

**ZOOLOGIJAS
MUZEJA
RAKSTI**

15

Zoologijas muzeja
raksti. 15.
Vertebrata

Зоологический музей
Труды Зоологического музея
Том XV
Часть I

ВЕРТЕБРАТА

Труды музея
зоологии. 15.
Vertebrata

Латвийский университет

Latvijas PSR Augstākās un vidējās speciālās
izglītības ministrija

Ar Darba Sarkanā Karoga ordeni apbalvotā
Pēteru Stučkas Latvijas Valsts universitāte

Bioloģijas fakultāte
Zooloģijas un genētikas katedra
Zooloģijas muzejs

Z O O L O Ģ I J A S M U Z E J A

R A K S T I

I 5

V E R T E B R A T A

receptis
di. Anthonas
stardis

P. Stučkas Latvijas Valsts universitāte

Rīga 1976

Министерство высшего и среднего специального образования
Латвийской ССР

Латвийский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет имени Петра Стучки

Биологический факультет
Кафедра зоологии и генетики
Зоологический музей

Т Р У Д Ы

МУЗЕЯ ЗООЛОГИИ

15

ВЕРТЕБРАТА

Латвийский государственный университет им. П. Стучки

Рига 1976

"Zoologijas muzeja rakstos" tiek publicēti materiāli par Latvijas faunu, dzīvnieku sistemātiku, ekoloģiju un morfoloģiju, kā arī pētišanas metodēm.

Tie domāti plašām zoologu aprindām, tai skaitā arī Bioloģijas fakultātes visu kursu studentiem.

В издании "Zoologijas muzeja raksti" публикуются статьи и сообщения по фауне Латвии, систематике, экологии и морфологии животных, а также по методике зоологических исследований.

Сборник предусматривается для широких кругов зоологов, в том числе студентов.

The articles and notes on the Latvian fauna, systematics, ecology and morphology of animals as well as on methods of investigations has been published in "Zoologijas muzeja raksti".

It is meant for broad circles of zoologists including students.

Redakcijas kolēģija

Prof. J.Lūsis (atbildīgais redaktors),
R.Eglīte, N.Sloka

Печатается по решению редакционно-издательского совета
ЛГУ им. П.Стучки от 25 июня 1976 года

© Латвийский государственный университет им.П.Стучки, 1976

Z 21008-109y 206-76
M 812(II)-76

СОПРЯЖЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ И МАНИПУЛЯТОРНОЙ
АКТИВНОСТИ У ДЕТЕЙ ЗЕМЛИ СЕРЫЕ ПЕЛКАМИ ПЕЛА
КРЕВЕТКИ В ПОСНАТАТОРНОМ СРЕДОВОМ

Ворожков М.А., Борозина Т.А.

Биологический факультет МГУ
Институт зоологии МГУ им. Ломоносова

МАММАЛИА

Изучение поведения животных является одной из наиболее важных проблем в зоологии. Для изучения поведения животных в лабораторных условиях широко используются методы вживления электроимпульсных электродов в различные отделы мозга. Однако, кроме работ по изучению поведения у приматов, крыс, мышей, хомячков, белых крыс, хомячков, нередко по сравнению с числом работ по изучению поведения животных. Особенно мало специальных данных по изучению поведения грызунов. Эти сведения мало известны, особенно в отношении поведения по отношению к различным раздражителям в условиях, либо отсутствуют.

Сравнительное изучение систематических групп разных рангов статуса необходимо проводить с целью уточнения их родовых связей, для определения комплексного поведения вида, в рамках для изучения связей систематических групп. Наибольшее значение в изучении поведения животных при сравнении крупных систематических групп, при сравнении видов эти различия выражены слабее (Борозина, 1987). Однако для развития в дальнейшем разных видов необходимо обеспечить их экологию.

В настоящее время проследить связь поведения с формальными основами эффективных систем, включая их значение в различных сферах жизнедеятельности животных. Способ изучения представляет изучение дополнительных функций парадигм, которые к изучению аллелата, так как имеют при их взаимодействии животное взаимодействует в контакт с биологически значимыми компонентами среды (Борозина, 1987).

В данной работе мы попытались провести детальное сравнительное изучение развития поведения, общего роста и развития, а также развития манипуляторных; дополнительная

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ И МАНИПУЛЯЦИОННОЙ
АКТИВНОСТИ У ДВУХ ВИДОВ СЕРЫХ ПОЛЁВКОВ РОДА
Microtus В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Дерягина М.А., Зоренко Т.А.

Биологический факультет МГУ
Музей зоологии ЛГУ им. П. Стучки

Онтогенез поведения животных является одной из наиболее важных проблем этологии. Значение онтогенетического метода в изучении поведения неоспоримо, с его помощью можно выявить становление специфических особенностей поведения. Однако число работ по развитию поведения у приматов, хищных, копытных, грызунов относительно невелико по сравнению с числом работ по этологии взрослых животных. Особенно мало специальных данных по онтогенезу поведения грызунов. Эти сведения либо бывают вкраплены в многочисленные сводки по общему росту и развитию различных видов грызунов, либо отсутствуют.

Сравнительное изучение систематических групп различного статуса необходимо проводить с целью уточнения их родственных связей, для дополнения комплексного анализа вида, а также для выявления общих закономерностей онтогенеза поведения. Наибольшие отличия в поведении наблюдаются при сравнении крупных систематических групп, при сравнении видов эти различия выражены слабее [Eisenberg, 1967]. Сходство или различия в поведении разных видов обусловлены особенностями их экологии.

В онтогенезе можно проследить связь поведения с формированием основных эффекторных систем, имеющих важное значение в различных сферах жизнедеятельности животных. Особый интерес представляет изучение дополнительных функций передних конечностей и челюстного аппарата, так как именно при их взаимодействии животное вступает в контакт с биологически значимыми компонентами среды [Фабри, 1976].

В нашей работе мы попытались провести детальный сравнительный анализ развития поведения, общего роста и развития, а также развития манипуляционной, дополнительной

функции челюстного аппарата и передних конечностей у двух представителей полевки рода *Microtus* - обыкновенной 46-хромосомной полевки *Microtus arvalis* Pallas /Мейер, Орлов, Схольд, 1972/ и полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* Schrenk.

Изучение развития поведения проводили в лабораторных условиях. Под наблюдением находились 13 выводков /всего 58 детенышей/ обыкновенной полевки, из них 4 выводка были отловлены на поле при раскопке нор в возрасте 1 дня /Елгавский район ЛатССР/ 9 выводков полевки Максимовича /всего 55 детенышей / были получены в лаборатории от полевки, привезенных из Забайкалья Ковальской Ю.М. Все детеныши до 30-дневного возраста содержались либо с одной самкой, либо с самцом и самкой в садках размером 50x50x30 см. Рацион составляли овес, семечки, овсян, а летом трава. Животные получали также воду, рыбий жир и витамины.

