика доля случайной составляющей — ошибки измерений, что не позволило выявить связи величины потребления корма с массой тела. Зато у этого мелкого вида выявлена связь суточного потребления корма с температурой, при которой проводился эксперимент; коэффициенты корреляции r для самцов и самок равны соответственно +0,70 и +0,84. Для самок эта зависимость продемонстрирована на рис. 2; видно, что потребление корма равномерно и довольно круто нарастает при увеличении температуры до 14—15 °С, после чего нарастание хотя и продолжается, но становится гораздо слабее. Видимо, с этой температуры начинается область температурного оптимума для слоника *P. ruficornis*. У слоника *Ph. urticae* вообще не выявлено тесной корреляции величины потребления с температурой; r равно +0,29. Возможно, что для этого сравнительно крупного вида нижняя граница оптимальных температур находится ниже, чем для *P. ruficornis*, а в пределах оптимальных температур потребление в большей степени зависит от других факторов, в первую очередь от размеров особей.

Было прослежено также питание копулирующей пары слоников *P. ruficornis*; самка питается во время копуляции. Перенеся данные из табл. 2 на рис. 2 (обозначены треугольником), мы видим, что величина потребления соответствует данным, ожидаемым для этой температуры, т. е. интенсивность питания самки во время копуляции не меняется.

Действие еще каких-либо факторов, кроме массы особи и температуры среды, на величину потребляемого корма не выявлено. Таким фактором могло бы быть физиологическое состояние самки. В 1985 г. для экспериментов брали только что копулировавших самок *P. ruficornis*, ни одна из них за время опытов не отложила яиц. В 1984 г. взятые для эксперимента случайные одиночные самки за период опытов сделали по одной-три кладки каждая, следовательно, физиологическое состояние самок в эти годы было различным. Однако видно, что созревание яиц и начало яйцекладки не меняют интенсивности питания самок (см. табл. 2). Более детальный анализ данных 1984 г. показал, что в те дни, когда самка откладывает яйца, потребление ею корма достоверно выше, мм^2/(особь·сут): у *Ph. urticae* 51,4±3,4 и 77,6±9,5; у *P. ruficornis* 10,5±1,0 и 21,7±2,7 без яйцекладки и с яйцекладкой соответственно.

Каков же механизм обнаруженной связи? Активно ли увеличивает самка потребление корма в день откладки яиц или просто откладка их приходится на дни с более высоким потреблением, например, на более теплые? Для *Ph. urticae* кажется более справедливым первое предположение, для *P. ruficornis* — второе. Откладка яиц обнаруживает достаточно высокую связь с температурой у обоих видов ($r=+0{,}62$ и +0,78 соответственно),

а у *P. ruficornis* при повышении температуры повышается и потребление корма.

Данные относительно доли корма, идущей на увеличение массы тела, довольно скудны. В 1985 г. самки *P. ruficornis* израсходовали на увеличение массы тела 14,0—18,8 % съеденного корма (сырая масса), а в 1984 г. 18,3 %. Но если увеличение массы тела, которое регистрировали в экспериментах в 1985 г., составляло всю продукцию, то в 1984 г. в состав продукции, кроме него, входила еще и яйцепродукция (массу отложенных яиц мы не учитывали). У самок *Ph. urticae,* каждая из которых за время опыта отложила по одной-пять крупных кладок, яйцепродукция, видимо, составляла основную долю общей продукции; на увеличение массы тела они израсходовали лишь 5,2 % от массы съеденного корма. В целом следует сказать, что доля корма, которая идет на образование новых тканей у активных, подвижных имаго, вполне сравнима с той, которую используют на прирост личинки многих видов северных насекомых, развивающиеся в это же время [4]. Интенсивность питания у них, однако, в 5—8 раз ниже, чем у личинок листогрызущих насекомых. Это не удивительно, так как едва ли можно вообще сравнивать питание развивающейся стадии насекомого и дополнительное питание имаго. Но интересно, что и для имаго слоников в литературе приводятся гораздо более высокие цифры. Например, долгоносик *Odontopus calceatus* при питании листьями тюльпанного дерева ежедневно потребляет количество корма, равное 0,97 массы тела [17].

