

Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

ДИНАМИКА
МОРФО -
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ОСОБЕННОСТЕЙ
ПТИЦ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных

Л.Н. ДОБРИНСКИЙ

ДИНАМИКА
МОРФО-
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ОСОБЕННОСТЕЙ
ПТИЦ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

Москва 1981

Добринский Л.Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981, 124 с.

На основе многолетних исследований автора и обобщения литературных сведений рассматриваются морфофизиологические особенности птиц. Показано, что в современной морфологии типологические описания отдельных форм должны дополняться их динамическими характеристиками, полнее отражающими специфику реакции вида и слагающих его популяций на изменения условий среды. Обосновывается необходимость популяционного подхода к изучению морфофизиологических особенностей птиц. В книге излагаются результаты изучения основных проявлений динамики интерьерных признаков птиц; дается общее представление о степени вариабельности морфологических показателей; на модельных объектах рассматривается вопрос о морфофизиологическом полиморфизме птиц. Основу книги составляют оригинальные данные.

Книга представляет интерес для зоологов широкого профиля, морфологов, орнитологов, преподавателей, аспирантов и студентов биологических факультетов вузов. Ил. 28; табл. 78 библ. 127 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Н.Н. ДАНИЛОВ

ВВЕДЕНИЕ

Любой вид животных характеризуется определенными морфофизиологическими особенностями, которые в совокупности определяют его биологическую специфику. Естественно, что, чем больше признаков для характеристики вида и чем больше их разносторонность, тем глубже познается специфика вида. Именно поэтому усилия исследователей последнего времени были направлены на изыскание новых методов, позволяющих характеризовать вид не только с чисто морфологической, но и физиологической, экологической, биохимической, цитологической и других сторон. С этой точки зрения многие виды изучены в настоящее время очень подробно, что позволяет полнее оценить различия между близкими формами и установить степень соответствия их биологических особенностей условиям среды обитания. Теоретическое и практическое значение подобных исследований вполне очевидно. Тем не менее даже самая полная (комплексная) характеристика вида во многих современных работах страдает существенным недостатком — она статична.

Статичность огромного большинства характеристик, используемых при описании видов и групп животных, проявляется в том, что они опираются на абсолютные выражения отдельных признаков, а не рассматривают их в динамике. Такой-то вид характеризуется такими-то размерами тела (или черепа, или клюва), таким-то содержанием гемоглобина в крови, таким-то уровнем метаболизма, такими-то размерами органов и т.п. В большинстве случаев подобные характеристики удовлетворительно выполняют свою роль — позволяют с достаточной точностью определить биологическую специфичность изучаемых форм. Однако многие исследования последних лет (преимущественно по экологической физиологии и функциональной морфологии), выполненные в разных странах, ясно показали, что по мере роста и развития животных, а также в процессе их приспособления к изменению условий среды особенности видов изменяются в различной степени, а нередко и в различном направлении. Это утверждение сейчас кажется почти тривиальным. Важно, однако, что подобные различия могут быть настолько существенными, что они сами по себе выступают в качестве наиболее важных биологических (в широком понимании этого слова) особенностей видов, даже в тех случаях, когда последние по абсолютным выражениям отдельных признаков между собой существенно не отличаются. Привлечение динамики признака (или комплекса признаков) для характеристики отдельных форм может существенно обогатить наши представления об их биологической специфике и позволит подойти к анализу различий между ними с новых теоретических позиций [Шварц, Добринский, Топоркова, 1965].

Как это ни парадоксально, но морфология, которая несколько десятилетий тому назад была главным инструментом познания закономерностей филогенеза, до последнего времени находилась в стороне от решения проблем микроэволюции. Это отчасти объясняется тем, что в центре

внимания "классического" морфолога находился отдельный организм. Однако сравнительно-анатомические исследования этого плана, установившие сам факт эволюции, не могли дать объяснения механизма эволюционного процесса. Говоря об этом, не следует забывать, что историзм в решении центральных биологических проблем — заслуга прежде всего морфологии. В лице своих крупнейших представителей, среди которых особое место принадлежит А.Н. Северцову, морфология поставила на материалистическую основу решение таких мировоззренческих по своей сути проблем, как биологический и морфофизиологический прогресс, темпы и формы эволюционных преобразований и др. Учение А.Н. Северцова об ароморфозах — это по существу первая серьезная попытка в истории биологии ликвидировать разрыв между экологическими и морфологическими критериями в понимании эволюционного прогресса, что определяет современное представление о развитии живой природы как о неразрывном единстве морфологических и экологических изменений.

Наиболее интенсивно морфологические исследования развиваются сейчас в морфоэкологическом плане. Основная цель их — установление соответствия морфологических особенностей животных их образу и условиям жизни. Хотя исследования этого направления дают возможность решать ряд вопросов, конкретизирующих представления о механизме эволюционных преобразований, однако исходя из современных взглядов на основные понятия и задачи экологии в ближайшем будущем главное направление экологической морфологии будет лежать в русле исследования механизмов приспособления и преобразования популяций. Таким образом, экологическая морфология приобретает характер популяционной морфологии, обладающей специфическим объектом исследования (популяция) и своеобразным методом [Шварц, 1966; Яблоков, 1966, 1970, 1974, 1976]. Поскольку популяция в настоящее время рассматривается как элементарная эволюционирующая единица, то популяционная морфология в ближайшие годы должна занять одно из первых мест в ряду наук, в центре внимания которых находится эволюционная проблематика. Для нас особенно важно подчеркнуть, что популяционная морфология характеризуется динамическим подходом к анализу морфологических различий между близкими формами и к анализу морфологических закономерностей.

С эколого-физиологической и морфоэкологической точек зрения многие виды животных, в том числе и птиц, в настоящее время изучены достаточно полно [Strohl, 1910; Hesse, 1921; Машковцев, 1932; Слоним, 1937, 1945, 1952; Калабухов, 1939 а, б, 1946 а, б, 1950, 1964; Rensch, 1948; Rensch L., Rensch B. 1956; Гладков, 1949; Шварц, 1949, 1956, 1960; Юдин, 1950; Штерман, 1950, 1952, 1953, 1954; Стрельников, 1953, 1959; Матвеев, 1954; Клейненберг, 1954; Скворцова, 1954; Левин, 1955; Добринский, 1959, 1962, 1966 а, 1969, 1970 а; Якоби, 1960; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кирпичев, 1960; Кузьмина, 1962, 1977; Бородулина, 1963, 1964; Никитенко, 1963; Кокшайский, 1964; Дементьев, Ильичев, Курочкин, 1965; Шилов, 1968; Базиев, 1968; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968; Воронин, 1971; Вязович, 1973; и др.].

Результаты этих исследований являются основой для разработки динамической характеристики видовых морфофизиологических особенностей животных. Данные, которые могли бы быть использованы в качестве исходных при сравнении в таком же плане различных популяций внутри отдельных видов, гораздо менее полны. Однако именно это направление исследований сулит большие перспективы. Имеется в виду использование

динамической характеристики для оценки степени микроэволюционных преобразований. В подавляющем большинстве случаев при изучении морфофизиологических особенностей животных обнаруживается, что кривая изменчивости отдельных признаков с изменением условий развития или изменением размеров тела у всех популяций, слагающих вид, принципиально совпадает. Лишь в очень редких случаях отдельные популяции вида обладают специфической реакцией на указанные изменения. Подобные случаи несомненно свидетельствуют об очень далеко зашедшей дивергенции и представляют особый интерес.

Стремление исследователей заменить статические характеристики морфологических особенностей животных динамическими находит выражение в том, что в последнее время большое внимание уделяется применению аллометрических уравнений в зоологических работах различных направлений [Huxley, 1932].

Таким образом, аналогично тому, как в современной систематике популяционная концепция вида приходит на смену типологической характеристике, так и в современной морфологии типологические описания отдельных форм должны дополняться их динамическими характеристиками, отражающими специфичность реакции вида и слагающих его популяций на изменение условий среды. В нашей работе сделана попытка обосновать это положение.

Поскольку популяционно-морфологические исследования предусматривают групповой анализ, то необходимо иметь четкое представление о закономерностях изменчивости изучаемых признаков. Это нужно и по той причине, что размах и характер варибельности являются важными групповыми признаками, подверженными действию естественного отбора [Симпсон, 1948]. Приспособительный характер индивидуальной изменчивости показан и в ряде других исследований [Никольский, ПикULEVA, 1958; Яблоков, 1966, 1976; Яблоков, Валецкий, 1970; и др.]. Поэтому I раздел книги мы сочли целесообразным посвятить анализу данных по динамике варибельности морфологических признаков птиц. Следует учитывать, что без знания амплитуды индивидуальной изменчивости морфологических признаков животных и определяющих ее причин нельзя составить правильное представление о закономерностях их динамики [Артемьев, 1969; Егоров, 1969; Смирнов, 1971].

Отдавая отчет в том, что достаточно полная динамическая характеристика морфофизиологических особенностей птиц может быть получена только целенаправленными усилиями большого круга специалистов, во II разделе мы рассматриваем лишь основные особенности проявления динамики морфологических признаков птиц, иллюстрируя их наилучше изученными в этом плане видами. Здесь же обсуждается вопрос о возможности использования данных по характеру динамики морфофизиологических признаков в качестве критерия эволюционных преобразований популяций птиц и показателя специфичности надвидовых таксонов.

Динамический подход к изучению интервальных признаков особенно ясно показывает, что популяции птиц морфофизиологически специфичны. Однако на современном этапе развития эволюционного учения недостаточно только констатации наблюдаемых между внутривидовыми группами различий — требуется их эколого-генетическая расшифровка. Поэтому возникает необходимость разработки специальных методик, позволяющих обходиться без гибридологического анализа при определении генетической природы обнаруживаемых межпопуляционных отличий. Важность этого направления диктуется еще и тем, что в последнее время

установлена высокая стабильность фенотипически обусловленных особенностей отдельных популяций (поэтому сама по себе устойчивость морфофизиологических признаков не может служить показателем их генетической детерминированности). Имея в виду, что межпопуляционные морфологические отличия определяются, с одной стороны, своеобразием генетического состава популяций, а с другой — спецификой условий среды, мы попытались наметить пути определения доли участия каждого из этих факторов в становлении морфофизиологических особенностей ряда популяций турухтана (*Philomachus pugnax* L.) как удобного во многих отношениях модельного объекта (см. III раздел работы)¹.

В основу книги положен материал по морфологическим и экологическим особенностям более 100 ялов птиц, собранный на протяжении двадцатилетнего периода (1957—1977 гг.). Большую помощь в его сборе и обработке полученных данных оказали автору Р.И. Бирлов, В.Н. Бойков, Ф.И. Бойкова, В.А. Бахмутов, Н.С. Гашев, З.Д. Епифанцева, К.И. Копеин, Ю.М. Малафеев, О.А. Пястолова, В.Н. Рыжановский, В.Ф. Сосин, Л.К. Яшкова. Содействие в проведении эксперимента по передержке птиц в условиях неволи оказали нам В.В. Спицин и другие работники Ленинградского зоопарка.

В процессе написания монографии ценные советы были получены от Н.Н. Данилова, В.Н. Большакова, В.С. Смирнова, В.Г. Оленева, А.В. Покровского. Большую помощь постоянно оказывал мне ныне покойный Станислав Семенович Шварц. Всем перечисленным лицам выражаю свою глубокую благодарность.

Работе не предпосылается литературный обзор. Соответствующее обсуждение опубликованных данных мы сочли целесообразным проводить по ходу рассмотрения затрагиваемых вопросов.

¹ Специальным экспериментом установлено, что некоторые окрасочные признаки брачного наряда самцов этого вида могут служить маркерами генотипов. Кроме этого, выяснено, что для турухтана характерна корреляция между рядом морфофизиологических и окрасочных признаков.

РАЗДЕЛ I

ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ДИНАМИКЕ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ

Изменчивость — неотъемлемое свойство проявления жизнедеятельности организмов. Любой показатель, используемый для характеристики того или иного явления, не остается постоянным у всех особей, составляющих популяцию. Поэтому популяционный подход к изучению динамики комплекса морфологических признаков животных требует четкого представления о степени их вариабельности. Важность исследований в этом направлении диктуется следующими соображениями.

Размах и характер изменчивости подвергаются действию естественного отбора и других факторов эволюции. Существование связи между вариабельностью морфологических признаков и действующими в природе эволюционными факторами позволяют использовать коэффициент вариации как достаточно надежный показатель отношений системы "среда — популяция".

Убедительным доказательством приспособительного характера изменчивости служат материалы монографии А.В. Яблокова [1966], по существу первой обобщающей работы, в которой изучение изменчивости рассматривается как средство познания направления естественного отбора.

Если эволюциониста с теоретической точки зрения интересует не столько само существование изменчивости, сколько ее значение [Майр, 1968], то в практическом отношении анализ данных по величине коэффициента вариации разных систем органов животных позволяет определять оптимальный объем однородной выборки, необходимый для решения того или иного вопроса. Последнее способствует экономии сил, средств и времени исследователя.

Несмотря на то, что к настоящему времени по индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков птиц накоплен довольно значительный материал, орнитологи в этом отношении все еще отстают от териологов. Об изменчивости же меристических признаков птиц почти ничего не известно. Лишь отчасти этот пробел восполняет работа А.В. Яблокова и А.В. Валецкого [1970], в которой рассмотрена изменчивость различных меристических признаков, относящихся к строению покрова лап, ороговевших эпителиальных образований в ротовой полости и элементов бронхиального древа.

На основе сказанного в данном разделе сделана попытка свести воедино и проанализировать все известные нам сведения о степени вариабельности морфологических признаков птиц.

Изложение материалов раздела явно асимметрично. Это выражается в том, что динамика степени вариабельности признаков, которые используются систематически (размеры клюва, плюсны, крыла и др.), освещена нами значительно менее полно, чем признаков морфофизиологических. Хотя сравнительный анализ индивидуальной изменчивости этих двух

групп признаков может дать интересные результаты (некоторые аспекты этого вопроса затрагиваются в главе 2), по направленности своих научных интересов мы не могли уделять одинаковое внимание сбору данных, позволяющих оценить размах варьирования как интерьерных, так и экстерьерных признаков птиц. Неполнота литературных сведений по затронутому вопросу не позволяет устранить отмеченную асимметричность.

В главе 1 дается общее представление о диапазоне варибельности веса тела, относительного веса сердца, печени, поджелудочной железы, головного мозга, летательной мускулатуры, почек, надпочечников, относительной длины кишечника и его слепого отдела у обследованных видов птиц. Вторая глава посвящена вопросам варибельности морфологических признаков птиц на уровне популяций.

Величина коэффициента вариации комплекса интерьерных и экстерьерных признаков изучена нами у 50 видов птиц.

Сбор материала проводился на территории Западной Сибири, простирающейся в широтном направлении от 74° с.ш. (район о-ва Диксон) до 56° с.ш. (юг Тюменской обл.). По некоторым видам птиц он планировался так, что были получены сопоставимые выборки из центра ареала и с его периферийных участков.

Характеризовать варибельность ряда значений какого-либо признака можно различными способами: через амплитуду изменчивости (limit); путем вычисления среднего квадратического отклонения (δ) или дисперсии (δ^2); через отношение максимального значения признака к минимальному. Однако наилучшим способом выражения изменчивости считается вычисление коэффициента вариации — $C.V.,\% = \frac{\delta \cdot 100}{M}$ (среднее квадратическое отклонение в процентах к величине среднего арифметического). Как одна из форм выражения среднего квадратического отклонения коэффициент вариации имеет ошибку: $\frac{C.V.}{\sqrt{2n}}$. Мы считали возможным обсуждать различия в степени варибельности сравниваемых показателей, если достоверность (t) равнялась 2,5 и выше.

ГЛАВА I

ДИАПАЗОН ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПТИЦ

§ 1. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Индивидуальная изменчивость экстерьерных признаков

Литературные материалы по варибельности длины крыла, хвоста, плюсны и клюва птиц крайне ограничены. В сводках по систематике обычно указываются лишь лимиты этих промеров. В отдельных работах иногда приводятся и величины коэффициента вариации, но, как правило, не дается его ошибка. Это затрудняет, а иногда и вообще исключает возможность сравнительного анализа популяций по варибельности экстерьерных признаков.

Некоторые литературные данные, характеризующие степень вариабельности экстерьерных признаков птиц, приводятся ниже. Так, коэффициент вариации крыла, хвоста и клюва, полученные при измерении группы из 49 самок зимородка с о-ва Тугуила (Архипелаг Самоа), достигает 4,54% [Майр, Линсли, Юзенгер, 1956]. У самцов коэффициент вариации длины крыла равен 1,75, хвоста — 1,98, клюва — 1,54%. Для самок показатели вариации этих органов соответственно равны 0,9, 2,29 и 2,63%. Как отмечают авторы, в тщательно измеренных однородных выборках взрослых птиц коэффициент вариации длины крыла обычно равен 1,0 — 2,5%, но иногда превышает 3%. Приводимые в работе К.А. Юдина [1950] величины колебаний пропорций элементов внутри одного органа (крыла) и отношений оперения к скелету в семействе Falconidae показывают, что индексы демонстрируют большую устойчивость соотношений костных элементов (амплитуда не превышает 1,5%). Индивидуальные различия индекса максимального махового проявляются значительно сильнее, чем в скелете (амплитуда достигает 9,0%). На большом материале показано, что у *Fulica americana* Gmel. коэффициент вариации величины скелетных частей крыла в отдельных случаях достигает 3%. Изменчивость экстерьерных признаков у некоторых видов трясогузок выражается коэффициентом вариации от 1 до 21%. [Береговой, 1963].

К настоящему времени в музеях накоплен обширный материал по многим видам птиц, представленный большими сериями тушек. На наш взгляд, его обработка с целью получения более полного представления о степени варьирования признаков, которые используются в систематике, может дать очень интересные результаты, поскольку в последнее время становится очевидным, что исследования динамики вариабельности комплекса морфологических признаков способствуют выяснению механизмов эволюционного процесса.

Наш собственный материал в отношении количества обследованных видов довольно ограничен. Однако мы получили выборки (достаточно однородные и представительные), характеризующие вариабельность экстерьерных признаков у ряда популяций в пределах каждого из исследованных видов. Результаты сопоставления популяций по величине коэффициента вариации рассматриваемых признаков приведены в главе 2. Здесь же мы даем лишь сводную таблицу по средней величине вариабельности длины крыла, хвоста, цевки и клюва.

Данные по вариабельности экстерьерных признаков у четырех видов птиц приведены в табл. 1. Так как в ней сопоставляются по величине коэффициента вариации ряда показателей виды разных размеров, а в пределах вида органы различной длины, то необходимо учитывать те элементарные (математические) зависимости, которые могут влиять на размах индивидуальной изменчивости. Интересующий нас вопрос специально разбирался Я.Я. Рогинским, который отмечал: "Соотношения между средней арифметической и средним квадратическим отклонением весьма различны в зависимости от того, имеем ли мы дело с изменчивостью одного и того же признака по разным видам или с изменчивостью разных признаков в пределах одного вида, точнее одной популяции. В первом случае среднее квадратическое отклонение почти строго следует по своей величине средней арифметической, возрастая и уменьшаясь пропорционально этой средней. Очевидно, что коэффициент вариации остается более или менее постоянным для данного признака, независимо от того, вычисляем мы его у мелких или у крупных животных и т.п. Иная картина

Таблица 1

Средние величины коэффициента вариации (С. V.) экстерьерных признаков птиц (в %)

Вид	Длина крыла		Длина хвоста		Длина цевки		Длина клюва	
	M	limit	M	limit	M	limit	M	limit
<i>Sterna hirundo</i>	2,8	2,3—3,3	6,3	4,6—9,5	4,5	3,2—6,0	5,1	3,4—6,8
<i>St.paradisaea</i>	2,4	2,1—2,6	4,8	4,3—5,0	4,2	3,2—5,5	5,0	4,5—5,4
<i>Philomachus pugnax</i>	—	—	—	—	5,1	3,3—6,6	5,2	3,7—6,6
<i>Passer domesticus</i>	2,5	2,2—3,1	3,8	3,3—4,1	4,2	3,4—5,0	3,5	3,2—3,8

Примечание. Материал по турухтану и полярной крачке собран на Ямале, по обыкновенной крачке — на юге Тюменской обл., по домовому воробью — в окрестностях г. Свердловска.

получается при изучении изменчивости разных признаков внутри одной группы. В общем здесь наблюдается обратная связь между коэффициентом вариации и средней, т.е. вообще чем. размер больше, тем его коэффициент вариации меньше" [1959, с. 84—85].

Анализ большого материала по вариабельности морфологических признаков млекопитающих позволил А.В. Яблокову (1966) усомниться в справедливости подобной точки зрения. Им показано, что изменчивость одного и того же признака может быть различной у разных видов. Кроме того, как считает Яблоков, в общей форме утверждение об обратной зависимости между величиной признака и его вариабельностью при сравнении разных признаков внутри одной популяции оказывается неверным. В то же время для одной системы органов оно справедливо.

Наши материалы (см. табл. 1) свидетельствуют о том, что вариабельность длины хвоста у речной крачки достоверно выше, чем у домового воробья. Абсолютная же длина хвоста у крачки значительно больше, чем у воробья. Достоверность различий сопоставляемой пары по степени варьирования длины клюва также довольно высока ($t = 2,2$). Если сравнить коэффициент вариации длины клюва у таких разных по величине птиц, как турухтан и домовый воробей, то оказывается, что у последнего он значительно ниже. В целом данные рассматриваемой таблицы показывают, что домовый воробей, для которого характерны наиболее мелкие абсолютные размеры изученных признаков, отличается от других обследованных видов и невысокой их индивидуальной изменчивостью.

Проанализируем этот же материал в несколько ином плане. У полярной крачки длина хвоста, клюва и цевки соответственно 16,7; 3,1 и 1,7 см. Разница между длиной хвоста и длиной цевки почти десятикратная. Однако по величине коэффициента вариации эти органы не различаются.

Вариабельность длины хвоста, клюва и цевки у речной крачки также одинакова, несмотря на существенные различия в абсолютных размерах сравниваемых органов. У домового воробья коэффициент вариации длины хвоста и клюва одинаков. Приведенные данные показывают, что даже те

Таблица 2

Средние величины варьирования (C.V.) элементарных признаков окраски брачного оперения самцов (*Philomachus pugnax* L.) турухтана по "белизне" и "показателю оттенка" (в %)

Окраска	M _{c.v.}	limit	M _{c.v.}	limit
	Белизна		Показатель оттенка	
Темно-золотистая	26,1	19,5—32,7	8,1	4,8—15,8
Светло-золотистая	30,5	18,5—38,5	11,0	9,9—13,7
Черная	26,7	20,1—38,3	8,5	7,0—12,3
Серебристая	23,5	18,2—26,8	4,3	2,4— 6,5
Пегость	13,7	12,5—15,7	4,8	4,1— 5,6

немногочисленные материалы, которые нам удалось получить, в общем подтверждают выводы А.В. Яблокова. Лишь вариабельность размеров крыла может иллюстрировать зависимость, на которую указывал Я.Я. Рогинский (среди рассматриваемых органов крыло отличается наибольшей длиной и в то же время вариабельность длины этого органа самая низкая). Однако есть основания предполагать, что невысокая вариабельность длины крыла объясняется главным образом тесной зависимостью между функциональной деятельностью этого органа и его размерами, точнее, строгостью требования к ее соблюдению.

Таблица 2 дает представление о степени вариабельности элементарных признаков окраски брачного оперения самцов турухтана по белизне (коэффициент отражения в белом свете) и показателю оттенка (отражение в красном свете в процентах к белизне)¹. Наиболее вариабельной по белизне и показателю оттенка оказалась светло-золотистая окраска. Пегость отличается низким коэффициентом вариации, так как она характеризуется отсутствием в перепигмента. Если бы можно было избежать некоторого загрязнения тушек в коллекциях, то, по всей вероятности, индивидуальная изменчивость пегости была бы еще ниже.

Высокая вариабельность светло-золотистой и темно-золотистой окрасок брачного оперения самцов турухтана обусловлена тем, что их оттенок может несколько изменяться (в определенных пределах) под влиянием внешних условий во время линьки (доказано передержкой птиц в зоопарке; см. раздел III). Поэтому динамика степени вариабельности этих признаков окраски может служить своего рода индикатором условий существования птиц в период линьки.

Индивидуальная изменчивость изученных нами элементарных признаков окраски оперения турухтана несколько выше, чем изменчивость окраски млекопитающих. Однако это не может служить серьезным препятствием для более широкого использования колориметрического метода в орнитологических исследованиях.

¹ Данные получены с использованием колориметрического метода [Добринский, 1970б].

Индивидуальная изменчивость морфофизиологических признаков

Общий вес тела. Большинство интерьерных признаков обнаруживает тесную связь с общими размерами животного. Этим обуславливается необходимость получения как можно более полного материала по индивидуальной изменчивости веса тела. Как это ни парадоксально, но о весе диких животных наши знания несравненно менее полны, чем о длине тела, окраске, пропорциях черепа и других признаках, используемых в систематике [Шварц, и др., 1968].

В орнитологической литературе подчеркивается огромная изменчивость веса птиц в пределах вида. Например, минимальный вес филина 1400, максимальный 4200, тетеревятника 620–2034, малой поганки 110–250, горного гуся 2000–3200, гуменника 2700–4500 г. Нет необходимости увеличивать число аналогичных примеров – каждому орнитологу они хорошо известны.

На первый взгляд они кажутся довольно убедительными, но в сущности почти ничего не говорят об изменчивости веса птиц, так как совершенно разные явления (сезонные изменения веса, географическая изменчивость и пр.) смешиваются воедино. Между тем для того чтобы любое из этих явлений правильно понять и оценить, необходимо прежде всего знать, как изменяется вес птиц в пределах отдельных популяций в сопоставимых условиях существования, т.е. изучить индивидуальную изменчивость в строгом смысле слова. При такой постановке вопроса мы приходим к выводу, существенно отличающемуся от широко распространенного.

Если исключить некоторые виды куликов, у которых вариабельность общего веса тела соответствует относительно большой изменчивости линейных размеров, то оказывается, что у птиц вариабельность общего веса тела довольно низкая (табл. 3). Коэффициент вариации общего веса взрослых птиц колеблется от 2 до 19% (эти цифры следует считать завышенными, так как выделить вполне однородные по возрасту группы птиц по методическим причинам пока не представляется возможным). В отдельных случаях изменчивость общего веса не выше, чем изменчивость таких признаков, как длина клюва или крыла.

Приведенные в табл. 3 данные по сравнению с материалами по индивидуальной изменчивости экстерьерных признаков птиц могут быть использованы и для анализа некоторых общих вопросов. Если коэффициент вариации веса птиц соизмерим с изменчивостью линейных данных, то это значит, что его действительная изменчивость меньше. Между тем, совершенно очевидно, что случайные колебания внешних условий окажут на вес тела большее влияние, чем, например, на длину клюва. Это указывает на то, что у птиц выработалась исключительно четкая реакция на изменение среды, позволяющая им путем включения соответствующих компенсаторных гомеостатических механизмов поддерживать вес тела на оптимальном уровне. Данный вывод хорошо согласуется с исключительным постоянством внутренней среды организма птиц, одним из проявлений которого является наивысшее среди всех животных совершенство терморегуляторных и других гомеостатических реакций. Приведенный пример показывает возможные пути использования сравнительных данных по вариабельности интерьерных и экстерьерных признаков для анализа различных вопросов экологии.

Относительный вес сердца. В табл. 4 сведены данные по индивидуальной изменчивости относительного веса сердца у взрослых

Таблица 3

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела взрослых птиц (материал собран в Субарктике) (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	$2,0 \pm 0,2$	<i>Larus argentatus</i>	$5,0 \pm 1,1$
<i>A. clypeata</i>	$8,0 \pm 1,8$	<i>Sterna paradisaea</i>	$9,0 \pm 1,0$
<i>Anser albufrons</i>	$7,0 \pm 1,5$	<i>St. hirundo</i>	$12,0 \pm 1,3$
<i>Nyroca fuligula</i>	$7,0 \pm 1,3$	<i>Pica pica</i>	$19,0 \pm 4,2$
<i>N. marila</i>	$5,0 \pm 1,1$	<i>Corvus corone</i>	$12,0 \pm 2,3$
<i>Clangula hyemalis</i>	$13,0 \pm 2,6$	<i>Acanthis flammea</i>	$12,0 \pm 1,2$
<i>Oidemia nigra</i>	$13,0 \pm 1,8$	<i>Pinicola enucleator</i>	$14,0 \pm 2,6$
<i>Tetrastes bonasia</i>	$11,0 \pm 1,6$	<i>Plectrophenax nivalis</i>	$15,0 \pm 2,2$
<i>Tetrao urogallus</i>	$14,0 \pm 2,0$	<i>Chionophilos alpestris</i>	$11,0 \pm 1,2$
<i>Lagopus lagopus</i>	$11,0 \pm 1,2$	<i>Acanthopneuste borealis</i>	$11,0 \pm 2,0$
<i>Tringa glareola</i>	$13,0 \pm 1,8$	<i>Turdus musicus</i>	$14,0 \pm 2,5$
<i>Capella media</i>	$5,0 \pm 1,1$		

птиц, принадлежащих к 42 видам. При сопоставлении величин коэффициентов вариации индекса сердца у птиц одной систематической группы обращает на себя внимание следующее: в пределах семейств более крупные виды характеризуются сравнительно низкой индивидуальной изменчивостью этого показателя. Особенно четко эта зависимость проявляется при сравнении видов, значительно отличающихся по общему весу тела (у белолобой казарки коэффициент вариации индекса сердца равен 3,0%, а у остальных, более мелких представителей этого семейства он колеблется в пределах от 5,0 до 19,0%).

Констатируемая зависимость может быть объяснена тем, что крупные размеры птиц создают более благоприятные условия для сохранения энергетического баланса. Мелким птицам труднее поддерживать гомеостаз, чем и можно объяснить более высокую степень вариабельности их интерьерных признаков.

Относительный вес печени. Диапазон изменчивости индекса печени находится в явной связи со степенью разнообразия конкретных условий существования отдельных животных [Шварц, 1960; Добринский, 1962а, 1966а; Никульцев, Добринский, 1966; Пястолова, Добринский, Овчинникова, 1966; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968; Добринский, Никульцев, 1969; и др.]. Этим объясняется высокая вариабельность относительного веса печени в пределах вида и значительный размах изменений величины коэффициента вариации рассматриваемого органа у разных видов (в среднем он равен 16,1%; колебания от 3,4% — *Erythrina erythrina* до 32,6% — *Fulica atra*, *Tringa stagnatilis*).

Сравнительно низкая индивидуальная изменчивость относительного веса печени характерна для представителей сем. тетеревиных и выюрковых (табл. 5). В питании тетеревиных не наблюдается столь резких кратковременных изменений в обеспеченности кормами, как у других птиц (особенно насекомоядных). Очевидно, этим можно объяснить невысокую индивидуальную изменчивость относительного веса печени у птиц данного семейства. То же самое справедливо и в отношении представителей сем. выюрковых.

Таблица 4

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) относительного веса сердца птиц (для биометрической обработки использованы только взрослые самцы)* (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	19,0 \pm 2,4	<i>Chloris chloris</i>	5,5 \pm 0,8
<i>Anser albifrons</i>	3,0 \pm 0,7	<i>Acanthis flavirostris</i>	8,1 \pm 1,1
<i>Nyroca fuligula</i>	12,0 \pm 2,1	<i>A. flammea</i>	10,0 \pm 1,1
<i>N. marila</i>	5,0 \pm 1,1	<i>Pinicola enucleator</i>	9,0 \pm 1,7
<i>Clangula hyemalis</i>	11,0 \pm 2,2	<i>Erythrura erythrura</i>	2,5 \pm 0,4
<i>Oidemia nigra</i>	12,0 \pm 1,7	<i>Emberiza schoeniclus</i>	8,1 \pm 0,9
<i>Tetrastes bonasia</i>	12,0 \pm 1,7	<i>Plectrophenax nivalis</i>	12,0 \pm 1,7
<i>Lagopus lagopus</i>	17,0 \pm 1,9	<i>Melanocorypha leucoptera</i>	10,2 \pm 1,6
<i>Philomachus pugnax</i>	11,4 \pm 1,1	<i>M. yeltoniensis</i>	16,7 \pm 2,1
<i>Tringa glareola</i>	14,0 \pm 1,9	<i>Chionophilos alpestris</i>	11,0 \pm 1,2
<i>Calidris minutus</i>	11,3 \pm 1,5	<i>Calandrella cinerea</i>	6,7 \pm 0,7
<i>Phalaropus lobatus</i>	11,3 \pm 1,5	<i>C. pispoletta</i>	11,5 \pm 1,4
<i>Capella media</i>	11,0 \pm 2,4	<i>Alauda arvensis</i>	13,0 \pm 1,7
<i>Chlidonias nigra</i>	7,4 \pm 1,2	<i>Motacilla alba</i>	10,2 \pm 1,1
<i>Ch. leucoptera</i>	8,3 \pm 1,2	<i>Anthus trivialis</i>	10,2 \pm 1,2
<i>Larus argentatus</i>	10,0 \pm 2,2	<i>Parus cyanus</i>	5,6 \pm 0,9
<i>Sterna paradisaea</i>	12,0 \pm 1,3	<i>P. atricapillus</i>	6,9 \pm 1,1
<i>St. hirundo</i>	13,0 \pm 1,4	<i>Saxicola torquata</i>	9,3 \pm 1,5
<i>Pica pica</i>	16,0 \pm 3,5	<i>S. rubetra</i>	1,6 \pm 0,3
<i>Corpus corone</i>	13,0 \pm 2,4	<i>Luscinia svecica</i>	12,7 \pm 1,5
<i>Podiceps nigricollis</i>	19,0 \pm 2,4	<i>Riparia riparia</i>	16,2 \pm 2,4

* Материал собран в Субарктике (данные автора) и в южном Зауралье (данные С.С. Шварца).

Сравнительный анализ величин коэффициентов вариации индекса печени у молодых и взрослых птиц проведен нами на девяти видах (табл. 5,6). В большинстве случаев у молодых птиц вариабельность индекса печени ниже. Однако динамический подход к оценке величины вариабельности относительного веса печени у группы молодых птиц позволяет внести некоторые уточнения в отмеченную закономерность. До тех пор пока птенцы (уже покинувшие гнездо) подкармливаются родителями, изменчивость индекса печени у них ниже, чем у взрослых (родители больше заботятся о питании птенцов, чем об удовлетворении своих собственных потребностей в корме). Наблюдения, подтверждающие это, проведены на белой трясогузке, краснозобом коньке и дрозде-рябиннике. Когда птенцы полностью переходят к самостоятельному образу жизни, изменчивость веса их печени больше, чем у взрослых (наблюдения над дроздом-белобровиком).

Таким образом, у мелких насекомоядных птиц нарушение нормального кормления ведет к снижению веса печени, а в популяции в целом — к увеличению изменчивости индекса этого органа (разные особи в силу случайных причин страдают от нарушения кормового режима в разной степени). Поэтому сам по себе показатель изменчивости веса печени может служить индикатором условий существования популяции и, что еще более существенно, разных внутривидовых групп.

Таблица 5

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) относительного веса печени птиц (для биометрической обработки использованы только взрослые самцы) * (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	18,0 \pm 2,2	<i>Acanthis flavirostris</i>	16,6 \pm 2,2
<i>A. clypeata</i>	22,0 \pm 4,9	<i>A. flammea</i>	15,0 \pm 1,6
<i>Anser albifrons</i>	14,0 \pm 3,1	<i>Pinicola enucleator</i>	11,0 \pm 2,1
<i>Nyroca fuligula</i>	19,0 \pm 3,4	<i>Erythrura erythrura</i>	3,4 \pm 0,6
<i>N. marila</i>	19,0 \pm 4,2	<i>Emberiza schoeniclus</i>	5,9 \pm 0,7
<i>Clangula hyemalis</i>	19,0 \pm 3,8	<i>Plectrophenax nivalis</i>	16,0 \pm 2,3
<i>Oidemia nigra</i>	14,0 \pm 2,0	<i>Melanocorypha leucoptera</i>	12,6 \pm 1,9
<i>Tetrao urogallus</i>	10,0 \pm 1,6	<i>M. yeltoniensis</i>	18,7 \pm 2,3
<i>Lagopus lagopus</i>	16,0 \pm 1,8	<i>Chionophilos alpestris</i>	21,0 \pm 2,2
<i>Fulica atra</i>	32,6 \pm 6,3	<i>Calandrella cinerea</i>	17,2 \pm 1,9
<i>Philomachus pugnax</i>	18,0 \pm 1,8	<i>C. pispoletta</i>	19,3 \pm 2,3
<i>Tringa stagnatilis</i>	32,6 \pm 4,2	<i>Alauda arvensis</i>	11,8 \pm 1,6
<i>T. glareola</i>	25,0 \pm 3,4	<i>Motacilla alba</i>	22,4 \pm 2,4
<i>Phalaropus lobatus</i>	20,8 \pm 2,8	<i>Anthus trivialis</i>	13,8 \pm 1,7
<i>Capella media</i>	11,0 \pm 2,4	<i>Parus cyanus</i>	17,9 \pm 3,1
<i>Chlidonias nigra</i>	11,0 \pm 1,8	<i>P. atricapillus</i>	13,6 \pm 2,1
<i>Larus argentatus</i>	14,0 \pm 3,1	<i>Saxicola torquata</i>	22,6 \pm 3,7
<i>Sterna paradisaea</i>	17,0 \pm 1,8	<i>S. rubetra</i>	11,6 \pm 2,2
<i>St. hirundo</i>	11,0 \pm 1,2	<i>Podiceps nigricollis</i>	10,6 \pm 1,3
<i>Pica pica</i>	18,0 \pm 4,0	<i>Riparia riparia</i>	19,5 \pm 2,9
<i>Corvus corone</i>	23,0 \pm 4,3	<i>Turdus musicus</i>	13,0 \pm 2,3
<i>Chloris chloris</i>	11,2 \pm 1,5		

* Материал собран в Субарктике (данные автора) и в южном Зауралье (данные С.С. Шварца).

Таблица 6

Коэффициенты вариации ($C.V.$) относительного веса печени у молодых птиц субарктических популяций* (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas clypeata</i>	11,0	<i>Motacilla alba</i>	16,0
<i>Oidemia nigra</i>	3,0	<i>Anthus cervina</i>	9,0
<i>Tringa glareola</i>	22,0	<i>Turdus pilaris</i>	10,0
<i>Sterna paradisaea</i>	10,0	<i>T. musicus</i>	17,0
<i>St. hirundo</i>	17,0		

Примечание. Птенцы синьги взяты за несколько часов перед вылуплением; остальные исследованные птицы — слетки.

Необычно низкий коэффициент вариации этого признака характерен для птенцов синьги, взятых из яиц за несколько часов перед вылуплением. Данный факт не является неожиданностью, если учесть, что перед вылуплением и в первое время постэмбрионального развития питание птенцов идет главным образом за счет жирового тела и запаса желтка.

Таблица 7

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) относительного веса поджелудочной железы птиц (взрослые самцы) * (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	22,0 \pm 2,7	<i>Larus argentatus</i>	21,0 \pm 4,7
<i>A. clypeata</i>	30,0 \pm 6,6	<i>Pica pica</i>	24,0 \pm 5,3
<i>Nyroca fuligula</i>	28,0 \pm 5,0	<i>Corvus corone</i>	27,0 \pm 5,1
<i>N. marila</i>	20,0 \pm 4,4	<i>Acanthis flavirostris</i>	29,0 \pm 3,8
<i>Clangula hyemalis</i>	19,0 \pm 3,8	<i>A. flammea</i>	26,0 \pm 2,8
<i>Oidemia nigra</i>	19,0 \pm 2,7	<i>Pinicola enucleator</i>	39,0 \pm 7,3
<i>Tetrastes bonasia</i>	20,0 \pm 2,8	<i>Calandrella cinerea</i>	23,2 \pm 2,5
<i>Lagopus lagopus</i>	35,0 \pm 3,9	<i>Calandrella pispoletta</i>	36,6 \pm 4,4
<i>Phalaropus lobatus</i>	35,4 \pm 4,8	<i>Alauda arvensis</i>	25,0 \pm 3,3
<i>Tringa glareola</i>	27,0 \pm 3,7	<i>Chionophilos alpestris</i>	32,0 \pm 3,4
<i>Chlidonias nigra</i>	26,0 \pm 4,3	<i>Luscinia svecica</i>	37,0 \pm 4,5
<i>Sterna paradisaea</i>	25,0 \pm 2,8	<i>Turdus musicus</i>	19,0 \pm 3,4
<i>St. hirundo</i>	22,0 \pm 2,4	<i>Riparia riparia</i>	20,6 \pm 3,0

* Материал собран в Субарктике (данные автора) и в южном Зауралье (данные С.С. Шварца).

Относительный вес поджелудочной железы. Поджелудочная железа птиц — орган, для которого характерна наивысшая индивидуальная изменчивость (по сравнению с другими изученными интерьерными признаками). У большинства обследованных видов птиц коэффициент вариации индекса поджелудочной железы превышает 20% (в среднем 26,4%; колебания от 19,0 — *Cl. hyemalis*, *O. nigra*, *T. musicus* до 39,0% — *P. enucleator*, табл. 7). Отчасти высокая вариабельность индекса поджелудочной железы может быть обусловлена известными трудностями препарирования этого органа. Однако мы придерживаемся мнения, что отмеченное явление в своей основе имеет биологические причины.

Относительный вес головного мозга. Средняя величина коэффициента вариации индекса головного мозга, по нашим данным (табл. 8), составляет 14,9% с амплитудой от 7,0% (*A. acuta*, *N. marila*) до 30,0% (*T. urogallus*). Величина вариабельности абсолютного веса этого органа значительно ниже (в среднем 8—9%). Результаты сопоставления изменчивости абсолютного и относительного веса головного мозга на первый взгляд могут показаться неожиданными. Но если учесть, что мозг птиц достигает дефинитивных размеров на ранних стадиях онтогенеза и в дальнейшем его масса практически не увеличивается, то становится понятной высокая изменчивость его относительного веса. При этом мы исходим из следующих соображений. Существенное увеличение веса тела животного должно сопровождаться, например, пропорциональным нарастанием массы локомоторной мускулатуры. Интенсификация же деятельности головного мозга не требует обязательного изменения его объема. Очевидно, что между весом тела и весом головного мозга в пределах вида нет прямой зависимости, а раз это так, то неизбежна высокая вариабельность относительного веса рассматриваемого органа. Хорошим подтверждением этого являются наши данные по величине коэффициента вариации

Таблица 8

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) относительного веса головного мозга птиц субарктических популяций (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	$7,0 \pm 0,9$	<i>Larus argentatus</i>	$9,0 \pm 2,0$
<i>A. clypeata</i>	$10,0 \pm 2,2$	<i>Sterna paradisaea</i>	$13,0 \pm 1,4$
<i>Anser albifrons</i>	$12,0 \pm 2,6$	<i>St. hirundo</i>	$11,0 \pm 1,2$
<i>Nyroca fuligula</i>	$12,0 \pm 2,2$	<i>Pica pica</i>	$17,0 \pm 3,8$
<i>N. marila</i>	$7,0 \pm 1,5$	<i>Corvus corone</i>	$11,0 \pm 2,1$
<i>Clangula hyemalis</i>	$13,0 \pm 2,6$	<i>Acanthis flammea</i>	$11,0 \pm 1,2$
<i>Oidemia nigra</i>	$24,0 \pm 3,4$	<i>Pinicola enucleator</i>	$17,0 \pm 3,2$
<i>Tetrastes bonasia</i>	$15,0 \pm 2,1$	<i>Plectrophenax nivalis</i>	$25,0 \pm 3,7$
<i>Tetrao urogallus</i>	$30,0 \pm 4,3$	<i>Chionophilos alpestris</i>	$16,0 \pm 1,7$
<i>Lagopus lagopus</i>	$17,0 \pm 1,9$	<i>Acanthopneuste borealis</i>	$14,0 \pm 2,5$
<i>Tringa glareola</i>	$14,0 \pm 1,9$	<i>Turdus musicus</i>	$24,0 \pm 4,3$
<i>Capella media</i>	$14,0 \pm 3,1$		

ции индекса головного мозга у глухаря (см. табл. 8). Известно, что у птиц этого вида с возрастом размеры тела значительно увеличиваются. Поэтому сравнительно высокое варьирование индекса мозга у глухаря может быть связано с неоднородностью нашего материала в возрастном отношении (в группу взрослых включены все птицы старше года).