Поведение зверьков фиксировали в протокольных записях. До созревания наблюдения проводили ежедневно, после созревания до 30 суток - через каждые 1-2 дня. Для выявления манипуляционных способностей проводили опыты в садке с различными пищевыми и непищевыми объектами.

Одновременно вели наблюдения за основными показателями общего развития детенышей. Их регулярно взвешивали, измеряли длину тела, морды, ступни, уха и хвоста. Следили за появлением резцов, началом функционирования органов слуха, зрения и т.п.

Общие показатели развития у детенышей обыкновенной полевки и полевки Максимовича

Общие показатели развития обыкновенной полевки и полевки Максимовича в целом соответствуют литературным данным [Башенина, 1962; Мейер, 1968].

Новорожденные обыкновенные полевки весят в среднем 2,0 г / от 1,5 до 2,5 г /. Длина их тела - около 34 мм / 30-36 мм /. Новорожденные полевки Максимовича несколько крупнее, их вес в среднем составлял 2,5 г / от 1,5 до 3,2 г /, длина тела - около 36 мм / 32-39 мм /. Таким об-

разом различия в весе и размерах тела у обоих видов полёвок наблюдаются уже с I дня жизни. Кривые изменения веса и длины тела приведены на рисунке I. Темпы роста длины хвоста, ступни, уха и морды сходны у изученных видов полёвок /рис. 2,3,4/. Нарастание веса у полёвки Максимовича в первые две недели происходит быстрее. Полёвка Максимовича крупнее обыкновенной, для неё характерно ускоренное развитие основных морфологических признаков /табл. I/.

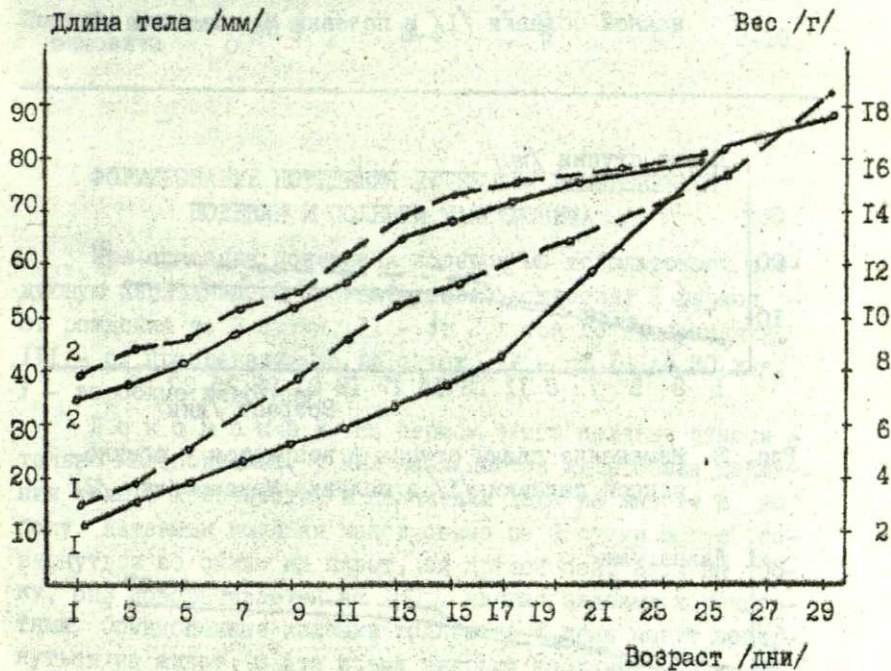


Рис. I. Увеличение веса /I/ и длины тела /2/ в онтогенезе у обыкновенной полёвки и полёвки Максимовича

— — — — — обыкновенная полёвка
- - - - - полёвка Максимовича

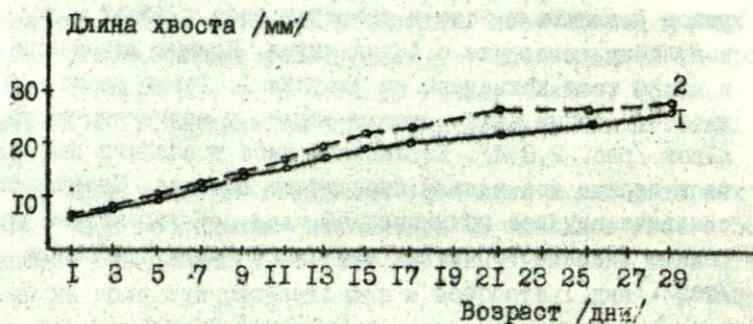


Рис. 2. Изменение длины хвоста с возрастом у обыкновенной полёвки /1/ и полёвки Максимовича /2/

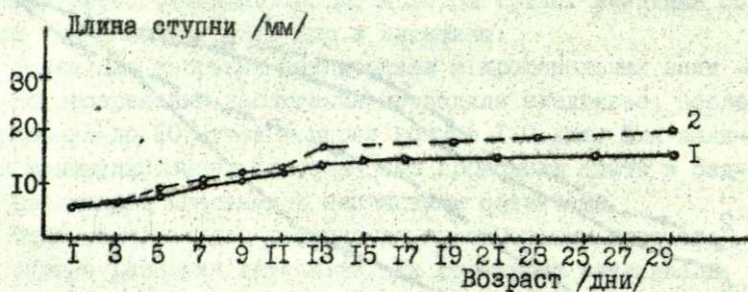


Рис. 3. Изменение длины ступни с возрастом у обыкновенной полёвки /1/ и полёвки Максимовича /2/

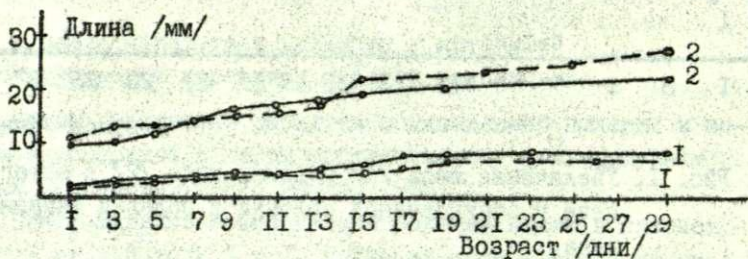


Рис. 4. Изменение длины уха /1/ и морды /2/ с возрастом у обыкновенной полёвки и полёвки Максимовича
— обыкновенная полёвка
- - - полёвка Максимовича

Основные сроки развития детенышей /возраст в днях/

В и д н	Прозре- вание	Появле- ние ниж- них рез- цов	Появле- ние верх- них резцов	Отли- пание ушной рако- вины	Разъеди- нение пальцев
Обыкновенная полевка	9-11	5	6	5-6	9-11
Полевка Мак- симовича	8-9	3-4	5	4	8-10

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ДЕТЕНЬШЕЙ ОБЫКНОВЕННОЙ
ПОЛЕВКИ И ПОЛЕВКИ МАКСИМОВИЧА

При описании поведения полевок мы использовали следующую периодизацию постнатального развития: I период - от рождения до 2 суток, II - от 2 суток до прозревания, III - от прозревания до 16 суток, IV - от 16 до 30 дня, V - взрослые животные.