Суммарное потребление корма слониками за сезон можно оценивать исходя из их численности, которая регистрируется в природе, и суточного потребления корма, которое определено экспериментально. Второй способ оценки — непосредственное измерение в конце сезона повреждений, оставленных слониками на листьях.

Для использования первого метода прежде всего необходимы данные по численности слоников в их сезонной динамике (см. рис. 1). Они приведены в относительных величинах (количество экземпляров на 100 взмахов сачка) и в таком виде не пригодны для расчетов. Поэтому пришлось перевести эти данные в абсолютные величины — количество слоников на 100 листьев березы; эта величина показалась нам наиболее подходящей среди других абсолютных показателей (число экземпляров насекомых на единицу длины учетной ветки, на единицу площади или масса листьев и т. д.), в которых принято выражать численность насекомых-филлофагов. Для такого перевода данных в 1985 г. мы несколько раз провели параллельные учеты слоников кошением и подсчет их абсолютной численности на листьях. В результате был получен коэффициент пересчета: 100 слоников на 100 взмахов сачка примерно соответствуют 1,4 слоника на 100 листьев березы.

Следующий этап работы — подсчет количества «слоникодней» (т. е. количества дней, которое жуки в течение сезона питались на березе) — по сути дела, представляет собой измерение площади фигуры, ограниченной кривой численности и осью абсцисс (см. рис. 1). Эту фигуру разбивали на ряд более простых, основанием которых служили промежутки между учетами; площадь каждой такой фигуры (количество слонико-дней за данный промежуток времени) вычисляли, принимая численность слоников в течение всего периода средней между начальной и конечной численностью этого периода. Сумма данных по всем периодам дает общее количество слонико-дней за сезон. Процедура расчета для 1983 г. подробно показана в табл. 3.

Исходя из количества слонико-дней, удобно произвести дальнейшие подсчеты. Будем считать, что соотношение полов 1 : 1. Количество корма, потребленное особью за день, определено экспериментально; воспользуемся данными, выраженными в мм^2 площади листа. Температура — единственный фактор, оказывающий значительное влияние на величину потребления, поэтому следовало бы учитывать ее при определении общего количества корма, съеденного слониками за сезон. Можно было бы воспользоваться среднесуточными температурами для разных периодов, однако правильнее будет считать, что слоники в природе активно избирают условия предпочитаемых температур. Поэтому можно считать, что самка *P. ruficornis* потребляет в день 20 мм^2 листа березы, а самец 10 мм^2; это довольно высокие цифры. В таком случае за сезон на каждых 100 листьях березы потребление слониками составит примерно 4,8 см^2.

Теперь для того, чтобы вычислить процент площади листьев, поедаемых слониками за сезон, надо только иметь данные по площади 100 листьев. Ее рассчитали, взвешивая листья березы и высечки из них заранее известной площади. Площадь 100 листьев оказалась равной 608 ± 23 см^2. Таким образом, слоники съедают примерно 0,8 % от общей фотосинтезирующей поверхности. Расчет, проведенный по данным 1984 г., дал практически ту же самую величину.

Потребление слониками листьев березы было измерено также вторым способом — методом балльной оценки повреждений и последующего перевода ее в проценты изъятой площади листьев [1]. Первичная запись была произведена таким образом, что по ней можно не только получить данные по общей поврежденности листьев для всей пробы, но и оценить по отдельности повреждения, нанесенные некоторыми видами филлофагов. К таким филлофагам относятся и слоники, погрызы которых хорошо идентифицируются [11, 3]. Этим методом получены следующие цифры: в 1983 г. слоники изъяли на учетной площадке 2—1,35 % поверхности листьев березы, а в 1984 г.— 1,18 %. Таким образом, данные, полученные по численности слоников и потреблению корма, в 1,5—1,7 раза ниже тех, которые полу-

чаются путем измерения повреждений на листьях. Мы считаем, что цифры, которые дает первый метод, несколько занижены по сравнению с реальной величиной, в основном за счет недоучета численности слоников из-за их миграции в первой половине дня в верхний высотный уровень кроны, где их невозможно достать сачком. Возможно также, что цифры, полученные вторым методом, несколько превышают реальную величину из-за допущений, принятых в самом методе [1].