Относительная длина кишечника и его слепого отдела. Кишечник можно отнести к группе органов, для которых характерна сравнительно низкая вариабельность их относительных размеров (табл. 9). Из всех изученных нами признаков более низким коэффициентом вариации отличается лишь индекс летательной мускулатуры. Интересно, что у некоторых видов птиц величина варьирования индекса кишечника не превышает 5%, а в среднем она равна 10,5%.

На примере изменчивости индекса слепого отдела кишечника птиц подтверждается общепризнанное правило: органы, потерявшие или теряющие свое значение, варьруют очень сильно (слепой отдел кишечника можно рассматривать как орган, который у некоторых видов птиц является рудиментарным; лишь у растительноядных и отчасти у мясоядных форм он выполняет определенную пищеварительную функцию) [Дементьев, 1940].

Наш материал по некоторым видам птиц подтверждает сказанное (табл. 10). Наименьшая индивидуальная изменчивость индекса слепого отдела характерна для растительноядных птиц (сем. тетеревиные), наибольшая — для ихтиофагов (сем. чайки), энтомофагов и птиц, питающихся зернами.

Относительный вес летательной мускулатуры¹. Индекс летательной мускулатуры является наименее вариабельным признаком. Коэффициент вариации этого показателя в среднем равен 7,7% (от 2,0% у *A. clypeata* до 15,0% у *T. musicus*). При анализе данных табл. 11

¹ Как показатель развития летательной мускулатуры нами использовался вес *m. pectoralis major* + *m. supracoracoideus* одной стороны тела.

Таблица 9

Коэффициенты вариации (C.V. $\pm m_{C.V.}$) относительной длины кишечника птиц (взрослые самцы) * (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	9,0 \pm 1,1	<i>Ac. flammea</i>	12,0 \pm 1,3
<i>A. clypeata</i>	8,0 \pm 1,8	<i>Pinicola enucleator</i>	23,0 \pm 4,3
<i>Anser albifrons</i>	11,0 \pm 2,4	<i>Erythrura erythrura</i>	7,1 \pm 1,2
<i>Nyroca fuligula</i>	5,0 \pm 0,9	<i>Emberiza schoeniclus</i>	10,6 \pm 1,2
<i>N. marila</i>	6,0 \pm 1,3	<i>Plectrophenax nivalis</i>	10,0 \pm 1,5
<i>Clangula hyemalis</i>	5,0 \pm 1,0	<i>Chionophilos alpestris</i>	10,0 \pm 1,1
<i>Oidemia nigra</i>	6,0 \pm 0,8	<i>Melanocorypha leucoptera</i>	9,7 \pm 1,5
<i>Tetrastes bonasia</i>	11,0 \pm 1,6	<i>M. yeltoniensis</i>	9,5 \pm 1,2
<i>Lagopus lagopus</i>	8,0 \pm 0,9	<i>Calandrella cinerea</i>	6,0 \pm 0,6
<i>Fulica atra</i>	26,8 \pm 5,2	<i>C. pispoletta</i>	11,6 \pm 1,4
<i>Tringa stagnatilis</i>	4,2 \pm 5,5	<i>Alauda arvensis</i>	10,4 \pm 1,4
<i>Phalaropus lobatus</i>	11,1 \pm 1,5	<i>Motacilla alba</i>	11,7 \pm 1,3
<i>Tringa glareola</i>	12,0 \pm 1,7	<i>Pica pica</i>	10,0 \pm 2,2
<i>Capella media</i>	10,0 \pm 2,2	<i>Corvus corone</i>	9,0 \pm 1,7
<i>Larus argentatus</i>	12,0 \pm 2,7	<i>Parus cyanus</i>	13,4 \pm 2,3
<i>Sterna paradisaea</i>	8,0 \pm 0,9	<i>P. atricapillus</i>	15,4 \pm 2,3
<i>St. hirundo</i>	7,0 \pm 0,8	<i>Saxicola torquata</i>	14,6 \pm 2,4
<i>Chlidonias nigra</i>	10,6 \pm 1,7	<i>S. rubetra</i>	8,2 \pm 1,5
<i>Ch. leucoptera</i>	6,6 \pm 1,0	<i>Luscinia svecica</i>	8,1 \pm 1,0
<i>Podiceps nigricollis</i>	8,2 \pm 1,0	<i>Turdus musicus</i>	11,0 \pm 1,9
<i>Chloris chloris</i>	19,4 \pm 2,7	<i>Riparia riparia</i>	11,8 \pm 1,8
<i>Acanthis flavirostris</i>	14,0 \pm 1,9		

* Материал собран в Субарктике (данные автора) и в южном Зауралье (данные С.С. Шварца).

Таблица 10

Коэффициенты вариации (C.V. $\pm m_{C.V.}$) относительной длины слепого отдела кишечника птиц субарктических популяций (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	19,0 \pm 2,4	<i>Capella media</i>	30,0 \pm 6,7
<i>A. clypeata</i>	18,0 \pm 4,0	<i>Larus argentatus</i>	31,0 \pm 6,9
<i>Anser albifrons</i>	21,0 \pm 4,7	<i>Sterna paradisaea</i>	25,0 \pm 2,8
<i>Nyroca fuligula</i>	22,0 \pm 4,0	<i>St. hirundo</i>	26,0 \pm 2,9
<i>N. marila</i>	12,0 \pm 2,6	<i>Corvus corone</i>	18,0 \pm 3,4
<i>Clangula hyemalis</i>	10,0 \pm 2,0	<i>Acanthis flammea</i>	44,0 \pm 4,7
<i>Oidemia nigra</i>	17,0 \pm 2,4	<i>Pinicola enucleator</i>	27,0 \pm 5,1
<i>Tetrastes bonasia</i>	13,0 \pm 1,8	<i>Plectrophenax nivalis</i>	29,0 \pm 4,3
<i>Tetrao urogallus</i>	11,0 \pm 1,6	<i>Chionophilos alpestris</i>	11,0 \pm 1,2
<i>Lagopus lagopus</i>	10,0 \pm 1,1	<i>Acanthopneuste borealis</i>	21,0 \pm 3,8
<i>Tringa glareola</i>	22,0 \pm 3,0		

Таблица 11

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) индекса летательной мускулатуры взрослых птиц Субарктики (в %)

Вид	Коэффициент вариации	Вид	Коэффициент вариации
<i>Anas acuta</i>	5,0 \pm 0,6	<i>Larus argentatus</i>	5,0 \pm 1,1
<i>A. clypeata</i>	2,0 \pm 0,4	<i>Sterna paradisaea</i>	9,0 \pm 1,0
<i>Anser albifrons</i>	6,0 \pm 1,3	<i>St. hirundo</i>	8,0 \pm 0,9
<i>Nyroca fuligula</i>	4,0 \pm 0,7	<i>Pica pica</i>	3,0 \pm 0,7
<i>N. marila</i>	6,0 \pm 1,3	<i>Corvus corone</i>	8,0 \pm 1,5
<i>Clangula hyemalis</i>	8,0 \pm 1,6	<i>Acanthis flammea</i>	10,0 \pm 1,7
<i>Oidemia nigra</i>	6,0 \pm 0,8	<i>Pinicola enucleator</i>	10,0 \pm 1,9
<i>Tetrastes bonasia</i>	13,0 \pm 1,8	<i>Plectrophenax nivalis</i>	12,0 \pm 1,8
<i>Tetrao urogallus</i>	8,0 \pm 1,1	<i>Chionophilos alpestris</i>	6,0 \pm 0,6
<i>Lagopus lagopus</i>	8,0 \pm 0,9	<i>Acanthopneuste borealis</i>	13,0 \pm 2,4
<i>Tringa glareola</i>	9,0 \pm 1,2	<i>Turdus musicus</i>	15,0 \pm 2,7
<i>Capella media</i>	3,0 \pm 0,6		

Таблица 12

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) относительного веса почки взрослых птиц (материал собран в Субарктике) (в %)

Вид	Самки	Самцы	Вид	Самки	Самцы
<i>Anas acuta</i>	21 \pm 6,0	18 \pm 2,0	<i>Pica pica</i>	20 \pm 5,7	25 \pm 5,7
<i>A. clypeata</i>	14 \pm 3,0	8 \pm 4,1	<i>Acanthis flammea</i>	26 \pm 5,5	26 \pm 2,8
<i>Nyroca fuligula</i>	18 \pm 4,3	19 \pm 3,6	<i>Plectrophenax nivalis</i>	17 \pm 3,7	13 \pm 2,0
<i>N. marila</i>	25 \pm 10,4	19 \pm 4,3	<i>Chionophilos alpestris</i>	18 \pm 3,5	20 \pm 2,1
<i>Oidemia nigra</i>	15 \pm 3,1	14 \pm 2,0	<i>Budytes flavus</i>	15 \pm 3,0	—
<i>Tetrastes bonasia</i>	24 \pm 6,4	20 \pm 3,0	<i>Cyanosilvia svecica</i>	13 \pm 4,0	—
<i>Lagopus lagopus</i>	10 \pm 2,2	17 \pm 3,4			
<i>Pluvialis apricarius</i>	4 \pm 1,5	—			
<i>Tringa glareola</i>	23 \pm 5,4	17 \pm 2,4			

прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что виды наиболее мелких размеров характеризуются наивысшей изменчивостью индекса летательной мускулатуры (исключением является лишь рогатый жаворонок).

В то же время группа крупных видов, обладающая в целом низкими показателями коэффициента вариации рассматриваемого органа, не отличается гомогенностью. Так, морянка и широконоска (птицы примерно равных размеров) достоверно различаются по степени варибельности относительно веса летательной мускулатуры. Аналогичным образом отличаются фифи и дупель и ряд других птиц.

Сравнительно низкая варибельность индекса летательной мускулатуры птиц объясняется, по нашему мнению, требованием сохранения определенного соотношения между массой тела и массой мускулатуры крыла.

У различных видов это соотношение различно и обусловлено характером полета [Гладков, 1949; Штегман, 1950, 1952, 1953, 1954; Якоби, 1960;

Таблица 13

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) относительного веса надпочечников взрослых птиц (в %)

Вид	Весна	Лето	Осень
<i>Larus ridibundus</i>	15,1 \pm 2,3	19,7 \pm 2,6	—
<i>L. minutus</i>	10,7 \pm 3,0	14,7 \pm 2,5	—
<i>Nyroca fuligula</i>	27,1 \pm 5,1	—	18,0 \pm 5,2
<i>N. ferina</i>	24,6 \pm 5,2	—	—
<i>Anas penelope</i>	20,3 \pm 6,4	—	—
<i>Melanitta nigra</i>	—	—	16,1 \pm 2,9
<i>Anas platyrhynchos</i>	—	—	21,7 \pm 10,8
<i>Tetrao urogallus</i>	—	—	15,4 \pm 2,8
<i>Corvus frugilegus</i>	17,1 \pm 3,5	—	—

Кирпичев, 1960; Кокшайский, 1962, 1964; Кузьмина, 1962; Добринский, 1962а, 1966, Вязович, 1973; и др.].

Мы присоединяемся к мнению А.В. Яблокова [1966], который считает, что относительный вес мускулатуры не может являться хорошим популяционным показателем. Однако наше обоснование этого положения несколько иное. В указанном плане индекс мускулатуры, по мнению Яблокова, не может быть успешно использован по той причине, что у некоторых видов он очень изменчив. Мы же видим трудности использования относительного веса мускулатуры в качестве маркера популяций в том, что величина этого показателя строго коррелирована с типом передвижения животных. Так как тип передвижения — видовой признак, то популяции в большинстве случаев и не должны существенно различаться ни по величине индекса мускулатуры, ни по степени вариабельности этого признака. Однако все сказанное не следует понимать в том смысле, что такой показатель, как коэффициент вариации относительного веса летательной мускулатуры, должен быть вообще исключен из арсенала эколога при популяционных исследованиях. Мы хотели лишь обратить внимание на те "помехи", которые встречаются при использовании коэффициента вариации этого признака в качестве показателя специфики популяций.

Относительный вес почек и надпочечников. Литературные данные по степени вариабельности относительного веса почек животных крайне ограничены. Можно назвать лишь несколько работ, в которых разбирается вопрос об индивидуальной изменчивости этого показателя [Шварц, 1959, 1960; Добринский, 1962а, 1967; Яблоков, 1966; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968]. Следует подчеркнуть, что материалы по вариабельности индекса почек птиц в них представлены гораздо менее полно, чем по млекопитающим. Вариабельность индекса почек наиболее полно изучена нами у птиц субарктических популяций. У взрослых птиц коэффициент вариации признака рассматриваемого признака колеблется в пределах от 4 до 26% (табл. 12).

Коэффициент вариации индекса надпочечников укладывается в рамки обычной нормы вариабельности внутренних органов птиц (10,7–27,1%). Существенной разницы в размахе индивидуальной изменчивости этого признака у взрослых птиц по сезонам на нашем материале не обнаруживается (табл. 13).

§ 2. ПРИЧИНЫ РАЗЛИЧИЙ В СТЕПЕНИ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Анализ материалов, приведенных в § 1, показывает, что наименьшей вариабельностью отличаются такие показатели, как общий вес тела, индексы летательной мускулатуры, сердца и кишечника. Несколько более высокий коэффициент вариации характерен для индексов головного мозга, печени и почки. Наконец, относительные размеры надпочечников, слепого отдела кишечника и поджелудочной железы варьируют очень сильно (табл. 14).

Попытка установить причины, обуславливающие различную степень вариабельности интерьерных признаков, была уже сделана нами ранее [Добринский, 1962]. При этом предлагалось разбить изучаемые признаки на три группы. Наши новые материалы в общем подтвердили правильность этой группировки и в то же время позволили внести в ее схему некоторые уточнения и дополнения.

Несмотря на то, что в разных группах птиц изменчивость интерьерных показателей различна, в характере вариабельности разных органов намечаются некоторые общие закономерности. За очень редким исключением, у большинства птиц изменчивость относительного веса поджелудочной железы наивысшая. На втором месте по величине индивидуальной изменчивости стоит относительная длина слепого отдела кишечника. Располагая остальные внутренние органы по убыванию величины коэффициента вариации их индексов, получим ряд: надпочечники, почки, печень, головной мозг, кишечник, сердце и летательная мускулатура. По степени изменчивости изученные нами органы отчетливо разбиваются на несколько групп.

В первую группу мы предлагаем выделять печень, поджелудочную железу и надпочечники. Функциональная деятельность этих органов связана с изменением их массы. Для печени и поджелудочной железы характерно изменение абсолютного и относительного веса в течение короткого промежутка времени. Наиболее показательным примером в этом отношении является печень, которая служит не только энергетическим, но и белковым депо. Органы данной группы отличаются наибольшей индивидуальной изменчивостью (коэффициент вариации индекса печени в среднем равен 16, поджелудочной железы — 26%).

Отмеченная выше особенность деятельности печени и поджелудочной железы может влиять на величину их индивидуальной изменчивости следующим образом. Для взятия пробы из популяции требуется определенное время. На эту работу обычно затрачивается 5—10 дней. За указанный период как климатические, так и кормовые условия могут существенно измениться. Одной из реакций организма на смену условий существования будет изменение размеров печени и поджелудочной железы. Весьма обширные наблюдения показывают, что достаточно буквально одного дня, чтобы вес печени значительно изменился. Практически невозможно взять пробу из популяции, все особи которой находились бы в одинаковых условиях. А раз это так, то неизбежной является и высокая индивидуальная изменчивость веса печени и поджелудочной железы. Жизненные условия непрерывно изменяются, поэтому относительно высокую вариабельность индексов органов первой группы следует считать нормальной. Более этого, снижение их изменчивости надо рассматривать в качестве индикатора экологического своеобразие обследуемой популяции.

Таблица 14

Коэффициент вариации (C.V.) некоторых морфофизиологических показателей птиц (в %)

Морфофизиологический показатель	Средняя величина	limit	Морфофизиологический показатель	Средняя величина	limit
Индекс летательной мускулатуры	7,7	2,0—15,0	Индекс почки	17,0	6,0—26,0
Вес тела	10,6	2,0—19,0	Индекс надпочечников	21,0	10,7—40,0
Индекс сердца	10,6	1,6—19,0	Индекс слепого отдела кишечника	20,8	10,0—44,0
Индекс кишечника	10,5	4,2—26,8	Индекс поджелудочной железы	26,4	19,0—39,0
Индекс головного мозга	14,9	7,0—30,0			
Индекс печени	16,1	3,4—32,6			

Ко второй группе органов можно отнести сердце, почки и кишечник. Интенсификация функций органов этой группы также сопровождается увеличением их размеров. Но в отличие от органов первой группы изменением их массы не может происходить за короткий период. При кратковременных изменениях условий жизни увеличение или уменьшение относительного веса указанных органов отнюдь не обязательно, чем и может быть объяснена более низкая индивидуальная изменчивость индексов внутренних органов этой группы.

На примере изменчивости индекса слепого отдела кишечника (третья группа в нашей системе) можно видеть, в какой степени функциональная значимость органа влияет на степень индивидуальной изменчивости его относительного веса. Мы уже отмечали, что слепой отдел кишечника у некоторых видов птиц можно считать рудиментарным. Отсюда понятно, почему наименьшая индивидуальная изменчивость этого показателя характерна для растительноядных, наибольшая — для ихтиофагов, энтомофагов и птиц, питающихся семенами. Этот пример иллюстрирует одно важное методическое положение: не только абсолютное выражение отдельных показателей, но и их изменчивость могут явиться индикатором экологических особенностей животных.

В четвертую группу следует объединить внутренние органы, относительный вес которых стоит в очень тесной связи с размерами тела. Причем эта связь может быть двоякого рода.

В первом случае орган достигает максимальных размеров на ранних этапах развития животного и в дальнейшем его масса (в зависимости от функциональной активности) изменяется в незначительных пределах. Это приводит к тому, что степень вариабельности индекса органа будет определяться главным образом неоднородностью обследуемой популяции по общему весу животных. Этим ограничиваются возможности использования коэффициента вариации относительных размеров подобных органов как показателя системы "среда—популяция". В качестве примера такого типа органов может быть назван головной мозг птиц.

Во втором случае масса органа на любой стадии онтогенеза (после того, как он начал выполнять основную функцию) изменяется пропорционально изменению общего веса тела. Таким органом является летательная мускулатура. Хотя строгость требования к сохранению указан-

ного соотношения у разных видов птиц различна, все же она в отношении к системе "масса летательной мускулатуры — масса тела" гораздо выше, чем в отношении систем, где место мускулатуры крыла занимают другие органы. В этом мы видим причину сравнительно низкой вариабельности относительного веса летательной мускулатуры. Все сказанное делает понятным, почему использование коэффициента вариации индекса летательной мускулатуры в экологических исследованиях встречает известные трудности.

Непосредственное отношение к вопросу о причинах различий в степени вариабельности интерьерных признаков имеет работа С.С. Шварца [1969] по сравнительному анализу изменчивости некоторых морфофизиологических показателей у эмбрионов и взрослых птиц. Поэтому мы считаем необходимым цитировать некоторые ее положения. "Изучалась изменчивость веса сердца, печени и мозга малой чайки (*Larus minutus*) на п-ове Ямал. Получены следующие данные. Коэффициент вариации относительного веса органов у одновозрастных эмбрионов оказался равным, %: сердце $22,2 \pm 2,32$; печень $11,2 \pm 1,24$; для родителей соответственно $8,45 \pm 1,08$; $15,22 \pm 1,94$. Сопоставление этих цифр приводит к весьма интересным выводам. Резкое снижение изменчивости веса сердца у взрослых птиц (по сравнению с эмбрионами) свидетельствует о том, что в процессе активной жизни птиц нивелируются различия между генетически различными животными или животными, у которых процесс онтогенеза отклоняется от нормы. Не лишено вероятности, что какая-то часть особей, наиболее резко отклоняющихся от нормы, была элиминирована до достижения возраста взрослой птицы. Для того чтобы проверить эти предположения, был вычислен коэффициент вариации для эмбрионов в пределах отдельных кладок. В этом случае сравнение проводилось в пределах близкородственной группы животных (родные братья и сестры), поэтому изменчивость рассматриваемого показателя резко снизилась ($C = 11,2 \pm 1,2$). Однако значительно важнее, что изменчивость взрослых птиц оказалась ниже изменчивости эмбрионов, даже если последние представлены неизмеримо более однородной в генетическом отношении группой животных. Это значит, что в конкретных природных популяциях фенотипическая изменчивость не усиливает, а маскирует генетическую разнородность популяции в отношении такого важнейшего признака, как размеры сердца.

Совершенно иной результат дает рассмотрение изменчивости относительного веса печени. Печень эмбрионов варьирует меньше, чем у взрослых. Если сравнить, как и в предыдущем случае, изменчивость генетически однородной группы эмбрионов ($C = 8,82 \pm 1,18$), то наблюдаемое различие почти двукратное. Становится ясным, что в данном случае фенотипическая изменчивость усиливает генетическую разнородность популяции. Вполне аналогичный результат был получен нами и при сравнении животных разного возраста, но уже перешедших к самостоятельному образу жизни.

Эти примеры показывают, что получение данных, характеризующих изменчивость разных признаков животных на разных этапах онтогенеза, создает предпосылки для определения генетической природы особенностей отдельных популяций. Эти же данные подсказывают пути исследования генетической природы межпопуляционных различий . . ." [1969, с. 38—39].

Мы отдаем себе отчет в том, что осветили далеко не все причины, обуславливающие различную степень индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков, но и приведенные материалы могут служить ориентирами при анализе данных по динамике интерьерных особенностей птиц, который проводится в следующих разделах.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИЙ

В предыдущей главе рассматривалась вариабельность морфофизиологических и экстерьерных признаков у различных видов. В результате получено общее представление об амплитуде индивидуальной изменчивости этих показателей в пределах изученной группы видов класса птиц. Кроме того, мы имели возможность сопоставить степень варьирования относительных размеров отдельных органов. Однако это лишь первый необходимый этап на пути изучения динамики степени варьирования морфологических признаков. Более важной задачей является проведение сравнительного анализа в указанном плане различных популяций в пределах отдельных видов. Здесь следует различать два аспекта исследований: межпопуляционный и внутривидовой. В первом случае мы имеем в виду выявление различий в степени вариабельности изученных признаков у представителей разных популяций, во втором — изучение таких форм индивидуальной изменчивости, как хронографическая, сезонная и пр.

§ 1. СОПОСТАВЛЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПО СТЕПЕНИ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

В литературе очень мало данных, характеризующих вариабельность интерьерных признаков птиц различных популяций. Наш материал, иллюстрирующий географическую изменчивость степени вариабельности морфофизиологических признаков, представлен достаточно многочисленными и однородными выборками по четырем видам птиц (полярная и речная крачки, малая чайка, речная чайка, домовый воробей).

На примере анализа данных по величине коэффициента вариации общего веса тела и относительных размеров сердца, печени, почки, головного мозга у трех популяций полярной крачки выявляется очень четкая закономерность: самцы полярной крачки, обитающие вблизи от северной границы ареала, явно отличаются от представителей южной популяции этого вида пониженной вариабельностью этих показателей (табл. 15). При этом констатируемые различия в большинстве случаев достоверны или приближаются к достоверным. Полярные крачки со среднего Ямала ($68,5^{\circ}$ с.ш.) занимают в этом отношении промежуточное положение.

При сравнении в этом же плане двух популяций речной крачки картина географических изменений степени вариабельности морфофизиологических показателей оказывается менее определенной (табл. 16, 17). Хотя в данном случае не обнаруживается строгой векторизованности величины индивидуальной изменчивости индексов внутренних органов, но заслуживает внимания сам факт популяционных различий по вариабельности ряда морфофизиологических признаков. У самцов речной крачки с южного Ямала вариабельность общего веса тела наиболее высокая ($10,0 \pm 1,4\%$).

Птицы, добытые на оз. Черном (56° с.ш.), отличаются значительно меньшим коэффициентом вариации веса тела. То же самое можно констатировать и в отношении географической изменчивости степени вариабельности головного мозга (на юге $6,0 \pm 0,57\%$; на севере $11,0 \pm$

Таблица 15

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и некоторых интерьерных признаков у самцов полярной крачки (в %)

Пункт сбора материала	Общий вес тела	Сердце	Печень	Почки	Головной мозг
О-в Каменный, 74° с.ш.	$6,5 \pm 0,63$	$9,1 \pm 0,88$	$8,7 \pm 0,84$	$9,4 \pm 0,91$	$7,0 \pm 0,68$
Р. Нурма-Яха, 68,5° с.ш.	$6,5 \pm 0,82$	$9,0 \pm 1,13$	$13,0 \pm 1,64$	$8,2 \pm 1,04$	$8,0 \pm 1,01$
Фактория Хадыта, 67,5° с.ш.	$9,0 \pm 0,95$	$12,0 \pm 1,24$	$17,0 \pm 1,86$	$14,0 \pm 1,48$	$13,0 \pm 1,38$

Таблица 16

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и некоторых интерьерных признаков у самцов речной крачки (в %)

Пункт сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Головной мозг	Летательная мускулатура
Южный Ямал, 67° с.ш.	$10,0 \pm 1,40$	$7,2 \pm 1,01$	$11,0 \pm 1,54$	$11,0 \pm 1,54$	$11,0 \pm 1,54$	$5,8 \pm 0,82$
Оз. Черное, 56° с.ш.	$6,0 \pm 0,57$	$7,7 \pm 0,73$	$19,0 \pm 1,81$	$12,5 \pm 1,19$	$6,0 \pm 0,57$	$5,2 \pm 0,49$

Таблица 17

Коэффициенты вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и некоторых интерьерных признаков у самок речной крачки (в %)

Пункт сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень
Южный Ямал, 67° с.ш.	$10,5 \pm 2,30$	$10,9 \pm 2,42$	$11,8 \pm 2,80$
Оз. Черное, 56° с.ш.	$10,5 \pm 1,10$	$8,8 \pm 0,93$	$16,0 \pm 1,70$

$\pm 1,54\%$). Обратная ситуация наблюдается при анализе величины коэффициента вариации индекса печени у птиц сопоставляемых популяций. Как и у полярной крачки, с продвижением в высокие широты пределы индивидуальной изменчивости этого показателя у самцов речной крачки сужаются (следует отметить, что самцы речной крачки с южного Ямала характеризуются более высоким индексом печени: $53,5 \pm 1,7\%$ по сравнению с $43,4 \pm 1,6\%$). Самки речной крачки рассматриваемых популяций достоверно не отличаются по степени вариабельности изученных морфофизиологических показателей.

О варьировании индексов некоторых внутренних органов у самцов и самок малой чайки можно судить по данным табл. 18 и 19. При их анализе следует обратить внимание на факт снижения вариабельности индекса печени в условиях Субарктики. Интересно отметить, что на большом про-

Таблица 18

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и индексов некоторых внутренних органов у самцов малой чайки различных популяций (в %)

Пункт сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень
Пос. Лабитнанги, 67° с.ш.	7,86 ± 1,68	13,39 ± 3,05	7,66 ± 1,64
Пос. Ванзеват, 64° с.ш.	8,97 ± 1,43	13,50 ± 2,17	18,93 ± 3,12
Р. Святая, 63,5° с.ш.	6,59 ± 0,85	10,86 ± 1,44	18,76 ± 2,50
Пос. Армизон, 56° с.ш.	6,75 ± 0,85	8,45 ± 1,08	15,22 ± 1,94

Таблица 19

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и индексов некоторых внутренних органов у самок малой чайки различных популяций (в %)

Пункт сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень
Пос. Лабитнанги, 67° с.ш.	12,54 ± 3,41	12,15 ± 3,30	12,38 ± 3,37
Пос. Ванзеват, 64° с.ш.	7,56 ± 2,26	11,49 ± 5,16	8,05 ± 2,42
Пос. Армизон, 56° с.ш.	7,97 ± 1,57	10,53 ± 2,51	18,89 ± 4,88

тяжении ареала этого вида с юга на север наблюдается стабилизация величины рассматриваемого показателя у самцов и лишь приблизительно на широте полярного круга степень варьирования индекса печени резко снижается. Такая же тенденция намечается и при рассмотрении материала по самкам этого вида. Однако в последнем случае уровень достоверности констатируемого различия низкий. И в отношении малой чайки удается обнаружить отмеченную ранее обратную зависимость между величиной коэффициента вариации индекса печени и относительными размерами этого органа. Наибольшая вариабельность индекса печени характерна для самцов чаек, добытых в районе пос. Ванзеват и р. Святой (см. табл. 18). У птиц этих же популяций и самые низкие относительные размеры печени (соответственно $36,6 \pm 1,55$ и $37,2 \pm 1,27\%$ по сравнению с $42,3 \pm 0,97\%$ у чаек южнотомской популяции).

В противоположность всем другим изученным представителям сем. Laridae и Sternidae у самцов речной чайки наивысшей вариабельностью индекса печени отличаются птицы южнотомской популяции (табл. 20), а самый низкий коэффициент вариации относительного веса этого органа принадлежит чайкам, добытым в районе пос. Армизон. Рассматривая географическую изменчивость степени вариабельности индекса мозга, следует отметить тенденцию к снижению величины этого показателя у представителей северных популяций речной чайки (табл. 20, 21). Индивидуальная изменчивость относительного веса сердца у птиц этого вида одинакова как на широте Полярного круга, так и в более южных районах. Резкое снижение вариабельности сердечного индекса наблюдается лишь у представителей низомской популяции ($62,5^\circ$ с.ш., — $4,16 \pm 0,81\%$, см. табл. 20). В рассматриваемом случае изменения степени вариабельности индекса сердца не сопровождаются изменениями относительных размеров органа. Данные по вариабельности индекса летательной мускулату-

Таблица 20

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и индексов некоторых внутренних органов у самцов речной чайки различных популяций (в %)

Пункт сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень	Головной мозг	Летательная мускулатура
Пос. Лабитнанги, 67° с.ш.	5,5 ± 0,89	8,25 ± 1,38	21,79 ± 3,7	4,55 ± 0,93	4,58 ± 0,94
Пос. Ванзеват, 64° с.ш.	5,31 ± 1,68	7,14 ± 2,26	10,61 ± 3,38	2,0 ± 0,65	4,31 ± 1,38
Р. Святая, 63,5° с.ш.	5,2 ± 0,82	7,64 ± 1,93	13,63 ± 2,20	6,46 ± 1,08	5,56 ± 0,93
Пос. Низямы, 62,5° с.ш.	7,78 ± 1,55	4,16 ± 0,81	13,61 ± 2,83	8,38 ± 1,65	5,95 ± 1,17
Пос. Армизон, 56° с.ш.	5,12 ± 0,23	8,57 ± 1,4	9,07 ± 1,48	—	—

Таблица 21

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и индексов некоторых внутренних органов у самок речной чайки различных популяций (в %)

Пункт сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень	Головной мозг	Летательная мускулатура
Пос. Лабитнанги, 67° с.ш.	6,98 ± 1,88	7,02 ± 2,03	14,88 ± 4,07	5,98 ± 1,73	4,55 ± 1,22
Р. Святая, 63,5° с.ш.	7,18 ± 1,32	11,02 ± 2,04	15,44 ± 3,00	7,53 ± 1,48	4,06 ± 0,74
Пос. Низямы, 62,5° с.ш.	7,28 ± 1,33	9,66 ± 1,72	11,81 ± 2,12	7,23 ± 1,37	6,00 ± 1,06
Пос. Армизон, 56° с.ш.	7,24 ± 1,12	8,47 ± 1,38	12,98 ± 2,04	—	—

ры у речной чайки подтверждают высказанное нами ранее предположение: различные популяции птиц в пределах вида не должны в большинстве случаев существенно отличаться размахом индивидуальной изменчивости относительного веса летательной мускулатуры. На фоне хорошо выраженной географической изменчивости степени варьирования ряда изученных морфофизиологических признаков особенно четко выделяется стабильность величины коэффициента вариации индекса мускулатуры крыла.

До сих пор мы сравнивали степень вариабельности интерьерных признаков птиц северных и южных популяций. Материалы по домовому воробью дают возможность провести аналогичное сопоставление и в широтном, и в долготном направлениях (табл. 22). Коэффициент вариации индекса сердца и головного мозга у самок домового воробья житомирской популяции достоверно ниже, чем у птиц из района г. Свердловска. Вариабельность остальных изученных интерьерных признаков у них одинакова. Размах индивидуальной изменчивости относительных размеров внутренних органов у самцов домового воробья, при анализе

Таблица 22

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и индексов некоторых внутренних органов у домовых воробьев различных популяций (в Житомирской обл. материал собран К.И. Копейным) (в %)

Пункт и время сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень	Головной мозг	Кишечник
Самцы					
Житомирская обл., январь	$6,3 \pm 0,58$	$9,2 \pm 0,86$	$11,5 \pm 1,10$	$7,7 \pm 0,74$	$8,7 \pm 0,88$
Ямало-Ненецкий округ, июнь	$7,4 \pm 1,80$	$10,8 \pm 2,60$	$22,7 \pm 5,53$	$6,5 \pm 1,60$	$5,1 \pm 1,30$
Свердловская обл., июнь	$6,1 \pm 1,00$	$13,7 \pm 2,20$	$18,9 \pm 3,10$	—	$5,1 \pm 0,83$
Свердловская обл., январь	$5,1 \pm 0,81$	$11,9 \pm 1,88$	$14,9 \pm 2,36$	$9,7 \pm 1,67$	$6,5 \pm 1,80$
Самки					
Житомирская обл., январь	$5,5 \pm 0,55$	$8,3 \pm 0,85$	$11,7 \pm 1,20$	$5,7 \pm 0,65$	$5,8 \pm 0,64$
Свердловская обл., январь	$6,6 \pm 0,82$	$15,0 \pm 1,90$	$15,2 \pm 2,00$	$10,5 \pm 1,40$	$7,0 \pm 1,10$

однородных в сезонном отношении выборок, не изменяется ни в направлении с юга на север, ни с востока на запад.

Анализ изложенных материалов в целом позволяет констатировать следующее.

1. Северные и южные популяции некоторых видов птиц четко отличаются по степени варибельности большинства изученных интерьерных признаков.

2. Отсутствие географической изменчивости величины коэффициента вариации индексов ряда внутренних органов объясняется их функциональным значением (например, в любой географической зоне требуется строго определенное соотношение массы тела и массы летательной мускулатуры у всех слагающих популяцию особей).

3. Данные по зависимости между относительным весом печени и степенью его варибельности у всех изученных видов птиц позволяют считать, что в периоды наивысшей функциональной активности этой железы (внешним проявлением чего является увеличение размеров органа) размах индивидуальной изменчивости ее индекса снижается. Так как большинство видов птиц, обитающих на Севере, характеризуются, как правило, повышенными относительными размерами печени (это справедливо и в отношении животных других классов), то становится понятной причина снижения варибельности этого органа у птиц Субарктики. Однако относительные размеры печени определяются не только условиями внешней среды, но и фазой биологического цикла организма. Поэтому, если сопоставить морфофизиологические особенности птиц северных и южных популяций в различные фенологические периоды, то может оказаться, что у первых относительный вес печени будет значительно ниже. В этом случае следует ожидать повышения амплитуды индивидуальной

изменчивости индекса печени у представителей северных популяций птиц. Очевидно, подобным образом можно объяснить повышение вариальности индекса печени у самцов речной чайки с продвижением в высокие широты. Так, если размах индивидуальной изменчивости индекса печени у речной чайки на Севере увеличивается, то размеры печени, наоборот, уменьшаются (56° с.ш. — $42,2 \pm 1,45\%$; 67° с.ш. — $35,7 \pm 1,8\%$).

§ 2. СОПОСТАВЛЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПО СТЕПЕНИ ВАРИАбельНОСТИ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ

Географические изменения степени варьирования экстерьерных признаков птиц выражены гораздо менее определенно, чем признаков морфофизиологических. Это и понятно, так как первые, в силу известных причин, у взрослых животных не могут столь же чутко реагировать на смену условий внешней среды. Влияние специфических климатических факторов в начальный период постэмбрионального развития птиц накладывает определенный отпечаток на их экстерьерные особенности. Однако у взрослых птиц под влиянием тех же условий среды абсолютные размеры таких органов, как длина плюсны, клюва и других, в течение коротких промежутков времени не могут изменяться в широком диапазоне. Отсюда и сравнительно низкая их вариальность в пределах популяций.

Можно предполагать, что в тех случаях, когда мы фиксируем различие между популяциями в амплитуде индивидуальной изменчивости экстерьерных признаков, то это скорее указывает на разную степень генетической и возрастной разнородности сопоставляемых популяций, чем на прямое влияние условий среды. В то же время нельзя отрицать и роль последних как причины, обуславливающей определенный популяционный уровень вариальности признаков, используемых систематиками. Нам хотелось лишь подчеркнуть, что в исследованиях подобного рода важно правильно оценить относительную роль каждого из факторов, действие которых отражается на величине коэффициента вариации экстерьерных признаков птиц.

Обследованные нами птицы распределяются на две группы: виды, для которых не характерны географические изменения степени вариальности экстерьерных признаков (полярная крачка, домовый воробей; табл. 23, 24), и виды с выраженными межпопуляционными различиями в рассматриваемом плане (речная крачка, турухтан; табл. 25, 26).

Особый интерес во многих отношениях представляет сопоставление относительных размеров комплекса морфофизиологических признаков у близкородственных видов птиц [Брауде, Добринский, 1969]. Наши

Т а б л и ц а 23

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) экстерьерных признаков у самцов полярной крачки (в %)

Пункт сбора материала	Длина крыла	Длина хвоста	Длина цевки	Длина клюва
О-в Каменный, 74° с.ш.	$2,6 \pm 0,25$	$5,0 \pm 0,49$	$4,0 \pm 0,39$	$5,4 \pm 0,52$
Р. Нурма-Яха, $68,5^{\circ}$ с.ш.	$2,1 \pm 0,26$	$5,0 \pm 0,63$	$5,5 \pm 0,90$	$4,5 \pm 0,56$
Фактория Хадьта, $67,5^{\circ}$ с.ш.	$2,6 \pm 0,38$	$4,3 \pm 0,63$	$3,2 \pm 0,87$	$5,1 \pm 0,75$

Таблица 24

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) некоторых экстерьерных признаков у домовых воробьев различных популяций (в Житомирской обл., материал собран К.И. Копейным) (в %)

Пункт и время сбора материала	Длина крыла	Длина хвоста	Длина клюва	Длина цевки
Самцы				
Житомирская обл., январь	$2,3 \pm 0,18$	$3,8 \pm 0,35$	—	$3,7 \pm 0,34$
Свердловская обл., январь	$3,1 \pm 0,63$	$4,1 \pm 0,77$	$5,0 \pm 1,00$	$3,8 \pm 0,77$
Самки				
Житомирская обл., январь	$2,2 \pm 0,22$	$3,4 \pm 0,34$	—	$3,2 \pm 0,32$
Свердловская обл., январь	$2,3 \pm 0,32$	$3,3 \pm 0,45$	$3,4 \pm 0,46$	$3,4 \pm 0,46$

Таблица 25

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) экстерьерных признаков у самцов речной крачки (в %)

Пункт сбора материала	Длина крыла	Длина хвоста	Длина цевки	Длина клюва
Южный Ямал, 67° с.ш.	$3,0 \pm 0,42$	$4,6 \pm 0,65$	$3,2 \pm 0,45$	$3,4 \pm 0,48$
Оз. Черное, 56° с.ш.	$2,3 \pm 0,22$	$4,8 \pm 0,46$	$6,0 \pm 0,57$	$5,7 \pm 0,54$

Таблица 26

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) некоторых экстерьерных признаков у самцов турухтана различных популяций (в %)

Пункт и время сбора материала	Длина клюва	Длина цевки	Пункт и время сбора материала	Длина клюва	Длина цевки
Ямал			Таймыр		
1965 г.	$6,6 \pm 0,5$	$5,5 \pm 0,42$	1967 г.	$4,5 \pm 0,20$	$6,4 \pm 0,30$
1966 г.	$6,1 \pm 0,28$	$5,4 \pm 0,25$	Ханты-Ман-		
1967 г.	$6,1 \pm 0,32$	$6,6 \pm 0,35$	сийский округ		
1968 г.	$3,7 \pm 0,20$	$3,6 \pm 0,20$	1968 г.	$4,0 \pm 0,27$	$3,3 \pm 0,23$

материалы по полярной и речной крачкам могут показать, в какой степени это справедливо в отношении анализа вариабельности экстерьерных признаков. Если у самцов полярной крачки отмечалась определенная направленность географической изменчивости степени вариабельности всех изученных морфофизиологических показателей (§ 1), то варьирование экстерьерных признаков у изученных популяций этого вида одинаково (см. табл. 23). Данные табл. 25 свидетельствуют, что у другого вида — речной крачки, в условиях Севера вариабельность длины цевки и клюва снижается. Статистическая обработка материала показывает высокую

достоверность констатируемых различий. Сопоставление приведенных данных по полярной и речной крачкам позволяет предполагать, что специфика видов может проявляться и в характере географических изменений степени вариабельности экстерьерных признаков.

Очень четкие межпопуляционные различия в степени вариабельности длины клюва и цевки выявляются при анализе материала по турухтану (см. табл. 26). Но особенно важно подчеркнуть, что обнаружить их удается, лишь располагая данными по динамике амплитуды индивидуальной изменчивости. В этом легко убедиться, сравнив вариабельность изученных признаков у представителей ямальской (1968 г.) и ханты-мансийской популяций. Только располагая материалами с п-ова Ямал за ряд лет (1965–1968 гг.), можно считать, что межпопуляционные различия в степени вариабельности экстерьерных признаков у рассматриваемого вида – реальный факт.

Сопоставление турухтанов ямальской и таймырской популяций дает возможность отметить еще один, заслуживающий внимания факт. В 1965, 1966 и 1967 гг. индивидуальная изменчивость длины клюва турухтанов была выше на Ямале, а в 1968 г. ситуация изменилась на обратную, т.е. хронографическая изменчивость степени вариабельности экстерьерных признаков может в отдельных случаях перекрывать географическую.

§ 3. ВАРЬИРОВАНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ПРЕДЕЛАХ ПОПУЛЯЦИЙ

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет рассмотреть две формы изменения степени варьирования морфофизиологических признаков птиц: хронографическую и сезонную.

С.С. Шварц (1963), который впервые ввел в экологическую литературу понятие хронографической изменчивости, включал в него генерационную изменчивость. Для видов-эфемеров (мелкие мышевидные грызуны и др.) хронографическая изменчивость в известной мере является и сезонной. У долгоживущих видов животных, размножающихся один раз в год (в том числе и у птиц большинства видов), хронографическая изменчивость, в понимании автора термина, не совпадает с сезонной. Поэтому мы сочли целесообразным последнюю рассматривать отдельно, а под хронографической изменчивостью иметь в виду в данном случае изменение степени вариабельности изученных признаков от года к году (точнее, от одного сезона размножения до другого).

Анализ больших и сравнительно однородных выборок турухтана ямальской популяции позволяет уверенно говорить о наличии хронографических изменений степени вариабельности общего веса тела, абсолютного веса и индекса мускулатуры у некоторых внутрипопуляционных групп¹.

Данные табл. 27 свидетельствуют о снижении амплитуды индивидуальной изменчивости общего веса тела у турухтанов-меланистов в 1968 г. У птиц же с признаками пегости аналогичная картина наблюдалась двумя годами раньше (1966 г.). В этом случае мы констатируем факт асинхронного изменения степени вариабельности веса тела по годам у сопоставляе-

¹ Объем выборок — от 50 до 100 экз. птиц. Поскольку некоторые признаки окраски брачного оперения самцов турухтана рассматриваются нами как маркеры генотипов (см. раздел III), есть основание считать исследованные внутрипопуляционные группы довольно однородными в генетическом отношении.

Таблица 27

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела, абсолютного веса и индекса летательной мускулатуры у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения (в %)

Признак окраски	Годы, место сбора материала			
	1965 г. Ямал	1966 г. Ямал	1968 г. Ямал	1967 г. Таймыр
Общий вес тела				
Меланизм	$8,9 \pm 1,0$	$9,0 \pm 0,6$	$5,8 \pm 0,6$	$7,7 \pm 0,5$
Пегость	$8,9 \pm 1,3$	$3,5 \pm 0,5$	$9,6 \pm 1,0$	$7,4 \pm 1,2$
Абсолютный вес летательной мускулатуры				
Меланизм	$7,3 \pm 1,1$	$8,5 \pm 1,2$	$3,4 \pm 0,5$	$7,5 \pm 1,0$
Пегость	$8,6 \pm 1,4$	$6,9 \pm 1,0$	$8,2 \pm 1,2$	$12,0 \pm 1,7$
Относительный вес летательной мускулатуры				
Меланизм	$7,9 \pm 0,9$	$5,1 \pm 0,5$	$6,8 \pm 0,7$	$5,6 \pm 0,6$
Пегость	$5,7 \pm 0,9$	$6,7 \pm 0,7$	$7,5 \pm 0,8$	$6,9 \pm 0,7$

мых внутривидовых групп турухтана. Отмеченное явление, насколько нам известно, описывается для птиц впервые. Если исходить из предпосылок, что динамика степени варибельности морфофизиологических признаков коррелирована с изменениями условий существования популяций животных, то есть основания говорить о том, что своеобразие реакции отдельных генотипов на одинаковые факторы среды проявляется в степени варьирования этих признаков. Однако такое толкование затронутого вопроса может встретить ряд возражений. Во-первых, отмечая хронографические изменения степени варьирования общего веса тела, можно предполагать, что она обусловлена главным образом разнородностью птиц по степени их упитанности. Тогда в разбираемом примере надо допустить, что эта разнородность в 1968 г. была выше у птиц с признаками пегости, а в 1966 г., наоборот, — у турухтанов-меланистов. Не исключая полностью влияния различий исследуемых птиц по степени их упитанности на величину индивидуальной изменчивости веса тела, мы все-таки не считаем отмеченную зависимость определяющей. В этом нас убеждает синхронность изменения степени варибельности веса тела и веса летательной мускулатуры (если обследованные птицы могли различаться по количеству жировых отложений — отсюда большой разброс по весу тела, то при взвешивании мускулатуры крыла это исключалось). Во-вторых, в данном случае могла сказаться различная возрастная структура сравниваемых внутривидовых групп. Иначе говоря, в 1968 г. турухтан-меланисты были представлены в выборке более однородной в возрастном отношении группой, чем птицы с признаками пегости.

Приведенные рассуждения все же не дают оснований исключить предположение о том, что степень варибельности морфофизиологических признаков, и в частности веса тела и летательной мускулатуры, может являться индикатором различной реакции отдельных генотипов на сходные условия среды.

В главе 1 (§ 2) отмечалось, что у обследованных видов птиц средняя величина коэффициента вариации относительного веса печени ниже,

Таблица 28

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) относительного веса надпочечников и печени у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения (материал собран на п-ове Ямал) (в %)

Признак окраски	1965 г.	1967 г.	1968 г.
Надпочечники			
Меланисты	$14,7 \pm 1,7$	$16,2 \pm 1,6$	$23,3 \pm 2,5$
Немеланисты	$16,3 \pm 1,8$	$16,1 \pm 1,7$	$21,1 \pm 2,6$
Пегость	$15,7 \pm 2,6$	$15,7 \pm 2,4$	$22,3 \pm 2,7$
Серебристые	$16,3 \pm 2,9$	$16,7 \pm 1,8$	$36,0 \pm 5,2$
Золотистые	$15,7 \pm 1,4$	$13,7 \pm 1,4$	$25,0 \pm 3,0$
Печень			
Меланисты	$20,3 \pm 2,3$	$16,6 \pm 1,7$	$15,6 \pm 1,5$
Немеланисты	$22,8 \pm 2,4$	$15,4 \pm 1,5$	$16,9 \pm 1,7$
Пегость	$18,0 \pm 2,8$	$18,2 \pm 2,5$	$17,8 \pm 1,8$
Серебристые	$15,0 \pm 2,6$	$15,3 \pm 1,6$	$13,8 \pm 1,7$
Золотистые	$20,2 \pm 2,1$	$15,8 \pm 1,2$	$20,6 \pm 2,3$

чем надпочечников (16,1% по сравнению 21,0%). Анализ материалов по хронографическим изменениям индексов этих органов позволяет внести некоторые уточнения в схему "иерархии" морфофизиологических признаков по степени их вариабельности.

Данные табл. 28 показывают, что все изученные внутрипопуляционные группы турухтана в 1968 г. характеризовались высокой вариабельностью индекса надпочечников. Индивидуальная изменчивость этого признака в 1965 и 1967 гг. была значительно ниже. Таким образом, сопоставляя материалы по каждому году отдельно, можно прийти к трем различным выводам: 1965 г. — вариабельность индекса надпочечников турухтанов ямальской популяции ниже, чем индекса печени; 1967 г. — индивидуальная изменчивость рассматриваемых признаков одинакова; 1968 г. — относительный вес надпочечников по сравнению с относительным весом печени варьирует сильнее. Каждый из этих выводов справедлив, но лишь для определенного периода. Поэтому полное представление о соотношении величин коэффициента вариации сопоставляемых признаков можно получить, лишь располагая материалами за ряд лет.

Приведенный пример иллюстрирует преимущества динамического подхода к изучению индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков. Подобный подход особенно важен в отношении оценки вариабельности таких органов, как надпочечники и печень, которые очень чутко реагируют на изменение условий существования популяций животных и поэтому используются в экологических исследованиях в качестве индикаторов популяционной напряженности энергетического баланса.

При изучении динамики степени вариабельности комплекса морфофизиологических признаков у ряда видов птиц нами получены данные, позволяющие предполагать сезонные изменения размаха их индивидуальной изменчивости. Проверка этого предположения проведена на полевом воробье (табл. 29).

Таблица 29

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) общего веса тела и индексов некоторых внутренних органов у полевых воробьев (материал собран Е. Некрасовым в Свердловской обл.) (в %)

Время сбора материала	Вес тела	Сердце	Печень
С а м ц ы			
Июнь	$3,8 \pm 0,67$	$10,0 \pm 1,78$	$19,7 \pm 3,52$
Январь	$6,2 \pm 0,76$	$7,3 \pm 0,82$	$12,6 \pm 1,41$
Февраль	$3,1 \pm 0,68$	$10,7 \pm 2,38$	$10,6 \pm 2,35$
С а м к и			
Июнь	$7,6 \pm 1,90$	$12,4 \pm 3,1$	$9,1 \pm 2,27$
Февраль	$5,0 \pm 1,30$	—	$7,4 \pm 2,00$

Статистическая обработка материала позволяет уверенно говорить о том, что наиболее низкая вариабельность общего веса тела у самцов полевого воробья отмечается перед началом размножения и летом. В январе коэффициент вариации этого показателя достоверно выше. Пытаясь дать экологическое толкование отмеченному факту, следует иметь в виду литературные данные по сезонной изменчивости общего веса птиц. К сожалению, для многих видов закономерности этого процесса известны лишь в общей форме и требуют уточнения.

Сезонные изменения веса тела у близкого в систематическом отношении к интересующему нас виду — домового воробья — изучены А.П. Победоносцевым [1941] и А.И. Ильенко [1962]. На большом материале ими показано, что у взрослых воробьев максимальный вес тела наблюдается в январе и сентябре (конец линьки). В период размножения вес птиц резко снижается.

Наши данные по полевому воробью свидетельствуют о том, что самый высокий вес тела характерен для птиц, добытых в конце зимы (январь — $26,2 \pm 0,28$ г; февраль — $27,5 \pm 0,27$ г), минимальный — для воробьев, обследованных в июне ($24,7 \pm 0,24$ г).

Приведенные сведения позволяют предполагать, что в периоды, когда среднепопуляционный вес тела у полевого воробья достигает максимального или, напротив, минимального значения, вариабельность этого показателя снижается. Очевидно, индивидуальные различия по весу тела птиц, лишенных жировых отложений (июнь) и наиболее упитанных (февраль — период создания энергетических резервов перед размножением), минимальны¹.

Понять причины сезонных изменений степени варьирования индекса печени помогает привлечение материалов по динамике относительного веса этого органа. У самцов воробья с января по февраль относительный вес печени заметно увеличивается (январь — $43,6 \pm 0,87\%$; февраль — $51,0 \pm 1,8\%$). Очень показательно, что это происходит параллельно

¹ При благоприятных кормовых условиях у всех представителей популяции полностью реализуется потенция к накоплению жировых отложений, в связи с чем среднепопуляционная вариабельность общего веса тела снижается.

нарастанию общего веса тела. В дальнейшем, несмотря на существенное снижение веса птиц, относительные размеры печени также снижаются (июнь: вес тела — $24,7 \pm 0,24$ г; индекс печени — $34,0 \pm 1,7\%$). У самок величина индекса печени как в феврале, так и в июне сохраняется на одинаково высоком уровне (февраль — $46,0 \pm 1,3$; июнь — $46,0 \pm 1,5\%$).

Как будет показано в разделе II, увеличение относительного веса печени самок птиц в определенный период размножения связано с созданием в их организме энергетических резервов, необходимых для нормального развития эмбрионов. Об этом свидетельствуют наши наблюдения [Пястолова, Добринский, Овчинникова, 1966] и литературные данные. Клаверт [Clavert, 1953], например, показал, что вес печени самок птиц увеличивается в начале кладки яиц приблизительно на 60%, а затем, когда начинается быстрый рост ооцита, он резко падает. С.С. Шварц [1953] пришел к выводу, что до начала размножения и после откладки яиц печень самок птиц заметно не увеличивается. Гипертрофия печени отмечается им лишь в период образования яиц и их интенсивного увеличения в размерах. В период, когда самки птиц приступают к яйцекладке, самцы имеют значительно более низкий вес печени.

В свете сказанного становится экологически понятной картина сезонных изменений степени вариабельности индекса печени у полевого воробья (см. табл. 29). Во время размножения роль печени как энергетического депо особенно велика для самок (индекс печени у них выше, чем у самцов, а его вариабельность ниже). Исходя из аналогичных рассуждений для самцов полевого воробья таким периодом, когда важно иметь быстро мобилизуемые энергетические резервы, является подготовка к размножению (февраль: индекс печени — $51,0 \pm 1,8\%$; коэффициент его вариации — $10,6 \pm 2,35\%$).

§ 4. ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ПРЕДЕЛАХ РАЗЛИЧНЫХ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУПП

Не вызывает сомнения, что в основе констатируемой в природных популяциях вариабельности морфологических признаков лежат генетические факторы (это положение не нуждается в доказательствах). Столь же очевидно и другое: на "генетический фон" индивидуальной изменчивости накладывается влияние условий среды¹. Поэтому при изучении вариабельности комплекса морфофизиологических и экстерьерных признаков у животных необходимо иметь представление о роли генетических и негенетических факторов, ее обуславливающих. К сожалению, мы вынуждены констатировать, что экологи пока еще не имеют достаточно надежных методик, которые позволяли бы однозначно решить затронутый вопрос.

В связи со сказанным может представить интерес анализ материала по вариабельности ряда показателей у различных внутривидовых групп самцов турухтана, которые объединяют птиц с одинаковыми признаками брачного оперения. Последние рассматриваются нами как маркеры генотипов (см. раздел III). Поэтому можно считать, что каждая из

¹ Как показано С.С. Шварцем [1969], фенотипическая изменчивость маскирует генетическую разнородность популяций по одним признакам, а по другим, напротив, усиливает ее.

Таблица 30

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) некоторых морфофизиологических показателей у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения. Ямал, 1966 г. (в %)

Признак окраски	Вес тела	Сердце	Печень	Почка
Меланисты	$8,9 \pm 1,0$	$7,4 \pm 0,8$	$20,3 \pm 2,3$	$11,6 \pm 1,3$
Немеланисты	$9,7 \pm 1,0$	$11,1 \pm 1,2$	$22,8 \pm 2,4$	$11,9 \pm 1,2$
Пегость	$8,9 \pm 1,3$	$10,9 \pm 1,7$	$18,0 \pm 2,8$	$9,8 \pm 1,5$
Серебристые	$7,3 \pm 1,2$	$9,2 \pm 1,6$	$15,0 \pm 2,6$	$11,8 \pm 2,0$
Золотистые	$10,0 \pm 0,8$	$11,1 \pm 1,2$	$20,2 \pm 2,1$	$11,9 \pm 1,3$

Таблица 30 (окончание)

Признак окраски	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура	Кишечник
Меланисты	$14,7 \pm 1,7$	$10,6 \pm 1,5$	$7,9 \pm 0,9$	$8,8 \pm 1,0$
Немеланисты	$16,3 \pm 1,8$	$13,5 \pm 2,2$	$5,8 \pm 0,6$	$8,6 \pm 0,9$
Пегость	$15,7 \pm 2,6$	$7,7 \pm 2,1$	$5,7 \pm 0,9$	$7,8 \pm 1,2$
Серебристые	$16,3 \pm 2,9$	$10,0 \pm 2,7$	$6,0 \pm 1,0$	$10,1 \pm 1,7$
Золотистые	$15,7 \pm 1,4$	$11,5 \pm 1,7$	$7,7 \pm 0,8$	$8,9 \pm 1,0$

Таблица 31

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) некоторых морфофизиологических показателей у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения. Ямал, 1966 г. (в %)

Признак окраски	Вес тела	Сердце	Печень	Почка
Меланисты	$9,0 \pm 0,6$	$11,4 \pm 1,1$	$18,0 \pm 1,8$	$13,2 \pm 1,3$
Немеланисты	$8,5 \pm 0,5$	$10,8 \pm 1,0$	$17,9 \pm 2,5$	$11,8 \pm 1,2$
Пегость	$3,5 \pm 0,5$	$10,6 \pm 1,0$	$17,8 \pm 1,8$	$13,1 \pm 1,3$
Серебристые	$9,1 \pm 0,8$	$10,1 \pm 1,0$	$17,3 \pm 1,7$	$13,5 \pm 1,4$
Золотистые	$8,9 \pm 0,5$	$12,6 \pm 1,2$	$19,2 \pm 1,8$	$12,0 \pm 1,2$

Таблица 31 (окончание)

Признак окраски	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура	Кишечник
Меланисты	$18,6 \pm 2,1$	$8,1 \pm 0,5$	$5,1 \pm 0,5$	$7,3 \pm 0,8$
Немеланисты	$20,0 \pm 2,4$	$8,9 \pm 1,0$	$5,8 \pm 0,4$	$7,9 \pm 0,9$
Пегость	$17,3 \pm 2,3$	$7,9 \pm 0,8$	$6,7 \pm 0,7$	$7,6 \pm 0,8$
Серебристые	$18,6 \pm 2,3$	$8,2 \pm 0,9$	$5,9 \pm 0,6$	$7,0 \pm 0,8$
Золотистые	$20,0 \pm 2,2$	$9,3 \pm 1,0$	$5,6 \pm 0,5$	$7,9 \pm 0,8$

Т а б л и ц а 32

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) некоторых морфофизиологических показателей у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения. Ямал, 1967 г. (в %)

Признак окраски	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Надпочечники
Меланисты	$7,7 \pm 0,5$	$7,4 \pm 0,74$	$16,6 \pm 1,7$	$14,2 \pm 1,4$	$16,2 \pm 1,6$
Немеланисты	$9,6 \pm 0,8$	$7,2 \pm 0,7$	$15,4 \pm 1,5$	$15,0 \pm 1,7$	$16,1 \pm 1,7$
Пегость	$9,4 \pm 1,2$	$7,5 \pm 1,0$	$18,2 \pm 2,5$	$11,4 \pm 2,0$	$15,7 \pm 2,4$
Серебристые	$8,8 \pm 0,8$	$7,9 \pm 0,8$	$15,3 \pm 1,6$	$13,1 \pm 1,5$	$16,7 \pm 1,8$
Золотистые	$8,6 \pm 0,5$	$8,0 \pm 0,8$	$15,8 \pm 1,2$	$14,0 \pm 1,6$	$13,7 \pm 1,4$

Т а б л и ц а 33

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) некоторых морфофизиологических показателей у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения. Ямал, 1968 г. (в %)

Признак окраски	Вес тела	Сердце	Печень	Почка
Меланисты	$5,8 \pm 0,6$	$11,3 \pm 1,1$	$15,6 \pm 1,5$	$14,3 \pm 1,5$
Немеланисты	$10,5 \pm 1,1$	$11,6 \pm 1,2$	$16,9 \pm 1,7$	$15,1 \pm 1,6$
Пегость	$9,6 \pm 1,0$	$12,2 \pm 1,3$	$17,8 \pm 1,8$	$18,0 \pm 2,0$
Серебристые	$7,2 \pm 0,9$	$11,5 \pm 1,4$	$13,8 \pm 1,7$	$15,2 \pm 2,1$
Золотистые	$7,7 \pm 0,8$	$9,6 \pm 1,1$	$20,6 \pm 2,3$	$15,0 \pm 1,8$

Т а б л и ц а 33 (окончание)

Признак окраски	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура
Меланисты	$23,3 \pm 2,5$	$10,1 \pm 1,0$	$6,8 \pm 0,7$
Немеланисты	$21,1 \pm 2,6$	$12,0 \pm 1,3$	$9,3 \pm 0,9$
Пегость	$22,3 \pm 2,7$	$12,2 \pm 1,4$	$7,5 \pm 0,8$
Серебристые	$36,0 \pm 5,2$	$10,2 \pm 1,4$	$9,5 \pm 1,2$
Золотистые	$25,0 \pm 3,0$	$12,3 \pm 1,4$	$8,3 \pm 1,0$

этих групп довольно однородна в генетическом отношении (во всяком случае, более однородна, чем популяция в целом). Мы ожидали, имея различный "генетический фон"¹ индивидуальной изменчивости, что сопоставляемые внутрипопуляционные группы в одинаковых условиях среды будут различаться по степени вариабельности морфофизиологических признаков, но анализ данных табл. 30—34 не подтвердил этого. В подавляющем большинстве случаев размах индивидуальной изменчиво-

¹ Говорить о различном "генетическом фоне" индивидуальной изменчивости позволяют данные Катсла, обработанные Яблоковым [1966]. Показано, что четыре линии белых мышей в максимально одинаковых условиях отличаются по степени вариабельности ряда признаков.

Таблица 34

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) некоторых морфофизиологических показателей у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения. Таймыр, 1967 г. (в %)

Признак окраски	Вес тела	Сердце	Печень	Почка
Меланисты	$7,7 \pm 0,5$	$8,8 \pm 0,9$	$17,7 \pm 1,8$	$15,6 \pm 1,7$
Немеланисты	$9,5 \pm 0,6$	$10,7 \pm 1,1$	$18,6 \pm 1,9$	$12,8 \pm 1,3$
Пегость	$7,4 \pm 1,2$	$8,7 \pm 0,9$	$18,1 \pm 1,8$	$14,0 \pm 1,4$
Серебристые	$8,9 \pm 0,7$	$8,3 \pm 0,9$	$15,8 \pm 1,7$	$15,7 \pm 1,1$
Золотистые	$8,8 \pm 0,5$	$8,0 \pm 0,8$	$18,6 \pm 1,9$	$16,5 \pm 1,7$

Таблица 34 (окончание)

Признак окраски	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура	Кишечник
Меланисты	$24,8 \pm 2,6$	$9,5 \pm 1,0$	$5,6 \pm 0,6$	$8,4 \pm 0,9$
Немеланисты	$26,7 \pm 2,7$	$10,6 \pm 1,1$	$6,9 \pm 0,7$	$7,9 \pm 0,8$
Пегость	$24,6 \pm 2,6$	$9,2 \pm 1,0$	$6,9 \pm 0,7$	$7,5 \pm 0,8$
Серебристые	$29,0 \pm 3,4$	$9,0 \pm 1,0$	$5,8 \pm 0,6$	$10,1 \pm 1,4$
Золотистые	$17,3 \pm 1,8$	$10,0 \pm 1,0$	$6,6 \pm 0,6$	$8,4 \pm 1,2$

Таблица 35

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) индекса надпочечников у самцов турухтана, принадлежащих к различным внутривидовым группам (в %)

Ямал, 1965 г.			Ямал, 1967 г.		
Общий для всех групп	У светло-золотистых	У темно-золотистых	Общий для всех групп	У светло-золотистых	У темно-золотистых
$15,3 \pm 0,9$	$40,1 \pm 9,1$	$15,1 \pm 2,8$	$16,60 \pm 0,8$	$18,0 \pm 2,5$	$10,4 \pm 1,4$

Таблица 36

Коэффициент вариации ($C.V. \pm m_{C.V.}$) веса тела и летательной мускулатуры у самцов турухтана, принадлежащих к различным внутривидовым группам (в %)

Показатель	Ямал, 1966 г.			Ямал, 1968 г.		
	Общий для всех групп	У меланистов	У пегих	Общий для всех групп	У меланистов	У пегих
Вес тела	$8,3 \pm 0,5$	$9,0 \pm 0,6$	$3,5 \pm 0,5$	$8,4 \pm 0,6$	$5,8 \pm 0,6$	$9,6 \pm 1,0$
летательной мускулатуры	$9,1 \pm 0,9$	$8,5 \pm 1,2$	$6,9 \pm 1,0$	$11,6 \pm 1,2$	$3,4 \pm 0,5$	$8,2 \pm 1,2$

сти каждого из изученных показателей практически одинаков (различия не достоверны) у птиц сравниваемых внутривидовых групп.

Однако из этого правила есть исключения. Так, вариабельность относительного веса сердца у турухтанов-меланистов в 1965 г. была ниже, чем у немеланистов (см. табл. 30); в 1966 г. индивидуальная изменчивость общего веса тела у пегих птиц оказалась значительно ниже, чем у турухтанов-меланистов (см. табл. 31). Можно было бы привести еще несколько аналогичных примеров. Все они указывают на необходимость при изучении динамики степени варьирования морфофизиологических признаков анализировать по возможности более однородные в генетическом отношении внутривидовые группы. Более наглядно конкретизировать это положение позволяют данные табл. 35. Хронографические изменения амплитуды индивидуальной изменчивости индекса надпочечников выявляются при сопоставлении турухтанов с признаками светло-золотистой окраски (1965 г. — $40,1 \pm 9,1\%$; 1967 г. — $18,0 \pm 2,5\%$).

При сравнении величины коэффициента вариации этого показателя у птиц всей популяции (без разделения их на внутривидовые группы) обнаружить факт хронометрических изменений не удастся. Об этом же, но в отношении других признаков, свидетельствуют данные табл. 36.

В целом оценка имеющихся в нашем распоряжении материалов позволяет с большой долей вероятности считать условия внешней среды ведущим фактором, ответственным за характер индивидуальной изменчивости морфофизиологических показателей.

§ 5. ДИНАМИКА СТЕПЕНИ ВАРЬИРОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ

Выяснение механизмов и путей формирования особенностей популяций животных по комплексу признаков, с точки зрения современного систематика, — задача первостепенной важности. В этой связи представляет интерес изучение динамики степени варьирования экстерьерных и интерьерных показателей, поскольку это может способствовать определению относительной роли отбора и генетико-автоматических процессов в формировании морфологических особенностей (в данном случае под динамикой степени варьирования рассматриваемых признаков имеется в виду характер географических изменений величины коэффициента вариации).

При этом мы исходим из следующих предпосылок. Если обнаруживается обратная направленность географических изменений морфологических признаков и степени их варьирования (увеличение размеров органов сопровождается снижением их вариабельности), то можно говорить, что особенности популяций по этим признакам формируются в процессе направленного естественного отбора (однако не исключена и их фенотипическая обусловленность). Если же географические изменения величины интересующих нас показателей не имеют определенной направленности, а степень их варьирования остается неизменной на всем протяжении ареала вида, нет оснований считать, что отличия популяций по таким признакам являются результатом естественного отбора.

Мы попытались выяснить некоторые стороны затронутого вопроса на примере изучения географических изменений степени варьирования морфологических признаков у полярной крачки. Полученные данные

Таблица 37

Географические изменения величины интерьерных признаков у самцов полярной крачки

Пункт сбора материала	Общий вес птиц, г	Индексы, ‰			
		Сердце	Печень	Почка	Головной мозг
О-в Каменный, 74° с.ш.	100 ± 1,0	14,5 ± 0,17	51,9 ± 0,63	9,2 ± 0,13	14,9 ± 0,15
Р. Нурма-Яха, 68,5° с.ш.	100,9 ± 1,2	13,0 ± 0,2	48,6 ± 1,1	8,5 ± 0,14	15,6 ± 0,2
Фактория Хадыта, 67,5° с.ш.	93,9 ± 1,26	13,5 ± 0,26	44,6 ± 1,2	8,3 ± 0,2	16,8 ± 0,35

Таблица 38

Географические изменения величины экстерьерных признаков у самцов полярной крачки (в мм)

Пункт сбора материала	Длина крыла	Длина хвоста	Длина плюсны	Длина клюва
О-в Каменный, 74° с.ш.	27,0 ± 0,13	17,6 ± 0,16	1,6 ± 0,012	3,1 ± 0,03
Р. Нурма-Яха 68,5° с.ш.	26,2 ± 0,11	16,6 ± 0,17	1,5 ± 0,015	3,1 ± 0,03
Фактория Хадыта 67,5° с.ш.	26,7 ± 0,15	16,8 ± 0,16	1,7 ± 0,013	3,1 ± 0,03

сведены в табл. 15 (§ 1), 23 (§ 2), 37 и 38. Их анализ показывает, что величина коэффициента вариации общего веса тела и индексов всех изученных внутренних органов полярных крачек, обитающих у северной границы их ареала, ниже, чем у представителей этого вида из более южных популяций. Разница по интересующим нас показателям между птицами с о-ва Каменный и южного Ямала во всех без исключения случаях достоверна или очень близка к достоверной. Крачки со среднего Ямала занимают в этом отношении промежуточное положение. Степень варьирования признаков, чаще всего используемых систематиками, на всем протяжении ареала (с юга на север) сколько-нибудь значительно не изменяется.

Наиболее высоким весом тела обладают крачки с о-ва Каменный, самым низким — с южного Ямала. Аналогичная картина характерна и для географических изменений крачек по большинству интерьерных показателей, за исключением индекса головного мозга (табл. 37). Снижение относительного веса головного мозга при продвижении на север может быть объяснено тем, что величина данного признака тесно связана отрицательной корреляцией с весом тела [Шварц, 1959а; Никитенко, 1959, 1961, 1963; Добринский, 1959, 1962а]. Указанная зависимость, по нашему мнению, и затушевывает истинный характер географической изменчивости относительного веса головного мозга.

Исходя из общепризнанного правила — чем важнее для животного орган, тем ниже его вариабельность — и учитывая характерную для изучае-

мого вида обратную направленность географических изменений величины интерьерных признаков и степени их варьирования, можно заключить, что полярным крачкам северных популяций крупные органы дают преимущества в борьбе за существование в суровых условиях Арктики. А раз это так, то естественный отбор действует в направлении сохранения особей с наиболее сильно развитыми органами.

Аналогичными рассуждениями, по-видимому, нельзя объяснить пути формирования особенностей популяций крачек по экстерьерным показателям. Действительно, географические изменения абсолютных размеров этой группы признаков не имеют определенной векторизованности, а степень их варибельности остается практически постоянной на всем протяжении ареала вида от южного Ямала до Карского моря (табл. 23, 38).

Все сказанное дает нам право предполагать, что отличия популяций полярных крачек по признакам, имеющим селективное значение, являются результатом направленного естественного отбора. Формирование же особенностей популяций по некоторым экстерьерным признакам, возможно, осуществляется за счет действия генетико-автоматических процессов.

РАЗДЕЛ II

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ДИНАМИКИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ

Наиболее подробно нами изучена динамика морфофизиологических признаков. В меньшей степени в этом плане исследованы экстерьерные признаки. Эта асимметричность не случайна. Она обусловлена тем, что относительные размеры внутренних органов являются наиболее лабильными показателями, чутко реагирующими на изменения факторов внешней среды и способными к существенным изменениям даже у взрослых особей. Поэтому иллюстрировать принципы подхода к изучению динамики морфологических показателей наиболее удобно именно на этой группе признаков. Однако правильное представление о морфологической специфике изучаемых видов, требующее накопления материалов, характеризующих динамику развития отдельных признаков в соответствии с изменениями условий среды, может быть получено и при использовании любых других особенностей животных (даже тех, которые считаются очень стабильными, например краниологических) [Шварц, Добринский, Топоркова, 1965]. Это указывает на общий характер закономерности, которая может быть сформулирована следующим образом: изучение реакции животных на изменение среды обитания создает предпосылки для разработки динамических характеристик морфофизиологических особенностей отдельных форм, которые гораздо полнее отражают их биологическую специфику, чем наиболее точные и комплексные статистические характеристики.

Исследования динамики морфофизиологических показателей птиц велись нами в двух основных направлениях. Сопоставлялись закономерности изменения гомологических органов у различных видов — в данном случае можно говорить о динамической характеристике на видовом уровне. При сравнении в этом же плане различных групп в пределах вида мы применяли динамический подход к оценке внутривидовой изменчивости морфофизиологических признаков.

Изучение динамики морфофизиологических признаков на видовом уровне позволяет решать широкий круг вопросов. Отметим лишь некоторые из них. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей служит предпосылкой для объективной оценки масштаба отличий между сравниваемыми формами, а следовательно, и для оценки степени эволюционных преобразований. Если два вида отличаются характером корреляционных связей между размерами тела и размерами изучаемого органа, то степень эволюционной дифференцировки должна быть большей, чем в том случае, когда сравниваемые формы отличаются только количественно (даже в том случае, если количественные различия очень велики).

При использовании динамических характеристик значительно облегчается экологический анализ морфологических отличий между видами. Это положение конкретизируется нами при сравнении эколого-морфологических особенностей трех видов тетеревиных. Данный пример уже приводился

в наших прежних работах [Добринский, 1962а; Добринский, Топоркова, 1965], но он настолько показателен, что мы сочли возможным еще раз им воспользоваться.

При рассмотрении преимуществ динамического подхода к оценке морфофизиологических особенностей животных чаще всего используются данные о зависимости размеров органов от общих размеров тела. Однако принципиально те же результаты получены и при изучении реакции различных видов птиц на изменения условий среды. Это позволяет считать, что специфика интерьерных особенностей сопоставляемых видов птиц может быть установлена и при изучении в сравнительном плане их географической изменчивости. Динамический подход к изучению морфофизиологических признаков на видовом уровне требует знания закономерностей их изменений не только в пространстве, но и во времени. В этом случае наиболее четко выявляются биологические особенности видов, относящихся к разным экологическим группам. Наконец, характер динамики морфофизиологических признаков возможно использовать в качестве показателя специфичности надвидовых таксонов.

Описывая проявления динамики морфофизиологических признаков птиц на внутривидовом уровне, мы рассматриваем интерьерные показатели самок и самцов ряда видов птиц и морфофизиологические особенности птенцов разного времени выведения. В заключение обосновывается положение, что характер динамики морфофизиологических признаков может быть использован как критерий эволюционных преобразований популяций.

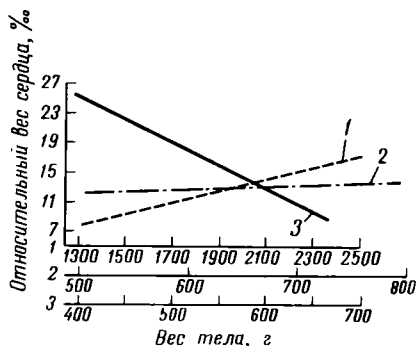
Материалы литературных источников, цитированных во введении, и наших исследований [Добринский, 1959, 1962а, 1966а,б, 1967, 1969; Добринский, Никульцев, 1969; и др.] являются основой для разработки динамической характеристики морфофизиологических особенностей животных. Так как в данном разделе мы касаемся только основных проявлений динамики морфофизиологических признаков птиц, то целесообразно было ограничиться разбором видов, морфофизиологические особенности которых изучены наиболее полно.

Г Л А В А 3

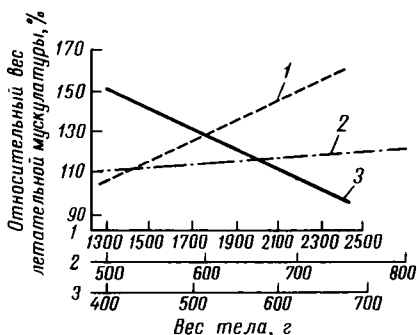
ДИНАМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПТИЦ НА ВИДОВОМ УРОВНЕ

§ 1. ИЗМЕНЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ РАЗМЕРОВ ОРГАНОВ И ПРОПОРЦИЙ ТЕЛА ПТИЦ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ОБЩИХ РАЗМЕРОВ ТЕЛА

Рядом исследователей [сводку данных см. Шварц и др., 1968] было установлено, что с изменением размеров тела происходит закономерное изменение относительной величины органов у животных самых различных систематических групп. О значении, которое придается этим закономерностям, достаточно красноречиво говорит тот факт, что один из крупнейших исследователей в области изменчивости и микроэволюции — Б.Ренш в статье, посвященной дарвиновскому юбилею, возводит правила, отражающие упомянутую закономерность, в ранг "законов эволюции" [Rensch, 1959].



Р и с. 1. Зависимость относительного веса сердца ($\text{в } \%$) от размеров тела у трех видов семейства тетеревиных (взрослые птицы)
1 — глухарь ($r = +0,85 \pm 0,06$); 2 — белая куропатка ($r = +0,14 \pm 0,18$); 3 — тундрная куропатка ($r = -0,53 \pm 0,17$)



Р и с. 2. Зависимость относительного веса летательной мускулатуры ($\text{в } \%$) от размеров тела у трех видов семейства тетеревиных (взрослые птицы)
1 — глухарь ($r = +0,84 \pm 0,06$); 2 — белая куропатка ($r = +0,19 \pm 0,14$); 3 — тундрная куропатка ($r = -0,75 \pm 0,14$)

У птиц уменьшение размеров тела в большинстве случаев сопровождается увеличением относительных размеров сердца, летательной мускулатуры и других органов. Этот вопрос хорошо изучен, и, казалось бы, дальнейшие исследования в этом направлении мало что могут добавить к уже известным закономерностям. Однако динамический подход к затронутой проблеме открывает в данном случае новые возможности.

На рис. 1 и 2 показана зависимость относительного веса сердца и летательной мускулатуры от размера тела у трех видов тетеревиных. Для тундрной куропатки характерно снижение обоих показателей по мере увеличения размеров птицы. У глухаря относительные размеры изученных органов связаны с общими размерами тела резко выраженной (статистически вполне достоверной) прямой корреляцией. У белой куропатки величина индексов сердца и летательной мускулатуры практически не изменяется по мере увеличения веса тела. Становится очевидным, что наши суждения об относительных размерах сердца и летательной мускулатуры сравниваемых видов будут совершенно различными в зависимости от того, крупные или мелкие экземпляры мы будем исследовать. При сопоставлении крупных глухарей и тундрных куропаток оказывается, что у первых относительный вес сердца и летательной мускулатуры значительно выше; изучая же интерьерные особенности мелких особей обоих видов, мы вынуждены будем прийти к обратному выводу. Для сравнительной характеристики глухаря и тундрной куропатки по двум очень важным признакам пользоваться их абсолютным выражением (в статике) оказывается просто невозможно. Истинная картина может быть получена лишь при сравнении развития признаков (их динамики).

Дело не ограничивается тем, что динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных позволяет обнаружить между сравниваемыми видами такие отличия, которые не улавливаются при другом подходе к решению этого вопроса. Не менее важно и то, что она создает предпосылки для анализа причин наблюдаемых различий. Подтвердим это примером.

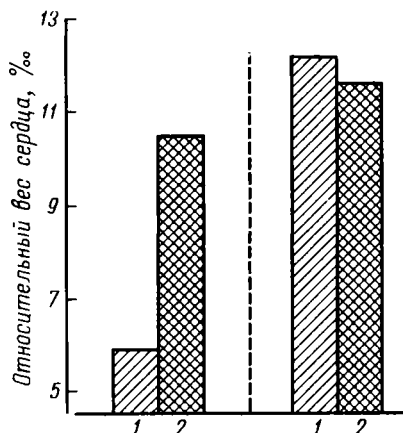
Размеры сердца гомотермного животного определяются в основном двумя факторами, действие которых приводит к противоположным результатам. С одной стороны, с увеличением размеров тела условия поддержания теплового баланса улучшаются, обмен веществ понижается, величина индекса сердца уменьшается. С другой стороны, размеры сердца связаны и с типом передвижения животного (достаточно в этой связи упомянуть основополагающие работы Б.К. Штегмана). В тех случаях, когда возрастание размеров тела сопровождается увеличением количества энергии, затрачиваемой для передвижения (особенно для осуществления взлета), с повышением веса тела растет значение данного индекса. Соотношение упомянутых факторов и определяет конкретные размеры сердца птицы (конечно, наш пример несколько упрощен и на величину сердца оказывают влияние и ряд других причин).

Так как изменение поверхности крыла происходит пропорционально квадрату, а изменение веса птицы — пропорционально кубу ее линейных размеров, то птицы, геометрически подобные, но разных размеров, будут иметь разную нагрузку на крыло [Гладков, 1936], т.е. чем крупнее птицы, тем выше крыловая нагрузка (отношение веса птицы к площади ее крыла). Известно, что у глухарей с возрастом размеры тела значительно увеличиваются. Проекция на плоскость крыльев старых и более молодых птиц этого вида являются подобными фигурами. Так как при сохранении подобия в указанном смысле весовая нагрузка крыла должна изменяться прямо пропорционально изменению линейных размеров птицы (Гладков, 1949), то следует ожидать, что наиболее крупные глухари имеют и самую высокую крыловую нагрузку. Это дает нам право считать относительно более развитую летательную мускулатуру старых птиц данного вида приспособлением компенсационного значения. Характерный для глухаря взлет старых (более тяжелых) птиц возможен лишь в том случае, если у них с увеличением веса тела параллельно идет возрастание индекса летательной мускулатуры, что и происходит в действительности. В соответствии с увеличением физической нагрузки происходит и увеличение размеров сердца.

§ 2. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПТИЦ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКИ

Можно считать твердо установленным фактом, что северные популяции большинства широко распространенных видов птиц отличаются от птиц из умеренных широт повышенным сердечным индексом. Эта закономерность подтверждена на очень разнообразном материале и в отношении некоторых других органов [Шварц, 1959а, 1960; Добринский, 1959, 1962а; Береговой, Данилов, 1966; Данилов, 1966; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968]. При этом было обнаружено, что специфичность отдельных видов и групп птиц с наибольшей отчетливостью проявляется не в абсолютном выражении отдельных признаков, а в характере их географических изменений.

Суть вопроса иллюстрирует следующий пример. В условиях лесостепного Зауралья нырковые утки отличаются от ряда речных более крупными размерами сердца. Однако при сравнении тех же видов на Крайнем Севере эти различия или не обнаруживаются, или выражены в несравненно меньшей степени, что свидетельствует о совершенно различном характере географической изменчивости индекса сердца у сравниваемых форм (рис. 3).



Р и с. 3. Географические изменения относительного веса сердца (в ‰) у *Anas penelope* L. (1) и *Nyroca fuligula* L. (2): слева — южное Зауралье, справа — п-ов Ямал

Применяя динамический критерий к данному случаю, мы можем характеризовать нырковых уток как птиц, у которых (в противоположность речным уткам) сохраняются постоянные размеры сердца на всей громадной территории их распространения. Причины этих различий между близкими группами птиц находят естественное объяснение. Специфический образ жизни нырковых уток (ныряние) ока-

зался связанным со значительным увеличением размеров сердца. Поэтому в рассматриваемом отношении они оказываются преадаптированными¹ к условиям существования на Крайнем Севере и "добавочного" увеличения размеров сердца в высоких широтах у них не происходит. Подобная характеристика морфологических особенностей вида освещает его биологическую специфику с новой точки зрения.

Таким образом, динамический подход к изучению географической изменчивости морфофизиологических признаков близких видов птиц может способствовать решению ряда вопросов, связанных с проблемой преадаптаций, которые являются одним из наиболее важных экологических механизмов эволюционного процесса. С.С. Шварц [1969] дает явлению

Т а б л и ц а 39

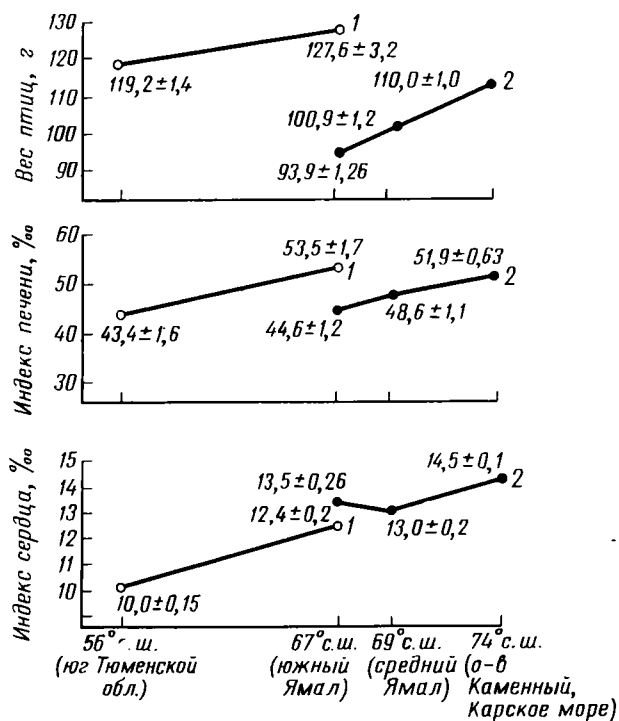
Индекс печени птиц Субарктики и более южных широт* (в ‰)

Вид	Субарктика	Более южные широты	Вид	Субарктика	Более южные широты
<i>Colymbus arcticus</i>	33,1	34,1	<i>Tetrastes bonasia</i>	17,8	20,1
<i>Larus ridibundus</i>	37,2	35,4	<i>Tetrao urogallus</i>	18,3	19,9
<i>L. canus</i>	30,1	32,2	<i>Lagopus mutus</i>	18,0	21,7
<i>Lyrurus tetrix</i>	16,8	16,5	<i>L. lagopus</i>	21,0	24,8

* Указаны средние величины индексов.