Д о к о м о ц и я. На первом этапе полевки относи- тельно малоподвижны, у них наблюдаются лишь общие движе- ния тела и конечностей в положении лежа на животе и на боку. Детеныши полевки Максимовича на 2 сутки могут по- вернуться со спины на живот, на другой бок. Лежа на бо- ку, они поворачиваются на 180°, двигая задними конечнос- тями. Обыкновенные полевки только на 4 день могут повер- нуться на живот, в это время зверьки начинают поднимать голову, подлезать под самку. Детеныши полевки Максилови- ча приподнимают голову уже на 2 сутки, опираясь на пе- редние конечности. С 3 дня, а обыкновенные полевки с 5-6 дня начинают ползать по гнезду. Вначале детеныши ползут назад, отталкиваясь только передними конечностями, а иногда упиравшись головой в субстрат. Затем начинают дви- гаться вперед, отталкиваясь передними конечностями и

подтягивая задние. Незадолго до прозревания полевки довольно быстро ползают вперед и назад при участии передних и задних конечностей. Начинают ходить шатом обыкновенные полевки на 9-10 день, полевки Максимовича - на 8 день. Вне гнезда детеныши малоактивны, в гнезде они карабкаются друг на друга и на самку. После прозревания начинают бегать - обыкновенные полевки на 11-12 день, полевки Максимовича на 9 день. В этом возрасте они начинают выходить из гнезда, но самка затаскивает их обратно.

Комфортное поведение. У новорожденных полевок обоих видов комфортные элементы отсутствуют. Уход за их телом полностью осуществляет самка, а также живущие совместно самец и молодые из предыдущего помета. Первыми из комфортных движений появляются зевание на 4 день и чесание головы задней лапкой у обыкновенной полевки на 4-5 день, у полевки Максимовича - на 4 день. Это ещё не вполне сформированное движение, а попытка совершить его, причем сначала зверёк совершает чесательное движение в воздухе. Позднее на 5-7 день у полевки Максимовича и на 7 - у обыкновенной появляется отряхивание морды передними лапами. После прозревания / полевка Максимовича - 9-10 день, обыкновенная полевка - 11-12 день / появляются облизывание и чистка резцами различных участков тела. Одновременно формируется поза сидения на задних лапах, необходимая для осуществления умывания, появляются потягивание и отряхивание. К концу IV этапа онтогенеза наблюдается полный набор движений самосочистения, расширяется область тела, обрабатываемая зверьком, последним появляется облизывание хвоста.

Пищевое поведение. Новорожденные полевки, производя беспорядочные движения головой из стороны в сторону, натываются на сосок и захватывают его ртом. В поисках соска одновременно с головой участвуют передние лапы, которые разгребают шерсть на животе самки. На 9 день уже прозревшие полевки Максимовича начинают реагировать на пищевые объекты, прикасаются к ним концом морды и захватывают челюстями. Обыкновенные полевки начинают реагировать на пищевые объекты на 10 день. На 9-10 день полевки Максимовича и на 10-12 день обыкновенные полевки начинают пое -

дать корм, сначала более мягкий, а вскоре и твердый. У них формируются такие элементы пищевого поведения как лакание, грызение, жевание. При поедании пищи зверьки пользуются передними лапами для фиксации корма.

П о к о й. Новорожденные детеныши обыкновенных полёвок и полевок Максимовича спят в самых различных и случайных позах, обычно они лежат на боку, полусогнутые конечности прижаты к туловищу, хвост поджат. Со 2 дня они могут лежать на животе, голова опирается на субстрат. На втором этапе онтогенеза появляется активное скучивание во время сна, зверьки лежат на животах, тесно прижавшись друг к другу. Позы становятся менее аморфными, детеныши могут изгибать туловище, отмечается кольцевая поза сна. Только на IV этапе онтогенеза отмечены характерные позы сна [Зоренко, 1975]. Такое же формирование поз сна в онтогенезе наблюдали у енотовидной собаки [Мешкова, 1975].

И с с л е д о в а т е л ь с к о е п о в е д е н и е. Будучи ещё слепыми, полевки начинают ползать по гнезду, обнюхивать его, приподнимать голову, принохиваются, тянутся за объектом и производят сосательные движения. После прозрения поисковое поведение сменяется исследовательским. Полевки выходят из гнезда и совершают исследовательские "экскурсии". При первых выходах возвращаются обычно тем же маршрутом, каким ушли из гнезда. У прозревших полевок начинает формироваться стойка, сначала с опорой о какой-либо предмет, а потом и без неё / 14-15 день /. К 20 дню появляются столбики. К элементам исследовательского поведения нужно отнести также обнюхивание объектов и прихватывание их резцами.

В ы д е л е н и е. У слепых детенышей выделительная функция осуществляется при участии самки / а также других взрослых членов семьи /, которая вылизывает всю перинеальную область детенышей и живот, стимулируя массирующими движениями языка уринацию и дефекацию. Самостоятельно детеныши, очевидно, не способны к выделению. У детёнышей, оставшихся без самки, вскоре наблюдается закупорка анального отверстия. Осуществления выделения можно добиться, если поте-

рот кусочком ваты по перинеальной области детёныша. После созревания полёвки переходят к самостоятельному выделению. На 13-й день у обыкновенной полёвки возникает очень своеобразная форма дефекации с удалением экскрементов челюстями. У полёвок Максимовича эта форма дефекации не наблюдается. У них дефекация производилась преимущественно в плоску с водой.

ОБЗОР ПОСТНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ МАНИПУЛЯЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ У ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЁВКИ И ПОЛЁВКИ МАКСИМОВИЧА

При изучении дополнительных функций передних конечностей мы использовали систему классификации манипуляционных движений К. Фабри [1962, 1972]. По этой системе все формы манипулирования подразделяются на четыре основных категории, отражающих степень участия передних конечностей и ротового аппарата в обращении с объектом:

Категория 1 - манипуляции, выполняемые ротовым аппаратом /и прилегающими участками головы/ без участия передних конечностей.

Категория 2 - манипуляции, выполняемые передними конечностями совместно с ротовым аппаратом.

Категория 3 - манипуляции, выполняемые обеими передними конечностями / без участия других аффекторов /.

Категория 4 - манипуляции, выполняемые лишь одной передней конечностью.

Ниже приводится общая схема развития манипуляционной активности по четырем периодам онтогенеза.

I. От рождения до 2 суток. Это период новорожденности. Манипуляционная активность связана только с пищевой функцией / нахождением соска и сосанием / и направлена на самку. При поиске соска детёныши водят из стороны в сторону головой по животу самки, помогая передними лапами, которые подвижны уже в первые часы жизни. Найдя сосок, они захватывают его ртом. Сосание осуществляется без участия передних конечностей.