В 1983 и 1984 гг. на площадке 2 было определено и общее потребление листьев суммарно всеми листогрызущими насекомыми и минерами. Оно было в эти годы практически одинаковым — 3,10 и 3,12 % соответственно. Согласно этим данным и данным, полученным в другие годы и по другим точкам, на слоников при их высокой численности приходится от трети до половины потребленной площади листьев березы. Самое высокое потребление листьев слониками отмечено нами в 1984 г. в окрестностях Салехардского аэропорта — 3,13 % от общей площади листьев (всего было изъято 8,00 %). Таким образом, ни один другой вид березовых филлофагов в изучаемом районе не имеет такого значения, как слоник *Polydrusus ruficornis*, за исключением, может быть, в отдельные годы пяденицы *Oporinia autumnata* Bkh. Если вспомнить, что одним из доминантов консорций карликовой березки в тундровых биогеоценозах низовьев Оби является листоед *Phyllodecta polaris* Schneid., а в консорциях ив — также листоед, *Phytodecta pallidus* L., то можно сделать вывод, что роль жесткокрылых как зеленоядов в лесотундровой зоне еще весьма велика. При продвижении дальше к северу эта группа теряет свое значение (так же, как и чешуекрылые), и основными потребителями листовой массы древесных растений остаются пилильщики [9, 14].

Выводы

В лесотундре низовьев Оби слоники *Phyllobius urticae* и *Polydrusus ruficornis* дополнительно питаются почти исключительно на листьях березы, не употребляя многие растения, которые в других частях ареала известны как кормовые для этих видов.

Распределение слоников по территории на северной границе их ареала определяется температурой и влажностью почвы, т. е. условиями существования личинки; слоники заселяют высокие сухие участки, где почва прогревается на большую глубину.

Температурными условиями конкретного сезона определяется время отрождения имаго и кривая сезонной динамики их численности на растениях. Яйца слоники откладывают преимущественно в более теплые дни.

Обнаружена тесная зависимость интенсивности питания слоника *P. ruficornus* от температуры; коэффициенты корреляции для самцов и самок r равны $\pm 0{,}70$ и $\pm 0{,}84$ соответственно.

Нижняя граница температурного оптимума для питания этого вида 14—15 °С. Наблюдается зависимость суточного потребления корма *Ph. urticae* от размеров тела, $r = \pm 0{,}85$.

Интенсивность питания имаго слоников в 5—8 раз ниже, чем у личинок грызущих филлофагов. Однако доля съеденного корма, идущая на образование новых тканей тела, у тех и других примерно одинакова.

В некоторых биогеоценозах низовьев Оби — антропогенных березовых редколесьях — слоники являются доминантами в консорциях березы извилистой и карликовой березки; на их долю приходится от трети до половины от изъятой фотосинтезирующей поверхности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми.— В кн.: Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979, с. 110—116.

2. Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия.— В кн.: Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980, с. 45—68.

3. Богачева И. А. Распределение насекомых-филлофагов в кроне березы извилистой у северной границы древесной растительности.— Экология, 1984, № 3, с. 60—66.

4. Богачева И. А. Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых.— В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 99—108.

5. 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.

6. Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп».— В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974, с. 49—60.

7. Загайкевич И. К., Тильман Л. И. К изучению экологии и распространения долгоносиков родов *Phyllobius* Germ. и *Polydrosus* Germ. *(Coleoptera, Curculionidae)* и их роль в почвенных биоценозах.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Киев, 1981, с. 76—77.

8. Иоаннисиани Т. Г. Жуки-долгоносики *(Coleoptera, Curculionidae)* Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 352 с.

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

10. Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука, 1965. 668 с.

11. Римский-Корсаков М. Н. Определитель повреждений деревьев и кустарников. М.; Л.: Учпедгиз, 1931. 132 с.