преадаптаций следующую экологическую интерпретацию. Определенный тип адаптации возникает в условиях, когда он содействует процветанию вида, он полезен, но не необходим. Совершенствование этой адаптации позволяет виду проникнуть в среду, в которой она — необходимое условие существования.

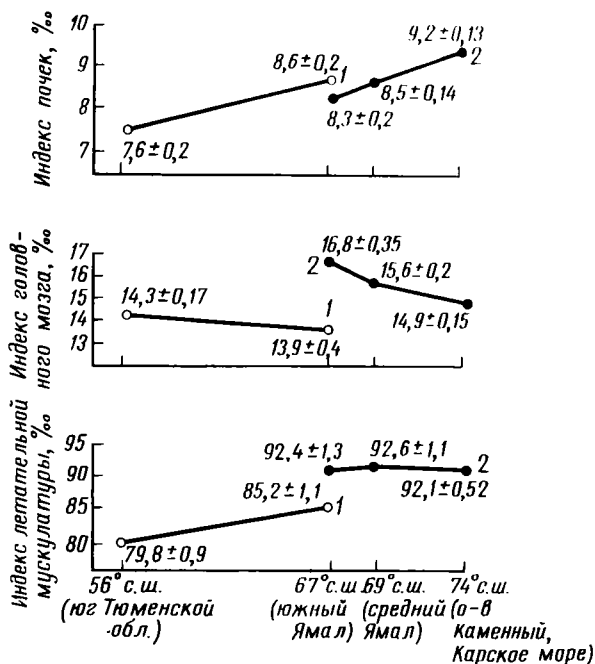
¹ Преадаптацию не следует рассматривать как заранее подготовленное приспособление на будущее, так как в таком понимании понятие преадаптации звучит явно телеологически [Шварц, 1969].



Р и с. 4. Географические изменения общего веса тела (в г), индексов печени и сердца (в ‰) у *Sterna hirundo* L. (1) и *Sterna paradisaea* Pontopp. (2) (самцы, взрослые птицы)

Разберем еще один пример, который может служить иллюстрацией явления преадаптации. Известно, что накопление энергетических резервов в различной форме (особенно в быстро мобилизуемой — в виде гликогена) — важнейшая приспособительная особенность, характерная не только для птиц и млекопитающих, но и вообще для большинства позвоночных Крайнего Севера [Шварц и др., 1968]. Достаточно сказать, что из 34 обследованных нами видов птиц различных семейств у 26 видов размеры печени у северных популяций значительно выше, чем у южных [Шварц, 1960; Добринский, 1962а]. Эта закономерность характерна как для большинства растительноядных, так и животногоядных видов птиц. Исключение в этом отношении составляют ихтиофаги и тетеревиные (табл. 39). Очевидно, особенности питания представителей семейства тетеревиных и птиц-ихтиофагов таковы, что позволяют им осваивать районы Крайнего Севера без существенного изменения морфофизиологических характеристик органов, функционально связанных с процессами пищеварения, т.е. эти экологические группы птиц в известной мере оказываются преадаптированными к той среде, которая отличается крайне резкими периодическими ухудшениями условий добывания корма.

При динамическом подходе к анализу морфофизиологических особенностей птиц оказывается, что явление преадаптации широко распространено и по упомянутым ранее причинам заслуживает пристального внимания.



Р и с. 5. Географические изменения индексов почек, головного мозга и летательной мускулатуры (в %) у *Sterna hirundo* L. (1) и *Sterna paradisaea* Pontopp. (2) (самцы, взрослые птицы)

С целью более полного анализа возможностей динамического подхода к оценке морфофизиологических особенностей близких видов нами специально изучены географические изменения комплекса показателей у речной и полярной крачек. Рассмотрение полученных данных указывает на ряд любопытных явлений.

Общее направление изменения большинства изученных признаков с продвижением на север у обоих видов принципиально совпадает, но его конкретное выражение различно. Подробный анализ полученных материалов проведен нами в специальной работе [Добринский, 1966б], здесь же мы отметим лишь те детали, которые представляют непосредственный интерес в рамках настоящего раздела (рис. 4, 5).

Как и следовало ожидать, более мелкий вид — полярная крачка — характеризуется относительно более крупными органами, но это становится очевидным лишь в том случае, если сравнение проводится с учетом конкретной области распространения каждого из видов: южные популяции полярной крачки сравниваются с южными популяциями речной. Если же пользоваться материалом из одного географического района (казалось бы, самый естественный подход к проблеме!), то картина представляется искаженной: у полярной крачки индекс почки оказывается практически таким же, как и у речной. На первый взгляд то же самое наблюдается и при анализе материалов по географическим изменениям относительного веса печени сопоставляемых видов (на стыке ареалов речной и полярной крачек последняя имеет более низкий индекс печени). Однако в данном случае значительно большие по размерам речные крачки южной популяции

(56° с.ш.) практически не отличаются от полярных крачек с южного Ямала по величине индекса печени. Иначе говоря, в нашем примере у речной и полярной крачек изменение относительного веса печени при продвижении на север начинается с одинакового уровня развития этого органа. Еще более отчетливо проявляются преимущества динамической характеристики сравниваемых форм при анализе другого признака — летательной мускулатуры. Несмотря на то что к северу размеры тела (вес) полярных крачек закономерно и существенно увеличиваются, индекс летательной мускулатуры остается постоянным. Это означает, что у данного вида (в отличие от речной крачки) географической изменчивости подвержены и коррелятивные зависимости в размерах разных частей тела.

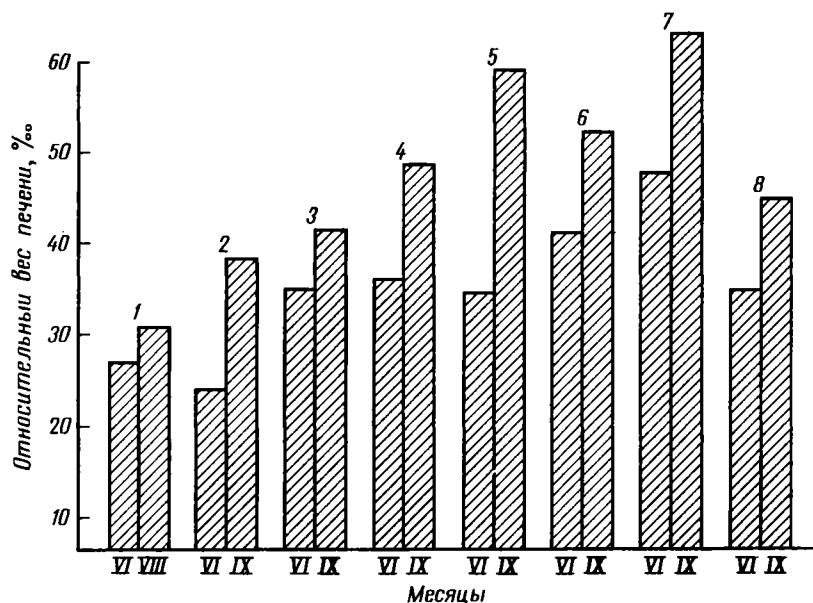
§ 3. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Изучение морфофизиологических признаков у ряда видов птиц показало, что их величина не остается постоянной в различные сезоны года. Так, О.И. Семенов-Тянь-Шанский [1960] установил, что минимальный вес печени тетеревиных отмечается в конце зимы. Интересные исследования по сезонной изменчивости веса печени у дятлов и поползней проведены Е.А. Мошковым [1953]. В зимне-весенний период вес печени у самцов и самок большого пестрого дятла находится на относительно низком уровне. В брачный период повышение обмена веществ не приводит к уменьшению веса печени. Хотя сезонные изменения веса печени у поползня изучены менее подробно, чем у дятла, но все же Мошкову удалось обнаружить, что у самцов вес печени повышается в мае и декабре; уменьшение этого показателя наблюдается перед размножением и при смене оперения (у самок вес печени изменяется аналогичным образом). В период яйцекладки печень у самок достигает наибольшего размера.

Большой материал собран по сезонным изменениям относительного веса печени у перелетных птиц [Добринский, 1962а; Шварц и др., 1968]. В сентябре относительный вес печени у них превышает соответствующий показатель птиц, добытых в начале июня, более чем на 30% (рис. 6)¹.

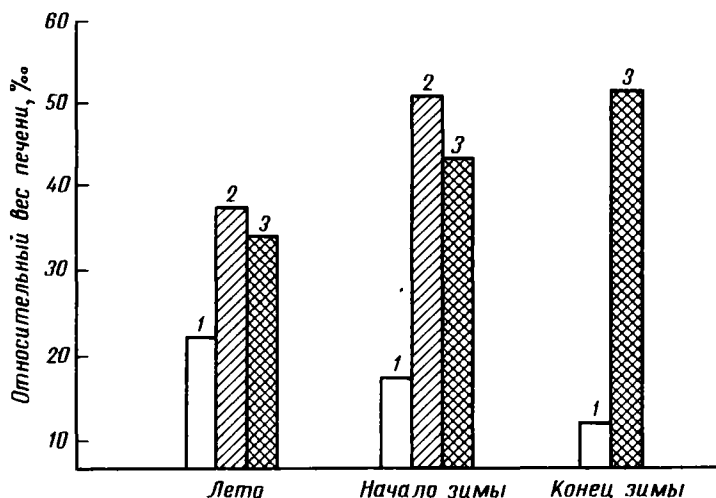
Наши материалы по тетереву, домовому и полевому воробьям представлены на рис. 7 [Никульцев, Добринский, 1966; Добринский, Никульцев, 1969; Danilov, Nekrasov, Dobrinski, Kopein, 1969]. У тетерева от лета к зиме размеры печени значительно снижаются (лето — $20,2 \pm 0,86\%$; начало зимы — $16,8\%$; середина зимы — $12,0 \pm 0,41\%$). Аналогичная картина характерна и для сезонных изменений индекса печени самок тетерева. Сезонные изменения относительного веса печени у самцов домовых воробьев всех обследованных популяций проходят однотипно. В зимний период у птиц этого вида значительно (статистически достоверно) повышается общий вес тела и увеличивается индекс печени (показательно, что возрастание относительного веса печени проходит на фоне повышения общего веса тела). У самцов полевых воробьев, так же как и у домовых, общий вес тела и индекс печени достигают наивысшего значения в конце зимы (различия по этим показателям выявляются даже у воробьев, добытых в январе и феврале).

¹ В тех случаях, когда в нашем распоряжении был достаточно полный материал, сезонные различия в величине индекса печени доказаны статистически (у шилохвосты, синьги и чернети хохлатой).



Р и с. 6. Сезонные изменения относительного веса печени (в %) у перелетных видов птиц субарктических популяций

1 — свиязь; 2 — шилохвость; 3 — синьга; 4 — хохлатая черныш; 5 — луток; 6 — гоголь; 7 — красношейная поганка; 8 — турухтан



Р и с. 7. Сезонные изменения относительного веса печени (в %) взрослых самцов тетерева (1), домового (2) и полевого (3) воробьев

Применение динамического критерия к оценке приведенных литературных и собственных данных по сезонным изменениям относительного веса печени у различных экологических групп птиц позволяет считать, что для перелетных птиц характерна способность к накоплению энергетических резервов перед осенней миграцией. У тетерева, напротив, от лета к зиме индекс рассматриваемого органа закономерно снижается. Констатируемый факт в общем хорошо известен, но нам хотелось бы подчеркнуть другое.

Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей птиц дает возможность установить, что не только перелетные и оседлые виды существенно отличаются по характеру сезонных изменений индекса печени, но и среди группы оседлых птиц в этом отношении обнаруживаются существенные различия: у полевого и домового воробьев от осени к концу зимы относительный вес печени возрастает, а у тетерева наблюдается обратная картина (см. рис. 7) .

§ 4. ХАРАКТЕР ДИНАМИКИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СПЕЦИФИЧНОСТИ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ

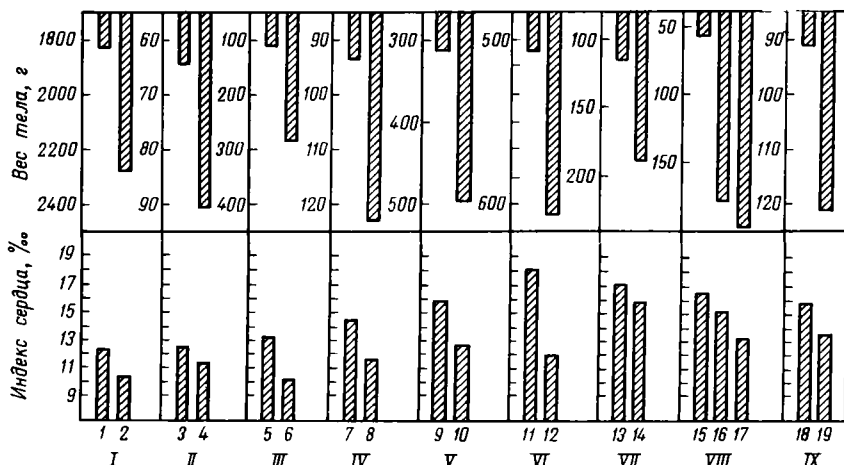
Как будет показано в главе 4, критерием, с помощью которого фиксируется сдвиг нормы реакции популяций птиц на условия среды, может служить характер коррелятивных связей в развитии макроэволюционных признаков. Исходя из предпосылки, что механизмы макроэволюционных преобразований — это те же механизмы, которые управляют преобразованием популяций и видообразованием [Шварц, 1969], мы сочли возможным воспользоваться указанным критерием и как показателем специфичности надвидовых таксонов. В качестве иллюстративного материала мы используем данные по динамической характеристике (на видовом уровне) лишь двух показателей: относительного веса сердца и головного мозга, хотя в принципе те же результаты получены нами и при анализе в этом плане всех других обследованных морфофизиологических признаков.

Сопоставление близких видов (в пределах рода)

При сравнении птиц в пределах рода относительный вес сердца без исключения наивысшего значения достигает у видов мелких размеров. Например, малая чайка весит меньше, чем обыкновенная, а относительный вес сердца у нее значительно выше. Данные рис. 8 позволяют увеличить число аналогичных сопоставлений. Ту же закономерность можно констатировать и в отношении связи величины относительного веса головного мозга и веса тела птиц, принадлежащих к одному роду (рис. 9) .

Сопоставление видов из разных семейств (в пределах отряда)

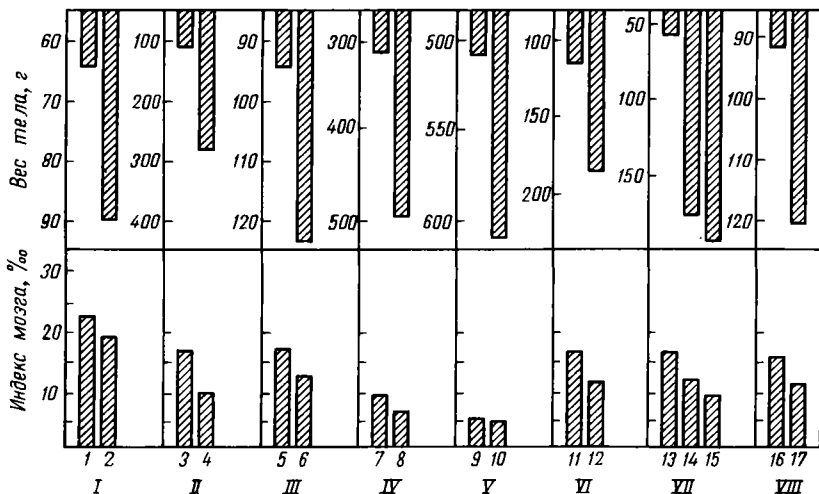
При сравнении видов из разных родов, но одного семейства "правило рядов" [Hesse, 1921] может нарушаться. Это особенно отчетливо выявляется при анализе данных рис. 10—13. Однако нам сейчас важнее подчеркнуть, что обратная зависимость между относительным весом сердца и головного мозга и общими размерами тела еще больше затушевывается при сопоставлении представителей из различных семейств. В этом отно-



Р и с. 8. Зависимость относительного веса сердца ($\text{в } \%$) от размеров тела (в г) у различных видов птиц

1 — краснозобая гагара; 2 — чернозобая гагара; 3 — белобровый дрозд; 4 — рябинник; 5 — малая чайка; 6 — обыкновенная чайка; 7 — полярная крачка; 8 — речная крачка; 9 — длиннохвостый поморник; 10 — короткохвостый поморник; 11 — тундряная куропатка; 12 — белая куропатка; 13 — бурокрылая ржанка; 14 — золотистая ржанка; 15 — фифи; 16 — щеголь; 17 — большой улит; 18 — обыкновенный бекас; 19 — азиатский бекас

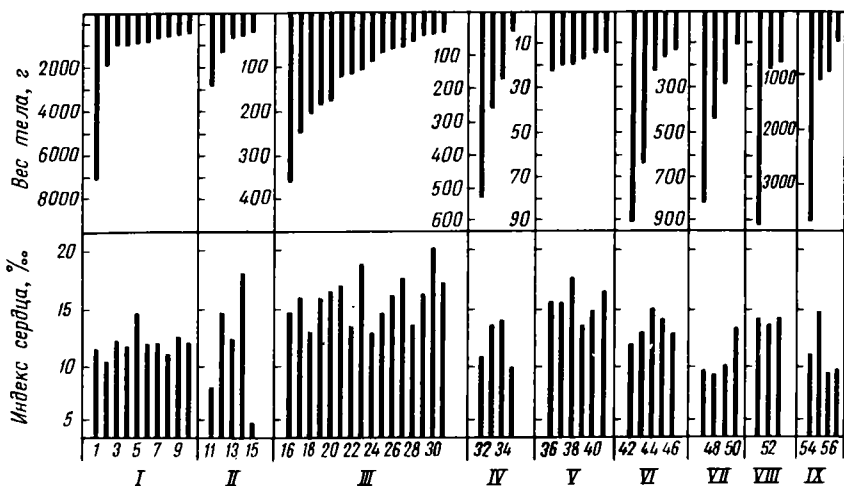
Под: I — *Colymbus*; II — *Turdus*; III — *Larus*; IV — *Sterna*; V — *Stercorarius*; VI — *Lagopus*; VII — *Pluvialis*; VIII — *Tringa*; IX — *Capella*



Р и с. 9. Зависимость относительного веса головного мозга ($\text{в } \%$) от размеров тела (в г) у различных видов птиц

1 — белобровый дрозд; 2 — рябинник; 3 — малая чайка; 4 — обыкновенная чайка; 5 — полярная крачка; 6 — речная крачка; 7 — длиннохвостый поморник; 8 — короткохвостый поморник; 9 — тундряная куропатка; 10 — белая куропатка; 11 — бурокрылая ржанка; 12 — золотистая ржанка; 13 — фифи; 14 — щеголь; 15 — большой улит; 16 — обыкновенный бекас; 17 — азиатский бекас

Под: I — *Turdus*; II — *Larus*; III — *Sterna*; IV — *Stercorarius*; V — *Lagopus*; VI — *Pluvialis*; VII — *Tringa*; VIII — *Capella*



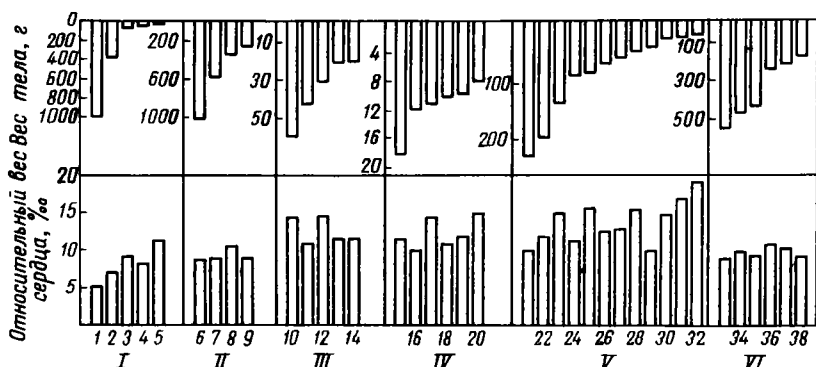
Р и с. 10. Зависимость относительного веса сердца ($\text{в } \%$) от размеров тела (в г) у различных видов птиц

1 — лебедь-кликун; 2 — белолобая казарка; 3 — морская чернеть; 4 — синьга; 5 — шилохвость; 6 — свиязь; 7 — хохлатая чернеть; 8 — морянка; 9 — широконоска; 10 — чирок-свистунок; 11 — глухарь; 12 — тетерев; 13 — белая куропатка; 14 — тундрная куропатка; 15 — рябчик; 16 — средний кроншнеп; 17 — малый веретенник; 18 — большой улит; 19 — тулес; 20 — золотистая ржанка; 21 — турухтан; 22 — азиатский бекас; 23 — щеголь; 24 — бекас обыкновенный; 25 — морозунка; 26 — фифи; 27 — чернозобик; 28 — перевозчик; 29 — круглоносый плавунчик; 30 — белохвостый песочник; 31 — кулик-воробей; 32 — ворона; 33 — сорока; 34 — кедровка; 35 — кукушка; 36 — белая трясогузка; 37 — желтоголовая трясогузка; 38 — краснозобый конек; 39 — горная трясогузка; 40 — желтая трясогузка; 41 — луговой конек; 42 — рябинник; 43 — белобровый дрозд; 44 — каменка; 45 — варакушка; 46 — синехвостка; 47 — серебристая чайка; 48 — сизая чайка; 49 — обыкновенная чайка; 50 — малая чайка; 51 — сапсан; 52 — чеглок; 53 — дербник; 54 — орлан-белохвост; 55 — ястреб-тетеревятник; 56 — канюк-зимняк; 57 — полевой лунь

Семейства: I — *Anatidae*; II — *Tetraonidae*; III — *Charadriidae*; IV — *Corvidae*; V — *Motacillidae*; VI — *Turdidae*; VII — *Laridae*; VIII — *Falconidae*; IX — *Accipitridae*

шении показательно сравнение птиц из семейств *Corvidae* и *Turdidae*. Несмотря на то, что изученные нами виды сем. вороньих отличаются значительно более крупными размерами тела, относительный вес сердца у них примерно такой же, как и у птиц из сем. дроздовых (рис. 10). Столь же убедительно сопоставление сем. *Falconidae* и *Accipitridae*. Достаточно упомянуть, что очень крупный орлан-белохвост обладает лишь немного меньшим индексом сердца, чем дербник (11,0%, по сравнению с 13,6%; вес — 3,7 кг по сравнению с 0,22 кг). Аналогичные примеры показывает и рис. 11. Сем. жаворонки объединяет птиц более крупных, чем сем. синицевые, но несмотря на это величина индекса сердца у представителей этих семейств почти одинаковая.

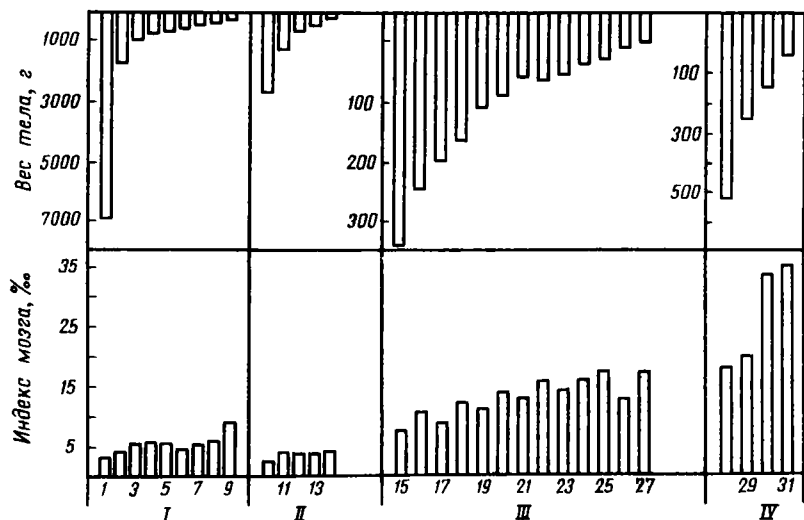
Мы не случайно для иллюстрации разбираемого вопроса вторым морфофизиологическим показателем избрали головной мозг. Известно, что величина этого признака особенно "жестко" связана обратной корреляцией с общими размерами животных [Стрельников, 1953; Шварц, 1956, 1959а, 1960; Скворцова, 1954; Добринский, 1962а; Шварц, Добринская, Добринский, 1966; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968; и др]. Поэтому случаям нарушения обратной зависимости между размерами тела и отно-



Р и с. 11. Зависимость относительного веса сердца (в $\%$) от общего веса (в г) тела птиц различных видов

1 — лысуха; 2 — камышица; 3 — пастушок; 4 — погоныш; 5 — курочка-кросшка; 6 — чомга; 7 — серошекая поганка; 8 — красношейная поганка; 9 — черношейная поганка; 10 — черный жаворонок; 11 — белокрылый жаворонок; 12 — полевой жаворонок; 13 — малый жаворонок; 14 — серый жаворонок; 15 — большая синица; 16 — лазоревка; 17 — болотная гаичка; 18 — жулан; 19 — московка; 20 — длиннохвостая синица; 21 — большой веретенник; 22 — чибис; 23 — большой улит; 24 — обыкновенный бекас; 25 — степная тиркушка; 26 — каспийский зуек; 27 — поручейник; 28 — чернозобик; 29 — перевозчик; 30 — малый зуек; 31 — круглоносый плавунчик; 32 — кулик-воробей; 33 — черная ворона; 34 — грач; 35 — ворона; 36 — галка; 37 — сойка; 38 — сойка

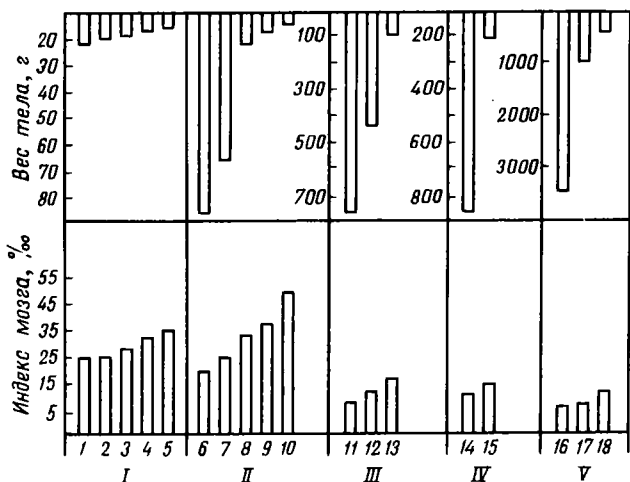
Семейства: I — пастушковые; II — гагаровые, поганковые; III — жаворонки; IV — синицевые; V — ржанковые, тиркушковые, бекасовые; VI — вороньи



Р и с. 12. Зависимость относительного веса головного мозга (в $\%$) от размеров тела (в г) у различных видов птиц

1 — лебедь-кликун; 2 — белолобая казарка; 3 — морская чернеть; 4 — синьга; 5 — шилохвость; 6 — свиязь; 7 — хохлатая чернеть; 8 — морянка; 9 — чирок-свистунок; 10 — глухарь; 11 — тетерев; 12 — белая куропатка; 13 — тундрная куропатка; 14 — рябчик; 15 — средний кроншнеп; 16 — малый веретенник; 17 — большой улит; 18 — золотистая ржанка; 19 — турухтан; 20 — азиатский бекас; 21 — щеголь; 22 — бекас обыкновенный; 23 — мордунка; 24 — фифи; 25 — перевозчик; 26 — круглоносый плавунчик; 27 — белохвостый песочник; 28 — ворона; 29 — сойка; 30 — кедровка; 31 — кукушка

Семейства: I — Anatidae; II — Tetraonidae; III — Charadriidae; IV — Corvidae



Р и с. 13. Зависимость относительного веса головного мозга (в $\%$) от размеров ла (в г) у различных видов птиц

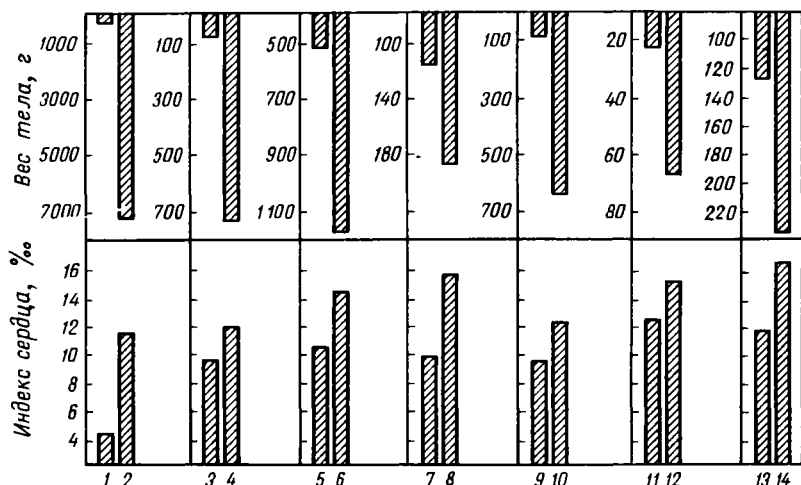
1 — белая трясогузка; 2 — желтоголовая трясогузка; 3 — краснозобый конек; 4 — горная трясогузка; 5 — луговой конек; 6 — рябинник; 7 — белобровый дрозд; 8 — каменка; 9 — варакушка; 10 — синехвостка; 11 — серебристая чайка; 12 — сизая чайка; 13 — малая чайка; 14 — сапсан; 15 — чеглок; 16 — орлан-белохвост; 17 — ястреб-тетеревятник; 18 — полевой лунь

Семейства: I — Motacillidae; II — Turdidae; III — Laridae; IV — Falconidae; V — Accipitridae

сительной величиной головного мозга следует придавать особое значение. Представители сем. Corvidae — кедровка и кукушка — весят гораздо больше, чем белая и желтоголовая трясогузки (сем. Motacillidae). Вместе с тем для последних характерен значительно более низкий относительный вес головного мозга (соответственно 34,6 и 35,5% по сравнению с 25,1 и 25,0%, рис. 12, 13). Не менее показательно подобное сопоставление примерно равных по весу лугового конька и синехвостки (семейства Motacillidae и Turdidae). У лугового конька индекс головного мозга равен 34,3%, а у синехвостки — 48,3%.

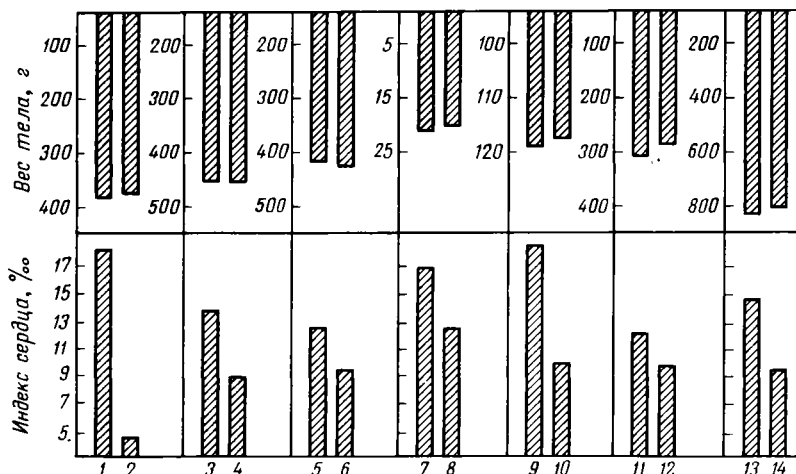
Сопоставление видов из разных отрядов

Анализируемая закономерность предельно ясно проявляется при сравнении особей одного вида, а при сопоставлении разных видов она может быть четко обнаружена лишь в пределах рода. При сопоставлении видов из разных семейств строгой корреляции между относительными размерами внутренних органов и величиной тела птиц обнаружить не удастся. В тех же случаях, когда рассматриваются птицы из разных отрядов, исключения из "правила рядов" сами становятся "правилом". Данные рис. 14–17 подтверждают это положение. Лебедь-кликун почти в 20 раз больше рябчика, однако для него характерен и значительно более высокий сердечный индекс (11,3% по сравнению с 4,6%). Показательно в этом отношении сравнение величины относительного веса сердца у вороны и ястреба-тетеревятника (10,4 и 14,3% соответственно), т.е. у птиц из разных отрядов, вес которых существенно отличается. Ограничимся еще лишь одним примером. Чирок-трескунок и рябчик — птицы при-



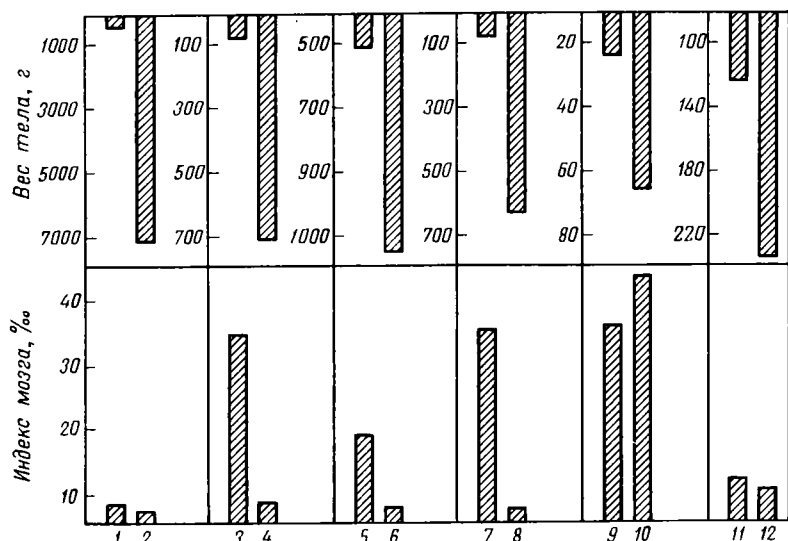
Р и с. 14. Зависимость относительного веса сердца (в %) от размеров тела (в г) у различных видов птиц (сравниваются пары из разных отрядов)

1 — рябчик; 2 — лебедь-кликун; 3 — кукушка; 4 — черныт хохлатая; 5 — ворона; 6 — ястреб-тетеревятник; 7 — кукушка; 8 — тулес; 9 — кукушка; 10 — белая куропатка; 11 — юрок; 12 — трехпалый дятел; 13 — речная крачка; 14 — малый тетеревятник



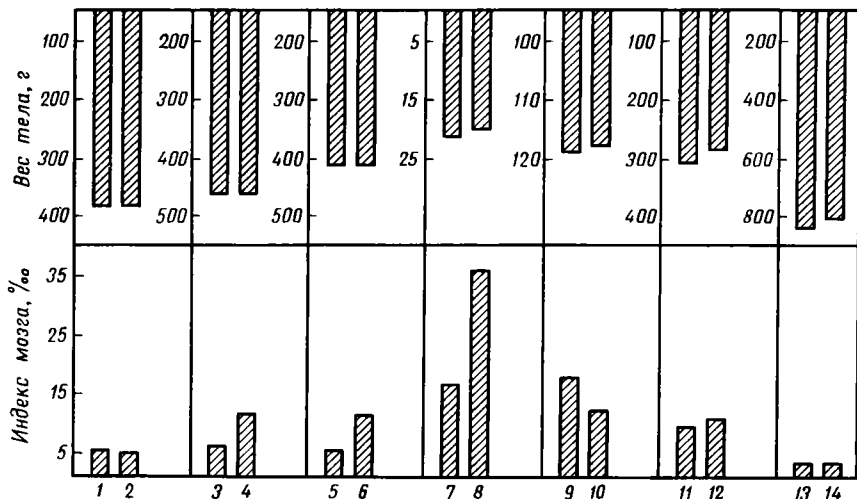
Р и с. 15. Зависимость относительного веса сердца (в %) от размеров тела (в г) у различных видов птиц (сравниваются пары из разных отрядов)

1 — чирок-трескунок; 2 — рябчик; 3 — луток; 4 — сизая чайка; 5 — красношейная поганка; 6 — полевой лунь; 7 — белохвостый песочник; 8 — юрок; 9 — бурокрылая ржанка; 10 — кукушка; 11 — чирок-свистунок; 12 — чайка речная; 13 — шилохвость; 14 — серебристая чайка



Р и с. 16. Зависимость относительного веса головного мозга (в $\%$) от размеров тела (в г) у различных видов птиц (сравниваются пары из разных отрядов)

1 — рябчик; 2 — лебедь-кликун; 3 — кукша; 4 — черныт хохлатая; 5 — ворона; 6 — ястреб-тетеревятник; 7 — кукша; 8 — белая куропатка; 9 — юрок; 10 — трехпалый дятел; 11 — речная крачка; 12 — малый тетеревятник



Р и с. 17. Зависимость относительного веса головного мозга (в $\%$) от размеров тела (в г) у различных видов птиц (сравниваются пары из разных отрядов)

1 — чирок-трескунок; 2 — рябчик; 3 — лутук; 4 — сизая чайка; 5 — красношейная поганка; 6 — полевой луны; 7 — белохвостый песочник; 8 — юрок; 9 — бурокрылая ржанка; 10 — кукушка; 11 — чирок-свистунок; 12 — чайка речная; 13 — шилохвость; 14 — серебристая чайка

близительно одного веса, но индекс сердца у первого почти в три раза выше (13,8 и 4,6%). Число аналогичных примеров можно значительно увеличить (рис. 14, 15).

При сравнении птиц из разных отрядов даже такой признак, как относительный вес головного мозга, показывает много исключений из "правила рядов" (рис. 16, 17). Несмотря на то, что трехпалый дятел весит в три раза больше, чем юрок, индекс головного мозга у него на 8% выше. И в данном случае интересно сравнение рябчика и лебедя-кликуна. Если учесть огромную разницу в общих размерах этих птиц, то надо признать, что у лебедя-кликуна размеры мозга больше, чем это требует простое подчинение правилу об обратной зависимости индекса мозга и веса тела.

О специфичности надвидовых таксонов

Общий анализ приведенных выше материалов показывает, что специфика реакции на изменение общих размеров, влекущая за собой, в частности, изменение условий поддержания энергетического баланса, обнаруживается не только при сравнении видов, но и более крупных таксономических единиц. Относительные размеры изученных нами органов определяются не абсолютной величиной птиц, а их положением по размерам в данной систематической группе. Связь величины интерьерных показателей не с абсолютными, а с относительными размерами птиц указывает на весьма интересную биологическую закономерность. Можно заключить, что для каждой естественной таксономической группы характерен определенный комплекс физиологических показателей, на фоне которого и происходит приспособление отдельных форм к конкретным условиям существования. При этом "фоновые" физиологические особенности отдельных групп отвечают их основным биологическим особенностям (в том числе и средним размерам, и "средней" активности). Нельзя отрицать, что общие биологические особенности отдельных систематических групп существуют, несмотря на хорошо известную экологическую дифференцировку их представителей. Чайки объединяют более крупных и менее подвижных птиц, чем, например, кулики; сем. ястребиные — более крупных и менее подвижных птиц, чем сем. соколиные. Эти общие биологические (в широком смысле слова) особенности отдельных групп определяют их общие физиологические и биохимические особенности и создают возможность для приспособления отдельных видов к различным условиям существования посредством изменения относительно второстепенных морфофизиологических показателей. Поэтому "правило рядов" может обнаружиться только в пределах одной систематической группы. При этом чем ниже ее ранг, тем отчетливее это "правило" проявляется.

Сказанное, с одной стороны, теоретически обосновывает допустимые пределы применения "правила рядов", а с другой — показывает, что основные систематические группы не только являются естественными с точки зрения их филогенеза, но и объединяются общими базовыми физиологическими особенностями, определяющими характер морфофизиологических приспособлений птиц к конкретным условиям существования, образа жизни и поддержания энергетического баланса [Шварц и др., 1968].

ДИНАМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПТИЦ НА ВНУТРИВИДОВОМ УРОВНЕ

§ 1. СПЕЦИФИКА НАКОПЛЕНИЯ И РАСХОДОВАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ РЕЗЕРВОВ САМКАМИ И САМЦАМИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПТИЦ

Способность накопления энергетических резервов в различных формах (жир, гликоген) в той или иной степени присуща всем позвоночным животным на любых стадиях их онтогенеза. Это положение с предельной ясностью высказано еще в 30-е годы физиологом Дж. Баркрофтом [1937], который писал, что сочетание постоянства внутренней среды и отсутствия непрерывного снабжения организма нужными веществами делает необходимым существование особых депо, из которых внутренняя среда может пополняться необходимыми инградиентами. Работы по изучению закономерностей депонирования питательных веществ организмом, по определению его энергоемкости в настоящее время не только не утратили своей актуальности, но, напротив, приобрели особое значение в связи с выдвиганием на первый план эколого-физиологических исследований проблемы поддержания энергетического баланса животными как основы адаптации [Калабухов, 1946а].

Мы ограничиваем свою задачу анализом характера динамики депонирования и расходования резервных питательных веществ у ряда видов птиц. Эта задача еще более суживается, если учесть, что нас интересовали лишь быстро мобилизуемые энергетические ресурсы организма в виде гликогена печени.

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

Прежде чем приступить к анализу собственных данных, мы кратко охарактеризуем соответствующие литературные материалы (при этом целесообразно не ограничиваться привлечением только орнитологических примеров). Как показано С.С. Шварцем [1953], относительный вес печени озерной лягушки в мае равен $33,2 \pm 0,5\%$, а в июле — $25,8 \pm 1,3\%$. Сопоставление этих цифр свидетельствует о том, что после периода размножения относительный вес печени у самок рассматриваемого вида падает на 22%. Еще более показательные изменения относительного веса печени Шварц наблюдал у самок прыткой ящерицы. Для самок с неразвитыми фолликулами индекс печени равен $46,5 \pm 3,4\%$, для самок с диаметром яиц до 5 мм — $71,5 \pm 2,4\%$ и, наконец, для самок с вполне сформировавшимися яйцами — $39,5 \pm 3,9\%$. Сезонная изменчивость относительного веса печени в этом случае исключалась, так как все особи были отловлены в одно время. Таким образом, констатируемое различие самок прыткой ящерицы по величине индекса печени связано с состоянием их полового цикла. При этом максимальное развитие печени совпадает с периодом, когда часть яиц начинает резко увеличиваться в размерах. О том, что это совпадение не случайно, могут свидетельствовать данные по вариабель-

Таблица 40

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

Пункт и время сбора материала	Пол	n	Вес, г	Индекс печени, ‰
Речная крачка				
Оз. Черное (56° с.ш.), 1963 г., конец мая	Самцы	55	119,2±1,4	43,4±1,6
	Самки	45	128,7±2,0	50,8±1,2
Полярная крачка				
О-в Каменный (74° с.ш.), конец августа, 1964 г.	Самцы	53	111,0±1,0	51,9±0,63
	Самки	42	109,7±1,1	52,9±0,8
Южный Ямал (67° с.ш.), начало августа, 1964 г.	Самцы	24	94,0±2,0	44,6±1,6
	Самки	17	94,0±1,6	44,0±1,3

ности индекса печени на различных стадиях размножения. Известно, что чем важнее орган, тем меньше его изменчивость. Установлено, что наибольшая потребность в снабжении эмбриона гликогеном отмечается во время его интенсивного роста. Учитывая сказанное, мы вправе ожидать снижение вариабельности относительного веса печени именно в начале эмбриогенеза. Литературные материалы подтверждают это предположение. Коэффициент вариации индекса печени самок яйцериц вне периода размножения — около 30%, а в период наибольшего развития этого органа — всего 16,2% [Шварц, 1960].