Уже на I этапе онтогенеза у детёнышей полёвок своих видов присутствуют элементы I и 2 категорий манипулирования, которые обеспечивают осуществление пищевой функции.

II. От 2 суток до прозревания. Это важнейший этап общего морфо-физиологического развития организма / развиваются шерстный покров, зубная система, созревают анализаторы /. Поведенческие изменения не значительны. Появляются новые формы манипулирования: действуя нижней частью головы, детёныш подлезает под самку; боковыми движениями головы отталкивает других детёнышей; третий элемент связан с комфортной функцией - это отряхивания морды передними лапами; у обоих видов полёвок наблюдали ещё потирание морды одной передней лапой.

III. От прозревания до 16 дня / в основном заканчивается питание молоком /. Этот период характеризуется максимумом появления поведенческих реакций и форм манипулирования. На этом этапе полёвки начинают покидать на время гнездо / и нору в природе /, исследуя окружающий мир. Зверьки начинают манипулировать с пищевыми объектами и с собственным телом, формируются манипуляции, связанные с поеданием пищи и самоочищением.

На III этапе после прозревания отмечается скачок манипуляционной активности. У обыкновенной полёвки она возрастает в 4,7 раза по сравнению со II этапом, а у полёвки Максимовича - в 5,3 раза. Значительно возрастает участие передних конечностей в манипулировании, детёныши действуют ими совместно с челюстным аппаратом и самостоятельно.

IV. От 16 до 30 дня. Этот период характеризуется исчезновением некоторых манипуляций, например, сосания, поиска соска. Расширяется сфера манипулирования с непищевыми объектами / сеном, ватой, субстратом, другими особями /.

На III и IV этапах уменьшается доля манипуляций I и 2 категорий, но увеличивается доля манипуляций 3 и 4 категорий, выполняемых передними конечностями без участия ротового аппарата. Так, на III этапе доля манипулирования с участием ротового аппарата составляла у обыкновенных полёвок 52%, при участии 2-х передних конечностей - 26%, а на IV этапе стала соответственно - 43% и 27%. У полёвок

Максимовича доля манипуляций I категории составляла на III этапе 47%, доля манипуляций 3 категории - 25%, а на IV этапе стала составлять соответственно - 40% и 30% /рис.5/.

На V этапе онтогенеза у полёвок Максимовича доля манипуляций I категории составляла 39%, доля манипуляций 3 категории - 28%. У обыкновенной полёвки количество манипуляций I и 3 категорий составляли соответственно 43% и 26%.

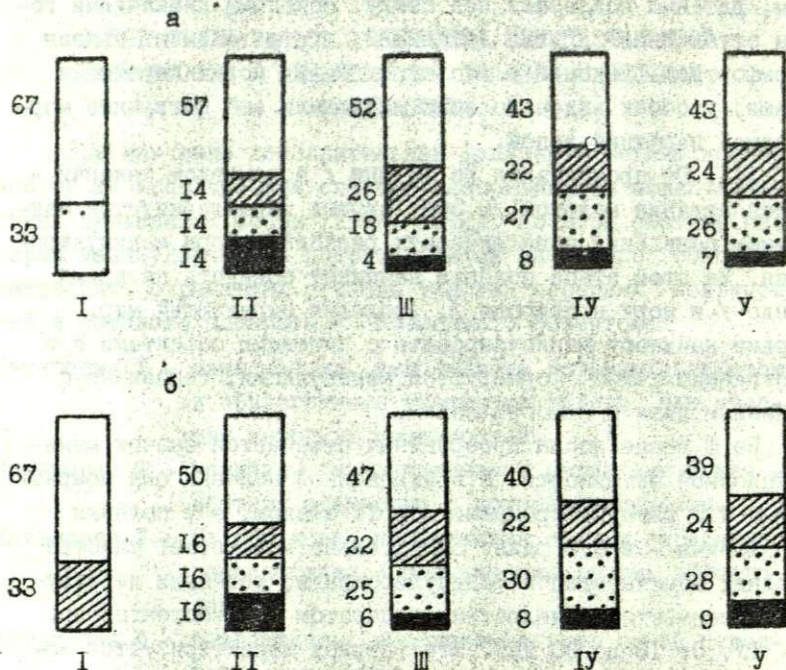






Рис. 5. Процентное соотношение отдельных категорий манипулирования на разных этапах онтогенеза у обыкновенной полёвки и полёвки Максимовича

Условные обозначения

категории		I		2
		3		4

Формы манипулирования и сроки их появления приведены в таблице 2.

На базе имеющегося материала мы вычислили индексы мультифункциональности передних конечностей путём деления числа манипуляций 3 категории на число манипуляций I категории [Фабри, 1972]. Они значительно различаются на разных этапах онтогенеза, увеличиваясь с возрастом.

Вид	II	III	IV	V
Обыкновенная полёвка	0,25	0,36	0,62	0,61
Полёвка Максимовича	0,33	0,57	0,75	0,72

Таблица 2

Формы манипулирования и сроки их появления у обыкновенной полёвки и полёвки Максимовича

/условные обозначения: 0 - объект манипулирования
п.о. - период онтогенеза /

Категории манипулирования	Формы манипулирования	Сроки появления	
		полёвка обыкновенная	Полёвка Макси - мовича
I	1. Схватывание ртом соска	I	I
	2. Сосание	I	I
	3. Подсовывание головы под 0	4	3-4
	4. Отталкивание головой 0	5	3-4
	5. Прикосновение к 0, полостью лежащему на субстрате, концом морды	9	9
	6. Берёт 0 резцами с субстрата	9-10	8-9
	7. Лакание	10	10
	8. Грызение	II	10
	9. Лезание	II	
	10. Облизывание 0 языком	12	

11. Покусывание 0	I2-I3	9
12. Берёт 0 /эксcrement/ зубами с собственно- го тела и откидывает в сторону	I3-I4	-
13. Берёт 0 зубами с суб- страта и откидывает его в сторону	-	9
14. Перенос 0 в зубах на весу	I3-I4	10-II
15. Тянет 0 на себя зубами	20-2I	24
16. Толкает 0 от себя кон- цом морды	25	24
17. Кусание 0 /партнёра, за палец/	IV п.о.	10-12
18. Перенос 0 волоком в зубах	IV п.о.	IV п.о.
19. Разгребание 0 /суб- страта/	У п.о.	17
20. Приподнимание 0 под- совыванием под него конца морды	У п. о.	16
21. Переворачивает 0 че- люстями	-	У п.о.
1. Отгребание шерсти на животе самки головой и передними лапами	I	I-2
2. Держит 0 2-мя лапами, лежащими до локтя на субстрате и грызет	10	-
3. Держит 0 I-й лапой на весу и грызет	II	У п.о
4. Придерживает 0, ле- жащий на субстрате, лапами и грызет	II	II
5. Держит 0 2-мя лапами на весу и грызет	12	II
6. Держит 0 2-мя лапами и облизывает	14	12
7. Копают передними ла- пами и толкает кон - цом морды	14-16	19
8. Хватает 0 зубами и похлопывает по нему 2-мя лапами	IV п.о.	-