12. Чернов Ю. И. Особенности ландшафтного распределения насекомых в тундрах Вайгача и Югорского полуострова.— Тез. докл. IV съезда ВЭО, 1959, т. 1, с. 188—190.

13. Чернов Ю. И. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М., 1966, с. 87—98.

14. Чернов Ю. И. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны.— В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., 1972, с. 96—113.

15. Koponen S. Insects herbivores on birch foliage in the Quebec—Labrador peninsula, Southern Greenland and Fennoscandia.— Mc.— Gill Sub-Arct. Res. Rep., 1980, vol. 30, p. 40—46.

16. Koponen S., Ojala H. On the mesofauna of the field layer of three subarctic habitats.— Rep. Keve Subarctic Res. Stat., 1974, vol. 11, p. 65—71.

17. Van Hook 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Энергетические проблемы все острее встают перед человечеством. Нашему поколению предстоит решать задачу более интенсивного усвоения той энергии, которая выделяется в ходе реакций ядерного синтеза на Солнце и, достигая Земли, реализуется в виде солнечных лучей.

Энергетические превращения играют ведущую роль во всем ходе эволюции жизни. Животные в ее процессе выработали совершенные пути получения и реализации энергии и успешно обитают во всех сферах нашей планеты.

Сборник отражает познание жизненных процессов с энергетических позиций и стремление найти строгие количественные эквиваленты энергетической компенсации влияния факторов среды на биологические объекты.

Для познания энергетических закономерностей полезно проанализировать иерархию энергетических потребностей различных животных на основе построения простой формальной модели регуляции бюджетов энергии в зависимости от условий среды, которая позволяет наметить пути дальнейших исследований. Наиболее четко бюджеты времени и энергии животных могут быть изучены в экстремальных условиях. Так, низкая численность мышевидных грызунов — основного вида пищи белой совы летом в тундре — вынуждает для сохранения энергетического баланса, обеспечивающего выживаемость вида в данной ситуации, максимально снижать двигательную активность и отказываться от размножения. Таким образом, поведение животных — регулятор благоприятного сохранения энергетического баланса организма. Иным путем поддерживают энергетический баланс, при крайне низких температурах, мелкие воробьиные в Якутии. Синантропы ночуют в теплых убежищах и при понижении температуры увеличивают потребление энергии с пищей, снижая двигательную активность, сводя ее к кормовой, а пуночки, обладающие оперением с хорошей теплоизоляцией, в 3 раза меньше увеличивают потребление пищи, чем воробьи. Понижение температуры вызывает рост теплопотерь, а уменьшение источников пищи может нарушать энергетический баланс вида. Поэтому в Якутии зимой преобладают полевые и домовые

воробьи, которые потребляют пищу, запасенную человеком, а обитая в скоплениях корма, эти виды не тратят лишнюю энергию на его поиск, тогда как пуночки, используя диффузную кормовую базу — семена сорняков,— вынуждены совершать значительные перемещения, при энергетических затратах которых возможность сохранения энергетического баланса становится проблематичной, поэтому пуночки в массе зимуют южнее.

Энергетический баланс играет важную роль в явлениях приспособления не только видов, но и популяций. Поскольку границы популяций видов не изучены, то, очевидно, четче понимать особенности поддержания энергетического баланса можно у географически разобщенных оседлых космополитов. Анализ энергетического баланса птиц из разноудаленных популяций показал, что становление дивергенции популяций идет следующим путем изменения: энергетика ⟶ масса тела ⟶ морфологические отличия. Энергетический баланс видов из разноудаленных популяций определяется неодинаковыми величинами притока и потери энергии, при этом большая или меньшая степень приспособленности выражалась не более высоким или низким уровнем энергозатрат, а степенью соотношения притока и потери энергии. Оседлые и зимующие виды птиц в высоких широтах с более холодным климатом имели большую массу тела и приток энергии при экономии ее ночью в покое, тогда как особи из более «теплого» климата были меньшей массы, у них было ниже поступление энергии с пищей и они больше расходовали ее в покое. Животные, постоянно живущие в убежищах, видимо, не всегда используют метаболические перестройки, что отмечено у географических популяций рыжей полевки.