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

Наши данные по морфофизиологическим особенностям полярных крачек показывают, что после окончания яйцекладки самки и самцы имеют одинаковую величину относительного веса печени. Напротив, в период интенсивного развития яиц птицы разного пола четко различаются по этому показателю, что хорошо иллюстрируется соответствующими данными по речной крачке (табл. 40).

Параллельно с определением веса печени у самок турухтана и речных крачек мы проводили измерение диаметра наибольшего яйца (табл. 41, 42). Результаты этой работы показали, что по мере роста яиц относительный вес печени неуклонно возрастает¹. Однако масса печени интенсивно нарастает лишь до начала периода яйцекладки. Самки с вполне сформировавшимся яйцом в яйцеводе имеют уже сравнительно небольшую печень. В достоверности этого вывода убеждает то обстоя-

¹ Крачки и турухтаны были добыты в течение трех дней. Тем самым сезонная изменчивость относительного веса печени практически исключалась.

тельство, что констатируемое увеличение относительного веса печени по мере роста яиц (у самок речной крачки) идет на фоне возрастания общего веса птиц.

Сопоставление полученных нами данных с соответствующими литературными материалами позволяет высказать предположение, что в характере депонирования медленно мобилизуемых (жир) и быстро мобилизуемых (гликоген) питательных веществ имеются существенные различия. Если запасы жира создаются организмом к наиболее напряженным в энергетическом отношении периодам жизни животных заблаговременно, то резервы гликогена накапливаются непосредственно перед моментом их использования. Организм самок животных наиболее остро нуждается в гликогене в определенный период размножения. Естественно возникает вопрос, почему его резервы не создаются заранее? Очевидно, именно потому, что гликоген — быстро мобилизует питательное вещество. Любое непредвиденное ухудшение окружающих

условий может резко сократить эти резервы, в связи с чем у самок животных выработалась способность к депонированию гликогена не перед началом размножения, а в его процессе. В период роста эмбрионов эта способность самок создавать резервы гликогена повышается. Поэтому можно считать, что одним из приспособлений самок животных к бесперебойному снабжению зародыша питательными веществами является накопление в печени гликогена непосредственно в период размножения, что находит внешнее выражение в увеличении относительного веса этого органа. Для самцов отмеченное явление не характерно. В этом проявляется отличие особой разного пола в характере накопления энергетических резервов. Таким образом, изучение динамики морфофизиологических особенностей самок и самцов животных дало возможность обнаружить ряд заслуживающих внимания факторов, которые при ином подходе к решению затронутого вопроса могли бы быть упущены.

Т а б л и ц а 41

Относительный вес печени самок турухтана на разных стадиях формирования яиц (ямальская популяция)

Средний диаметр наибольшего яйца, мм	Средний вес тела, г	Средний индекс печени, ‰
2	116,0	42,6
4	114,0	40,9
15	111,0	57,3

Т а б л и ц а 42

Относительный вес печени у самок речных крачек на разных стадиях формирования яиц (оз. Звериное, 56 с.ш.)

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

§ 2. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПТЕНЦОВ РАЗНОГО ВРЕМЕНИ ВЫВЕДЕНИЯ

В ряде исследований показано, что развитие животных в различных условиях является одной из причин их внутривидовой разнокачественности, индикатором чего может служить характер изменчивости морфофизиологических показателей [Шварц, 1959а; Смирнов, Шварц, 1959; Шварц,

Т а б л и ц а 43

Относительный вес внутренних органов птенцов вороны (исследовались самцы вороны в возрасте 16–20 дней)

Показатель	Ранние выводки	Поздние выводки
Вес тела, г	441,0±5,0	425±10,0
Индексы, ‰		
сердца	8,2±0,1	8,4±0,4
головного мозга	14,3±0,29	17,1±0,5
печени	59,3±1,4	51,4±3,5
почки	8,6±0,2	8,1±0,3
надпочечников	0,160±0,005	0,172±0,001

Т а б л и ц а 44

Морфофизиологическая характеристика однодневных птенцов белых леггорнов разного времени выведения

Показатель	Февраль	Август	Декабрь
Общий вес, г	36,3±0,39	38,0±0,54	37,8±0,28
Индексы, ‰			
сердца	5,42±0,09	6,28±0,08	4,12±0,07
печени	24,3±0,4	45,9±0,97	21,08±0,4
почки	3,45±0,07	5,71±0,11	3,65±0,03
надпочечника	0,075±0,0002	0,12±0,0002	0,07±0,0002
поджелудочной железы	1,55±0,062	2,82±0,04	1,2±0,03
мускулатуры желудка	45,17±0,33	62,07±1,17	42,6±0,6
мозга	21,95±0,2	25,5±0,5	22,17±0,3

Копеин, Покровский, 1960; и др.]. Исходя из этого следовало ожидать, что птенцы ранних и поздних выводков (имеются в виду птицы с одной кладкой в год) должны отличаться по величине ряда интерьерных признаков. С целью проверки данного предположения на Ямале был собран материал по морфофизиологическим особенностям серой вороны [Бахмутов, Добринский, 1970]. Показано, что птенцы этого вида ранних и поздних выводков (разница в сроках вылупления составляла в среднем 17 дней) отличаются по ряду интерьерных показателей (табл. 43). При практически одинаковом весе тела птенцы поздних выводков характеризуются более высоким относительным весом головного мозга и надпочечников. Важно подчеркнуть, что птенцы вороны ранних и поздних выводков отличаются характером корреляционной зависимости между относительным весом головного мозга и весом тела.

Полученные материалы позволяют предполагать, что растянутость периода размножения играет соответствующую роль в поддержании жизнеспособности популяций как одна из возможных причин их гетерогенности, и поэтому контролируется отбором.

Аналогичные исследования были проведены на птенцах белых леггорнов как удобных во многих отношениях модельных объектах [Сазикова,

1975]. Полученный обширный материал свидетельствует о том, что однодневные августовские птенцы существенно отличаются от декабрьских и февральских повышенными относительными размерами большинства изученных внутренних органов (вес птенцов разных сроков вылупления был практически одинаковым). Различия эти очень велики (в среднем полуторакратные) и касаются даже такого "консервативного" органа, как головной мозг (табл. 44). Есть веские основания полагать, что отмеченные морфофизиологические особенности птенцов в зависимости от сроков их вылупления обуславливаются физиологическим состоянием родителей и условиями развития молодых птиц, т.е. в данном случае можно говорить о модификационной изменчивости.

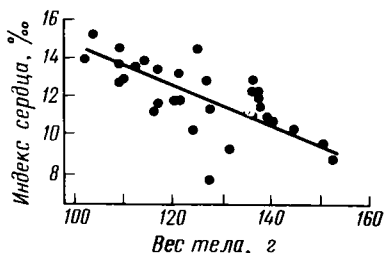
§ 3. ХАРАКТЕР ДИНАМИКИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КАК КРИТЕРИЙ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ

На обширном материале доказано, что реакция даже очень близких видов на одинаковые условия существования в принципе различна [Шварц, 1959a]. Это дает право предполагать, что в процессе видообразования уже на популяционном уровне возможно уловить тенденции к изменению характерной для вида реакции на воздействие внешних факторов.

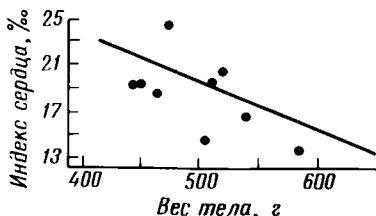
За последние 20 лет нами изучены морфофизиологические особенности у представителей различных популяций более 100 видов птиц. Сопоставляемые популяции обследовались в основном перед началом размножения (учитывалась фаза биологического цикла, а не календарные сроки сбора материала). Этим исключалось влияние сезонных изменений величины интерьерных показателей. Наиболее полный материал собран в Ямало-Ненецком, Ханты-Мансийском автономных округах на юге Тюменской обл.

Прежде всего мы столкнулись с необходимостью определить критерий, с помощью которого можно было бы фиксировать сдвиг нормы реакции популяций птиц на условия среды. Таким критерием, по нашему мнению, может служить характер коррелятивных связей в развитии изученных признаков. Однако для того чтобы уловить тенденцию к изменению коррелятивных зависимостей между величиной внутренних органов и размерами тела, необходимо знать их видовую "норму". Выяснению этого вопроса мы придавали особое значение. Из большого числа фактов, которые могли бы быть привлечены, воспользуемся лишь некоторыми, особенно четко освещающими интересующие нас закономерности.

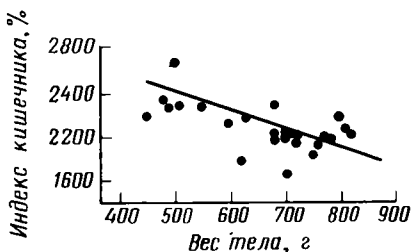
Наиболее общей и наилучшим образом изученной морфофункциональной закономерностью в развитии животных является изменение относительных размеров внутренних органов при изменении величины тела [Hesse, 1921; Rensch, 1948; Шварц, 1949, 1954, 1959b; и др.]. Эта закономерность (уменьшение относительной величины внутренних органов при увеличении общего веса тела) предельно ясно проявляется при сравнении особей одного вида. Наш материал в общем подтверждает данное положение. Когда мы получили возможность изучить зависимость между размерами тела и относительной величиной внутренних органов у большого количества видовых популяций, то оказалось, что в подавляющем числе случаев у птиц в пределах каждой из этих популяций действительно



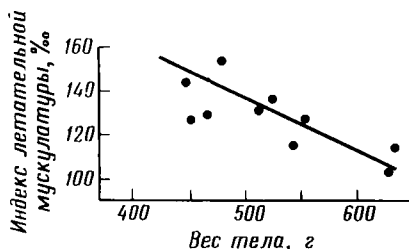
Р и с. 18. Зависимость относительного веса сердца (в ‰) от размеров тела (в г) у взрослых обыкновенных крачек (*Sterna hirundo*): $r = -0,61 \pm 0,12$



Р и с. 19. Зависимость относительного веса сердца (в ‰) от размеров тела (в г) у взрослых тундряных куропаток (*Lagopus mutus*): $r = -0,53 \pm 0,17$



Р и с. 20. Зависимость относительной длины кишечника (в ‰) от размеров тела (в г) у взрослых хохлатых чернтей (*Agrya fuligula*): $r = 0,75 \pm 0,14$



Р и с. 21. Зависимость относительного веса летательной мускулатуры (в ‰) от размеров тела (в г) у взрослых тундряных куропаток: $r = -0,75 \pm 0,14$

наблюдается обратная корреляция между размерами тела и изученными показателями (рис. 18–21)¹.

Однако были обнаружены и такие популяции, у представителей которых анализируемая закономерность не укладывается в обычные рамки видовой нормы. Установлено, что полярные крачки среднежамальской популяции по абсолютному выражению большинства интерьерных признаков не отличается от крачек южножамальской популяции. В то же время при более детальном анализе оказалось, что за сходством по средним величинам скрываются различия этих популяций по характеру коррелятивных зависимостей между интерьерными признаками и весом тела (рис. 22, 23). Так, коэффициент корреляции относительного веса сердца и веса тела среднежамальских крачек отрицательный ($-0,42 \pm 0,15$), а южножамальских — положительный ($+0,14 \pm 0,15$). По α -преобразованию Фишера разница между коэффициентами корреляции достоверна на уровне 97%. Об этом же свидетельствуют и материалы по аллометрической зависимости веса сердца и веса тела: для крачек со среднего Ямала аллометрический показатель сердца равен $0,216 \pm 0,09$, а для крачек с южно-

¹ Выяснение зависимости развития внутренних признаков птиц от их размеров проводилось сравнением особей приблизительно одинакового физиологического состояния и одного возраста (взрослые). Процесс развития молодняка может затухать изучаемую зависимость.

Т а б л и ц а 45

Аллометрический показатель (α) сердца у взрослых самцов полярной и речной крачек из различных районов ареала

Речная крачка		Полярная крачка		
56° с.ш.	67° с.ш.	67° с.ш.	69° с.ш.	74° с.ш.
0,452±0,06	0,395±0,17	1,104±0,12	0,216±0,09	0,866±0,115

го Ямала — $1,104 \pm 0,12$ (табл. 45). В данном случае мы можем считать, что изменение характера коррелятивных связей в развитии изученного признака свидетельствует о начале становления у представителей южно-ямальской популяции полярных крачек новой нормы реакции на условия среды, отличной от нормы реакции, характерной для птиц всех остальных обследованных популяций этого вида. Приведенный пример позволяет предполагать, что нам удалось обнаружить на уровне популяции изменения, имеющие эволюционное значение.

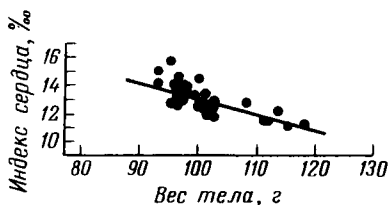
Аналогичные данные получены и по некоторым другим видам птиц. Так, у представителей северных популяций дупелей и ворон (в противоположность всем другим обследованным популяциям этих видов из иных климатических зон) относительный вес сердца и печени связан прямой зависимостью с размерами тела птиц. Во всех случаях коэффициент корреляции достоверно положительный (рис. 24, 25). Показательно, что нарушение видовой нормы коррелятивных зависимостей между размерами органов и размерами тела обнаруживается у птиц периферийных популяций, находящихся в экстремальных условиях.

Приведенные материалы позволяют предполагать, что в пределах вида могут быть обнаружены популяции птиц с измененной нормой реакции на условия среды. Подобные случаи, по нашему мнению, заслуживают особого внимания при анализе эволюционной проблематики.

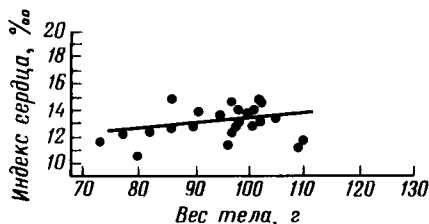
Возникает вопрос, какие же механизмы преобразования популяции могут привести к изменению нормы ее реакции на условия среды, что находит внешнее выражение в нарушении видовой "нормы" корреляции зависимостей между размерами тела и относительными размерами внутренних органов. Ответ на него имеет принципиальное значение, так как в последнее время все более очевидным становится, что изменение нормы реакции на внешние факторы отдельных (наиболее резко дифференцированных) внутривидовых форм может привести к их отличиям на тканевом уровне — в этом случае отбор работает в направлении видообразования [Шварц, 1969]. Материалы данного и III разделов дают известные основания для предположения о путях возникновения таких отличий.

Нужно подчеркнуть, что все, о чем мы будем говорить ниже, в лучшем случае может представлять лишь приблизительную схему явления эколого-генетического преобразования популяций. Однако эта схема уже сейчас подкрепляется данными, полученными нами при изучении динамики морфофизиологических особенностей ряда популяций турухтана.

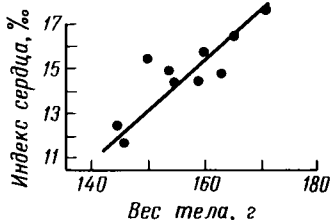
Аналогично тому, как наиболее отчетливо представление о морфофизиологической специфике отдельных видов птиц можно получить при динамическом подходе к изучению их интерьерных особенностей, так и сопоставление в этом же плане различных внутривидовых групп позволяет обнаружить ряд закономерностей, которые при ином подходе



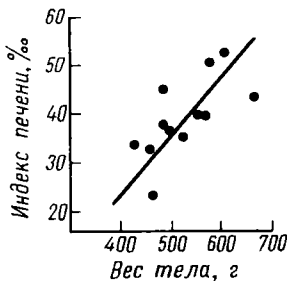
Р и с. 22. Зависимость относительного веса сердца (в ‰) от размеров тела (в г) у полярных крачек (*Sterna paradisaea*) среднечемальской популяции; $r = -0,42 \pm 0,15$



Р и с. 23. Зависимость относительного веса сердца (в ‰) от размеров тела (в г) у полярных крачек южночелюской популяции; $r = +0,14 \pm 0,15$



Р и с. 24. Зависимость относительного веса сердца (в ‰) от размеров тела (в г) у взрослых дупелей (*Gallinago media*); $r = +0,76 \pm 0,14$



Р и с. 25. Зависимость относительного веса печени (в ‰) от размеров тела (в г) у взрослых ворон (*Corvus corone*); $r = +0,62 \pm 0,17$

к решению затронутого вопроса ускользают из поля зрения исследователя. В данном случае мы имеем в виду сравнить две генетические различные группы самцов турухтана по величине аллометрического показателя некоторых внутренних органов (сердца, летательной мускулатуры, почки, головного мозга). При выделении этих внутривидовых группы мы исходили из предпосылки, что окрасочные признаки брачного наряда у самцов турухтана являются маркерами генетических вариантов. Правильность такой постановки вопроса доказана специальным экспериментом (см. раздел III).

Анализ полученного материала свидетельствует, что независимо от года и места сбора материала турухтаны-меланисты (птицы с черным капюшоном) и самцы с участками оперения, лишенными пигментов (пегие птицы)¹, отличаются характером аллометрического роста изученных внутренних органов.

У турухтанов-меланистов нарастание массы сердца отстает от увеличения веса птицы (Ямал 1966 г.: $y = 38,54x^{0,81}$; Ямал 1967 г.: $y = 178,4x^{0,54}$; Ямал 1968 г.: $y = 200,0x^{0,5}$; Таймыр 1967 г.: $y = 164,2x^{0,54}$). То же самое можно констатировать и при анализе данных по величине аллометрического коэффициента летательной мускулатуры, почки и головного мозга (летательная мускулатура — Ямал 1968 г.: $y = 3,8x^{0,32}$; Таймыр 1967 г.: $y = 0,23x^{0,873}$; почка — Ямал 1965 г.: $y =$

¹ Подробно окраска оперения брачного наряда самцов турухтана различных генотипов описывается в разделе III.

$= 101,3x^{0,43}$; Ямал 1967 г.: $y = 874,6x^{0,029}$; головной мозг — Ямал 1966 г.: $y = 816,9x^{0,136}$).

Изучение характера аллометрического роста внутренних органов у самцов турухтана с признаками пегости свидетельствует, что α у них или близка к единице (изометрический рост), или этот показатель превышает единицу — положительная аллометрия (сердце — Ямал 1966 г.: $y = 5,5x^{1,17}$; Ямал 1967 г.: $y = 26,5x^{0,9}$; Ямал 1968 г.: $y = 7,95x^{1,113}$ Таймыр 1967 г.: $y = 12,74x^{1,021}$; летательная мускулатура — Ямал 1965 г.: $y = 0,34x^{0,8}$; Таймыр 1967 г.: $y = 0,05x^{1,18}$; почка — Ямал 1965 г.: $y = 4,44x^{1,023}$; Ямал 1967 г.: $y = 8,52x^{0,915}$; головной мозг — Ямал 1966 г.: $y = 20,7x^{0,838}$).

В целом приведенные данные свидетельствуют, что в случае, если сопоставляются морфофизиологические особенности наиболее мелких турухтанов-меланистов и пегих птиц, то относительный вес всех изученных внутренних органов у первых оказывается выше. При сравнении в этом же плане самых крупных птиц рассматриваемых внутрипопуляционных групп мы приходим к противоположному выводу. Нам пока не известны детали образа жизни турухтанов-меланистов и пегих самцов настолько хорошо, чтобы можно было уже сейчас дать экологическое объяснение отмеченному факту. Но в рамках настоящего раздела важнее подчеркнуть, что, во-первых, описанная закономерность могла быть обнаружена лишь при динамическом подходе к изучению морфологических особенностей внутрипопуляционных групп птиц (при статических характеристиках — средних показателях — отличий между сопоставляемыми группами в большинстве случаев не выявляется) и, во-вторых, она свидетельствует о физиологических отличиях турухтанов с различными признаками окраски оперения.

Представим теперь, что по каким-либо причинам в популяции значительно увеличилось количество турухтанов с признаками пегости. Это будет свидетельствовать о перестройке ее генетической структуры, так как различия между меланистами и пегими птицами генетически детерминированы. Последнее выразится в изменении нормы реакции на условия среды популяции в целом (поскольку в ней будут преобладать пегие птицы, которые, как уже упоминалось, отличаются характером аллометрического роста внутренних органов). Это позволяет предполагать, что изменению нормы реакции популяции на условия среды предшествует перестройка ее генетической структуры.

РАЗДЕЛ III

ТУРУХТАН КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИКИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА

В первом и втором разделах на ряде примеров было показано, что популяции птиц морфофизиологически специфичны. Эта специфичность особенно четко выявляется при динамическом подходе к изучению их интерьерных особенностей.

Известно, что даже незначительное преобразование популяции является сложным биологическим явлением, обусловленным работой комплекса механизмов (генетико-автоматических и фенотипических механизмов, действием индивидуального и группового естественного отбора и др.). Отсюда становится очевидной важность определения их относительной роли в процессе формирования морфофизиологических особенностей обследуемых групп птиц.

Решение затронутой проблемы в целом — задача чрезвычайной сложности. Поэтому могут быть оправданы попытки вычленения и изучения отдельных звеньев из цепи причин, ответственных за процесс преобразования популяций.

Имея в виду, что межпопуляционные отличия определяются, в частности, своеобразием генетического состава популяций и спецификой условий среды, мы попытались наметить пути определения доли участия каждого из этих факторов в становлении морфофизиологических особенностей ряда популяций турухтана (*Philomachus pugnax* L.). При этом учитывалось, что в перспективе полученные данные помогут расшифровать конкретную значимость отдельных генотипов в приспособлении популяций к определенным условиям среды. Путь решения вопроса может быть таков: установление корреляции между генетически детерминированными признаками (тип окраски, отдельные ее элементы) и морфофизиологическими показателями с параллельным проведением феноанализа популяций, обитающих в разных условиях среды. Анализ соотношений окрасочных признаков (генетических маркеров) в различных популяциях с учетом указанной корреляции позволит не только составить представление о генетической структуре изучаемых групп животных, но и будет способствовать установлению причин формирования этой структуры и выяснению относительной роли наследственности и условий внешней среды в становлении популяционных морфофизиологических особенностей.

Поясним сказанное упрощенным гипотетическим примером. Допустим, что довольно однородная в генетическом отношении внутривидовая группа (обозначим ее символом "А") достоверно отличается от другой группы ("Б") более высоким общим весом тела, причем это различие сохраняется во всех географических зонах. Тогда, зная закономерности географических изменений веса тела у птиц групп "А" и "Б" и установив количественное соотношение этих групп в сравниваемых популяциях, можно определить относительную роль условий внешней среды и генетической структуры в формировании среднепопуляционной величины

изучаемого показателя. При этом возможны, по крайней мере, два случая.

1. Соотношение групп "А" и "Б" в сравниваемых популяциях одинаково. Географическая изменчивость общего веса тела характеризуется тем, что с изменением градиента среды возрастает величина данного признака как у птиц группы "А", так и у представителей группы "Б". В этом примере разница в среднепопуляционной величине веса тела сопоставляемых популяций, по всей вероятности, определяется различиями в условиях среды.

2. Соотношение групп "А" и "Б" различно (в одной из популяций значительно выше процент птиц, относимых к группе "А"; для этой же популяции характерен и более высокий среднепопуляционный вес тела). Географические изменения веса тела в пределах групп "А" и "Б" отсутствуют. Можно предполагать, что разница в среднепопуляционной величине рассматриваемого показателя в данном случае обусловлена различием в генетической структуре популяций.

Разумеется, в природных условиях морфофизиологическая специфика популяций определяется бесконечно более сложными и разнообразными причинами, чем те, которых мы коснулись в приведенном примере. Однако цель этой схемы заключалась лишь в том, чтобы показать, что при попытке понять причины, обуславливающие отличия популяций по морфофизиологическим признакам, мы неизбежно сталкиваемся с необходимостью изучения динамики их генетической структуры. Турухтан в этом отношении является удобным модельным объектом, так как признаки окраски брачного оперения самцов этого вида можно рассматривать в качестве маркеров отдельных генотипов.

Планируя обширные сборы материала по турухтану из разных районов ареала, мы преследовали главным образом одну цель — попытаться обнаружить зависимость некоторых окрасочных и морфофизиологических признаков с тем, чтобы в дальнейшем решить вопрос, который был затронут выше. Однако полученные данные представляют известный интерес и в другом отношении. Мы имеем в виду возможность использования их при решении общих вопросов внутривидовой изменчивости. На обосновании этого положения следует остановиться подробнее.

Всестороннее изучение внутривидовой изменчивости животных представляет общебиологический интерес. Изменчивость живых организмов, являясь источником, из которого отбор черпает материал для видообразования, играет главенствующую роль в эволюционном процессе. В последнее время интерес зоологов к данной проблеме возрос. Вопросам внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюции посвящены специальные сборники работ и ряд сочинений. Теперь, когда все больше укрепляется мнение, что эволюционные изменения происходят на популяционном уровне, внимание исследователей концентрируется не на внутривидовой изменчивости вообще, а на изменчивости внутрипопуляционной.

Дальнейший прогресс в развитии эволюционной теории связан с внедрением в зоологические исследования методов и представлений другой дисциплины — генетики. Синтез достижений в изучении закономерностей наследственности и механизмов естественного отбора позволил с новых теоретических позиций подойти к исследованиям эволюционных преобразований популяций [Четвериков, 1926; Dobzhansky, 1970; Нухлеа, 1955; Тимофеев-Ресовский, 1958; Майк, 1963; Шмальгаузен, 1969; и др.]. Однако если в области изучения молекулярных основ изменчивости

и наследственности достигнуты большие успехи, то о факторах эволюции мы знаем гораздо меньше. Поэтому все больше зоологов посвящают свои труды выяснению механизмов естественного отбора.

Многие крупные орнитологи [Дементьев, 1936; Промптов, 1936; и др.] уже давно высказывали мысль, что анализ конкретных механизмов, лежащих в основе внутривидовой изменчивости, не может быть плодотворен без привлечения генетических методов исследования. Однако их использование при изучении природных популяций высших позвоночных животных связано со значительными трудностями. Не случайно, что метод гибридологического анализа широко и успешно применяется лишь при исследовании полиморфизма у насекомых, моллюсков и отчасти рыб. Работ, выполненных в этом плане на высших животных, значительно меньше. Тем не менее использование генетических методов для решения ряда проблем внутривидовой изменчивости представляется возможным. Не следует в этом случае ограничивать себя в понимании методов генетики лишь одним гибридологическим анализом. Обращаясь к литературным данным, мы опять убеждаемся, что исследования полиморфизма природных популяций без привлечения экспериментально-генетических методов проводились главным образом на насекомых.

Первые попытки изучения некоторых аспектов внутривидовой изменчивости птиц с чисто генетической точки зрения (без проведения скрещиваний) были сделаны В.А. Хахловым [1926] и А.Ф. Котсом [1937]. Хахлов пришел к выводу, что полиморфизм оляпок является результатом расщепления по ряду основных генов окраски. Котс проанализировал большую серию хроматических аберраций тетеревов, которые он рассматривал как результат мутаций.

К этому циклу исследований следует отнести работы Е. Майра [Mayr, 1926] по канареечному выюрку, В. Майзе [Meise, 1936] по вороне и воровью, Е.Штресмана и Н. Тимофеева-Ресовского [Stresemann, Timofeeff-Ressovsky, 1947] по чайкам.

В последнее время большое значение придается исследованию внутрипопуляционного полиморфизма [Ford, 1965, 1971]. В этом отношении трудно подобрать более удобный объект для изучения некоторых сторон этого явления, чем турухтан.

Некоторые закономерности внутривидовой изменчивости интересующего нас вида наиболее подробно изучены Л.В. Ферри [1939], который попытался привести в систему весь "хаос" окрасок, рисунков и их сочетаний и вскрыть природу чрезвычайно высокой изменчивости окраски турухтана. В качестве рабочей гипотезы Ферри высказал мысль, что сложный полиморфизм брачного наряда самцов турухтана должен определяться свободным комбинированием ограниченного количества генов окраски¹.

В настоящее время накоплено большое количество фактов, свидетельствующих, что не только генетическая, но и экологическая структура популяций определяет темпы и формы микроэволюционных преобразований. Выкристаллизовывается новая научная дисциплина: эволюционная экология животных [Шварц, 1969]. Исследование генетической структуры популяций, изучения хронографической изменчивости популяций, установле-

¹ Гипотеза Л.В. Ферри не была подкреплена статистической обработкой используемых им данных. Кроме того, указанный автор имел лишь музейный материал, который был крайне неоднороден как по времени, так и по району сбора. Располагая представительными и сравнительно однородными выборками по турухтану, попутно с решением основной своей задачи мы попытались проверить правильность предположения Л.В. Ферри.

ние относительной роли экологической и генетической структуры популяций в их приспособлении к разным условиям среды — таковы некоторые задачи, которые ставит эволюционная экология. И в данном случае при решении ряда вопросов эволюционной экологии турухтан может быть "идеальным" модельным объектом.

Выбранный нами объект исследований — турухтан — очень удобен для изучения изменений генетической структуры популяций, выяснения морфофизиологических и этологических особенностей отдельных генетических вариантов и решения ряда других вопросов, связанных с необходимостью использования признаков окраски в качестве генетических маркеров. Трудно подобрать другой вид, для которого была бы характерна столь же высокая индивидуальная изменчивость самцов по окраске оперения в брачный период. Весной перья брачного наряда покрывают голову, спину и бока птиц. Исключительно разнообразная гамма цветов брачного оперения турухтанов сочетается с различной окраской ног (желтой, оранжевой, грязно-зеленой) и выростов кожи около клюва — "бородавок" (коричнево-красной, желтой). Создается впечатление, что мы имеем в данном случае пример безграничной индивидуальной изменчивости окраски оперения. Однако, как будет показано ниже, нет достаточно оснований считать эту изменчивость модификационной.

Использование окрасочных признаков с целью изучения динамики генетической структуры популяций животных возможно лишь в том случае, если есть полная уверенность в их генетической детерминированности. Поэтому нами сделана попытка определить относительную роль условий внешней среды и наследственности в формировании весеннего наряда турухтана¹. Возможный путь выяснения интересующего нас вопроса — переноска турухтанов в неволе в течение, по крайней мере, года. С этой целью в июне 1968 г. на южном Ямале было отловлено 18 самцов турухтана. Отлов производился помощью силков из капроновой лески диаметром 0,3—0,4 мм, укрепленных на дощечках длиной 50—70 см. Доски с силками располагались на току в тех местах, которые чаще всего посещались птицами (эти участки легко обнаружить по примятой траве). До транспортировки отловленные птицы содержались все вместе в закрытом помещении². При этом следует для каждой птицы иметь отдельную кормушку, так как и в условиях неволи турухтаны занимают определенные участки помещения, продолжают токовать и не подпускают к своим индивидуальным "резиденциям" других птиц. Поэтому, если общая кормушка окажется в зоне, занятой каким-либо токовищем, другие птицы воспользоваться ею не смогут.

Окраска брачного наряда каждой птицы была подробно описана (описание дополнялось фотографированием на цветной обратимой пленке). До весны 1969 г. турухтаны содержались в ленинградском зоопарке. Из 18 птиц до следующей линьки выжило 10. Все они надели брачный наряд, цвет и основной характер рисунка которого остались прежними. Некоторая разница обнаружена лишь в степени интенсивности рыжих тонов оперения. У двух птиц с пестрым воротником несколько изменилось соотно-

¹ Если определенный тип окраски детерминирован наследственно, то ее интенсивность может зависеть от условий среды. Существенное изменение окраски оперения выюровых птиц в зависимости от кормового рациона — хороший пример фенотипической обусловленности этого признака.

² Транспортировать каждую птицу необходимо в отдельной клетке (лучше затененной), так как в противном случае турухтаны очень часто повреждают клювом друг друга глаза.

шение ширины черных и рыжих полос. Кроме того, металлический блеск черной окраски воротника и капюшона у меланистов стал менее выраженным. Обнаруженные отличия можно связать с условиями содержания и кормления турухтанов в период линьки.

Таким образом, проведенный нами опыт и некоторые литературные данные [Hogan-Warburg, 1966] позволяют считать, что окраска брачного наряда турухтана является наследственно обусловленным признаком и под влиянием условий среды может изменяться лишь в незначительных пределах.

Поскольку в нашей работе окраска используется как генетический маркер, возникла необходимость количественного выражения этого признака. Среди методов, позволяющих объективно оценивать окраску оперения птиц, наиболее удобен метод колориметрирования. При изучении изменчивости окраски млекопитающих он уже нашел довольно широкое применение. Таким этот метод использован с целью объективной оценки популяционной изменчивости окраски брачного оперения самцов турухтана. Колориметрировались лишь однократно окрашенные участки воротника и капюшона (удлиненные затылочные перья). Всего проанализировано 400 тушек турухтана с Ямала, Таймыра и из Ханты-Мансийского автономного округа.

Снятие цветовой характеристики оперения проводилось с помощью универсального фотометра ФМ на участках воротника и капюшона площадью 6,26 см² каждый. Так как концы перьев воротника у золотистых птиц окрашены более интенсивно, чем их основания, то колориметрировались строго определенные участки в средней части воротника.

Определение коэффициента отражения проводилось с тремя фильтрами: К-6 (синим, длина волны 478), К-4 (зеленым, длина волны 550) и К-2 (красным, длина волны 633). Среднее арифметическое из этих трех измерений дает показатель белизны. Отношение коэффициента отражения с красным фильтром к "белизне" является показателем красного оттенка (выражается в процентах). Для получения большей точности измерений с каждым светофильтром проводилось трехкратное колориметрирование всех тушек птиц.

Коллекция шкурок самцов турухтана в брачном оперении представлена 1003 экз. Материал собран нами в течение 1965–1968 гг. на Ямале (район пос. Яр-Сале), Таймыре (район пос. Дудинка) и в Ханты-Мансийском автономном округе (район пос. Октябрьское). Случайные выборки из этих районов представлены следующим количеством шкурок: Ямал, 1965 г. — 86; Ямал, 1968 г. — 162; Таймыр, 1967 г. — 250; Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г. — 111; Ямал, 1966 г. — 219; Ямал, 1967 г. — 175.

Г Л А В А 5

ОКРАСКА И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ТУРУХТАНА

В основе взаимосвязи комплекса экстерьерных и интерьерных признаков животных лежат геномные, морфогенетические и эргонетические корреляции. Одной из аксиом учения о корреляциях является то, что процессы морфофизиологического расчленения всегда сопровождают-

ся процессами интеграции [Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1969]. Целостность организма как гомеостатической системы поддерживается благодаря существованию корреляционных связей. Теория корреляций хорошо согласуется с явлением плейотропного влияния генов и фактом взаимодействия генов в развитии признаков.

Значение корреляций в эволюции и селекции домашних животных показано Д.К. Беляевым [1962]. Он пришел к выводу что для усиления эффективности отбора по признакам с низкой наследуемостью решающее значение может иметь учет скоррелированных признаков. Беляевым с учениками установлено влияние мутаций окраски на различные стороны воспроизводительной функции самок норок; положительная связь между содержанием жира в молоке у коров и густотой волосяного покрова у них; значительная корреляция между характером поведения лисиц и их плодовитостью. В дальнейшем выявлены генетические корреляции между живым весом и настригом шерсти, живым весом и длиной шерсти у овец алтайской породы [Стакан, 1968]. Имеются данные, которые свидетельствуют, что лисицы разных цветовых вариантов различаются поведением и размерами надпочечников. Некоторые исследователи рассматривают отличия в окраске животных в качестве маркеров "физиологических типов". На полевах установлено, что генетические варианты разной окраски отличаются разной плодовитостью.

Исходя из учения о корреляциях, мы попытались обнаружить зависимость между окраской, генетическая детерминированность которой не вызывает сомнений, и некоторыми морфофизиологическими показателями у турухтана. В этой связи возникла необходимость провести анализ основных типов окраски брачного оперения самцов этого вида.

§ 1. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ОКРАСКИ БРАЧНОГО ОПЕРЕНИЯ САМЦОВ ТУРУХТАНА

Ярко выраженная индивидуальная изменчивость брачного оперения самцов турухтана давно привлекала внимание исследователей. Одна из первых попыток разобраться в разнообразии сочетаний цветов и типов рисунка и привести их в определенную систему сделана еще М.А. Мензбиром. Он выделял более 30 типов окраски, но, к сожалению, не дал конкретного их описания. На различные типы разделяли окраску оперения самцов турухтана и другие исследователи.

В начале 60-х годов А. Хоган-Варбургом начаты работы по изучению поведения турухтанов на току (об этом подробно будет сказано в главе 6). Здесь же можно отметить, что им также предпринята попытка привести в систему чрезвычайное разнообразие окрасок, рисунков и их сочетаний, которое характерно для брачного наряда самцов рассматриваемого вида. Ниже приводится схема классификации окраски оперения турухтана, предложенная Хоган-Варбургом [Hogan-Warburg, 1966] (изучено 200 птиц, но точный анализ окраски проведен лишь на 29 самцах).

Оперение у отдельных самцов различается: 1) по основному и второстепенному¹ цветам воротника и хохолков на голове; 2) по рисунку на воротнике и хохолках; 3) по контрастности окраски воротника и хохолков. Отдельные самцы отличаются и по цвету выростов кожи около клюва ("бородавок").

¹ Основной цвет занимает большую площадь брачного наряда (фоновая окраска); второстепенный — значительно меньшую площадь

Основной и второстепенный цвета варьируют от черного и коричневого до белого (черный, темно-коричневый, темно-серый, коричнево-красный, светло-коричневый, красновато-бежевый, бежевый, белый). У 29 обследованных Хоганом-Варбургом самцов черный, коричневый различных оттенков и белый цвета были основными.

Воротник и хохолки могут быть однотонной окраски или пестрыми. Самцы со сплошной окраской хохолков встречаются чаще, чем со сплошной окраской воротника.

По характеру рисунка воротника и хохолков самцов турухтана можно разбить на две большие группы: на птиц с продольными полосами и птиц с отдельными пятнами на воротнике и хохолках (сочетания у одной птицы полос и пятен не отмечено). Продольные полосы распределяются по всей поверхности воротника или хохолков. Они различаются по частоте и ширине (чем чаще полосы, тем они уже). Очень редко встречаются полосы разного цвета, но одинаковой ширины. Поперечнополосатость рисунка чаще встречается у турухтанов с бежевым общим фоном воротника. Если фон белый или темно-коричневый, то полосы почти всегда бывают черными. Пятна на воротнике и хохолках различаются по размеру и количеству: крупные пятна встречаются редко; мелкие — чаще. Обычно окраска пятен однотонная.

Различие окраски воротника и хохолков у одной птицы может выражаться в цвете и рисунке. Окраска воротника и хохолков находится в "гармонии" (терминология Хоган-Варбурга), если у них совпадает фоновый и второстепенный цвета (в большинстве случаев отмечается лишь частичная "гармония" окраски — одинаковыми оказываются или фон, или рисунок).

Цвет "бородавок" бывает различных оттенков: от светло-желтого до кирпично-красного (чаще встречаются птицы с желтыми "бородавками"). Связи между окраской оперения и "бородавок" не отмечается. У 58 обследованных Хоган-Варбургом птиц их цвет распределялся следующим образом: желтый у 16 экз., оранжево-желтый у 3, серовато-желтый у 2, светло-желтый у 21, красный у 6, оранжево-красный у 2, кирпично-красный у 8 птиц.

У самок, как и у самцов, весеннее оперение отличается от зимнего. Это справедливо в отношении оперения головы и передней части туловища. Для весеннего оперения самок характерна индивидуальная изменчивость, но имеющиеся различия не позволяют надежно отличать одну птицу от другой. У некоторых самок перья передней части туловища имеют цветные каемки вместо обычных серых. Брачное оперение самок турухтана почти полностью соответствует предбрачному оперению самцов (последний самцы надевают на продолжительное время перед брачной линькой — февраль, март)¹. Предбрачное оперение самцов характеризуется такой же индивидуальной изменчивостью, как и брачное оперение самок.

Есть основания считать, что путь описания типов окраски у отдельных птиц, которым следовал Хоган-Варбург и другие исследователи, не явля-

¹ Самцы турухтана имеют три наряда — зимний, предбрачный и брачный; самки — два. Полная линька только летняя. Поэтому предбрачный и брачный наряды состоят из перьев различного происхождения. Линька в брачный наряд начинается в середине — конце марта (в зависимости от температуры воздуха) и кончается в начале мая. Одновременно с ней происходит подготовка гонад к размножению. Летняя линька начинается в середине июня. Во время смены маховых перьев птицы могут на короткое время терять способность к полету. Молодые сменяют мелкое контурное перо в сентябре. Годовалые турухтаны половозрелы [Козлова, 1956].

ется перспективным, так как он не вносит ясность в вопрос о природе ее индивидуальной изменчивости. Эта точка зрения подтверждается на примере анализа изменчивости окраски оперения у беспородных домашних кур, у которых она определяется примерно 20 парами генов (Серебровский, 1927). Свободно комбинируясь, они могут обуславливать очень большое количество различных сочетаний окраски. Разумеется, бесполезно пытаться строить любую классификацию на основе описания типов окраски у каждой отдельной птицы. В данном случае создается впечатление, что индивидуальная изменчивость окраски курицы безгранична.

Л.Ф. Ферри [1939] высказал предположение, что, как и у домашней курицы, сложный полиморфизм брачного наряда самцов турухтана определяется относительно свободным комбинированием ограниченного количества генов окраски. Чтобы проверить это, не прибегая к гибридизации, он из всего сложного комплекса окраски брачного оперения выделил альтернативные признаки и сделал попытку доказать два основных положения. Первое, что признаки каждой альтернативной пары никогда не встречаются вместе у одной особи; и второе, что признаки разных пар могут комбинироваться вполне независимо и свободно¹. Это возможно лишь в том случае, если окраска каждого самца не является модификационной.

Ниже будет приведено описание семи пар несомненно альтернативных признаков окраски оперения: 1) серебристая окраска — золотистая окраска; 2) меланизм — отсутствие меланизма; 3) черный воротник у немеланистов — не черный воротник у немеланистов; 4) сплошная окраска — пегость; 5) темно-золотистая окраска — светло-золотистая окраска; 6) пестрая окраска головы и капюшона у немеланистов — сплошная одноцветная окраска головы и капюшона у немеланистов (удлиненных затылочных перьев); 7) черный воротник у меланистов¹ с поперечными полосами золотистого или серебристого цвета — сплошная черная окраска воротника².