	9. Протягивает O лапами через рот и резцами расщепляет его	IУ п.о.	22
	10. Облизывает O и потирает лапами	I6-I8	16
	11. Придавливает O лапами к субстрату и зубами отрывает куски	У п.о.	24
	12. Приподнимает край O, лежащего на субстрате передними лапами и грызет	-	14
	13. Переносит O резцами и передними лапами на весу	-	19
	14. Волочит O по субстрату, удерживая передними конечностями и зубами	-	У п.о.
3	1. Отряхивание морды	7	5-7
	2. Опора на O, лежащий на субстрате	9-10	8
	3. Держит O на весу	12	10
	4. Придерживает O, лежащий на субстрате	12-13	11-12
	5. Копание	12-13	12
	6. Потирание O лапами	11-12	10-11
	7. Тянет за O 2-ми лапами по очереди	20-21	16
	8. Вертит O в лапах	IУ п.о.	14
	9. Наклоняет O, лежащий на субстрате	-	16
	10. Отталкивает O от себя	IУ п.о.	17
	11. Наносит по O удар	IУ п.о.	12
	12. Обхватывает O лапами и сжимает	У п.о.	У п.о.
	13. Передвигает O в передних лапах на весу кверху	-	19
4	1. Держит O на весу I-й лапой	12	16
	2. Отталкивает O в сторону	17	12

3. Тянет О на себя	17	-
4. Потирает О I-й лапой	-	16
5. Спирается на О I-й лапой	-	У о.п.

Индекс мультифункциональности у обоих видов полёвок остаётся меньше I, причем у полёвки Максимовича всего на O,II больше, чем у обыкновенной полёвки. Это можно объяснить особенностями добывания, транспортировки, запасаения и поедания пищи, а также гнездостроения, не требующими большого числа манипуляций. Общее число форм манипулирования на У этапе составляет 42 у обыкновенной полёвки, 46 - у полёвки Максимовича /табл.3/.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При сопоставлении роста, общего развития, поведения во время сна, локомоции, пищевой, исследовательской активности, а также формирования манипуляционных способностей в онтогенезе у двух видов полёвок рода *Microtus* - обыкновенной и Максимовича, удалось выявить, что наиболее существенные различия заключаются в сроках появления основных морфологических показателей и поведенческих элементов. Порядок их появления и набор элементов поведения сходны у обоих видов. Следует отметить, что полёвка Максимовича более "скороспелый" и крупный вид. По развитию основных морфологических показателей она опережает обыкновенную полёвку на 1-2 суток, у неё раньше созревают анализаторы, прорезаются резцы, разъединяются пальцы /см.табл.1/. Ускоренное развитие полёвки Максимовича можно объяснить, по-видимому, более суровыми климатическими условиями для размножения.

С развитием основных морфологических систем /анализаторов, челюстного аппарата, конечностей/ связано формирование поведенческих актов. Так, после созревания на III-м этапе онтогенеза отмечалось координирование локомоции, комфортного поведения. С развитием челюстного аппарата, ростом резцов наблюдается переход к твердой пище и усложнение манипулирования, связанного с обработкой и поеданием пищи. [Уэтап

Число форм манипулирования у двух видов серых
полёвок

а - обыкновенная полёвка

б - полёвка Максимовича

Категория манипу- ляции	Этапы онтогенеза									
	I		II		III		IV		V	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
1. Манипуляции, вы- полняемые челю- стным аппаратом и головой	2	2	4	3	14	14	16	16	18	18
2. Манипуляции, вы- полняемые перед- ними конечностя- ми совместно с челюстным аппа- ратом	I	I	I	I	7	7	8	9	10	11
3. Манипуляции, вы- полняемые обеи- ми передними ко- нечностями	-	-	I	I	5	8	10	12	11	13
4. Манипуляции, вы- полняемые I пе- редней конечностю	-	-	I	I	I	3	3	3	3	4
Общее число всех манипуляций	3	3	7	6	27	32	37	40	42	46

онтогенеза у этих видов характеризуется подъемом исследовательской и манипуляционной активности. Манипуляционная активность обоих видов на двух первых этапах онтогенеза почти не отличается. Отличия появляются на III этапе, когда начинаются активные контакты с различными объектами. Эти различия заключаются в большей степени участия передних конечностей в манипулировании объектами. У полёвки Максимовича к У этапу онтогенеза насчитывается 37% манипуляций передними конечностями, а у обыкновенной полёвки - 33%. Индекс манипулирования и число элементов всех манипуляций у полёвки Максимовича несколько выше, чем у обыкновенной, что связано в первую очередь с их различиями в питании. Основную кормовую базу у обыкновенной полёвки составляют травянистые наземные части растений, а у полёвки Максимовича - подземные части - корни, корневища, луковиды, манипулирование с которыми требует большего разнообразия приемов обработки пищи, чем у обыкновенной полёвки.

Интересно отметить уменьшение индекса мультифункциональности в У периоде онтогенеза, т.е. у взрослых животных. Это можно объяснить, по-видимому, понижением общей активности зверьков, спадом исследовательской и игровой активности, которые характерны для детёнышей на IV этапе онтогенеза. Подъем манипуляционной активности в квентильном периоде отмечался при изучении онтогенеза у хищных, приматов [Мешкова, 1972, 1975; Фабри, 1976].

Наши наблюдения иллюстрируют общие закономерности развития в онтогенезе "повседневного" поведения, например, сна, локомоции, пищевого поведения. Эти закономерности являются общими не только в пределах небольших систематических групп, например, видов рода *Microtus*, но и для представителей других родов мышевидных грызунов - *P. clethrionomys*, *p. mus* [Дерягина, 1975], *p. persicus* [Scudder et al., 1967], *p. eurasius* [Смирин, 1974], *p. xerus* [Ewer, 1966], а также для представителей других отрядов, например, хищных [Фабри, Мешкова, 1972; Мешкова, 1975].

Мы попытались выделить некоторые общие закономерности развития поведения в онтогенезе у изученных видов.

1. Одинаковый порядок появления различных поведенческих элементов.

2. Отсутствие координированных движений локомоции и комфорта до прозревания, пищевое поведение в это время ограничивается только сосанием, позы сна аморфны. Отсутствие видоспецифичности в поведении.

3. Развитие основных морфологических признаков / созревание анализаторов, разъединение пальцев, появление шерстного покрова, прорезание зубов / опережает появление поведенческих элементов.

4. Скачок в развитии поведения после прозревания. Появление координированных движений локомоции и комфорта. Переход к самостоятельному питанию.

5. Формирование стереотипных видоспецифических "комплексов" поведения, например, самоочищения, обработки пищевых объектов, гнездостроения на IV этапе онтогенеза.