УДК 591.5+577.3

Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных. Кряжимский Ф. В.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

На основе представлений об иерархии энергетических потребностей животных и о неделимости суточного бюджета энергии (*DEB*) разработана концепция оптимальной регуляции *DEB* путем изменений структуры бюджетов времени в зависимости от условий среды.

Построена простая формальная модель этой регуляции, базирующаяся на двух экстремальных принципах — максимизации затрат на рост, размножение, накопления энергетических резервов и активность, не связанную непосредственно с неизбежно возникающими при индивидуальном существовании животных нуждами, а также максимизации потока энергии через организм животных в стационарном состоянии. Модель описывает ожидаемые изменения расхода времени на неизбежные при существовании нужды (кормовую активность и социальные взаимодействия), а также основных составляющих *DEB* в зависимости от изменений внешних факторов среды (кормообеспеченности, плотности населения животных и температуры окружающей среды) и внутренних характеристик животных (интенсивности расхода энергии на терморегуляцию и обмена в покое, зависящих от массы тела).

Эмпирические факты, касающиеся пределов изменения *DEB*, соотношения потенциальной энергии и основного обмена, зависимостей компонентов *DEB* и времени, расходуемого на неизбежную активность, от условий среды и внутренних параметров организма согласуются с предсказаниями модели и, таким образом, достаточно хорошо интерпретируются в рамках развиваемых представлений. Анализ ограниченности модели позволяет наметить пути дальнейших исследований.

Ил. 7. Библиогр. 79 назв.

УДК 591.538 : 598.97

Суточные бюджеты времени и энергии у белой совы при низкой численности мышевидных грызунов. Кривцов С. К.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Методом индивидуального хронометрирования поведения самца белой совы, не принимавшего участия в размножении, в северо-западной части Югорского полуострова 16 и 26 июля получены два суточных бюджета времени. Рассчитаны расходы энергии на активность, терморегуляцию и линьку.

Белая сова при недостатке кормовых ресурсов снижает расход энергии в природе до минимального уровня, который достигает 1,2—1,4 *BM*, а при сравнении с величинами *DEB* неворобьиных птиц того же размера в природе, согласно обобщающим уравнением, на 20—50 %.

Ил. 1. Табл. 2. Библиогр. 15 назв.

УДК 59.036.5 : 591.53 : 598.8

Особенности поддержания энергетического баланса полевых и домовых воробьев, пуночек, зимующих в Центральной Якутии. Находкин Н. А.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

В Якутске (62° с. ш.) в течение зимнего периода исследовали показатели энергетического баланса птиц: утреннюю массу тела, потери массы тела в покое ночью, вечернее наполнение пищеварительного тракта, поступление и усвоение энергии с пищей у домового и полевого воробьев, пуночек. Редко зимующие пуночки биоэнергетически лучше приспособлены к воздействию низких температур, чем оседлые воробьи. При понижении температуры от —9 до —52 °С энергия существования у них увеличивается на 35 %, у полевых воробьев на 112,4 %, у домовых — на 113,7 %. Домовые воробьи при сочетании низких температур и короткого дня с трудом поддерживают массу тела.

Ил. 7. Библиогр. 34 назв.

УДК 591.538 : 598.8

Популяционные особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц. Постников С. Н.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Изучались оседлые и перелетные воробьиные птицы, отловленные из разноудаленных популяций. Птицы перемещались в место исследований, где с ними экспериментировали четыре зимних месяца.

У оседлого вида (домовый воробей) при удалении популяций на 350 км отмечены близкие массы тела, но показатели энергетического обмена выше у популяции из более холодного климата. При удалении популяций на 1000 км масса тела птиц из района с более холодным температурным режимом при коротком дне в декабре была выше, и различия уменьшались при увеличении дня. Наполнение пищеварительного тракта следовало тенденциям изменения массы тела. У южных птиц выше потери массы тела в покое и двигательная активность, тогда как у птиц из более холодного климата отмечено бо̀льшее потребление энергии с пищей.