Для доказательства независимости сочетаний между признаками, относящихся к различным альтернативным парам, Ферри определял концентрацию (частоту встречаемости) каждого взаимоисключающего признака какой-либо пары, например серебристой и золотистой окраски, во всей выборке. Концентрация каждого признака выражалась в процентах от общей численности выборки. Затем тот же материал распределялся на две группы по признакам другой пары (допустим, на меланистов и немеланистов). Далее, в каждой из них отдельно вновь определялась концентрация признаков первой пары (серебристой и золотистой окраски). Сходство концентраций соответствующих признаков между собой в этих группах, а также с концентрацией тех же признаков, найденной для всего материала, служило показателем наличия свободного комбинирования исследованных таким способом признаков.

Нами выяснение характера комбинирования выделенных признаков проводилось методом χ^2 -квadrat, который дает возможность сопостав-

¹ Следует ожидать, что не все признаки сочетаются независимо. Иногда между ними могут выявляться различные формы сцепления.

² Признаки каждой из этих пар ведут себя как признаки, определяемые аллеломорфными генами. Реализуясь в фенотипе, они в основном и определяют окраску брачного оперения самцов турухтана. Кроме перечисленных семи пар окрасочных признаков, по всей вероятности, имеются и некоторые другие, менее четко выраженные признаки.

ляя ожидаемые значения с наблюдаемыми, определить возможные отклонения от нуль-гипотезы, предполагающей отсутствие связи между двумя классификациями (лишь при определении сочетания некоторых признаков окраски использовался метод, предложенный Л.Ф. Ферри).

Описание элементарных признаков окраски¹

Серебристая окраска оперения² и альтернативная ей золотистая. Нам не приходилось встречать самца, в окраске которого сочетались бы эти признаки. У золотистых турухтанов все участки брачного наряда (на голове, воротнике и капюшоне), не занятые черным пигментом, окрашены в желтый или рыжий цвет. У серебристых они имеют бледный сероватый оттенок, который однороден у всех птиц. Золотистая же окраска варьирует от светло-желтой до темно-рыжей.

Серебристая и золотистая окраски оперения турухтанов напоминают окраску некоторых пород кур. Различия между золотистыми и серебристыми разновидностями пород кур обусловлены локализованной в половой хромосоме парой генов (доминирует серебристая окраска). У золотистых кур фон, на котором выступает тот или иной черный рисунок, — рыжий, у серебристых — бледно-серый. Большое сходство между серебристой и золотистой окрасками кур и турухтанов позволяет высказать предположение, что для турухтана характерны те же генетические отношения, что и для кур.

На Ямале в среднем за четыре года соотношение самцов турухтана с признаками серебристой и золотистой окраски составляло соответственно 25 и 75%.

Меланизм — отсутствие меланизма. Меланисты имеют черную меланистическую окраску брачного оперения с зелено-фиолетовым металлическим блеском. Однако этот признак очень редко проявляется столь полно. Нами просмотрена 1000 экз. самцов турухтанов, и лишь один из них имел сплошь черную спину, голову, капюшон и воротник. Обычно мы встречали лишь частичное проявление меланизма — в оперении турухтанов оставались участки, не занятые черным пигментом. У серебристых птиц эти места бледно-серые, у золотистых — желтые или рыжие. В то же время меланиста с рыжим или серым воротником можно легко отличить по черным или темно-серым основаниям перьев и темной пуховой зоне оперения груди. Наиболее характерный признак меланиста — черная окраска головы, удлинненных затылочных перьев (капюшона) и спины. У немеланистов голова, капюшон и спина не бывает черного цвета. Они в большинстве случаев пестрые. О воротнике этого сказать нельзя, так как он может быть у немеланистов и черным.

Турухтанов с признаками меланизма в наших выборках примерно такое же количество, как и немеланистов (46 и 54%).

Сплошная окраска³ — пегость. Пегостью считается наличие в оперении чисто белых (не пигментированных) участков. Размеры пегин

¹ Краткое описание элементарных признаков окраски дается нами по работе Л.Ф. Ферри [1939].

² Для некоторых самцов турухтана характерны пегины — участки оперения, лишенные пигмента. Пегины могут быть спутаны с серебристой окраской. Однако при внимательном анализе серебристая окраска обнаруживается по присутствию или мелким черным точкам, или по сероватому оттенку.

³ Под термином "сплошная окраска" не имеется в виду однотонная окраска (воротник и капюшон могут быть пестрыми), а подразумевается лишь отсутствие пегин.

сильно варьируют: от сплошь белой головы, капюшона и воротника до отдельных белых перьев. Пегость обнаруживается только на пере брачного наряда. На других участках оперения самцов (крыльях, боках тела) и на оперении самок этот признак не развивается.

Турухтаны с признаками пегости встречаются гораздо реже, чем со сплошной окраской воротника (соответственно 31 и 69%).

Черный воротник у немеланистов — не черный воротник у немеланистов. Немеланисты с черным воротником всегда имеют пестрый серебристый или золотистый капюшон. По всей вероятности, черная окраска воротника у меланистов и немеланистов обуславливается действием различных меланинов. Эти меланины хотя и обладают черной окраской, но различаются по химическим и структурным свойствам. Воротник и капюшон у турухтанов немеланистов противоположной группы пестрой окраски. Перья воротника таких птиц имеют два типа окраски: 1) на золотистом или серебристом фоне пера выделяются довольно редкие широкие черные полосы, 2) светлое перо окружено черной каемкой. Между описанными типами имеется ряд переходов (у одной птицы могут наблюдаться и полосы и черное окаймление пера). У турухтанов-немеланистов, не имеющих черного воротника, основание перьев брачного наряда и пуховая зона всегда светлые (даже в случае сильной выраженности черного рисунка).

Немеланисты с черным воротником составляют в ямальской популяции в среднем 38%; концентрация альтернативного признака равна 62%.

Светло-золотистая окраска — темно-золотистая окраска. Золотистая окраска отличается высокой изменчивостью. В золотистой окраске турухтана преобладают два основных тона: светло-золотистый и темно-золотистый. Светло-золотистая окраска варьирует от кремовой до рыжей; темно-золотистая — от темно-коричневой до бурой.

Проведенная нами передержка турухтана в условиях зоопарка показала, что в каждой из групп интенсивность окраски может несколько изменяться в зависимости от состава корма во время линьки птиц. Однако под действием внешних факторов светло-золотистые или темно-золотистые птицы никогда не изменяют окраску настолько, чтобы их принадлежность к той или другой группе вызывала сомнение. Встречаемость турухтанов с признаками светло- и темно-золотистой окраской равна соответственно 46 и 54%.

Голова и капюшон у турухтанов-немеланистов светлые — голова и капюшон у немеланистов пестрые. У первых голова и капюшон золотистые или серебристые. Лишь стержни перьев имеют темную окраску. У вторых они покрыты черно-пестрым рисунком. У меланистов с сильно пигментированным капюшоном эти признаки обнаружены быть не могут.

В изученных популяциях турухтаны, обладающие этими признаками окраски, встречаются примерно поровну.

Черный воротник у меланистов с поперечными полосами — сплошная черная окраска воротников у меланистов. Поперечные полосы на воротнике меланистов могут быть как серебристого, так и золотистого цвета. Их ширина значительно варьирует. Иногда рыжий или белый цвет настолько сильно развит, что воротник производит впечатление однотонного, но при внимательном рассмотрении всегда можно обнаружить отдельные черные точки, которые располагаются на пере поперечными параллельными рядами. Поперечные

полосы обязательно покрывают весь воротник. Нам ни разу не удавалось встретить турухтана, у которого бы часть воротника была полосатой, а часть сплошь окрашенной.

Меланисты со сплошной черной окраской воротника встречаются крайне редко (8% от общего количества исследованных нами птиц).

Сопряженность признаков окраски

Для проверки предположения о независимом сочетании большинства элементарных признаков окраски брачного оперения самцов турухтана мы использовали метод χ -квадрат.

О сопряженности признаков "серебристая — золотистая окраска", с одной стороны, и признаков "меланизм — отсутствие меланизма" — с другой, можно судить по данным табл. 46. Их анализ показывает, что эмпирическая частота встречаемости в выборке птиц с такими комбинациями признаков окраски оперения соответствует теоретически ожидаемой частоте (отклонения от нуля-гипотезы, предполагающей отсутствие связи между двумя классификациями, не достоверны). Таким образом, рассматриваемые пары признаков: "золотистая — серебристая окраска" и "меланизм — отсутствие меланизма" комбинируются вполне свободно и независимо. Как будет показано ниже, последняя пара

Таблица 46

Сопряженность признаков окраски брачного оперения самцов турухтана

Окраска	Меланисты	Немеланисты	n	Меланисты	Немеланисты	n
Ямал, 1965 г. $\chi^2 = 1,299$				Ямал, 1968 г. $\chi^2 = 0,918$		
Серебристая	10 (7,9)	7 (9,1)	17	16 (13,6)	16 (18,4)	32
Золотистая	30 (32,1)	39 (36,9)	69	53 (55,4)	77 (74,6)	130
n	40	46	86	69	93	162
Ямал, 1966 г. $\chi^2 = 0,06$				Таймыр, 1967 г. $\chi^2 = 0,107$		
Серебристая	28 (27,2)	31 (31,8)	59	37 (38,2)	42 (40,8)	79
Золотистая	72 (72,8)	86 (85,2)	158	82 (80,8)	85 (86,2)	167
n	100	117	217	119	127	246
Ямал, 1967 г. $\chi^2 = 1,535$				Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г. $\chi^3 = 0,02$		
Серебристая	29 (32,7)	25 (21,3)	54	10 (10,3)	12 (11,7)	22
Золотистая	77 (73,3)	44 (47,7)	121	41 (40,7)	46 (46,3)	87
n	106	69	175	51	58	109

Примечание. В каждой графе таблицы число без скобок — эмпирическая частота встречаемости в выборке птиц с соответствующей комбинацией признаков окраски оперения; в скобках — теоретическая частота. Те же обозначения в табл. 48—50, 52, 53.

Т а б л и ц а 47

Сочетание признаков "серебристая — золотистая окраска" с признаком "поперечнополосатость воротника" у меланистов

Признак окраски	Поперечнополосатость воротника у меланистов	Поперечнополосатость воротника у меланистов
	Ямал, 1967 г. *	Таймыр, 1967 г. ***
Серебристая	29,2±4,6	33,3±4,4
Золотистая	70,8±4,6	66,7±4,4
	Ямал, 1968 г. **	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г. ****
Серебристая	23,8±5,4	21,4±6,4
Золотистая	76,2±5,4	78,6±6,4

П р и м е ч а н и е. Концентрация признаков "серебристая — золотистая окраска" во всей выборке: *30,7±3,5 — 69,3±3,5%; **19,8±3,1 — 80,2±3,1%; ***31,8±3,0 — 68,2±3,0%; **** 20,2±4,4 — 79,8±4,4%.

Т а б л и ц а 48

Сопряженность признаков окраски брачного оперения самцов турухтана

Воротник у немеланистов	Серебристая окраска	Золотистая окраска	n	Серебристая окраска	Золотистая окраска	n
	Ямал, 1965 г. $\chi^2 = 0,021$			Ямал, 1966 г. $\chi^2 = 2,243$		
Черный	1 (0,9)	14 (14,1)	15	10 (7,1)	22 (24,8)	32
Не черный	1 (1,1)	18 (17,9)	19	11 (13,8)	51 (48,1)	62
n	2	32	34	21	73	94
	Ямал, 1967 г. $\chi^2 = 2,141$			Ямал, 1968 г. $\chi^2 = 3,515$		
Черный	7 (4,7)	8 (10,3)	15	10 (6,7)	19 (22,3)	29
Не черный	13 (15,3)	36 (33,7)	49	7 (10,3)	38 (34,7)	45
n	20	44	64	17	57	74
	Таймыр, 1967 г. $\chi^2 = 7,055$			Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г. $\chi^2 = 0,0689$		
Черный	15 (9,3)	18 (23,7)	33	3 (2,5)	13 (13,4)	16
Не черный	15 (20,7)	58 (52,3)	73	4 (4,4)	24 (23,5)	28
n	30	76	106	7	37	44

Т а б л и ц а 49

Сопряженность признаков окраски брачного оперения самцов турухтана

Признак окраски	Серебри- стая ок- раска	Золоти- стая ок- раска	<i>n</i>	Серебри- стая ок- раска	Золоти- стая ок- раска	<i>n</i>
Ямал, 1965 г. $\chi^2 = 0,809$				Ямал, 1968 г. $\chi^2 = 0,0045$		
Сплошная	11 (12,4)	52 (50,5)	63	20 (20,1)	82 (81,8)	102
Пегость	6 (4,5)	17 (18,4)	23	12 (11,8)	48 (48,1)	60
<i>n</i>	17	69	86	32	130	162
Ямал, 1966 г. $\chi^2 = 0,516$				Таймыр, 1967 г. $\chi^2 = 0,334$		
Сплошная	38 (40,2)	112 (109,8)	150	53 (50,9)	105 (107,0)	158
Пегость	21 (18,8)	49 (51,2)	70	27 (29,0)	63 (60,9)	90
<i>n</i>	59	161	220	80	168	248
Ямал, 1967 г. $\chi^2 = 0,446$				Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 $\chi^2 = 0,499$		
Сплошная	41 (42,6)	98 (96,3)	139	16 (14,6)	57 (58,4)	73
Пегость	13 (11,3)	24 (25,6)	37	6 (7,4)	31 (29,6)	37
<i>n</i>	54	122	176	22	88	110

признаков независимо сочетается и с признаками "светло-золотистая" и "темно-золотистая" окраска.

Наличие признака "поперечнополосатость воротника меланистов" может быть обнаружено только в фенотипе меланистов, поэтому нельзя говорить об его свободном сочетании с признаками "меланизм — отсутствие меланизма". Серебристая и золотистая окраски комбинируются с рассматриваемым признаком вполне независимо (табл. 47). В данном случае некоторые отклонения от свободного распределения (от 50%) отражают лишь соотношение турухтанов с признаками "серебристая — золотистая окраска" в выборках. Признаки "поперечнополосатость воротника меланистов — сплошная черная окраска воротника у меланистов" свободно сочетаются с признаками "светло-золотистая — темно-золотистая окраска" (табл. 52).

При выяснении сопряженности признаков "черный воротник у немеланистов — не черный воротник у немеланистов" с другими признаками окраски следует иметь в виду, что у меланистов наличие или отсутствие первого признака из рассматриваемой пары обнаружено быть не может (фенотипическое проявление признаков "черный воротник у немеланистов" и "меланизм" одинаково, что установлено нами методом колориметрирования). О сопряженности признаков "черный воротник у немеланистов" и "поперечнополосатость воротника" судить нельзя, так как последний находит внешнее проявление лишь в фенотипе меланистов.

Таблица 50

Сопряженность признаков окраски брачного оперения самцов турухтана

Признак окраски	Меланисты золотистые	Немеланисты золотистые	n	Меланисты золотистые	Немеланисты золотистые	n
Ямал, 1965 г. $\chi^2 = 9,26$				Ямал, 1968 г. $\chi^2 = 42,03$		
Сплошная	28 (22,6)	24 (29,4)	52	52 (34,5)	31 (48,5)	83
Пегость	2 (7,4)	15 (9,6)	17	2 (19,5)	45 (27,5)	47
n	30	39	69	54	76	130
Ямал, 1966 г. $\chi^2 = 50,73$				Таймыр, 1967 г. $\chi^2 = 37,61$		
Сплошная	91 (66,7)	56 (80,3)	147	99 (75,8)	59 (82,2)	158
Пегость	7 (31,3)	62 (37,7)	69	20 (43,2)	70 (46,8)	90
n	98	118	216	119	129	248
Ямал, 1967 г. $\chi^2 = 36,14$				Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г. $\chi^2 = 21,25$		
Сплошная	99 (84,5)	40 (54,5)	139	36 (25,7)	20 (30,2)	56
Пегость	8 (2,2)	29 (14,5)	37	4 (14,2)	27 (16,7)	31
n	107	69	176	40	47	87

Таблица 51

Распределение признака пегости в зависимости от степени его выраженности среди самцов турухтана с золотистой окраской оперения (в %)

Год, место сбора материала	Меланисты золотистые		Немеланисты золотистые	
	Слабая пегость	Сильная пегость	Слабая пегость	Сильная пегость
1965 г., Ямал	6,6	—	15,3	23,1
1966 г., Ямал	7,1	—	30,5	22,1
1967 г., Ямал	7,5	—	34,8	7,2
1968 г., Ямал	3,7	—	19,7	39,3
1967 г., Таймыр	16,0	—	39,5	14,8
1968 г., Ханты-Мансийский автономный округ	10,0	—	21,2	33,3

Сопряженность признаков "черный воротник у немеланистов" — не черный воротник у немеланистов" с признаками "серебристая — золотистая окраска" отсутствует (табл. 48). Лишь в выборке с Таймыра критерий χ -квадрат равен 7,055, что при одной степени свободы может указывать на определенное взаимодействие признаков. Однако этому

Т а б л и ц а 52

Сопряженность признаков окраски брачного оперения самцов турухтана

Признак окраски	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	n
Ямал, 1965 г. $\chi^2 = 3,672$											
Светло-золотистая	12 (13,7)	18 (15,6)	11 (13,7)	—	20 (21,7)	10 (8,0)	7 (6,6)	10 (8,5)	10 (9,9)	4 (4,2)	102
Темно-золотистая	17 (15,3)	15 (17,4)	18 (15,3)	—	26 (24,3)	7 (9,0)	7 (7,4)	8 (9,5)	11 (11,1)	5 (4,7)	114
n	29	33	29	—	46	17	14	18	21	9	216
Ямал, 1966 г. $\chi^2 = 3,847$											
Светло-золотистая	36 (34,8)	38 (39,1)	31 (31,0)	4 (4,3)	55 (51,0)	19 (22,9)	13 (10,5)	21 (23,3)	18 (17,1)	17 (18,1)	252
Темно-золотистая	37 (38,2)	44 (42,9)	34 (34,0)	5 (4,7)	52 (56,0)	29 (25,1)	9 (11,5)	28 (25,6)	18 (18,8)	21 (19,9)	277
n	73	82	65	9	107	48	22	49	36	38	529
Ямал, 1967 г. $\chi^2 = 9,178$											
Светло-золотистая	29 (34,8)	24 (19,2)	26 (30,3)	3 (4,5)	43 (43,3)	10 (10,7)	5 (3,6)	18 (15,6)	12 (10,3)	11 (8,5)	181
Темно-золотистая	49 (43,1)	19 (23,8)	42 (37,6)	7 (5,5)	54 (53,6)	14 (13,3)	3 (4,4)	17 (19,3)	11 (12,7)	8 (10,5)	224
n	78	43	68	10	97	24	8	35	23	19	405

Т а б л и ц а 52 (окончание)

Признак окраски	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	n
Ямал, 1968 г. $\chi^2 = 4,170$											
Светло-золотистая	32 (31,6)	47 (46,2)	30 (31,0)	—	49 (50,0)	29 (28,5)	16 (13,3)	21 (23,4)	19 (16,4)	22 (24,7)	265
Темно-золотистая	18 (18,4)	26 (26,8)	19 (18,0)	—	30 (29,0)	16 (16,5)	5 (7,7)	16 (13,6)	7 (9,5)	17 (14,3)	154
n	50	73	49	—	79	45	21	37	26	39	419
Таймыр, 1967 г. $\chi^2 = 8,719$											
Светло-золотистая	35 (34,8)	41 (40,6)	28 (29,5)	7 (5,8)	46 (47,8)	30 (27,7)	13 (8,0)	21 (26,3)	22 (22,8)	16 (15,6)	259
Темно-золотистая	43 (43,2)	50 (50,4)	38 (36,5)	6 (7,2)	61 (59,2)	32 (34,3)	5 (10,5)	38 (32,6)	29 (28,2)	19 (19,4)	321
n	78	91	66	13	107	62	18	59	51	35	580
Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г. $\chi^2 = 3,579$											
Светло-золотистая	16 (17,9)	21 (19,8)	14 (16,0)	—	22 (24,6)	15 (13,2)	8 (6,1)	11 (10,9)	8 (8,0)	13 (11,3)	128
Темно-золотистая	22 (20,0)	21 (22,2)	20 (17,9)	—	30 (27,4)	13 (14,8)	5 (6,8)	12 (12,1)	9 (8,9)	11 (12,7)	143
n	38	42	34	—	52	28	13	23	17	24	271

П р и з н а к и: 1 — меланизм; 2 — отсутствие меланизма; 3 — поперечнополосатость воротника у меланистов; 4 — сплошная черная окраска воротника у меланистов; 5 — сплошная окраска; 6 — пегость; 7 — черный воротник у немеланистов; 8 — нечерный воротник у немеланистов; 9 — голова и капюшон у немеланистов светлые; 10 — голова и капюшон у немеланистов пестрые. Те же обозначения в табл. 53.

Таблица 53

Сопряженность признаков окраски брачного оперения самцов турухтана

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	n
Ямал, 1965 г. $\chi^2 = 1,527$									
Голова и капюшон у немеланистов светлые	4 (4,4)	21 (20,9)	16 (14,7)	9 (10,9)	11 (10,5)	11 (11,2)	10 (9,8)	11 (11,2)	93
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	2 (1,8)	9 (9,0)	5 (6,3)	6 (4,5)	4 (4,5)	5 (4,8)	4 (4,2)	5 (4,8)	40
n	6	30	21	15	15	16	14	16	133
Ямал, 1966 г. $\chi^2 = 1,792$									
Голова и капюшон у немеланистов светлые	12 (12,2)	36 (35,8)	21 (24,5)	25 (22,6)	13 (14,1)	28 (27,3)	18 (16,5)	19 (18,8)	172
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	14 (13,7)	40 (40,1)	31 (27,5)	23 (25,3)	17 (15,8)	30 (30,6)	17 (18,5)	21 (21,1)	193
n	26	76	52	48	30	58	35	40	365
Ямал, 1967 г. $\chi^2 = 9,046$									
Голова и капюшон у немеланистов светлые	7 (12,3)	25 (21,6)	22 (19,7)	10 (11,9)	6 (7,4)	26 (23,6)	12 (10,8)	11 (9,8)	119
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	18 (12,7)	19 (22,4)	18 (20,3)	18 (14,2)	9 (7,6)	22 (24,4)	10 (11,2)	9 (10,2)	123
n	25	44	40	28	15	48	22	20	242

Т а б л и ц а 53 (окончание)

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	n
Ямал, 1968 г.					$\chi^2 = 1,423$				
Голова и капюшон у немеланистов светлые	6 (5,9)	26 (26,6)	14 (14,9)	18 (17,2)	11 (11,7)	15 (14,5)	19 (16,4)	7 (8,6)	116
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	9 (9,1)	42 (41,3)	24 (23,1)	26 (26,7)	19 (18,2)	22 (22,5)	23 (25,5)	15 (13,4)	180
n	15	68	38	44	30	37	42	22	296
Таймыр, 1967 г.					$\chi^2 = 4,025$				
Голова и капюшон у немеланистов светлые	19 (21,6)	52 (50,3)	29 (33,3)	42 (38,6)	16 (17,5)	44 (42,1)	22 (22,2)	30 (28,1)	254
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	18 (15,3)	34 (35,7)	28 (23,6)	24 (27,4)	14 (12,4)	28 (29,9)	16 (15,8)	18 (19,9)	180
n	37	86	57	66	30	72	38	48	434
Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.					$\chi^2 = 1,650$				
Голова и капюшон у немеланистов светлые	3 (3,3)	18 (17,6)	9 (9,8)	12 (11,0)	8 (6,5)	10 (11,8)	8 (9,4)	10 (8,8)	78
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	5 (4,7)	25 (25,4)	15 (14,2)	15 (15,9)	8 (9,5)	19 (17,1)	15 (13,6)	11 (12,4)	113
n	8	43	24	27	16	29	23	21	191

П р и з н а к и: 1 — серебристая окраска; 2 — золотистая окраска; 3 — сплошная окраска; 4 — пегость; 5 — черный воротник у немеланистов; 6 — не черный воротник у немеланистов; 7 — светло-золотистая окраска; 8 — темно-золотистая окраска.

исключению мы не считаем возможным придавать значение и, следовательно, искать причины, его обуславливающие, так как во всех других выборках из разных районов и за разные годы фактический показатель критерия χ -квадрат существенно ниже первого предельного значения.

Признаки "черный воротник у немеланистов — не черный воротник у немеланистов" не показывают взаимодействия со всеми другими признаками окраски, с которыми они могут быть совмещены в фенотипе. В данном случае имеются в виду две пары признаков: "светло- и темно-золотистая окраска" (табл. 52) и "голова и капюшон у немеланистов светлые — голова и капюшон у немеланистов пестрые" (табл. 53).

Выяснение взаимодействия признаков "сплошная окраска — пегость" с другими признаками окраски брачного наряда самцов турухтана вызывает некоторые трудности. Дело в том, что регистрирование пегин у птиц с серебристой окраской оперения требует большой внимательности, так как фенотипическое проявление этих признаков сходное (ранее отмечалось, что серебристая окраска от участков оперения, вообще лишенных пигмента, отличается лишь по слабому сероватому тону). При этом нужно учитывать, что во многих случаях пегина занимает небольшие участки оперения, а иногда только отдельные перья или даже часть пера. Напротив, у турухтанов, для которых характерна золотистая окраска, обнаруживаются даже слабо развитую пегость не представляя труда. Наш материал убедительно свидетельствует об отсутствии сопряженности признаков "сплошная окраска — пегость" и "серебристая — золотистая окраска" (критерий χ -квадрат ни в одном случае не превышает даже единицы, табл. 49).

Анализируя взаимодействие признаков "сплошная окраска — пегость" и "меланизм — отсутствие меланизма" мы сталкиваемся с явлением, диаметрально противоположным тому, которое описывалось до сих пор, т.е. в данном случае выявляется очень четкая (статистически достоверная) сопряженность признаков (табл. 50). Учитывая, что абсолютно надежно определять наличие пегости можно лишь у турухтанов с признаками золотистой окраски, мы анализировали сочетание признаков рассматриваемых пар только в группе "золотистых" птиц. Анализ данных, приведенных в табл. 50, показывает, что среди немеланистов птиц с признаками пегости и сплошной окраски оказывается примерно поровну, в то время как в группе меланистов очень мало турухтанов имеют участки оперения, лишенные пигмента. При этом следует обратить внимание на одно важное обстоятельство. Среди меланистов не встречается птиц с сильно выраженной пегостью, а если она и обнаруживается, то только в виде отдельных белых перьев (табл. 51).

Данные табл. 52 свидетельствуют о свободном сочетании признаков "светло- и темно-золотистая окраска" со всеми остальными изученными признаками (рассматриваемая пара признаков может проявиться лишь в фенотипе птиц с золотистой окраской).

Последняя пара изученных нами признаков "голова и капюшон у немеланистов светлые — голова и капюшон у немеланистов пестрые" не может быть обнаружена у меланистов, у которых верх головы, затылочные перья и часть спины всегда имеют черную окраску. Поэтому нет возможности установить степень их сопряженности с признаками "меланизм — отсутствие меланизма" и "поперечнополосатость воротника у меланистов — сплошная черная окраска воротника у меланистов". Признаки "серебристая — золотистая окраска", "сплошная окраска — пегость", "черный воротник у немеланистов — не черный воротник у немеланистов" и "светло- и темно-золотистая окраска" вполне свобод-

но комбинируются с признаками "голова и капюшон у немеланистов светлые — голова и капюшон у немеланистов пестрые" (табл. 53).

Приведенный материал достаточно представительен, поэтому мы можем с уверенностью говорить о характере взаимодействия рассмотренных элементарных признаков окраски. В общем, его анализ подтверждает гипотезу Л.В. Ферри [1939], который считал, что сложный полиморфизм брачного наряда самцов турухтана обусловливается относительно свободным комбинированием ограниченного количества генов окраски. Лишь два признака — "меланизм" и "пегость" не могут беспрепятственно сочетаться в фенотипе (это, как правило, взаимоисключающие признаки). Данному факту мы придаем особое значение, так как ниже будет показано, что в основном только эти два признака коррелируют с рядом морфофизиологических особенностей птиц.

§ 2. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗЛИЧНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ВАРИАНТОВ ПТИЦ

Поскольку мы, как правило, анализирували индексы внутренних органов (индексы вычислялись как отношение веса органов в г к весу тела в кг., ‰), прежде всего необходимо рассмотреть связь окрасочных признаков (генетических маркеров) с общими размерами тела.

Данные табл. 54, 56, 58 показывают, что самцы турухтанов с признаками меланизма достоверно отличаются от немеланистов, и особенно от пегих птиц, более высоким весом тела. Лишь по материалам 1965 г. достоверность этой разницы у меланистов и немеланистов низкая (табл. 54), что может быть обусловлено сравнительно небольшим количеством обследованных птиц (турухтанов-меланистов в 1965 г. изучено всего 40 экз.). Корреляция между другими окрасочными признаками и размерами тела отсутствует (табл. 54—59). Упитанность птиц, принадлежащих к различным внутрипопуляционным группам, может существенно отличаться, но, несмотря на это, различие в общем весе тела немеланистов и пегих птиц, с одной стороны, и турухтанов-меланистов — с другой, всегда сохраняется. Следовательно, обнаруженная нами зависимость не связана с различиями в упитанности сравниваемых групп турухтанов. Об этом же свидетельствуют и данные по абсолютному весу летательной мускулатуры у птиц с различными признаками окраски (следует иметь в виду, что вес летательной мускулатуры у турухтанов составляет почти третью часть от общего веса тела). Из данных табл. 61 видно, что во всех без исключения случаях у меланистов вес летательной мускулатуры достоверно выше, чем у пегих турухтанов. Немеланисты также характеризуются (по сравнению с меланистами) пониженным весом летательной мускулатуры (табл. 60), а турухтаны с признаками серебристой и золотистой окраски по рассматриваемому показателю не различаются между собой.

Имеется еще один путь доказательства наличия отмеченной корреляции. Известно, что общие размеры птиц стоят в определенной связи с величиной некоторых экстерьерных признаков. Учитывая сказанное, можно ожидать, что у турухтанов-меланистов длина клюва, плюсны, крыла должна быть выше, чем у птиц с признаками пегости. Данные табл. 62 подтверждают это предположение. На Ямале (1966—1968 гг.), на Таймыре (1967 г.) и в Ханты-Мансийском автономном округе (1968 г.) турухтаны с признаками меланизма отличались от пегих птиц несколько большей длиной клюва и плюсны. В некоторых случаях достоверность этих разли-

Таблица 54

Взаимозависимость окрасочных и морфофизиологических признаков у самцов турухтана (вес. тела в г, индекс кишечника в %, индексы внутренних органов в ‰)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки							
	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура	Кишечник
Ямал, * 1965 г.								
Меланисты	200,0±2,82	13,5±0,16	38,0±1,2	5,0±0,09	0,156±0,004	8,0±0,2	122,0±1,6	862,0±13,0
Немеланисты	192,6±2,78	13,5±0,2	36,0±1,2	5,1±0,09	0,153±0,004	8,3±0,26	122,0±1,0	851,0±11,0
Пегость	187,5±3,5	12,8±0,3	35,0±1,4	5,1±0,11	0,159±0,006	8,2±0,24	121,0±1,5	867,0±15,0
Серебристые	195,4±3,5	13,3±0,3	34,0±1,2	4,9±0,14	0,162±0,007	8,0±0,31	123,0±1,8	862,0±21,0
Золотистые	194,9±2,4	13,5±0,2	40,0±1,2	5,2±0,09	0,159±0,004	8,0±0,2	122,0±1,4	851,0±12,0
Ямал, ** 1966 г.								
Меланисты	195,3±1,76	14,7±0,22	35,0±0,9	5,6±0,1	0,204±0,006	8,6±0,1	117,0±0,9	862,0±9,7
Немеланисты	188,0±1,46	14,0±0,21	36,3±0,9	5,6±0,1	0,195±0,007	8,8±0,12	118,1±0,8	844,0±10,5
Пегость	181,4±1,23	13,8±0,2	36,3±0,9	5,5±0,11	0,202±0,006	8,9±0,1	117,0±1,1	838,0±10,0
Серебристые	191,9±2,26	14,3±0,2	36,2±0,9	5,7±0,11	0,204±0,007	8,7±0,11	118,6±1,0	868,0±9,7
Золотистые	190,6±1,34	14,4±0,25	35,4±0,9	5,5±0,09	0,196±0,006	8,6±0,12	118,0±0,9	834,0±10,0
Ямал, *** 1968 г.								
Меланисты	195,0±1,6	14,3±0,23	32,1±0,7	4,8±0,11	0,193±0,069	8,4±0,13	109,2±1,0	—
Немеланисты	186,0±2,0	13,9±0,23	33,2±0,8	4,9±0,11	0,189±0,007	9,0±0,17	109,2±1,4	—
Пегость	183,0±2,7	13,9±0,26	33,1±0,9	5,1±0,14	0,188±0,007	9,0±0,18	109,3±1,2	—
Серебристые	193,0±14,0	14,0±0,29	32,7±0,8	5,0±0,14	0,206±0,015	8,6±0,17	110,5±1,9	—
Золотистые	192,0±2,3	14,1±0,21	33,2±1,1	4,9±0,12	0,196±0,008	8,5±0,17	108,0±1,4	—

* Число обследованных птиц: меланистов — 40; немеланистов — 46; серебристых — 17; золотистых — 68; пегих — 25.

** Число обследованных птиц: меланистов — 102; немеланистов — 117; серебристых — 60; золотистых — 162; пегих — 70.

*** Число обследованных птиц: меланистов — 70; немеланистов — 92; серебристых — 32; золотистых — 130; пегих — 59.

Т а б л и ц а 55

Взаимозависимость окрасочных и морфофизиологических признаков у самцов турухтана (вес тела в г, индексы внутренних органов в ‰)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки						
	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура
Ямал*, 1965 г.							
Светло-золотистые	199,0±6,7	13,0±0,25	38,2±2,9	5,0±0,17	0,166±0,021	7,9±0,31	120,4±3,9
Темно-золотистые	203,3±3,4	13,9±0,36	39,4±2,0	5,1±0,14	0,147±0,006	8,1±0,30	121,0±2,0
Черный воротник	202,0±3,8	13,3±0,45	36,8±2,3	5,1±0,21	0,151±0,008	7,8±0,48	122,3±2,0
Не черный воротник	192,0±5,0	13,6±0,11	35,7±2,3	5,0±0,10	0,146±0,005	8,2±0,23	122,7±1,7
Ямал**, 1966 г.							
Светло-золотистые	194,8±3,6	13,8±0,27	37,5±1,4	5,2±0,16	—	8,4±0,22	117,5±1,1
Темно-золотистые	193,5±3,1	14,7±0,28	33,7±0,9	5,3±0,15	—	8,7±0,16	118,8±1,2
Черный воротник	191,4±2,8	14,2±0,31	36,3±1,3	5,4±0,13	—	8,5±0,14	119,3±1,7
Не черный воротник	187,9±3,5	15,0±0,26	34,8±1,3	5,5±0,16	—	8,6±0,19	118,7±1,1
Ямал***, 1968 г.							
Светло-золотистые	193,7±2,1	14,5±0,34	32,5±0,9	5,0±0,13	0,186±0,010	8,2±0,17	108,9±1,8
Темно-золотистые	195,5±2,4	14,1±0,37	31,9±1,2	4,5±0,17	0,202±0,009	8,5±0,17	105,2±2,0
Черный воротник	195,3±2,6	13,7±0,30	32,8±1,3	4,8±0,15	0,207±0,012	8,2±0,24	103,1±1,5
Не черный воротник	193,7±3,8	14,2±0,28	35,0±1,4	4,9±0,18	0,191±0,007	8,5±0,21	107,2±1,5

* Число обследованных птиц: светло-золотистых — 30; темно-золотистых — 33; с черным воротником — 15; с не черным воротником — 19.

** Число обследованных птиц: светло-золотистых — 75; темно-золотистых — 83; с черным воротником — 32; с не черным воротником — 64.

*** Число обследованных птиц: светло-золотистых — 79; темно-золотистых — 45; с черным воротником — 29; с не черным воротником — 41.

Т а б л и ц а 56

Взаимозависимость окрасочных и морфофизиологических признаков у самцов турухтана (вес тела в г, индексы внутренних органов в ‰)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки				
	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Надпочечники
Ямал*, 1967 г.					
Меланисты	204,4±1,51	15,4±0,16	31,4±0,7	5,0±0,1	0,185±0,004
Немеланисты	194,8±2,31	15,7±0,15	33,7±0,7	5,3±0,13	0,186±0,005
Пегость	185,2±3,28	15,7±0,23	34,6±1,2	5,6±0,16	0,185±0,006
Серебристые	199,0±2,4	15,6±0,18	33,4±0,8	5,4±0,12	0,185±0,005
Золотистые	201,7±1,57	15,4±0,18	31,3±0,75	4,8±0,11	0,197±0,004

* Число обследованных птиц: меланистов — 106; немеланистов — 69; серебристых — 54; золотистых — 122; пегих — 37.

Т а б л и ц а 57

Взаимозависимость окрасочных и морфофизиологических признаков у самцов турухтана (вес тела в г, индексы внутренних органов в ‰)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки				
	Вес тела	Сердце	Печень	Почка	Надпочечники
Ямал*, 1967 г.					
Светло-золотистые	207,2±3,2	15,4±0,20	31,6±1,2	5,0±0,16	0,189±0,006
Темно-золотистые	202,1±2,7	15,5±0,24	33,5±1,2	4,9±0,18	0,183±0,003
Черный воротник	201,6±3,8	15,5±0,46	36,0±1,6	5,4±0,36	0,189±0,007
Не черный воротник	196,5±3,5	15,6±0,24	33,0±1,3	5,2±0,29	0,180±0,008

* Число обследованных птиц: светло-золотистых — 53; темно-золотистых — 68; с черным воротником — 15; с не черным воротником — 49.

чий не очень высока, но на материалах по всем выборкам выявляется общая тенденция к сохранению рассматриваемой зависимости. В среднем клюв и плюсна у меланистов длиннее, чем у пегих птиц, всего на десятые доли миллиметра, но несмотря на это, констатируемые различия достоверны или близки к достоверным.

Обнаруженному факту — наличию достоверных различий по среднему весу тела между внутрипопуляционными группами турухтана есть основания придавать особое значение. Объясняется это следующими причинами. Законы аллометрического роста свидетельствуют, что при увеличении тела животного в результате различий в скорости роста отдельных его

Таблица 58

Взаимозависимость окрасочных и морфофизиологических признаков у самцов турухтана (вес тела в г, индекс кишечника в %, индексы остальных внутренних органов в ‰)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки			
	Вес тела	Сердце	Печень	Почка
Таймыр*, 1967 г.				
Меланисты	192,8±1,36	14,2±0,18	33,3±0,8	5,2±0,13
Немеланисты	185,2±1,56	13,8±0,21	31,7±0,8	5,0±0,09
Пегость	169,1±2,86	14,2±0,18	34,3±0,9	5,3±0,11
Серебристые	187,4±1,87	14,6±0,18	34,2±0,8	5,2±0,13
Золотистые	189,5±1,28	15,0±0,17	34,4±0,09	5,4±0,13

* Число обследованных птиц: меланистов — 119; немеланистов — 127; серебристых — 79; золотистых — 169; пегих — 92.

Таблица 58 (окончание)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки			
	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура	Кишечник
Таймыр*, 1967 г.				
Меланисты	0,193±0,007	8,6±0,12	117,7±1,1	809,0±10,0
Немеланисты	0,191±0,0069	8,8±0,14	117,0±1,2	815,0±8,9
Пегость	0,195±0,007	9,5±0,13	118,7±1,2	819,0±9,3
Серебристые	0,176±0,008	8,9±0,12	118,7±1,0	809,0±16,0
Золотистые	0,191±0,005	9,0±0,13	121,0±1,1	793,0±13,6

частей нарушаются некоторые пропорции. Кроме того, общие размеры тела определяют ряд морфологических особенностей животных. Следует учитывать, что различия в размерах — одно из наиболее распространенных межпопуляционных различий. Их адаптивное значение: несомненно, так как изменение в размерах тела теснейшим образом связано с изменением условий поддержания энергетического баланса [Калабухов, 1950; Винберг, 1950; и др.]. При этом нужно учитывать, что характер связи между размерами тела и общим уровнем метаболизма может быть различным, причиной чего являются физиологические и экологические особенности сравниваемых форм. Сложность вопроса подчеркивается тем, что у крупных животных с более экономным типом обмена веществ изменение скорости передвижения связано с относительно большими затратами энергии, чем у животных мелких. В монографии Б. Ренша [1959] приводится длинный перечень морфологических (в частности, гисто- и цитологических) особенностей животных, которые коррелированы с размерами тела.

Изменение размеров определяет положение вида в биоценозе и неизбежно ведет к перестройке его взаимоотношений со средой. Отметим лишь од-

Т а б л и ц а 59

Взаимозависимость окрасочных и морфофизиологических признаков у самцов турухтана (вес тела в г, индексы внутренних органов в ‰)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки			
	Вес тела	Сердце	Печень	Почка
Таймыр*, 1967 г.				
Светло-золотистые	189,0±3,5	14,7±0,25	34,0±1,5	5,6±0,24
Темно-золотистые	197,8±2,2	14,6±0,22	33,9±1,0	5,1±0,16
Черный воротник	191,5±2,7	14,4±0,27	33,0±1,6	5,0±0,15
Не черный воротник	193,1±3,0	14,7±0,34	32,8±1,2	5,0±0,16

* Число обследованных птиц: светло-золотистых — 76; темно-золотистых — 92; с черным воротником — 33; с не черным воротником — 74.

Т а б л и ц а 59 (окончание)

Признак окраски	Морфофизиологические признаки		
	Надпочечники	Головной мозг	Летательная мускулатура
Таймыр*, 1967			
Светло-золотистый	0,188±0,012	9,1±0,17	120,2±1,4
Темно-золотистый	0,200±0,009	8,7±0,15	120,7±1,5
Черный воротник	0,179±0,010	8,7±0,14	116,8±1,9
Не черный воротник	0,198±0,013	8,7±0,16	119,3±1,5

но из проявлений этой закономерности. С увеличением размеров тела животного изменяется его потребность в кормах: более крупное животное потребляет больше корма. При этом на единицу массы тела поступает относительно меньше витаминов, что в ряде случаев отрицательно отражается на его состоянии. Выход из этого противоречия заключается в изменении потребности тканей в витаминах (это очень существенное физиологическое изменение) или в изменении естественного рациона. Это представление подтверждается проведенными на крысах экспериментами, которые показывают, что недостаток определенного витамина ведет к изменению предпочтительности кормов.

Становится очевидным, что даже незначительные различия в размерах животных сравниваемых популяций могут привести к изменению в характере их питания, т.е. к очень существенным биологическим отличиям [Шварц, 1969].