6. Окончательное формирование поведения к концу IV- началу V этапа, отбрасывание "ненужных" движений, специализация.

В заключение авторы приносят искреннюю благодарность К.Э.Фабри за ценные советы и помощь в работе.

Р Е З Ю М Е

Изучалось в ходе онтогенеза развитие морфологических структур, поведения и манипуляционной активности / дополнительных функций грудных конечностей и челюстного аппарата / у двух видов серых полёвок *Microtus arvalis* Pallas и *Microtus maximoviczii* Schrenk.

Дано описание поведения и форм манипулирования по отдельным этапам постнатального развития.

На основании сопоставления роста, общего развития и поведения изученных видов показано, что полёвка Максимовича является более "скорооспелым" видом по сравнению с обыкновенной полёвкой. Это связано, по-видимому, с их экологией.

Общее развитие поведения / набор элементов и порядок их появления / сходно у обоих видов полёвок. Наиболее существенные различия наблюдаются в сроках появления отдельных элементов. Число форм манипулирования больше у полёвки Максимовича. Кроме того, у этого вида выше степень участия передних конечностей в манипулировании объектами, что определяется особенностями питания.

В статье приводятся общие закономерности развития поведения в онтогенезе у изученных видов.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Башенина Н.В. 1962. Экология обыкновенной полёвки, М., с.170-202.
- Дерягина М.А. 1975. Формирование поведения детёнышей некоторых видов мышевидных грызунов. - В кн.: Вторая Всес. конф. молод. ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных /тезисы/. М., с.143.
- Воренко Т.А. 1975. Этологический анализ поведения обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pall. - "Zoologijas muzeja raksti", №12, с.7-26.

- Мейер М.Н., 1968. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полёвок /р. *Microtus*/. - "Зоол. журнал", т.47, №6, с.850-858.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1972. О номенклатуре 46- и 54-хромосомных полёвок типа *Microtus arvalis* Pall. /Rodentia, Cricetidae/. - "Зоол. журнал", т.51, №1, с.157-161.
- Мешкова Н.Н., 1975. О раннем постнатальном развитии поведения енотовидной собаки. - "Труды второго Всес. совещания по млекопитающим", М., с.196-197.
- Смирин В.М., Вронская С.Д., 1974. Наблюдения за размножением бурундука в неволе /*Eutamias sibiricus* Zakhmann/. - "Бюлл. МОИП. Отд. биол.", т.79, №4, М., с.15-26.
- Фабри К.Э., 1972. Этологическая классификация дополнительных функций грудных конечностей и ротового аппарата млекопитающих. - "Бюлл. МОИП, Отд. биол.", т.47, №1, М., с.5-13.
- Фабри К.Э., 1976. Основы зоопсихологии. М.
- Фабри К.Э., Мешкова Н.Н., 1972. Сравнительно-этологический анализ постнатального развития неломоторных форм активности у лисицы и барсука. - "Зоол. журнал", т.51, №4, с.565-576.
- Hsienberg J.F., 1967. A comparative study in rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior. - "Proc. of the U.S. National Museum", v.122, №3597, p.1-51.
- Ewer R.F., 1966. Juvenile behaviour in the African ground squirrel, *Xerus erythropus*. - "Z. Tierpsychol.", v.23, №2, p.190-216.
- Scudder C.Z., Karezmar A.G., Zookett L., 1967. Behavioural developmental studies on four general and several strains of mice. - "Anim. Behav.", v.15, №2-3, p.333-363.

UZVEDĪBAS UN MANIPULĀCIJU AKTIVITĀTES
FORMĒŠANĀS DIVĀM MICROTUS ĢINTS LAUKU STRUPASTU
SUGĀM POSTNATĀLAJĀ ONTOĢENĒZĒ

Derjagina M.A., Zorenko T.A.

MVU Bioloģijas fakultāte

LVU Zooloģijas muzejs

K O P S A V I L K U M S

Tika izsekota divu lauku strupastu sugu *Microtus arvalis* Pallas un *Microtus maximowiczii* Schrenk uzvedības, morfoloģisko pazīmju un manipulēšanas veidu (priekšējo ekstremitāšu un mutes aparāta papildu funkciju) formēšanās.

Dots mazuļu uzvedības un manipulāciju aktivitātes apraksts atbilstoši postnatālās attīstības atsevišķiem etapiem.

Parādīts, ka *M. maximowiczii* ir suga ar ātrāk noritēšu attīstību. Vispārējā uzvedības attīstība apskatītajām sugām ir līdzīga un atšķirības novērojamas tikai atsevišķo uzvedības elementu izpausmes laikos.

Manipulācijas formu skaits lielāks sugai *M. maximowiczii*, bez tam šai sugai raksturīga augstāka priekšējo ekstremitāšu pielietošanas pakāpe manipulācijā, kas saistās ar barošanās īpatnībām.

Rakstā dotas uzvedības vispārējās likumsakarības aplūkoto sugu ontogēnēzē.

THE FORMATION OF BEHAVIOUR AND MANIPULATING
ACTIVITY IN ONTOGENESIS IN TWO SPECIES OF
COMMON VOLES (GENUS MICROTUS)

M.A. Deryagina and T.A. Zorenko

State University of Moscow

Museum of Zoology of the Latvian

State University

S U M M A R Y

The formation of behaviour, morphological structure

res and manipulation forms (the subsidiary functions of fore-limbs and the maxillary apparatus) in ontogenesis was studied in two species - *Microtus arvalis* and *Microtus maximoviczii*. The description of behaviour and manipulation forms observed in young animals is given by certain stages of postnatal development.

It was showed that *M.maximoviczii* was more "early" species than *M.arvalis*. The common development of behaviour was similar in studied species, and differences were observed only in time of appearance of separate behavioural elements. The number of manipulation forms was more in *M.maximoviczii*, than *M.arvalis*. Moreover, the degree of participation of fore-limbs in manipulating with object was higher in *M.maximoviczii* that was connected with perouliarities of nutrition.

In this article there are described general regularities of development of behaviour in ontogenesis in studied species.

О НАХОДКЕ ТУШИ СЕЛДЯНОГО КИТА,
BALAENOPTERA PHYSALUS L. (CETACEA, BALAENOPTERIDAE)
В РИКСКОМ ЗАЛИВЕ

Столбов И. А., Беляев А. А.

Музей природы Латвийской ССР

12 августа 1976 г. в Рижском заливе в районе Каугури /г. Дриала, Латвийской ССР/, на отмели /около 100м от берега/, была обнаружена туша самца сельдяного кита /финвала/.

Можно предположить, что кит погиб при Столкновении с судном, так как животное получило повреждения в области головы и хвоста, и левый бок был замазан красно-бурой краской. Возможно, что столкновение произошло недавно, так как туша кита сохранилась достаточно хорошо. Больше всего пострадал эпидермис.