У перелетного вида (снегиря) при удалении популяций на 1000 км у особей, зимующих в более холодном климате, выше масса тела, наполнение пищеварительного тракта, все параметры энергии существования, коэффициент усвоения пищи и двигательная активность, чем у птиц из района исследований с более высокими температурами, которые больше расходовали энергоресурсов в покое ночью.

У мигрантов (щегол, чиж), зимующих в различных климатических условиях, при удалении мест зимовки более чем на 4000 км изучены изменения массы тела. У щеглов, зимующих в высоких широтах, масса тела и потери ее в покое при различных температурах в течение зимы были выше, чем у особей, зимующих южнее.

Табл. 3. Ил. 1. Библиогр. 24 назв.

УДК 577.3 : 591.5

Популяционная изменчивость энергетики рыжей полевки. Ковальчук Л. А., Чибиряк М. В.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Представлены новые материалы о состоянии энергетического потенциала и тканевых адаптациях рыжей полевки.

Показана географическая изменчивость энергетического и пластического обмена животных. При сравнительном анализе терморегуляции у исследованных полевок доказано, что

в энергообеспечении тканей при низких температурах большое значение приобретают избирательность в окислении отдельных эндогенных и экзогенных субстратов, величина резерва и диапазона дыхательной активности митохондриального аппарата тканей.

Табл. 1. Ил. 2. Библиогр. 25 назв.

УДК 591.538 : 598.2

Основные особенности возрастных изменений уровня и интенсивности газообмена у эмбрионов птиц. Каменский Ю. Н.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Изучали газообмен эмбрионов 11 видов птиц с использованием физического газоанализатора. Параллельно исследовали первые и последние из отложенных яиц кладки. Показаны тенденции изменений уровня эмбрионального газообмена у выводковых, полувыводковых, полуптенцовых и птенцовых видов птиц. Изучены особенности возрастных изменений интенсивности газообмена и отмечается, что развивающиеся эмбрионы птиц «предъявляют» наиболее сложные требования к температурному режиму инкубации в стадии первичной пойкилотермии.

Табл. 3. Библиогр. 35 назв.

УДК 591.5+598.1

Метаболизм активности ящериц. Соколова Т. М.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Измеряли интенсивность выделения углекислого газа у ящурки Штрауха, полосатой ящерицы, стройной змееголовки, кавказской ящерицы в камерах с температурным градиентом от 20 до 50 °С. Приведены уравнения стандартного метаболизма: интенсивность выделения углекислого газа при спонтанной активности увеличивалась в 2—3 раза. Метаболические пределы при спонтанной и высокой активности выше у относительно более подвижных ящериц (стройной змееголовки и полосатой ящерицы), чем у ящурки Штрауха. Пределы аэробного метаболизма ограничивают возможности ящериц к кормодобывающему и исследовательскому типам поведения.

Табл. 1. Ил. 3. Библиогр. 45 назв.

УДК 591.525+597.828

Некоторые особенности энергетики метаморфоза *Rana arvalis* Nilss. в техногенном ландшафте. Пястолова О. А., Трубецкая Е. А.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Параллельные исследования в природе и в условиях лабораторного эксперимента показали, что загрязнение среды химическими соединениями оказывают существенное влияние на аккумуляцию энергии в процессе раннего развития *Rana arvalis* Nilss. Под действием повреждающих факторов увеличивается расход энергии, связанный с дыханием и выделением, и, как следствие, замедляется рост животных. Энергетические резервы таких животных полностью исчезают к окончанию метаморфического климакса. Это сказывается на

выживаемости и жизнеспособности рекрутируемых в популяцию особей.

Табл. 5. Ил. 4. Библиогр. 20 назв.

УДК 597.553.2+591.05+591.133.12

Содержание жира у пеляди при миграции на нерест в р. Северной Сосьве. Мельниченко С. М.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Определялось содержание жира в тушке, желудочно-кишечном тракте и гонадах мигрирующей на нерест пеляди в годы, различные по условиям для нагула производителей. Тушки рыб подвергали измельчению на мясорубке, отбирали и высушивали пробы фарша; икра гомогенизации не подвергалась. Из сухих проб производили экстракцию жира этиловым эфиром уксусной кислоты.