Таким образом, общие размеры тела определяют ряд экологических, физиологических и морфологических особенностей животных. Поэтому вес тела является очень важным морфофизиологическим показателем и истолкованию установленного нами факта генетически детерминированного различия по этому показателю между турухтанами, относимыми к различным внутривидовым группам, следует придавать особое

Т а б л и ц а 60

Абсолютный вес летательной мускулатуры у самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Вес, г	Признак окраски	Вес, г
Ямал, 1966 г.		Ямал, 1966 г.	
Меланисты	23,0±0,2	Золотистые	22,50±0,17
Немеланисты	22,1±0,18	Серебристые	22,55±0,28

Т а б л и ц а 61

Абсолютный вес летательной мускулатуры у самцов турухтана с различными признаками окраски (в г)

Признак окраски	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.
Ямал, 1965—1968 гг.				
Меланизм	25,0±0,4	23,0±0,2	23,0±0,3	22,0±0,3
Пегость	22,0±0,4	21,0±0,3	20,0±0,5	18,0±0,3

значение. Пока можно лишь предполагать, что крупные размеры меланистов способствуют выполнению их роли "хозяев" тока (как будет показано в главе 6, меланисты занимают определенные участки токовища и активно их охраняют).

Переходя к анализу данных по зависимости относительного веса сердца и окрасочных признаков брачного наряда самцов турухтана, необходимо учитывать следующее. Во-первых, нам придется сопоставлять величину этого показателя у внутривидовых групп турухтана, различающихся по средним размерам (меланисты — немеланисты — пегие). Поэтому, памятуя о существовании обратной зависимости между весом тела и относительной величиной интерьерных признаков, следует прибегнуть к решению аллометрических уравнений. Во-вторых, относительные размеры сердца в значительной степени определяются экологическими особенностями птиц. Это убедительно показано в ряде специальных исследований [Hesse, 1921; Штегман, 1950; Rensch, 1956; Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Якоби, 1960; и др.]. В этих работах рассматривалась зависимость размеров сердца от экологических особенностей различных видов птиц. Наш материал показывает, что и внутривидовые отличия птиц по характеру поведения отражаются на относительных размерах их сердца. Обратимся теперь к анализу конкретных данных по величине индекса сердца у турухтанов с различными признаками окраски.

Данные табл. 54 свидетельствуют, что в отдельных случаях турухтаны-меланисты, несмотря на их более крупные размеры, имеют повышенный сердечный индекс по сравнению с немеланистами, а тем более с пегими. Средний индекс сердца меланистов в 1966 г. (материал с п-ова Ямал) равнялся $14,7 \pm 0,22$, немеланистов — $14,0 \pm 0,21$, пегих — $13,8 \pm 0,2^\circ/_{00}$ (табл. 54). Аналогичным образом отличались меланисты и пегие птицы ямальской популяции в 1965 г. (индекс сердца соответствен-

Таблица 62

Длина клюва и плюсны у самцов турухтана с признаками меланизма и пегости (в мм)

Признак окраски	Место и время сбора материала				
	Ямал, 1966 г.	Ямал, 1967 г.	Ямал, 1968 г.	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	Таймыр, 1967 г.
К л ю в					
Меланизм	3,39±0,014 (96)	3,50±0,016 (103)	3,40±0,018 (53)	3,45±0,015 (45)	3,45±0,013 (113)
Пегость	3,32±0,027 (24)	3,45±0,02 (36)	3,30±0,017 (27)	3,31±0,028 (20)	3,38±0,017 (73)
П л ю с н а					
Меланизм	4,90±0,018 (106)	4,93±0,02 (105)	5,00±0,031 (53)	5,03±0,025 (45)	4,86±0,02 (115)
Пегость	4,85±0,03 (24)	4,86±0,03 (37)	4,90±0,037 (28)	4,90±0,043 (20)	4,77±0,02 (69)
Примечание. В скобках указано число обследованных экземпляров					

Таблица 63

Аллометрические показатели (a, b) внутренних органов у самцов турухтана с различными признаками окраски брачного оперения

Место и год сбора материала	Меланисты		Пегие	
	a	b	a	b
С е р д ц е				
Ямал, 1965 г.	0,59	116,1	0,8	44,5
Ямал, 1966 г.	0,81	38,54	1,17	5,5
Ямал, 1967 г.	0,54	178,4	0,9	26,5
Ямал, 1968 г.	0,5	200,0	1,113	7,95
Таймыр, 1967 г.	0,54	164,2	1,021	12,74
Л е т а т е л ь н а я м у с к у л а т у р а				
Ямал, 1965 г.	0,76	0,42	0,8	0,34
Ямал, 1968 г.	0,32	3,8	0,66	0,64
Таймыр, 1967 г.	0,873	0,23	1,18	0,05
П о ч к и				
Ямал, 1965 г.	0,43	101,3	1,023	4,44
Ямал, 1967 г.	0,029	874,6	0,915	8,52
Г о л о в н о й м о з г				
Ямал, 1966 г.	0,136	816,9	0,838	20,7
Таймыр, 1967 г.	0,096	1020,2	0,263	418,1

но составлял $13,5 \pm 0,16$ и $12,8 \pm 0,3^\circ/\text{‰}$; табл. 54). Для большинства же выборок характерно отсутствие различий между сопоставляемыми внутривидовыми группами самцов турухтана по относительному весу сердца.

По относительному весу печени, почек, надпочечников и летательной мускулатуры меланисты, как правило, не отличаются от немеланистов и пегих птиц. Лишь индекс головного мозга у последних достоверно выше, что может быть обусловлено значительной разницей в общем весе тела птиц сравниваемых групп. Все сказанное дает право предполагать, что меланисты и пегие птицы (последние выделяются наиболее низким весом тела) отличаются по характеру аллометрического роста ряда внутренних органов. Данные табл. 63 подтверждают это: аллометрические показатели меланистов и пегих птиц различны. У первых "а" ряда органов ниже, чем у пегих птиц. Следовательно, у меланистов рост массы органов сильнее отстает от роста массы тела — индекс снижается; у птиц с признаками пегости рост массы органов и массы тела в ряде случаев почти изометрический — величина индекса остается на одном уровне как у крупных, так и у мелких птиц. Разница в величине аллометрических показателей изученных внутренних органов у меланистов и пегих птиц по материалам за три года (1966–1968 гг.) достоверна. Лишь "а" сердца и летательной мускулатуры у сопоставляемых групп турухтана по данным 1965 г. существенно не различается. В последнем случае различие не достоверно, очевидно, из-за малого количества материала (обследовано всего по 20–25 птиц).

Зависимость остальных изученных окрасочных и морфофизиологических признаков отсутствует (см. табл. 54–59). Намечающиеся в отдельных случаях корреляции не достоверны; в их проявлении не обнаруживается определенной направленности, и поэтому нет пока оснований придавать им значение.

Подытоживая материал данного параграфа в целом, можно констатировать, что у самцов турухтана имеется хорошо выраженная корреляция между некоторыми признаками окраски, генетическая детерминированность которых не вызывает сомнений, и рядом морфофизиологических показателей. Турухтаны-меланисты, наиболее характерной особенностью которых является черная окраска верха головы, шеи и спины, достоверно отличаются от птиц с признаками пегости более высоким весом тела. Решение аллометрических уравнений позволило установить, что эти две внутривидовые группы птиц (меланисты — пегие) четко различаются по скорости соотносительного роста массы тела и массы изученных внутренних органов.

ГЛАВА 6

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ТОКОВ ТУРУХТАНА

Наиболее ранняя публикация, касающаяся поведения турухтанов на току, относится к началу текущего столетия [Selous, 1906]. Указанный автор подробно описал поведение самцов и самок в период размножения и попытался собрать информацию о выборе партнера на току (особенно тщательно им были изучены "турниры" между самцами). В дальнейшем различных сторон этого вопроса касался ряд других исследователей.

Одновременно велось изучение эндокринологических аспектов развития брачного оперения у самцов¹. Однако лишь А. Хоган-Варбург [Hogan-Warburg, 1966] на основании обобщения литературных сведений и многолетних полевых наблюдений удалось привести в систему и объяснить некоторые особенности поведения турухтанов на току. Им показано, что турухтан является типичным представителем куликов, для которых характерен поведенческий полиморфизм. К такому выводу Хоган-Варбург пришел, установив факт корреляции признаков окраски и особенностей поведения. Это выражается в том, что внутри сообщества самцов на току можно выделить две группы птиц, которые резко отличаются наследственными этологическими особенностями.

В конце 50-х годов нами начаты работы по изучению интерьерных особенностей ряда видов птиц субарктических популяций, в том числе и турухтана. В результате мы пришли к выводу, что самцы турухтана распадаются на две группы, существенно различающиеся по ряду морфофизиологических признаков. Как показано в предыдущей главе, эти различия наследственно обусловлены, т.е. для турухтана свойствен морфофизиологический полиморфизм.

Сопоставляя наши материалы с выводами исследования Хоган-Варбурга, можно заключить, что внутривидовые группы турухтана, различающиеся по морфофизиологическим особенностям, различаются и по поведению.

Следует подчеркнуть, что в данной главе мы не стремились составить подробную сводку наблюдений по этологии самцов турухтана. Целесообразно было осветить лишь некоторые стороны экологии и поведения рассматриваемого вида, которые позволяют понять причины, обуславливающие особенности динамики морфофизиологических показателей.

При написании главы использованы материалы исследования Хоган-Варбурга [1966], дополненные собственными наблюдениями.

§ 1. Структура сообщества турухтанов на току

По признакам территориальной привязанности к определенным участкам тока и разнице в поведении самцы турухтана делятся прежде всего на независимых и сателлитов (последние на больших токах составляют примерно 38% от всех самцов)². Независимые самцы подразделяются на резидентов и краевых. Сателлиты, в свою очередь, составляют две группы: центральных и периферийных. Резидент занимает на току небольшую площадку — резиденцию. Краевые самцы располагаются на окраине тока, как правило, не имеют своих резиденций. Последнее относится и к сателлитам.

Некоторые орнитологи выделяли лишь три группы самцов: собственники, белые и гости (эти группы соответствуют резидентам, сателлитам и краевым). Однако подобное разделение турухтанов осуществлялось только по их месторасположению на току и привязанности к нему (поведение птиц при этом не учитывалось). Е. Селю [Selous, 1906] не различал внутритокковые группировки, но подробно описывал поведение отдель-

¹ После кастрации турухтан приобретает самоцье оперение — воротник и капюшон полностью исчезают. Следовательно, половой диморфизм в окраске у этого вида определяется деятельностью мужского полового гормона.

² Мы придерживаемся терминологии, предложенной Хоган-Варбургом.

ных самцов, по которому можно легко узнать взаимоотношение между резидентами и сателлитами.

Резиденции представляют из себя голые площадки диаметром примерно 30 см. Растительность на этих округлых участках бывает плотно утоптана. На больших токах резиденции расположены друг от друга на расстоянии около 1, на маленьких — 1,5 м. Участки между резиденциями именуются Хоган-Варбургом межрезидентными пространствами.

Каждая резиденция изо дня в день и даже из года в год занимается одним и тем же самцом (установлено с помощью кольцевания), которую он защищает от других независимых самцов. Межрезидентное пространство может быть занято многими самцами. Размер резиденции не зависит от плотности самцов на току, а площадь межрезидентного пространства стоит в обратной зависимости от числа резидентов.

Количество времени, проведенного самцами в резиденциях, от весны к лету изменяется, достигая максимального значения в середине периода размножения. В начале и конце его время пребывания резидентов на току ограничивается 5—8 ч (с утра до полудня). В период наивысшей активности тока самцы-резиденты находятся на оккупированных ими участках в течение всего дня, покидая их лишь на короткое время в поисках пищи. Резиденты, как правило, прилетают на ток поодиночке или группами еще до восхода солнца. Обычно резиденты посещают лишь один определенный ток. В тех же редких случаях, когда они появляются на других токах, там им не удается утвердиться в резиденции (резидент оказывается в ранге краевого самца). Это происходит лишь тогда, когда резидент теряет свою резиденцию, вытесненный более активным самцом, который до этого находился в ранге краевого самца.

Краевые самцы занимают периферийные участки тока, не оккупированные резидентами. Они присутствуют на току не регулярно, прилетая на него вместе с сателлитами и самками, и не остаются на нем продолжительное время. В отличие от резидентов краевые самцы посещают тока только после восхода солнца, когда активность токующих птиц достигает пика.

Краевые самцы посещают более чем один ток, но все же предпочтение отдают какому-либо определенному. Обычно резиденты проявляют агрессивность по отношению к краевым самцам и иногда вытесняют их с тока. Чем чаще краевой самец посещает один ток, тем у него больше шансов, что он не будет изгнан резидентами. Как уже упоминалось, краевой самец при определенных условиях имеет шансы перейти в ранг резидента (возможна и обратная ситуация). Поэтому Хоган-Варбург резидентов и краевых объединяет в одну группу независимых самцов.

Сателлиты по поведению резко отличаются от независимых самцов и, как считает Хоган-Варбург, играют совершенно другую роль в сообществе на току. Сателлиты не имеют собственной резиденции на току и во взаимоотношениях с независимыми самцами не проявляют агрессивности. Реакция резидента по отношению к сателлиту изменчива: с одной стороны, резидент может позволить сателлиту войти в его резиденцию, с другой — он иногда атакует его и изгоняет из резиденции. Сателлиты посещают разные резиденции. Когда самки прилетают на ток, то сателлиты, как правило, пытаются войти в резиденцию и находиться в ней вместе с самкой и резидентом. В отсутствие самок они располагаются в межрезидентном пространстве. Резиденцию одновременно могут посещать несколько сателлитов. Между сателлитами не наблюдается враждебного поведения.

Хоган-Варбург разделяет сателлитов на центральных и периферийных (в отличие от резидентов и краевых разница в поведении между этими подгруппами менее выражена). Центральные сателлиты посещают резиденции более часто. Периферийные имеют тенденцию вступать во взаимоотношения лишь с краевыми самцами.

На больших токах (20 и более самцов) сателлиты при попытке войти в резиденцию сильно атакуются резидентами. Подвергаются нападению в этих случаях как центральные, так и периферийные сателлиты, но первые все же имеют больше шансов войти в резиденцию и утвердиться в ней, хотя бы на короткое время. На маленьких токах (менее 10 самцов) резиденты обычно не атакуют сателлитов при попытке последних войти в резиденцию. Периферийные сателлиты атакуют чаще, чем центральные. Сателлиты посещают ток только после того, как туда прилетают резиденты. Так же, как и краевые самцы, сателлиты могут посещать разные токи.

Очень важно подчеркнуть, что сателлиты никогда не переходят в статус независимых самцов (не наблюдается и обратное явление). Лишь в очень редких случаях сателлиты и резиденты проявляют не характерное для них поведение. При этом у таких самцов отмечается или недоразвитость оперения, или травмы. Ненормальное поведение сателлитов выражается в том, что они пытаются атаковать резидентов или краевых самцов (Хоган-Варбург наблюдал всего два таких случая; агрессивность поведения сателлита нами зафиксирована лишь один раз).

Резиденты характеризуются полностью развитым оперением брачного наряда, что позволяет считать их птицами старших возрастных групп (см. главу 7, §3). Большая часть краевых самцов имеет недоразвитое оперение. Если наряд краевого самца полностью развит, то он, как правило, занимает статус резидента на другом току. Положение независимых самцов в сообществе меняется в течение их жизни: молодые птицы являются краевыми, с возрастом достигают ранга резидента; старые особи теряют резиденции и вновь становятся краевыми.

Центральные сателлиты от периферийных отличаются хорошо развитыми воротником и капюшоном. Периферийные сателлиты наряду с недоразвитым оперением характеризуются отсутствием "бородавок". Таким образом, наблюдения Хоган-Варбурга говорят о том, что сателлиты меняют свой ранг с возрастом от периферийных до центральных (аналогично возрастным изменениям ранга независимых самцов). Сателлиты с ненормальным оперением имеют меньше шансов стать центральными.

Для дальнейшего анализа материала важно обратить внимание на то, что ранги самцов в пределах группы независимых (резиденты — краевые) и группы сателлитов (центральные — периферийные) изменяются с возрастом птиц.

§2. Поведение турухтанов на току

А. Хоган-Варбург различает атакующие действия самцов и ряд признаков поведения, которые сгруппированы по ориентации оси тела птиц. Он описывает переднюю позицию, когда ось тела изменяется от наклонного к земле положения до горизонтального с клювом вперед; наклонная и вертикальная позиции и позиции посадки. В наклонной позиции ось тела направлена несколько вверх до горизонтального положения; в вертикальной шея вытянута вертикально; позиция характеризуется тем, что клюв сидящей птицы направлен к земле.

В разгар периода размножения резиденты на больших токах покидают свои резиденции лишь на короткие промежутки времени. На токах с неболь-

шим количеством птиц их отлучки наблюдаются чаще и они более длительны. Резидент, который передвигается на току в межрезидентном пространстве, принимает позицию, характеризующуюся горизонтальной осью тела с наклонным вниз клювом.

Когда резидент отсутствует, то его резиденцию может занять краевой самец. Если в этом случае на ток прилетают самки, то такой краевой самец атакуется самцами-резидентами, занимающими соседнюю резиденцию. Когда в резиденцию возвращается ее "хозяин", то краевой самец уступает ему место, как правило, без сопротивления. Сателлиты в межрезидентном пространстве передвигаются на согнутых ногах по кругу (на больших токах) или описывают при перемещении различной сложности фигуры (на маленьких токах). Когда сателлит приближается к самке, он ложится на землю.

Резидент может временно покинуть свою резиденцию, для того чтобы атаковать соседнего резидента (после этого он снова возвращается в свою резиденцию). Атаки резидентов чаще всего наблюдаются в присутствии самок. Есть различия между частотой и продолжительностью атак на больших и маленьких токах. На первых бои в присутствии самок происходят реже, а если и бывают, то продолжаются не очень долго. На вторых наблюдаются более часто и могут продолжаться несколько минут. Такие продолжительные бои отпугивают самок. Таким образом, длительные и интенсивные турниры между самцами препятствуют нормальной копуляции.

Резиденты на больших и малых токах сильно отличаются по своей терпимости к сателлиту. Сателлит, передвигающийся по межрезидентному пространству, на маленьких токах не атакуется резидентами, а на больших подвергается атакам постоянно и интенсивно. Этим обуславливается то обстоятельство, что на больших токах присутствует относительно мало сателлитов и их копуляция здесь происходит редко.

На больших токах сателлиты почти не могут присутствовать в резиденциях из-за того, что резиденты нетерпимы к ним. Поэтому при посещении самками таких токов резиденции оказываются занятыми лишь одним самцом. На маленьких токах в общем все резиденции доступны для сателлитов.

На крупных токах копуляция происходит обычно тогда, когда в резиденции присутствует только один резидент (без сателлита). В тех довольно редких случаях, когда в отдельных резиденциях на больших токах находятся и сателлиты, копуляция не отмечается до тех пор, пока последние не покидают их. Напротив, на маленьких токах копуляция наблюдается более часто в таких резиденциях, которые были заняты одновременно и резидентом и сателлитом. Таким образом, присутствие сателлита в резиденции повышает частоту копуляций на маленьких токах и уменьшает ее на больших токах.

На маленьких токах частота копуляций сателлитов зависит главным образом от их числа. На больших же токах частота встречаемости сателлитов 39%, а частота их копуляций составляет всего 10%. Это свидетельствует о том, что на крупных токах относительная частота копуляций сателлитов ниже, чем независимых.

Если самка входит в резиденцию с одним самцом, то она будет спариваться именно с ним. В резиденциях, занятых многими самцами, самка отдает предпочтение самцу, который занимает более высокий ранг. Следует отметить, что при выборе партнера самкой детали рисунка брачного наряда не имеют значения [Selous, 1906]. Сателлиты посещают те резиденции, которые чаще выбираются самками. В присутствии на току самок

сателлиты часто меняют резидентов, предпочитая при этом войти в ту резиденцию, где уже есть самка.

Самцы с высоким темпом копуляции отличаются хорошо развитым брачным оперением. На всех токах самцы, предпочитаемые самками, характеризуются оптимально развитым оперением воротника и капюшона, в то время как самцы с недоразвитым или сильно изношенным оперением копулируют реже (последнее относится как к резидентам, так и к сателлитам) [Selous, 1906; Hagan-Warburg, 1966].

В начале периода размножения нам неоднократно приходилось наблюдать присутствие на току самцов турухтана, лишенных брачного наряда. Самцы были очень похожи на молодых птиц, брачное оперение которых полностью развивается лишь к концу периода размножения. Турухтаны без брачного наряда не имеют своих резиденций; в межрезидентном пространстве они передвигаются в наклонной позиции с клювом, опущенным вниз. Иногда такие самцы атакуют друг друга (при этом на них часто нападают резиденты и краевые и прогоняют с тока). Описываемые самцы очень редко входят в резиденции. Резиденты реагируют на них, как на сателлитов. В присутствии самок такие турухтаны иногда приближаются к ним в наклонной позиции, но самки всегда от них улетают. По характеру поведения самцов без брачного наряда можно заключить, что некоторые из них принадлежат к группе независимых турухтанов, другие — к группе сателлитов.

Рассматривая этологические особенности различных групп турухтанов, необходимо охарактеризовать точку зрения Хоган-Варбурга на вопрос о значении поведенческого полиморфизма птиц этого вида¹. Поскольку в одном районе из года в год сохраняется одинаковое соотношение сателлитов и независимых самцов, то естественно предположить, что каждые из них играют определенную роль в поддержании численности вида на оптимальном уровне. В противном случае естественный отбор устранил бы констатируемый поведенческий полиморфизм. По мнению Хоган-Варбурга, значение существования независимых самцов в популяции заключается в том, что они устанавливают ток и резиденции, тем самым обеспечивая места для размножения, так как копуляция вне тока и резиденций обычно не происходит.

Как было уже отмечено, на больших токах сателлиты спариваются очень редко, а резиденты на таких токах копулируют с одинаковой частотой как в присутствии сателлитов, так и в их отсутствии. На маленьких же токах присутствие сателлитов увеличивает эффект копуляции не только тем, что они сами принимают участие в спаривании, но и стимулированием в этом отношении резидентов. Сателлиты, по всей вероятности, выполняют еще роль "проводников" самок к вновь организованным токам или токам малых размеров. Это доказывается полевыми наблюдениями. В утренние часы, когда токование резидентов уже в разгаре, можно часто видеть самок и сателлитов летящими в одной стае к току. Эти смешанные стайки, как правило, летят в направлении маленьких токов. На крупных тока самки чаще всего прилетают поодиночке или небольшими группами (без сопровождения сателлитов).

Как считает Хоган-Варбург, относительная частота копуляций сателлитов и резидентов на токах различной величины является наиболее важным

¹ Учитывая, что самки и краевые самцы в период размножения посещают ряд близлежащих токов, популяцией турухтана Хоган-Варбург считает группу токов с одинаковым соотношением независимых и сателлитов.

регулирующим механизмом количества этих групп птиц внутри популяции. Таким образом, градация токов турухтана по размерам — непеременимое условие существования популяций этого вида.

Различия в окраске оперения у самцов турухтана, по мнению Хоган-Варбурга, помогают индивидуальному распознаванию особей. Придерживаясь данной точки зрения, необходимо отметить тот факт, что эти различия наиболее ярко выражены среди независимых самцов, чем среди сателлитов. Успешное взаимное распознавание птиц снижает агрессивные действия резидентов на току и стабилизирует взаимоотношения между птицами различных рангов (следует напомнить, что чрезмерная активность резидентов на току снижает частоту копуляций, отпугивая самок).

§3. ОКРАСКА БРАЧНОГО ОПЕРЕНИЯ САМЦОВ ТУРУХТАНА И ЕЕ СВЯЗЬ С ПОВЕДЕНИЕМ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ ПТИЦ

Хоган-Варбургом установлено, что окраска брачного оперения самцов коррелируется с поведением. Это выражается в том, что независимые турухтаны характеризуются черным или темным воротником и капюшоном; возможно и такое сочетание: белый воротник и черный капюшон. Сателлиты, как правило, имеют белый воротник в сочетании с белым или реже цветным капюшоном. Показательно, что Хоган-Варбург ни на одном из обследованных токов не встретил ни одного сателлита, у которого капюшон был бы черного цвета. В то же время независимые самцы лишь в очень редких случаях имеют белый капюшон. Это подтверждается и другими исследователями.

В общей сложности под наблюдением Хоган-Варбурга находилось около 200 самцов. Из них лишь у 18 птиц наблюдалось "ненормальное" оперение (независимый самец имел окраску брачного оперения, несколько напоминающую окраску наряда сателлита, и наоборот). Следует подчеркнуть, что эти самцы ни по окраске оперения, ни по поведению не были типичными представителями сопоставляемых групп. По рассматриваемым признакам они скорее занимали промежуточное положение между сателлитами и независимыми. Один независимый самец отличался желтым капюшоном и пестрым воротником (сочетание белых, коричневых и черных перьев). Этот самец был краевым и лишь один год на непродолжительное время достиг ранга резидента. Два имели светлый воротник и белый капюшон с черными поперечными полосами. Оба они были резидентами лишь в начале периода размножения и потеряли резиденции в разгар тока. Восемь независимых самцов характеризовались черными воротниками и почти белыми капюшонами. Все пять были в ранге краевых, хотя их оперение было полностью развито, и, следовательно, они не были молодыми птицами. Один сателлит обладал темным воротником и коричневым капюшоном. Этот самец не посещал резиденции и по поведению он мог быть отнесен к периферийным сателлитам, хотя и имел полностью развитый брачный наряд. Остальные самцы с "ненормальным" оперением имели резиденции, но все они проводили в них значительно меньше времени, чем самцы с типичной для резидентов окраской брачного наряда.

Отмеченные немногочисленные исключения не дают основания сомневаться в реальности установленной Хоган-Варбургом корреляции между особенностями окраски оперения самцов турухтана и характером их поведения на току.

Сопоставляя наши материалы, приведенные в главе 5, с данными Хоган-Варбурга, можно с уверенностью говорить о том, что разделение самцов турухтана на меланистов и немеланистов полностью соответствует разбивке птиц на группы независимых и сателлитов. При этом среди немеланистов четко выделяется группа турухтанов с признаками пегости, которая Хоган-Варбургом, без сомнения, была бы отнесена к группе центральных сателлитов. Таким образом, по морфофизиологическим показателям самцы турухтана распадаются на две хорошо очерченные группы — меланистов и пегих птиц (последние — наиболее типичные представители немеланистов). Эти внутрипопуляционные группировки птиц существенно различаются по ряду интерьерных признаков и по поведению на току. Последнее дает нам право считать, что этологическая характеристика слагающих ток особей турухтана связана с их морфофизиологическими особенностями.

ГЛАВА 7

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ТУРУХТАНА

В этой главе основное внимание уделяется сопоставлению ямальской, таймырской и ханты-мансийской популяций турухтана по частоте встречаемости изученных признаков окраски брачного оперения. Кроме того, рассматривается популяционная изменчивость турухтанов по некоторым экстерьерным показателям.

§ 1. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ¹

Данные по процентному соотношению различных признаков окраски в изученных популяциях турухтана представлены в табл. 64–70. Их анализ позволяет судить о хронографических изменениях этой группы показателей.

Частота встречаемости признаков "меланизм — отсутствие меланизма" показывает хронографическую изменчивость. Так, в 1967 г. на Ямале резко (статистически достоверно) изменилось соотношение птиц с рассматриваемыми признаками (количество меланистов увеличилось до $61,0 \pm 3,7\%$) по сравнению с 1965, 1966 и 1968 гг. (табл. 67). Рассмотрение данных табл. 67 по соотношению самцов турухтана групп "меланисты — немеланисты" в изученных популяциях позволяет говорить об отсутствии географических изменений частоты их встречаемости (хронографическая изменчивость перекрывает географическую). Концентрация птиц с признаками пегости в отдельные годы может существенно изменяться (Ямал, 1967 г., табл. 68). При сопоставлении данных по соотношению самцов турухтана с признаками "светло-золотистая — темно-золотистая окраска" в разные годы обращает на себя внимание тот факт, что в 1968 г. на Ямале количество светло-золотистых птиц резко возросло (достоверность различий — t : Ямал 1965 г. — 2,3; Ямал 1966 г. — 2,8; Ямал 1967 г. —

¹ Под географической и хронографической изменчивостью окраски имеется в виду изменение частоты встречаемости элементарных признаков окраски брачного наряда турухтанов в различных популяциях и в разные годы.

3,2; Таймыр 1967 г. — 2,8; Ханты-Мансийский автономный округ — 2,5, табл. 69). Все остальные изученные элементарные признаки окраски брачного оперения самцов турухтана не показывают четко выраженной изменчивости частоты их встречаемости ни во времени, ни в пространстве (табл. 64—66; 70).

В целом материалы по хронографическим изменениям соотношения типов окраски брачного оперения самцов турухтана ямальной популяции позволяют говорить о том, что эти изменения в большей степени характерны для тех окрасочных признаков, которые четко коррелированы с морфофизиологическими показателями и этологическими особенностями птиц. Однако пока нет возможности установить конкретно, изменение каких факторов ведет к перестройке генетической структуры популяций турухтана по годам.

Мы уже говорили о том, что привлечение динамики комплекса морфологических признаков для характеристики животных позволяет с уверенностью фиксировать межпопуляционные различия. Приведенные выше данные по турухтану указывают на необходимость динамического подхода и к решению вопроса о географических изменениях окрасочных признаков птиц (не зная закономерностей хронографической изменчивости окраски турухтанов сравниваемых популяций, нельзя составить правильное представление и о ее изменчивости географической).

Феноанализ обследованных популяций с использованием динамического критерия дает право считать, что частота встречаемости элементарных признаков окраски брачного оперения самцов турухтана не показывает географических изменений. Однако этот факт мы не склонны рассматривать в качестве свидетельства того, что турухтан как вид представлен одной огромной популяцией (такую точку зрения высказывал Ферри, 1939). В данном случае мы исходим из предположения, что поведенческая иерархия самцов турухтана на току является важным видовым признаком, поэтому она поддерживается отбором неизменной во всех географических зонах. Отсюда понятно, почему при проведении феноанализа и не обнаруживается отличий между популяциями турухтана в соотношении частот окрасочных признаков (напомним, что окраска брачного оперения у самцов этого вида коррелирована с их поведением). В то же время турухтаны с Ямала и из Ханты-Мансийского автономного округа достоверно различаются по размерам клюва, плюсны и по колориметрической характеристике некоторых показателей окраски (см. § 2). Последнее может косвенно указывать на принадлежность их к различным популяциям.

Мнению о том, что для турухтана не свойственна популяционная дифференцировка, противоречат и некоторые данные по кольцеванию. М.И. Лебедевой [1957] описывается ряд случаев возврата колец, которыми были помечены турухтаны. Почти все птицы были окольцованы вне пределов нашей страны, главным образом в Италии, а также в Швеции, Дании, Норвегии и Голландии.

Кулики, окольцованные на пролете в Норвегии, Дании и Голландии, были добыты весной близ Выборга, Архангельска и Воркуты. Интенсивный пролет этих птиц отмечен весной у нас в Прибалтике. Так, Э.В. Кумари указывает, что в некоторые годы в заливе Мажсалу (Эстония) в первой половине мая нередки дни, когда общее количество пролетных турухтанов достигает 50—70 тыс. особей. Численность отдельных стай доходит при этом до нескольких тысяч особей.

Т а б л и ц а 64

Соотношение самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Число экземпляров	%	Число экземпляров	%
Ямал, 1965 г.			Ямал, 1968 г.	
Серебристая	17	20,0±3,7	32	19,8±3,1
Золотистая	68	80,0±3,7	130	80,2±3,1
Всего	85		162	
Ямал, 1966 г.			Таймыр, 1967 г.	
Серебристая	60	27,0±3,0	79	31,8±3,0
Золотистая	162	73,0±3,0	169	68,2±3,0
Всего	222		248	
Ямал, 1967 г.			Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	
Серебристая	54	30,7±3,5	22	20,2±4,4
Золотистая	122	69,3±3,5	87	79,8±4,4
Всего	176		109	

По данным М.И. Лебедевой, турухтаны, помеченные на пролете в Швеции, на о-ве Эланд, встречались в Новгородской, Барановической, Киевской и Запорожской областях.

Турухтаны с итальянскими кольцами (кольцевание их проводилось на пролете в районе Рима, Пизы и Болоньи) были добыты в мае в Белоруссии, в Великолукской обл., близ Москвы, Ленинграда, в Архангельской обл., в Коми АССР и в Нижне-Тавдинском и Кондинском районах Тюменской обл.; в июне — около г. Мурманска и в Архангельской обл.; в июле — близ г. Нарьян-Мара, в августе — в Вологодской и Белогородской областях и в районе г. Кривого Рога; в сентябре — близ г. Таганрога и в Славянском районе Краснодарского края.

Таким образом, как считает Лебедева, пролетный путь турухтанов, гнездящихся на севере европейской части СССР, проходит через Норвегию, Данию. Зимуют эти птицы, вероятно, на Атлантическом побережье Европы. Мощный весенний пролет их в Европе также проходит и через Италию. На нашей территории кулики, летящие из Западной Европы, широко рассеиваются, захватывая районы от Архангельской обл. и Коми АССР на севере до Краснодарского края на юге. На восток эти птицы, по всей вероятности, редко заходят за Урал (случаев добычи единичных экземпляров турухтанов с итальянскими кольцами в Тюменской обл. и Якутской АССР нет оснований придавать большое значение).

Анализируя литературные данные, Л.В. Ферри [1939] говорит о трех различных путях, которых турухтаны придерживаются во время весенней миграции в европейскую часть СССР. Птицы, зимующие в Иране, летят через Арало-Каспийские степи; с африканских зимовок турухтаны прилетают, следуя вдоль юго-западных границ Советского Союза. По наблюдениям В.Н. Бостанжогло, стаи турухтанов у южных оконечностей Урала распадаются на два русла: одни птицы летят вдоль западных склонов Урала на североевропейской части Союза, другие вдоль его восточных склонов — в Западную Сибирь.

Т а б л и ц а 65

Соотношение самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Число экземпляров	%	Число экземпляров	%
		Ямал, 1965 г.	Ямал, 1968 г.	
Черный воротник у немеланистов	15	44,1±8,6	29	41,5±5,9
Не черный воротник у немеланистов	19	55,9±8,6	41	58,5±5,9
Всего	34		70	
		Ямал, 1966 г.	Таймыр, 1967 г.	
Черный воротник у немеланистов	32	33,3±4,8	33	30,8±4,5
Не черный воротник у немеланистов	64	66,7±4,8	74	69,2±4,5
Всего	96		107	
		Ямал, 1967 г.	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	
Черный воротник у немеланистов	15	23,4±5,3	15	34,0±7,1
Не черный воротник у немеланистов	49	76,6±5,3	29	66,0±7,1
Всего	64		44	

Турухтаны, населяющие восточные районы ареала (на Анадыре турухтан является обычной гнездящейся птицей, а отдельные особи залетают даже на Аляску), во время миграций сначала летят на запад, а затем вдоль Енисея спускаются к югу. Однако не исключена возможность, что часть турухтанов, гнездящихся на востоке нашей страны, летит на зимовку вдоль побережья Охотского моря, так как были отмечены случаи встреч этих птиц в южном Китае, Японии и на островах Малайского архипелага.

Приведенные выше сведения, несмотря на их фрагментарность, свидетельствуют о существовании, по крайней мере, трех групп популяций турухтана. Материалы же § 2 позволяют предполагать, что даже в пределах Тюменской обл. обитают турухтаны, которые могут быть отнесены к двум популяциям (ямальской и ханты-мансийской).

Одно из допущений, которое было сделано Л.В. Ферри при объяснении причин отсутствия географической изменчивости окрасочных признаков брачного наряда турухтана, заключается в том, что он категорически отрицал значение естественного отбора в формировании полиморфизма этого вида. Мы же присоединяемся к мнению исследователей, считающих, что полиморфизм турухтана имеет биологическое значение [Кистьяковский, 1958; Hogan-Warburg, 1966; и др.]. А.Б. Кистьяковский усматривал биологический смысл разнообразия окрасочных признаков турухтанов в кумулятивном действии комплекса окрасок стаи или тока. Ток, по его мнению, — это своеобразный разноцветный опознавательный сигнал самкам, действующий на большие расстояния. По этому поводу он пишет следующее: "Каждому, кто бывал в местах, где останавливаются весной стаи турухтанов или где они токут в начале лета, из-

Т а б л и ц а 66

Соотношение самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Число экзем- пляров	%	Число экзем- пляров	%
	Ямал, 1965 г.		Ямал, 1968 г.	
Поперечнополоса- тость воротника у ме- ланистов	38	97,5±2,5	64	94,2±2,8
Сплошная черная окрас- ка воротника у меланистов	1	2,5±2,5	4	5,8±2,8
В с е г о	39		68	
	Ямал, 1966 г.		Таймыр, 1967 г.	
Поперечнополоса- тость воротника у меланистов	95	91,4±2,8	100	86,2±3,2
Сплошная черная окраска воротника у меланистов	9	8,6±2,8	16	13,8±3,2
В с е г о	104		116	
	Ямал, 1967 г.		Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	
Поперечнополоса- тость воротника у меланистов	96	89,7±2,9	45	90,0±4,2
Сплошная черная окраска воротника у меланистов	11	10,3±2,9	5	10,0±4,2
В с е г о	107		50	

Т а б л и ц а 67

Соотношение самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Число экзем- пляров	%	Число экзем- пляров	%
	Ямал, 1965 г.		Ямал, 1968 г.	
Меланизм	40	46,5±5,4	70	43,2±3,9
Отсутствие меланизма	46	53,5±5,4	92	56,8±3,9
В с е г о	86		162	
	Ямал, 1966 г.		Таймыр, 1967 г.	
Меланизм	102	46,5±3,4	119	48,3±3,2
Отсутствие меланизма	117	53,5±3,4	127	51,7±3,2
В с е г о	219		246	
	Ямал, 1967 г.		Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	
Меланизм	106	61,0±3,7	53	47,7±4,7
Отсутствие меланизма	69	39,0±3,7	58	52,3±4,7
В с е г о	175		111	

Т а б л и ц а 68

Соотношение самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Число экзем- пляров	%	Число экзем- пляров	%
		Ямал, 1965 г.	Ямал, 1968 г.	
Сплошная окраска	60	$70,6 \pm 4,9$	103	$63,6 \pm 3,8$
Пегость	25	$29,4 \pm 4,9$	59	$36,4 \pm 3,8$
Всего	85		162	
		Ямал, 1966 г.	Таймыр, 1967 г.	
Сплошная окраска	153	$68,6 \pm 3,1$	156	$63,0 \pm 3,1$
Пегость	70	$31,4 \pm 3,1$	92	$37,0 \pm 3,1$
Всего	223		248	
		Ямал, 1967 г.	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	
Сплошная окраска	139	$79,0 \pm 3,1$	73	$65,8 \pm 4,5$
Пегость	37	$21,0 \pm 3,1$	38	$34,2 \pm 4,5$
Всего	176		111	

Т а б л и ц а 69

Соотношение самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Число экзем- пляров	%	Число экзем- пляров	%
		Ямал, 1965 г.	Ямал, 1968 г.	
Светло-золотистая	30	$46,7 \pm 6,3$	79	$63,7 \pm 4,2$
Темно-золотистая	33	$53,3 \pm 6,3$	45	$36,3 \pm 4,2$
Всего	63		124	
		Ямал, 1966 г.	Таймыр, 1967 г.	
Светло-золотистая	75	$47,5 \pm 4,1$	76	$45,2 \pm 3,8$
Темно-золотистая	83	$52,5 \pm 4,1$	92	$54,8 \pm 3,8$
Всего	158		168	
		Ямал, 1967 г.	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	
Светло-золотистая	53	$43,8 \pm 4,5$	41	$47,1 \pm 5,2$
Темно-золотистая	68	$56,2 \pm 4,4$	46	$52,9 \pm 5,2$
Всего	121		87	

вестно, что их можно заметить на достаточно большом расстоянии, при хорошем зрении на километр и больше. На таком расстоянии невооруженным глазом нельзя определить других птиц, даже значительно больших размеров. На таком расстоянии нельзя определить и большинство других куликов по голосу, даже при благоприятных метеорологических условиях. Такими заметными стаи турухтанов делаются благодаря их пестроте, которая обуславливается разнообразием окрасок отдельных птиц. Соединение черного, рыжего и белого цветов дают возможность безошибочно определить видовую принадлежность птиц стаи. Ни при

Таблица 70

Соотношение самцов турухтана с различными признаками окраски

Признак окраски	Число экзепляров	%	Число экзепляров	%
	Ямал, 1965 г.		Ямал, 1968 г.	
Голова и капюшон у немеланистов светлые	24	66,7±7,9	32	39,0±5,4
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	12	33,3±7,9	50	61,0±5,4
Всего	36		82	
	Ямал, 1966 г.		Таймыр, 1967 г.	
Голова и капюшон у немеланистов светлые	48	46,6±4,9	68	54,4±4,5
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	55	53,4±4,9	57	45,6±4,5
Всего	103		125	
	Ямал, 1967 г.		Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	
Голова и капюшон у немеланистов светлые	31	46,2±6,1	22	40,7±6,7
Голова и капюшон у немеланистов пестрые	36	53,8±6,1	32	59,3±6,7
Всего	67		54	

какой мономорфной окраске стаи (в том, числе и тока) турухтанов не бросались бы в глаза. Если бы даже птицы были окрашены так пестро, как многие попугаи, или имели такие блестящие цвета, как райские птицы и колибри, все равно на далеком расстоянии детали их окраски сливались бы. При белой окраске птиц было бы видно на фоне зеленой травы очень далеко, но отличить их стаи от стай крачек или чаек можно было бы только на близком расстоянии. Подобной же комбинации разноцветных пятен, какую образуют стаи турухтанов, не может дать никакая иная стая птиц" [1958, с. 89].

Предположение А.Б. Кистяковского о том, что комплекс окрасок группы самцов турухтана на току действует как своеобразный опознавательный сигнал для самок, подтверждается рядом экологических особенностей этого вида. В отличие от большинства других полигамных птиц турухтаны токут молча. Тока этого вида, как правило, располагаются на открытых местах (в этом случае цветовая сигнализация эффективнее звуковой). И, наконец, весенний пролет самок и самцов турухтана не совпадает во времени — самки прилетают несколько позже. По нашим наблюдениям (1967 г.) в районе пос. Дудинка (Таймырский автономный округ), первые пролетные самцы турухтана появились 5 июня, а стайки самок начали встречаться лишь 13 июня. В Ханты-Мансийском автономном округе (1968 г.) в районе пос. Октябрьское начало пролета самцов зафиксировано 9 мая, а массовое появление самок — 15—16 мая. Литературные данные согласуются с этими наблюдениями.

§ 2. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТУРУХТАНА ПО НЕКОТОРЫМ ЭКСТЕРЬЕРНЫМ ПРИЗНАКАМ

Проводится сопоставление трех популяций турухтана по длине клюва, плюсны и колориметрическим показателям элементарных признаков окраски брачного оперения самцов этого вида.

Анализ табл. 71, 72 позволяет судить о географических и хронографических изменениях изученных популяций турухтана по некоторым морфологическим признакам, используемым в систематике.

Турухтаны ханты-мансийской популяции достоверно отличаются от птиц ямальской и таймырской популяций размерами клюва и плюсны (соответственно: клюв — $3,57 \pm 0,014$, $3,39 \pm 0,010$ и $3,43 \pm 0,010$ мм; плюсна — $4,97 \pm 0,016$, $4,89 \pm 0,014$ и $4,83 \pm 0,020$ мм).