Некоторые черты внешнего строения обнаруженного кита:

- тело вытянутое, стройное;
- общая длина тела - 14м;
- на брюшной поверхности - продольные складки-борозды, самые длинные из которых немного заходят за пупок;
- количество складок-борозд - 93;
- линии губ в горизонтальной проекции дугообразно не изогнуты, а достаточно прямые и представляют как бы боковые стороны равнобедренного треугольника;
- хорошо выраженный спинной плавник, с выпуклым передним и вогнутым задним краями, располагается приблизительно над анальным отверстием;
- высота спинного плавника - 36см, или 2,6% длины тела;
- ширина хвоста - 2,6м, или 18,6% длины тела.

По совокупности морфологических признаков мы отнесли данный экземпляр к сельдяному киту [Томилин, 1957; Соколов /редактор/, 1962].

Исходя из длины можно заключить, что данный экземпляр имеет возраст около одного года [Зенкович, 1952].

До сих пор финвал, как и другие усатые киты, не встречался в прибрежных водах Латвийской ССР. Нам также не известны случаи захода финвала в территориальные воды других республик СССР в Балтийском море.

Сельдяные киты /финвалы/ в Балтийское море заходят очень редко и при том в самые разные /в том числе зимние/ месяцы. Известно лишь несколько случаев обнаружения финвалов в Балтийском море [Томилин, 1957].

Финвал - космополит. Он проникает в высокие широты обоих полушарий до ледяных полей. К экватору финвал близко не подходит. Обычно финвал даже зимой не спускается южнее 30° с. ш. и севернее 20° - 25° ю. ш. [Томилин, 1971].

В северной половине Тихого океана существует по меньшей мере два стада - азиатское и североамериканское. Финвалы достаточно широко распространены по Северной Атлантике. Весной они появляются в северных частях Атлантики, а осенью, раньше всего беременные самки, отходят в более южные воды. Из-за влияния Гольфстрима миграции в Северной Атлантике менее регулярны, чем в Тихом океане.

Самые большие скопления финвалов наблюдаются в Антарктике. Под влиянием обильного корма и низкой температуры южные финвалы в среднем на метр крупнее северных [Томилин, 1971].

По образу жизни финвалы, как и другие полосатики, - кочевники. В поисках корма они проходят огромные расстояния. Питаются финвалы массовыми планктонными ракообразными, а также стайной некрупной рыбой.

Размножаются в течение круглого года, в Северном полушарии - в зимне-весеннее время. Половозрелыми становятся в четырехлетнем и пятилетнем возрасте. Беремен-

ность длится около года. Продолжительность лактации приблизительно полгода [Земский, 1960; Соколов /редактор/, 1963].

Продолжительность жизни финвала около 20 лет [Зенкович, 1952].

Хозяйственное значение финвала до недавнего времени было чрезвычайно велико. Финвал, будучи вторым по величине после синего кита, составлял основу мирового китобойного промысла. Теперь численность финвала заметно сократилась, и он требует охраны в водах мирового океана и внесён в Красную Книгу. Тем более удивительно, что этот редкий кит смог попасть в Балтийское море.

Мы выражаем признательность сотрудникам спасательной станции „Каугури“ и студентке биологического факультета ЛГУ им. П. Стучки Буше И. за помощь, оказанную при обследовании кита.

РЕЗЮМЕ

Сельдяной кит, тело которого было найдено в Рижском заливе в районе Каугури 12 августа 1976г., до сих пор не был отмечен в прибрежных водах Латвийской ССР. Известны лишь немногие случаи захода финвала в различные районы Балтийского моря, вне территориальных вод Советского Союза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Земский В.А. 1960. Млекопитающие Антарктики. М., 180 с.
Зенкович Б.А. 1952. Киты и китобойный промысел. М., 155 с.
Соколов И.И. /редактор/ 1963. Млекопитающие фауны СССР, ч. 2. М.-Л., с. 641-1100.
Томилин А.Г. 1957. Китобразные. Звери СССР и прилежащих стран, т. IX. М., 756 с.
Томилин А.Г. 1971. Отряд Китобразные. - В кн.: "Жизнь животных", т. 6, М., 627 с.

FINVAĻA, BALAENOPTERA PHYSALUS L. (CETACEA, BALAENOPTERIDAE) ĶERMEĻA ATRADUMS RĪGAS JŪRAS LICĪ

I. Stolbovs, A. Belajevs

LRPSR Dabas muzejs

KOPSAVILKUMS

1976. g. 12. augustā Rīgas jūras līcī pie Kauguriem atrada finvaļa līķi. Līdz tam šī suga nebija konstatēta Latvijas PSR piekrastes ūdeņos. Zināmi tikai dažī finvaļa iemaldīšanās gadījumi Baltijas jūrā, bet tikai akvatorijā, kas neietilpst Padomju Savienības teritoriālajos ūdeņos.

ÜBER den FUND EINES FINNVALS, BALAENOPTERA PHYSALUS L. (CETACEA, BALAENOPTERIDAE) IM RIGAER MEERBUSEN

Stolbow I., Beljajew A.

Museum der Natur der LSSR

ZUSAMMENFASSUNG

Der Finnwal ist in der Ostsee selten anzutreffen. Am 12. August 1976. wurde erstmals an der Ostseeküste der UdSSR - im Rigaer Meerbusen bei Kauguri - ein toter Finnwal gefunden.

A V E S

О СКОРОСТИ МИГРАЦИОННОГО ПЕРЕДВИЖЕНИЯ
НА ПРИМЕРЕ СИНЦ РОДА PARUS

Руте Ю.Я.

Музей зоологии ЛГУ им. П.Стучки

Скорость миграционного передвижения рассматривалась многими авторами (van Neske, 1965; Паевский, 1965, 1971; Dhondt, 1966; Дольник, 1967; Блюменталь, 1968 и др.), но несмотря на это, остаётся ещё много неясностей. Так, отсутствуют данные, в которых прослеживалось бы изменение

скорости миграции во времени на определенном участке трассы пролёта. Не рассмотрена также скорость миграционного передвижения в зависимости от интенсивности пролёта в разные годы. Не ясны и некоторые методические вопросы, не говоря уже о механизме, регулирующем скорость миграционного перемещения птиц на отдельных участках трассы.