В начале миграции (1980 г.) содержание жира в тушке на сырую массу составляло у самок 10,4, у самцов 10,2 %. Коэффициент общей жирности (КОЖ) — 10,1 и 11,7 соответственно. КОЖ на нересте у производителей этого года был у самок 7,3, у самцов 6,0. Колебание средних значений КОЖ составляло у преднерестовых рыб в отдельные годы 4,3—8,0 у самок, 4,2—6,9 у самцов. С икрой у самок выносится 23—27 % жира от суммарного в организме, имеющегося ко времени нереста. В годы с низким содержанием жира в соматических тканях удаленные нерестилища осваиваются незначительной частью производителей, пришедших на нерест. За счет этого создается возможность сохранения запаса энергии в соматических тканях для предстоящей зимовки.

Табл. 4 .Библиогр. 21 назв.

УДК 591.538 : 594

Суточная активность и характер перемещений наземного моллюска *Eobania vermiculata* (Müller). Зейферт Д. В.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

В июне-августе 1978—1979 гг. на участке щучкового луга проведены 43 круглосуточных наблюдения за улитками *E. vermiculata*. Характеристикой суточной активности служило расстояние, на которое исследуемая улитка перемещалась за определенный отрезок времени. Животные активны с 19 ч вечера до 12 ч следующего дня; повышенная активность наблюдается в первые часы после начала движения и перед его прекращением. Выявлена зависимость между величиной удаления улиток от исходной точки и общей длиной пройденного пути ($r=0{,}886$). У улиток, голодавших в течение 2 сут, интенсивность перемещений возрастает, но после 4 сут голодания резко снижается. Показано наличие положительной корреляции ($r=0{,}707$) между размером улитки и средней величиной перемещения в пределах отдельных куртин. На характер перемещения отдельных особей влияют погода, мозаичность растительного покрова и физиологическое состояние.

Ил. 3. Библиогр. 33 назв.

УДК 595.768.23+574.46+591.53

Экология и энергетика двух видов слоников и их роль в некоторых экосистемах Севера. Богачева И. А.— В кн.: Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Два вида слоников — *Phyllobius urticae* Deg. и *Polydrusus ruficornis* Bonsd.— довольно обычны в березовых редколесьях низовьев Оби. Показана резко выраженная мозаичность их распределения по территории и факторы, ее обусловливающие. Приводятся данные по фенологии, сезонной динамике численности, экологии слоников. Обсуждаются некоторые энергетические показатели, характеризующие питание имаго; подробно рассмотрена связь величины суточного потребления корма с массой тела особи и температурой среды. Двумя способами оценивается общее потребление слониками листьев березы за сезон; показано, что в некоторых сообществах лесотундры на долю слоников приходится от трети до половины изъятой фотосинтезирующей поверхности. Делается вывод о большой роли жесткокрылых как зеленоядов в консорциях древесных растений этой зоны.

Табл. 3. Ил. 2. Библиогр. 17 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3
Кряжимский Ф. В. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных 5
Кривцов С. К. Суточные бюджеты времени и энергии у белой совы при низкой численности мышевидных грызунов 34
Находкин Н. А. Особенности поддержания энергетического баланса полевых и домовых воробьев, пуночек, зимующих в Центральной Якутии 40
Постников С. Н. Популяционные особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц 51
Ковальчук Л. А., Чибиряк М. В. Популяционная изменчивость энергетики рыжей полевки 63
Каменский Ю. Н. Основные особенности возрастных изменений уровня и интенсивности газообмена у эмбрионов птиц 73
Соколова Т. М. Метаболизм активности ящериц . . 95
Пястолова О. А., Трубецкая Е. А. Некоторые особенности энергетики метаморфоза *Rana arvalis* Nilss. в техногенном ландшафте 105
Мельниченко С. М. Содержание жира у пеляди при миграции на нерест в р. Северной Сосьве 118
Зейферт Д. В. Суточная активность и характер перемещений наземного моллюска *Eobania vermiculata* (Müller) 125
Богачева И. А. Экология и энергетика двух видов слоников и их роль в некоторых экосистемах Севера . 135
Заключение 146