Констатируемое различие может быть обусловлено либо большей величиной этих признаков у всех представителей ханты-мансийской популяции, либо изменением ее генетической структуры. В последнем случае мы исходим из данных, указывающих на то, что разные генотипы обладают различной длиной клюва и плюсны. Как показано нами ранее (см. главу 5), существует очень четкая зависимость между общим весом птиц и типом их окраски. Турухтаны с черным капюшоном (меланисты) значительно крупнее птиц с признаками пегости. Р-личина клюва и плюсны также выше у турухтанов-меланистов (клюв: меланисты — $3,45 \pm 0,013$, пегие — $3,38 \pm 0,017$ мм; плюсна: меланисты — $4,86 \pm 0,02$, пегие — $4,77 \pm 0,02$ мм).

Т а б л и ц а 71

Географические изменения некоторых экстерьерных признаков у самцов турухтана (в мм)

Место и время сбора материала	Длина клюва	Длина плюсны
Ямал, 1968 г.	$3,39 \pm 0,010$ 164	$4,89 \pm 0,014$ 165
Таймыр, 1967 г.	$3,43 \pm 0,010$ 239	$4,83 \pm 0,020$ 237
Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.	$3,57 \pm 0,014$ 106	$4,97 \pm 0,016$ 106

Обозначения в графах табл. 71 и 72: в числителе — средняя величина признака и его ошибка; в знаменателе — число обследованных экземпляров.

Т а б л и ц а 72

Хронографические изменения некоторых экстерьерных признаков у самцов турухтана (материал собран на п-ове Ямал) (в мм)

Признак	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.
Длина крыла,	$17,7 \pm 0,070$ 87	$17,9 \pm 0,040$ 219	$17,9 \pm 0,050$ 176	$17,9 \pm 0,032$ 164
Длина клюва	$3,38 \pm 0,024$ 87	$3,37 \pm 0,014$ 219	$3,49 \pm 0,016$ 176	$3,39 \pm 0,010$ 164
Длина плюсны	$4,92 \pm 0,029$ 87	$4,9 \pm 0,018$ 219	$4,84 \pm 0,024$ 176	$4,89 \pm 0,014$ 164

Таблица 73

Колориметрическая характеристика окраски воротника и капюшона у самцов турухтанов (Ямал, 1966 г.)

Окраска	Белизна	Показатель оттенка, %
Черный воротник (меланисты)	$1,15 \pm 0,10$	$117,0 \pm 3,3$
Черный капюшон (меланисты)	$1,20 \pm 0,09$	$108,6 \pm 3,8$
Черный воротник (немеланисты)	$1,40 \pm 0,07$	$111,8 \pm 2,0$

Таблица 74

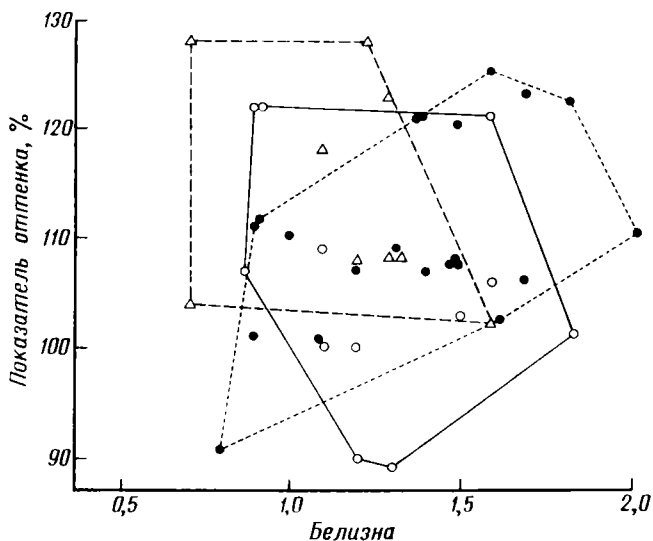
Колориметрическая характеристика окраски брачного оперения самцов турухтана ямальской популяции

Окраска	1966 г.	1967 г.	1968 г.
Белизна			
Светло-золотистая	$18,6 \pm 1,2$	$15,9 \pm 1,3$	$17,0 \pm 1,2$
Темно-золотистая	$7,1 \pm 0,37$	$5,2 \pm 0,34$	$5,8 \pm 0,4$
Показатель оттенка, %			
Светло-золотистая	$145,8 \pm 3,0$	$154,5 \pm 4,2$	$146,7 \pm 2,9$
Темно-золотистая	$173,4 \pm 1,7$	$176,6 \pm 2,9$	$173,4 \pm 2,1$

Феноанализ популяций турухтанов с полуостровов Ямал, Таймыр и из Ханты-Мансийского автономного округа показал (см. § 1), что концентрация признаков меланизма и пегости в этих популяциях одинакова (соответственно: меланисты — $43,2 \pm 3,9$, $48,3 \pm 3,2$, $47,7 \pm 4,7\%$; пегость — $36,4 \pm 3,8$, $37,0 \pm 3,1$ и $34,2 \pm 4,5\%$). Поэтому можно предполагать, что все представители ханты-мансийской популяции турухтанов отличаются от птиц ямальской и таймырской популяций большими размерами клюва и плюсны (влияния изменения соотношения различных генотипов в данном случае нет). Это доказывается тем, что с продвижением на север уменьшается длина клюва и плюсны как у меланистов, так и у птиц с признаками пегости.

В экологических исследованиях окраска животных используется, с одной стороны, в качестве показателя изменения условий среды, а с другой — как генетический маркер популяций. В то же время известно, что определенный тип окраски под влиянием условий среды может изменяться лишь в ограниченных пределах, так как он детерминирован наследственно. Это позволяет считать, что различия популяций полиморфных видов птиц по окраске обуславливаются как перестройкой их генетической структуры, так и фенотипическими механизмами. В связи с этим могут представить интерес наши данные по колориметрированию участков брачного оперения турухтанов, окраска которых может быть охарактеризована как серебристая, золотистая и черная.

Субъективная оценка черной окраски воротника у меланистов и немеланистов не позволяет говорить о каком-либо различии в ее оттенках или интенсивности. Чтобы убедиться в этом, мы применили колориметрический метод. Данные табл. 73 и рис. 26 показывают, что черная окраска воротника у меланистов, с одной стороны, и черная окраска воротни-



Р и с. 26. Колориметрическая характеристика окраски брачного оперения самцов турухтана с п-ова Ямал

Темные кружки — черный воротник у немеланистов; светлые кружки — черный капюшон у меланистов; треугольники — черный воротник у меланистов

ка у немеланистов — с другой, ни по "белизне", ни по показателю оттенка достоверно не отличается, т.е. различия в фенотипическом проявлении сравниваемых признаков не обнаруживаются даже с использованием колориметрического метода, обладающего высокой разрешающей способностью.

В подавляющем большинстве случаев меланисты имеют черные спину, голову и капюшон. Воротник же редко бывает сплошь черным (без рисунка). Поэтому с методической точки зрения было важно выяснить, есть ли разница в колориметрической характеристике между черным цветом воротника и черным цветом брачного оперения верхней стороны тела у меланистов. Оказалось, что такой разницы нет (черный воротник: "белизна" — $1,15 \pm 0,10$, показатель оттенка — $117,0 \pm 3,3\%$; черный капюшон: соответственно $1,20 \pm 0,09$ и $108,6 \pm 3,8\%$; табл. 73).

Показатель оттенка золотистой окраски колеблется от 145,8 до 186,2%; "белизна" варьирует в пределах 4,9–18,6. Как уже отмечалось, тон серебристой окраски значительно более однороден, что подтверждается и колориметрированием. Показатель оттенка серебристой окраски: 114,7–117,0%; "белизна": 28,6–29,3. Приведенные данные свидетельствуют, что вариабельность изученных признаков окраски может существенно различаться: одни из них показывают большую устойчивость цветовых характеристик, другие варьируют в очень больших пределах.

Светло-золотистая окраска оперения по белизне и показателю оттенка всегда достоверно отличается от темно-золотистой, несмотря на то, что вариабельность этих показателей в каждой из сопоставляемых групп высокая (рис. 27).

Определение колориметрических показателей окраски отдельных участков оперения у одной особи или внутривидовые сравнения птиц по какому-либо из этих признаков представляют определенный

Т а б л и ц а 75

Колориметрическая характеристика окраски брачного оперения самцов турухтана с Ямала, Таймыра и из Ханты-Мансийского автономного округа

Признак окраски	Ямал, 1967 г.	Таймыр, 1967 г.	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.
Белизна			
Светло-золотистая	$15,9 \pm 1,3$	$14,3 \pm 1,3$	$18,5 \pm 2,5$
Темно-золотистая	$5,2 \pm 0,34$	$5,5 \pm 0,34$	$4,9 \pm 0,3$
Показатель оттенка, %			
Светло-золотистая	$154,5 \pm 4,2$	$155,0 \pm 4,4$	$153,0 \pm 7,0$
Темно-золотистая	$176,6 \pm 2,9$	$177,2 \pm 2,7$	$186,2 \pm 10,5$

Т а б л и ц а 76

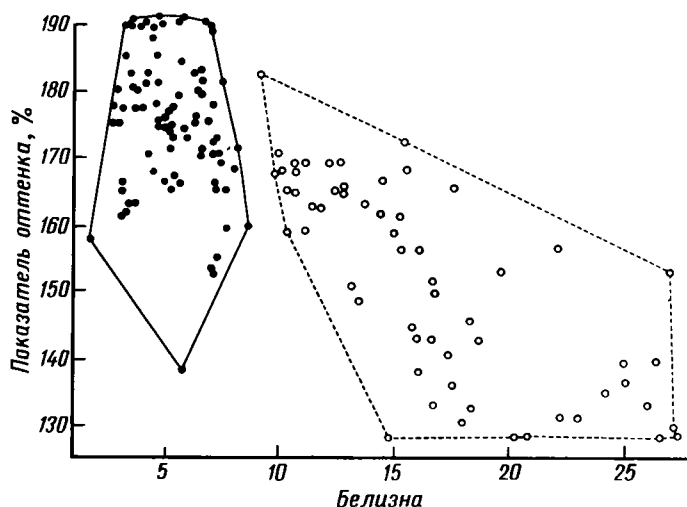
Колориметрическая характеристика окраски брачного оперения самцов турухтана с Ямала, Таймыра и из Ханты-Мансийского округа

Признак окраски	Ямал, 1966 г.	Таймыр, 1967 г.	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.
Белизна			
Черный воротник (немеланисты)	$1,40 \pm 0,07$	$1,44 \pm 0,07$	$1,12 \pm 0,08$
Черный воротник (меланисты)	$1,15 \pm 0,10$	$1,4 \pm 0,09$	$1,2 \pm 0,11$
Показатель оттенка, %			
Черный воротник (немеланисты)	$118,8 \pm 2,0$	$113,0 \pm 1,8$	$110,5 \pm 2,6$
Черный воротник (меланисты)	$117,0 \pm 3,3$	$107,0 \pm 2,0$	$112,2 \pm 2,2$

Т а б л и ц а 77

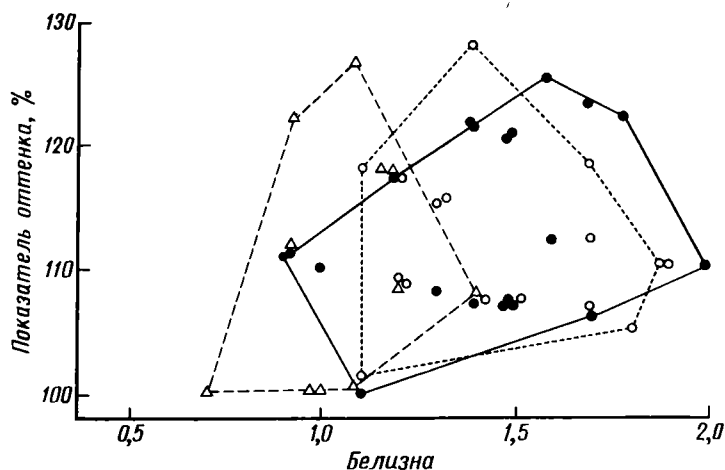
Колориметрическая характеристика окраски брачного оперения самцов турухтана с Ямала, Таймыра и из Ханты-Мансийского округа

Признак окраски	Ямал, 1966 г.	Таймыр, 1967	Ханты-Мансийский автономный округ, 1968 г.
Белизна			
Пегость	$44,8 \pm 1,3$	$44,1 \pm 1,8$	$47,0 \pm 2,2$
Серебристая окраска	$28,6 \pm 2,2$	$29,3 \pm 1,6$	$29,1 \pm 2,1$
Показатель оттенка, %			
Пегость	$110,4 \pm 1,2$	$107,8 \pm 1,6$	$110,9 \pm 1,6$
Серебристая окраска	$116,4 \pm 1,4$	$114,7 \pm 0,8$	$117,0 \pm 2,0$



Р и с. 27. Колориметрическая характеристика окраски брачного оперения самцов турухтана

Темные кружки — темно-золотистая окраска, светлые кружки — светло-золотистая окраска



Р и с. 28. Колориметрическая характеристика окраски брачного оперения самцов турухтана (черный воротник у немеланистов)

Темные кружки — птицы с п-ова Ямал; светлые кружки — птицы с п-ова Таймыр; треугольники — птицы из Ханты-Мансийского автономного округа

интерес, так как дают возможность заменить пространное субъективное описание особенностей окраски несколькими цифровыми характеристиками. Так, если показатель белизны золотистых участков оперения у самцов турухтана ниже 7,0, а показатель оттенка превышает 170,0%, то птица может с уверенностью быть отнесена к группе темно-золотистых (табл. 74, 75). Кроме того, колориметрирование позволяет выявить различия в окраске даже тогда, когда на глаз птицы выглядят со-

вершенно одинаково. Однако наибольшие перспективы сулит применение этого метода при сопоставлении различных популяций. Исходя из этого мы сравнили данные по "белизне" и показателю оттенка черного воротника самцов турухтана трех популяций. Турухтаны (немеланисты) с Ямала и Таймыра характеризуются одинаковой "белизной" окраски черного воротника (соответственно $1,40 \pm 0,07$ и $1,44 \pm 0,07$). Этот показатель у птиц из Ханты-Мансийского автономного округа достоверно ниже (табл. 76, рис. 28).

Установление различия северных и южных популяций турухтана по показателю белизны окраски воротника представляет известный интерес, так как свидетельствует о том, что при одинаковой генетической структуре сопоставляемых популяций отдельные окрасочные признаки, по которым мы судим об этой структуре, могут по некоторым своим характеристикам изменяться с изменением градиента среды.

Анализ табл. 74 позволяет считать, что для показателя белизны темно-золотистой окраски характерна хронографическая изменчивость (в 1966 г. он достоверно выше, чем в 1967 и 1968 гг.). Мы уже отмечали, что при содержании турухтанов в неволе у светло-золотистых и темно-золотистых птиц окраска может (в известных пределах) меняться в зависимости от состава кормового рациона в период линьки. Возможно, и в природных популяциях изменение величины показателя белизны темно-золотистой окраски птиц по годам вызвано воздействием комплекса внешних факторов во время зимовки и весенней миграции.

Серебристая окраска и пегость не показывают географической изменчивости по колориметрическим показателям (табл. 77).

Приведенные данные позволяют надеяться, что колориметрический метод может найти применение как при выяснении деталей экологии птиц, так и в исследованиях различных аспектов их внутривидовой изменчивости.

§ 3. ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ТУРУХТАНА НА ЯМАЛЕ ПО ГОДАМ

Изучение хронографических изменений возрастного состава популяций турухтана представляет особый интерес по той причине, что дает возможность сопоставлять динамику таких важнейших характеристик популяции, как возрастная и генетическая структуры.

Проведенный нами опыт по передержке турухтана в условиях зоопарка свидетельствует, что степень развития брачного оперения; размер области головы, покрытой "бородавками" (ярко окрашенные выросты кожи); сроки наступления и интенсивность протекания линьки; цвет ног могут служить показателями возраста птиц. Бурная и ранняя линька обычно характерна для птиц старшего возраста. У годовалых птиц этот процесс протекает не столь интенсивно и сдвинут на более поздние сроки (линька заканчивается лишь в конце весны — начале лета). Чем длиннее перья брачного оперения самцов, тем они старше. Полного размера воротник и капюшон достигают у турухтанов в возрасте трех лет. Размер области головы, покрытой "бородавками", также может служить показателем возраста (с возрастом она увеличивается; у молодых птиц "бородавки" могут вообще отсутствовать). Птенцы имеют свинцово-серый цвет ног. С возрастом он меняется на зеленовато-серый, далее на оранжево-желтый и, наконец, на красновато-зеленый. У самых старших птиц цвет ног кирпично-красный (без зеленоватого оттенка). Аналогичная

Т а б л и ц а 78

Соотношение возрастных групп среди самцов в различных популяциях турухтана (в %)

Место и год сбора материала	Возрастные группы		Место и год сбора материала	Возрастные группы	
	младшая (около года)	старшая (старше года)		младшая (около года)	старшая (старше года)
Ямал, 1965 г.	31,0±5,0	69,0±5,0	Таймыр, 1967 г.	41,0±3,1	59,0±3,1
Ямал, 1966 г.	38,0±3,5	62,0±3,5	Ханты-Мансий-	42,0±5,2	58,0±5,2
Ямал, 1967 г.	52,0±3,7	48,0±3,7	ский автоном-		
Ямал, 1968 г.	39,0±3,8	61,0±3,8	ный округ, 1968 г.		

картина изменения цвета ног с возрастом характерна и для самок турухтана. Окраска клюва также изменяется в зависимости от возраста птиц (однако не столь четко, как цвет ног).

Наши данные свидетельствуют, что самцы турухтана, у которых вес центрального ядра хрусталика не превышает 6 мг, характеризуются слабо развитыми брачным оперением и "бородавками", сильно растянутыми сроками линьки и зеленовато-серым цветом ног. Это подтверждает правильность нашего разделения материала по турухтану на две возрастные группы на основе использования веса центрального ядра хрусталика (до года и старше года).

Используя комплекс признаков, нам удалось определить возрастную структуру "самцовой части" ямальской популяции турухтана. Данные табл. 78 показывают, что среди самцов молодые птицы (до года) составляют значительную, но не доминирующую долю. В отдельные годы это соотношение молодых и взрослых птиц может существенно меняться. Например, в 1967 г. возрастная структура ямальской популяции турухтана достоверно изменилась по сравнению с 1965, 1966 и 1968 г. Важно отметить, что именно в этот год произошла перестройка и ее генетической структуры (см. §1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время успешно развивается новое направление в морфологии — популяционная морфология, которая возникла на стыке экологической морфологии, экологии (под экологией понимается биология популяций) и популяционной генетики. Не вызывает сомнения, что в развитии морфологии это одно из перспективных направлений. Популяционная морфология характеризуется динамическим подходом к анализу морфологических различий между близкими формами. Исходя из этого мы рассматриваем нашу работу, цель которой заключалась в получении динамических характеристик морфофизиологических и экстерьерных особенностей различных форм птиц, как необходимое звено исследований на пути разработки общей теории популяционной морфологии животных.

В заключении мы не останавливаемся на частных выводах, обсуждаемых в соответствующих разделах работы, а подчеркиваем лишь наиболее общие закономерности, которые можно резюмировать следующим образом.

1. Используя при сравнении разных видов, популяций в внутривидовых группах данные, характеризующие изменение отдельных признаков и степени их вариабельности в процессе роста и развития животных или при изменении условий существования, мы получаем дополнительные возможности для всесторонней биологической характеристики форм разных таксономических рангов. Использование этих возможностей основано на динамическом подходе к составлению характеристик морфофизиологических особенностей вида. Элемент "динамичности" обогащает морфофизиологическую характеристику вида, дает возможность составить более ясное представление о его биологической специфике и содействует тем самым разработке принципиальных вопросов экологии и систематики.

2. Изучение динамики морфофизиологических признаков птиц на популяционном уровне позволяет выявить в пределах вида популяции с измененной нормой реакции на условия среды. Нарушение характерной для вида в целом зависимости между размерами тела и относительной величиной внутренних органов у отдельных популяций может, на наш взгляд, рассматриваться как показатель возникновения принципиально новых их взаимосвязей со средой (в подобных случаях есть основания говорить о сдвигах, имеющих эволюционное значение). Такое состояние популяции, когда у нее обнаруживается тенденция к изменению нормы реакции на определенные условия среды, мы предлагаем именовать "транзитным". Под этим термином подразумевается временное состояние популяции, которое в результате дальнейшего развития популяции в своеобразной среде может привести к возникновению адаптаций "видового ранга". Таким образом, динамический подход к изучению морфофизиологической специфики отдельных популяций может способствовать решению принципиальных вопросов микроэволюции.

3. Динамический подход к оценке морфофизиологических признаков видов, принадлежащих к различным филогенетическим группам, показывает, что основные систематические подразделения не только являются естественными с точки зрения их филогенеза, но и характеризуются своеобразными физиологическими особенностями, определяющими характер морфологических приспособлений слагающих их видов к конкретным условиям существования, образа жизни и поддержания энергетического баланса.

4. Сопоставление данных по динамике величины коэффициента вариации морфофизиологических и экстерьерных признаков у близких в филогенетическом отношении видов птиц показывает, что их специфика может проявляться в особенностях географических, сезонных и иных форм изменений степени вариабельности рассматриваемых групп показателей. Это дает право считать, что при изучении закономерностей динамики морфологических признаков животных следует учитывать не только изменения их абсолютных и относительных значений, но и изменения степени их вариабельности. Необходимость соблюдения данного требования становится особенно очевидной, если учесть, что исследования последних лет убедительно свидетельствуют о приспособительном характере изменчивости.

Результаты изучения амплитуды индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков птиц на уровне популяций, которое проводилось нами в межпопуляционном и внутривидовом аспектах, позволяют говорить о том, что характер динамики степени вариабельности интерьерных признаков может служить показателем биологической специфичности сопоставляемых внутривидовых групп.

Достаточно уверенно использовать коэффициент вариации морфологических признаков в качестве показателя отношений системы "среда — популяция" можно лишь в том случае, если известны общие закономерности динамики вариабельности различных органов животных. Поэтому важной задачей будущего является накопление и обобщение данных по степени вариабельности комплекса интерьерных и экстерьерных признаков птиц. Важно подчеркнуть, что реальное представление об "иерархии" морфологических признаков по амплитуде индивидуальной изменчивости можно получить лишь при изучении динамики степени их вариабельности.

В основе констатируемой в природных популяциях вариабельности морфологических признаков лежат генетические факторы. На этот "генетический фон" индивидуальной изменчивости накладывается влияние условий среды. Полученные нами материалы позволяют предполагать, что условия внешней среды являются ведущим фактором, ответственным за характер индивидуальной изменчивости морфофизиологических показателей.

5. Изучение динамики интерьерных показателей у полиморфных по окраске оперения птиц способствует эколого-генетической расшифровке причин, определяющих морфофизиологическую специфику сопоставляемых популяций. Данная точка зрения базируется на полученных нами материалах, свидетельствующих о наличии у турухтана морфофизиологического полиморфизма. Это выражается в том, что турухтань-меланисты, наиболее характерной особенностью которых является черная окраска брачного оперения верха головы, шеи и спины, достоверно отличаются от птиц с признаками легости (легость — наличие участков оперения, лишенных пигмента) более высоким весом тела. Решение аллометрических уравнений позволило установить, что эти две внутривидовые группы птиц четко различаются и по скорости соотносительного роста массы тела и массы изученных внутренних органов.

ЛИТЕРАТУРА

- Артемов Ю.Т. К трактовке коэффициента вариации в учебниках биологической статистики. — Докл. высш. школы. Биол. науки, 1969, № 11, с. 141—144.
- Базиев Ж.Х. Данные по численности и интерьерным особенностям уларов Кавказа. — В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1968, с. 41—43.
- Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.; Л.: Биомедгиз, 1937, 340 с.
- Бахмутов В.А., Добринский Л.Н. К вопросу о причинах внутривидовой морфофизиологической разнокачественности птиц. — В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск: УФАН СССР, 1970, с. 188—190.
- Беляев Д.К. О некоторых проблемах корреляционной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных. — Изв. СО АН СССР, 1962, № 10, с. 35—48.
- Береговой В.Е. Закономерности географической изменчивости и внутривидовая систематика птиц: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск: УФАН СССР, 1963, 53 с.
- Береговой В.Е., Данилов Н.Н. Внутривидовая изменчивость птиц и феноекология. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1966, с. 141—157.
- Бородулина Т.Л. Морфологические приспособления птиц к водному образу жизни. — В кн.: Орнитология, М.: Изд-во МГУ, 1963, вып. 6, с. 456—460.
- Бородулина Т.Л. К экологии и морфологии лысухи. — В кн.: Функциональная морфология птиц. М.: Наука, 1964, с. 58—93.
- Брауде М.И., Добринский Л.Н. О морфологических адаптациях близких видов птиц. — Докл. высш. школы. Биол. науки, 1969, № 5, с. 56—61.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. — Журн. общ. биол., 1950, т. 11, № 5, с. 367—380.
- Воронин Р.Н. Возрастные изменения морфофизиологических признаков белой куропатки Большеземельской тундры. — Экология, 1971, № 5, с. 76—81.
- Вязович Ю.А. Дикie утки Белоруссии. Минск: Высшая школа, 1973, 128 с.
- Гладков Н.А. О связи величины птицы с характером ее полета. — Зоол. журн., 1936, т. 15, вып. 3, с. 452—469.
- Гладков Н.А. Биологические основы полета птиц. М.: Изд-во МОИП. Нов. сер., Отд. зоол., 1949, вып. 18, 248 с.
- Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Птицы. — Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, т. 2, вып. 56, 148 с.
- Дементьев Г.П. К вопросу о границах основных систематических категорий. — Зоол. журн., 1936, т. 15, вып. 1, с. 152—164.
- Дементьев Г.П. Руководство по зоологии. М.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 6. Птицы. 856 с.
- Дементьев Г.П., Ильичев В.Д., Курочкин Е.М. Функциональный анализ некоторых явлений полиморфизма у птиц и начальные этапы формообразования. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1965, с. 141—155.
- Добринский Л.Н. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики. — В кн.: Тр. Салехардского стационара УФАН СССР. Тюмень: УФАН СССР, 1959, вып. 1, с. 293—356.
- Добринский Л.Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск: УФАН СССР, 1962, 18 с.
- Добринский Л.Н. Возрастная изменчивость интерьерных признаков птиц. — В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1966а, с. 345—351.

- Добринский Л.Н.** Географическая изменчивость морфологических признаков двух близких видов крачек. — В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1966, с. 351—357.
- Добринский Л.Н.** Опыт использования относительного веса надпочечников при изучении экологии птиц. — В кн.: Тр. МОИП, 1967, т. 25, с. 102—111.
- Добринский Л.Н.** Опыт анализа изменчивости популяций турухтана. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 71, с. 85—97.
- Добринский Л.Н.** Об использовании окрасочных признаков в качестве маркеров популяций птиц. — Экология, 1970а, № 1, с. 100.
- Добринский Л.Н.** Опыт колориметрической оценки окраски полиморфных видов птиц. — Зоол. журн., 1970б, т. 26, вып. 10, с. 1543—1547.
- Добринский Л.Н., Никульцев А.П.** Опыт использования метода морфофизиологических индикаторов при изучении популяционной экологии тетеревиных птиц. — Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 4, с. 573—579.
- Егоров Ю.Е.** Диапазон изменчивости и его связь с абсолютной величиной признака и формообразовательными процессами. — Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 6, с. 658—663.
- Ильенко А.И.** К изучению сезонных изменений веса мелких птиц. — В кн.: Орнитология, М.: Изд-во МГУ, 1962, вып. 4, с. 427—430.
- Калабухов Н.И.** Особенности реакции лесных и желтогорных мышей и малого крапчатого суслика на градиент температуры. — Зоол. журн., 1939а, т. 18, вып. 5, с. 915—922.
- Калабухов Н.И.** Соотношение термотактического оптимума и критической температуры у млекопитающих. — Усл. совр. биол., 1939б, т. 10, № 3, с. 540—542.
- Калабухов Н.И.** Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации. — Журн. общ. биол., 1946а, т. 7, вып. 6, с. 417—424.
- Калабухов Н.И.** Спячка животных. М.: Сов. наука, 1946б, 207 с.
- Калабухов Н.И.** Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков: Харьк. ун-т, 1950, 270 с.
- Калабухов Н.И.** Влияние витаминов Е (токоферола) и С (аскорбиновой кислоты) на грызунов, впадающих в спячку. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 4, с. 35—48.
- Кирпичев С.П.** Об изменчивости величины и сложения глухарей. — В кн.: Орнитология, М.: Изд-во МГУ, 1960, вып. 3, с. 38—47.
- Кистяковский А.Б.** Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Киев: Изд-во Киевск. гос. ун-та, 1958, 198 с.
- Клейнберг Е.С.** Экологический анализ морфологических и физиологических показателей у некоторых водных животных. — В кн.: III экол. конф. Киев: Изд-во Киев. гос. ун-та, 1954, ч. 2, с. 25—30.
- Козлова В.Е.** К эволюции сезонных нарядов самцов турухтана. — Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 12, с. 1908—1910.
- Кокшайский Н.В.** Особенности летных качеств голенастых птиц с точки зрения теории подобию. — В кн.: 3-я Всесоюз. орнитол. конф. Львов: Изд-во Львов. гос. ун-та, 1962, с. 36—38.
- Кокшайский Н.В.** Особенности летных качеств цапель с точки зрения теории подобию. — В кн.: Проблемы орнитологии, Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1964, с. 153—157.
- Котс А.Ф.** О гомологических рядах в окраске оперения фазановых и тетеревиных. — В кн.: Сборник памяти академика М.А. Мензбира. М.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 41—56.
- Кузьмина М.А.** Эколого-морфологические особенности рябчика. — В кн.: Орнитология, М.: Изд-во МГУ, 1962, вып. 4, с. 411—415.
- Кузьмина М.А.** Тетеревиные и фазановые СССР. Алма-Ата, 1977, 294 с.
- Лебедева М.И.** Результаты кольцевания некоторых видов куликов. — В кн.: Тр. Бюро кольцевания, М., 1957, вып. 9, с. 290—310.
- Левин Н.А.** Зависимость анатомического строения костного лабиринта птиц от образа их жизни. — Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 3, с. 601—604.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968, 598 с.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р.** Методы и принципы зоологической систематики. М.: ИЛ, 1956, 352 с.
- Матвеев Б.С.** Роль морфологии в разрешении очередных проблем биологии. — Зоол. журн., 1954, т. 34, вып. 4, с. 743—754.
- Машковцев А.А.** Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. — Тр. Лаб. эволюционной морфологии, 1932, т. 2, № 3, с. 41—65.

- Мошков Е.А. Сезонные изменения функции щитовидной железы, веса тела и отдельных органов у большого пестрого дятла и поползня. — Тр. Ин-та зоологии АН УССР, Киев, 1953, т. 10, с. 35—46.
- Никитенко М.Ф. Сравнительная характеристика размеров и строения головного мозга у некоторых видов воробьиных. — Докл. АН СССР, 1959, т. 125, № 4, с. 36—38.
- Никитенко М.Ф. К эколого-морфологической характеристике головного мозга некоторых млекопитающих. — Изв. АН БССР. Сер. биол., 1961, № 3, с. 87—95.
- Никитенко М.Ф. Головной мозг и пути его эволюции у позвоночных. — Усп. совр. биол., 1963, т. 56, вып. 3/6, с. 442—465.
- Никольский Г.В., ПикULEВА В.А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов. — Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 7, с. 972—988.
- НикУльцев А.П., Добринский Л.Н. Интерьерная характеристика некоторых видов семейства тетеревиных. — Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1966, вып. 51, с. 79—84.
- Оленев В.Г. Сезонные изменения морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 21 с.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
- Пободоносцев А.П. К вопросу об изменчивости веса тела у птиц в годичном жизненном цикле. — Уч. зап. Саратов. пед. ин-та, 1941, вып. 7, с. 43—52.
- Промтлов А.Н. Эколого-генетические факторы эволюционной дивергенции у птиц. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 6, с. 1001—1010.
- Пястолова О.А., Добринский Л.Н., Овчинникова Н.А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных. — В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск: УФАН СССР, 1966, вып. 51, с. 87—93.
- Равен Х. Онтогенез. М.: Мир, 1964. 306 с.
- Рогинский Я.Я. О некоторых результатах применения количественного метода к изучению морфологической изменчивости. — Архив Антропол. и этногр., 1959, № 1, т. 36, с. 83—89.
- Сазикова Т.Г. Морфофизиологические особенности птенцов белых леггорнов разного времени выведения. — Экология, 1975, № 4, с. 102—103.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Экология тетеревиных птиц. — В кн.: Тр. Лапландского гос. заповедника. М.; 1960, вып. 5. 319 с.
- Серебровский А.С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана. — Журн. экспер. биол., 1927, т. 3, вып. 1/4, с. 62—146.
- Симпсон Д.Г. Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ, 1948. 358 с.
- Скворцова Г.А. О соотношении величины и некоторых особенностей мозга дятлов с их двигательной активностью. — Докл. АН СССР, 1954, т. 94, № 2, с. 345—348.
- Слоним А.Д. К эволюции регуляции тепла в животном организме. — Усп. совр. биол., 1937, № 6, с. 52—54.
- Слоним А.Д. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1945, № 3, с. 303.
- Слоним А.Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 327 с.
- Смирнов В.С. Изменчивость биологических явлений и коэффициент вариации. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 2, с. 152—162.
- Смирнов В.С., Шварц С.С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. — Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1959, вып. 18, с. 91—139.
- Стакан Г.А. Взаимодействие генотипа со средой в процессе преобразующего отбора по количественным признакам: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Новосибирск: СО АН СССР, 1968. 85 с.
- Стрельников И.Д. О соотношении величины мозга и теплопродукции у грызунов. — Докл. АН СССР, 1953, т. 88, № 2, с. 377—380.
- Стрельников И.Д. Значение величины тела птиц в их морфологии и экологии. — В кн.: Вторая Всесоюз. орнитол. конф., тез. докл. М., 1959, т. 1, с. 26—27.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 3, с. 317—336.
- Ферри Л.В. Анализ полиморфизма самцов турухтана *Philomachus pugnax* L. — В кн.: Тр. Томск. мед. ин-та, 1939, т. XI, с. 232—275.

- Хахлов В.А. Палеарктическая оляпка в связи с промежуточными формами. — Изв. Томск. ун-та, 1926, т. 3, с. 35—44.
- Четверигов С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Журн. эксперим. биол. Сер. А., 1926, т. 2, вып. 1, с. 3—54.
- Шварц С.С. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц. — Зоол. журн., 1949, т. 28, вып. 4, с. 355—361.
- Шварц С.С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М.: МГУ, 1953. 20 с.
- Шварц С.С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3, с. 507—523.
- Шварц С.С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных. — Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 6, с. 804—819.
- Шварц С.С. О роли желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования. — В кн.: Тр. Уральск. отд. МОИП. Свердловск, 1959а, вып. 2, с. 137—145.
- Шварц С.С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. — В кн.: Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1959б, вып. 11, 132 с.
- Шварц С.С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. — Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1960, вып. 14, с. 113—179.
- Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 3, с. 417—433.
- Шварц С.С. О роли эколого-морфологических исследований в развитии современной биологии. — Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 9, с. 1296—1307.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. — В кн.: Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: УФАИ СССР, 1969, вып. 65, 199 с.
- Шварц С.С., Добринская Л.А., Добринский Л.Н. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАИ СССР, 1966, с. 45—59.
- Шварц С.С., Добринский Л.Н., Топоркова Л.Я. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных. — Бюл. МОИП, 1965, т. 70, вып. 5, с. 5—15.
- Шварц С.С., Копен К.И., Покровский А.В. Сравнительное изучение биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis*, *M.G. major* и их помесей. — Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 6, с. 912—926.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. — Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: УФАИ СССР, 1968, вып. 58, 386 с.
- Шилов И.А. Регуляция теплообмена у птиц: Эколого-физиологический очерк. М., Изд-во МГУ, 1968, 252 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 494 с.
- Штегман Б.К. Исследования о полете птиц. — В кн.: Сборник статей памяти академика Петра Петровича Сушкина. Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 237—265.
- Штегман Б.К. О летных особенностях пастушковых птиц. — Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 5, с. 714—721.
- Штегман Б.К. Особенности летных качеств серой и каменной куропаток. — Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 4, с. 1050—1067.
- Штегман Б.К. Особенности летных качеств воронковых птиц. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3, с. 653—668.
- Юдин К.А. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами систематики. — В кн.: Сборник статей памяти академика Петра Петровича Сушкина. Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 135—208.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
- Яблоков А.В. Популяционная морфология. — В кн.: Тез. докл. IX Междунар. конгр. анатомов. Л.: Медицина, 1970, 193 с.
- Яблоков А.В. Популяционная морфология млекопитающих. — В кн.: I Междунар. конгр. по млекопитающим: реф. докл. М.: Наука, 1974, т. II, с. 357—358.
- Яблоков А.В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 5, с. 649—659.
- Яблоков А.В., Валецкий А.В. Об изучении изменчивости меристических признаков птиц. — Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 1, с. 121—130.

- Якоби В.Э. Морфофункциональные исследования полета птиц семейства ястребиных. — Тр. ИМЖ, 1960, вып. 32, с. 142—214.
- Clavert J. La biochimie de l'ovogenese. — Arch. neerl. zool., 1953, t. 10, N 1, p. 30—46.
- Danilov N., Nekrasov E., Dobrinsky L., Kopein K. [Данилов Н., Некрасов Е., Добринский Л., Копейн К.] Studies on the variability of *P. domesticus* L. and *P. montanus* L. populations. — Ekol. Pol., 1969, N 17, p. 24—27.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N.Y.; Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Ford E.B. Genetic polymorphism. Cambridge (Mass.): M.I.T. Press, 1965. 101 p.
- Ford E.B. Ecological genetics. 3 ed. London: Chapman and Hall, 1971, 410 p.
- Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. — Zool. Jahrb. Abt. Physiol., 1921, Bd. 38, S. 243—364.
- Hogan-Warburg A.J. Social behaviour of the ruff, *Philomachus pugnax* L. — Ardea, 1966, N 54, p. 109—229.
- Huxley J.S. Problems of relative growth. London: Methnen, 1932. 310 p.
- Huxley J.S. Morphism and evolution. — Heredity, 1955, N 9, p. 1—52.
- Mayr E. Die Ausbreitung des Girlitz. — J. Ornithol., 1926, Bd. 74, S. 45—54.
- Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge (Mass.), 1963. 797 p.
- Meise W. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge. — J. Ornithol., 1936, Bd. 84, S. 631—672.
- Rensch B. Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren. — Zool. Jahrb. Abt. Physiol., 1948, Bd. 61, S. 337—450.
- Rensch B. The laws of evolution. — In: The evolution of life/Ed. by S. Tax, Chicago: Univ. Chicago Press, 1959, p. 95—116.
- Rensch I., Rensch B. Relative Organmasse bei tropischen Warmblütern. — Zool. Anz., 1956, Bd. 156, H. 5/6, S. 106—124.
- Selous E. Observations tending to throw light on the question of sexual selection in birds, including a day-to-day diary on the breeding habits of the Ruff (*Machetes pugnax*). — Zoologist, 1906, vol. 10, p. 45—61.
- Stresemann E., Timofeev-Ressovsky N.W. [Штреземан Е., Тимофеев-Расовский Н.В.]. Artenstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinens-fuscus*. — Biol. Zbl., 1947, N 66, S. 57—81.
- Strohl J. Die Massenverhältnisse des Harzens im Hochgebirge. I. Ein Vergleich zwischen Alpen- und Moorschneehühnern. — Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool., 1910, Bd. 30, H. 1, S. 1—40.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
<i>Раздел I</i>	
ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ДИНАМИКЕ ВАРИАбельНОСТИ МОРФО- ЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ	7
<i>Глава 1</i>	
Диапазон индивидуальной изменчивости морфологических признаков у раз- личных видов птиц	8
§ 1. Индивидуальная изменчивость экстерьерных и морфофизиологичес- ких признаков	8
§ 2. Причины различий в степени варибельности морфофизиологических признаков	21
<i>Глава 2</i>	
Варибельность морфологических признаков птиц на уровне популяций	24
§ 1. Сопоставление различных популяций по степени варибельности морфофизиологических признаков	24
§ 2. Сопоставление различных популяций по степени варибельности экстерьерных признаков	29
§ 3. Варьирование морфофизиологических признаков в пределах по- пуляций	31
§ 4. Варибельность морфофизиологических признаков в пределах раз- личных внутривидовых групп	35
§ 5. Динамика степени варьирования морфологических признаков птиц и некоторые вопросы систематики	39
<i>Раздел II</i>	
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ДИНАМИКИ МОРФО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ	42
<i>Глава 3</i>	
Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей птиц на видовом уровне	43
§ 1. Изменение относительных размеров органов и пропорций тела птиц при изменении общих размеров тела	43
§ 2. Географические изменения морфофизиологических признаков раз- личных видов птиц как показатель их биологической специфики	45
§ 3. Сезонные изменения морфофизиологических признаков птиц различ- ных экологических групп	49
§ 4. Характер динамики морфофизиологических признаков как показа- тель специфичности надвидовых таксонов	51
<i>Глава 4</i>	
Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей птиц на внутривидовом уровне	59
§ 1. Специфика накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами некоторых видов птиц	59

§ 2. Морфофизиологические особенности птенцов разного времени выведения	61
§ 3. Характер динамики морфофизиологических признаков как критерий эволюционных преобразований популяций	63
Раздел III	
ТУРУХТАН КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИКИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА	68
Глава 5	
Окраска и морфофизиологические признаки турухтана	72
§ 1. Основные типы окраски брачного оперения самцов турухтана	73
§ 2. Морфофизиологическая характеристика различных генетических вариантов птиц	87
Глава 6	
Морфофизиологические основы этологической структуры токов турухтана.	95
§ 1. Структура сообщества турухтанов на току.	96
§ 2. Поведение турухтанов на току.	98
§ 3. Окраска брачного оперения самцов турухтана и ее связь с поведением и морфофизиологическими особенностями птиц.	101
Глава 7	
Изменчивость популяций турухтана.	102
§ 1. Географическая и хронографическая изменчивость окраски.	102
§ 2. Популяционная изменчивость турухтана по некоторым экстерьерным признакам	109
§ 3. Изменения возрастной структуры популяции турухтана на Ямале по годам.	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.	116
ЛИТЕРАТУРА	118

Лев Николаевич Д о б р и н с к и й

ДИНАМИКА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПТИЦ

*Утверждено к печати Институтом экологии растений и животных
Уральского научного центра Академии наук СССР*

Редактор издательства *В.Х. Марусич*. Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Н.А. Посканная*. Корректор *Г.Б. Шишкова*

ИБ № 21513

Подписано к печати 02.02.81. Т-04125. Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная № 1
Печать офсетная. Усл. печ. л. 7,8. Уч.-изд. л. 11,2. Тираж 1350 экз. Тип. зак. 2074
Цена 1 р. 70к

Издательство "Наука", 117864 ГСП 7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени л-н типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В 34, 9-я линия, 12