Цель нашего сообщения — рассмотреть изменения скорости миграции во время осеннего пролёта, показать зависимость, существующую между скоростью миграции и интенсивностью пролёта в разные годы, проанализировать влияние некоторых факторов на скорость миграционного передвижения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе используются результаты кольцевания синиц во время осенней миграции с 1967 по 1975 год, полученные сотрудниками орнитологической лаборатории Института биологии АН Латвийской ССР и Музея зоологии ЛГУ на юго-западном побережье Балтийского моря. Своеобразен ландшафт этой местности: к большому лесному массиву с юга примыкает полоса молодого сосняка, простирающаяся в юго-западном направлении, которая с запада граничит с

Балтийским морем, а с востока — обширными дугами и озером Папе. Карта данной местности приведена в литературе [Michalson и др. 1960]. Во время осенней миграции в ней концентрируются большие массы воробьиных птиц. На этом месте при помощи активного загона непосредственно из потока мигрантов ставными сетями и большой ловушкой отловлено и окольцовано 40104 большие синицы *P. major*, 9555 лазоревок *P. caeruleus*, 24640 москочок *P. ater*. Такое количество пойманных и окольцованных птиц позволило накопить большое количество возвратов, из которых в данной статье мы использовали лишь сведения, полученные на орнитологических стационарах, расположенных вдоль берега Балтийского моря. Поскольку число стационаров довольно большое, мы выбрали только те, от которых получено наибольшее количество данных. Это стационары: Кабли / Эстония /, Папе / Латвия /, Неринга и Вентес Рагас / Литва /, Рыбачий / Калининградская область /, Миерзея Вислана / Польша /.

Кольцевание птиц в Папе — коллективный труд многих людей. Активное участие в работе стационара принимали Я. А. Бауманис, П. Н. Блумс, Г. А. Граубиц, М. Г. Казубиернис, Ю. В. Казубиернис, Ю. К. Липсбергс, А. А. Меднис, а также студенты биологического факультета ЛГУ и школьники. Автор глубоко признателен всем названным лицам за помощь, без которой работа не могла бы быть выполнена в настоящем объеме.

Обычно, вычисляя скорость миграции, исследователи пользуются прямой от места кольцевания до места отлова, но трасса миграции имеет более сложную форму. В нашем случае, когда птицы отлавливались у моря и продолжали полёт вдоль его берега, возможно получение более точных результатов путём измерения трассы на карте по береговой линии. Поэтому для сравнения полученных результатов мы использовали оба способа.

При вычислении вероятной трассы пролёта между стационарами Кабли — Папе использовались данные о расположении трассы осенней миграции на территории Латвии [Блумс и др., 1974]. Птицы от стационара Кабли летят по восточному берегу Рижского залива. После того, как они

достигают южной части залива, большая часть птиц отрывается от береговой линии и продолжает пролёт в юго-западном и западном направлениях широким фронтом через Курземский полуостров. Достигнув берега Балтийского моря, птицы продолжают полёт вдоль берега моря в южном направлении.

Средняя и максимальная скорости пролёта измеряются нами в км/сутки. В остальных случаях, когда рассматриваются особенности скорости миграционного передвижения в сравнительном аспекте, используется время в сутках, за которое птицы пролетели данный отрезок времени. При определении вероятной трассы между стационарами Папе - Неринга, Папе - Вентес Рагас, Папе - Рыбачий, Папе - Миерзея Вислана мы также руководствовались опубликованными сведениями [Schuz, 1929 цит. по Штейнбахер, 1956; Кумари, 1957; Меженный, 1961 и др.]

О Б С У Ж Д Е Н И Е Р Е З У Л Ь Т А Т О В

На характер миграции влияют многие факторы, среди которых особое место занимают метеорологические условия. В литературе имеются указания на то, что сила и направление ветра меняют направление миграции воробьиных птиц [Носков, 1964, 1975]. Так, в своеобразных условиях Ладожского озера на северо-восточном берегу осенняя миграция сухопутных птиц проходит в двух противоположных направлениях - юго-восточном и северо-западном. При южном и юго-восточном ветрах птицы летят в юго-восточном направлении, а при северном и северо-западном ветрах - в северо-западном направлении [Носков, 1975]. Естественно, что в столь противоречивых условиях птицы в значительной мере могут увеличить или сократить длину трассы пролёта, тем самым изменяя скорость миграции на отдельных проследживаемых участках. Поэтому выгоднее получать такие данные на тех участках, где направление миграции в меньшей степени меняется под влиянием метеорологических условий.

Определённую роль в скорости пролёта исследуемых видов играют обратные миграции. По нашим данным почти каждую осень 1-3 раза в сезон наблюдается обратный пролёт. В отдельные годы наблюдаются дни, когда обратная

миграция по интенсивности не уступает массовому пролёту на юго-запад. Следует отметить, что в такие дни в северном направлении летят только синицы. У нас имеются данные, свидетельствующие о способности синиц в это время пролететь значительные расстояния / более 350 км /. Возможно, что часть синиц после совершения обратного пролёта остаётся зимовать севернее мест кольцевания. Об этом свидетельствуют 3 находки синиц, окольцованных в Литве и позже встреченных на зимовках в Латвии. Возможно, что у других видов птиц с более постоянным миграционным поведением влияние обратной миграции выражено в меньшей степени.

Скорость осенней миграции синиц

При рассмотрении скорости осенней миграции между стационарами /табл. I/ видно, что скорость на отдельных участках трассы не одинакова, и даже в пределах одного вида она очень изменчива. Большая синица отрезки вероятной трассы пролёта протяженностью 100, 115, 150, 275, 350 км пролетает соответственно со скоростью 20,53; 23,96; 25,91; 34,81 и 30,49 км в сутки. Схожая картина наблюдается и у остальных двух видов: московки и лазоревки. Видно, что чем больше расстояние между пунктами отлова, тем выше скорость миграции. Столь значительные изменения скорости пролёта можно объяснить действием отлова и кольцевания. Известно, что у воробьиных птиц акт поимки и кольцевания обычно прерывает естественный ход миграции на одни сутки [Дольник, 1975].

Влияние стресса, полученного птицами при их отлове и содержании в транспортных ящиках перед кольцеванием, может быть ещё большим. Известно, что главными последствиями стресса в организме являются отклонения в метаболизме. Эти изменения приводят к нарушению функций сердечно-сосудистой, пищеварительной, дыхательной и эндокринной систем, в обмене веществ, во многих тканях и органах они вызывают сдвиги, приводящие к довольно существенным потерям в весе тела. Полученные при транспортировке нарушения функции органов у животных, продолжают

Таблица I

Скорость миграционного передвижения у синиц рода *Parus*

Участки миграционной трассы	Длина трассы /км/	<i>P. major</i>			<i>P. caeruleus</i>			<i>P. ater</i>		
		n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	σ	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	σ	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	σ
Кабли - Папе	<u>292,4</u>	29	<u>25,47\pm2,15</u>	11,57	7	<u>25,40\pm4,45</u>	12,13	184	<u>38,88\pm1,24</u>	16,81
	350		30,49			31,00			46,54	
Кабли - Неринга	<u>79,6</u>	70	<u>16,34\pm1,27</u>	10,63	22	<u>15,10\pm2,03</u>	9,30	213	<u>28,45\pm1,47</u>	21,45
	100		20,53			18,96			36,36	
Папе - Вентес Рагас	<u>91,3</u>	10	<u>19,02\pm5,51</u>	16,53	14	<u>11,84\pm1,44</u>	5,20	80	<u>31,54\pm1,67</u>	14,93
	115		23,96			14,92			39,74	
Папе - Рыбачий	<u>114,8</u>	44	<u>19,83\pm1,47</u>	9,64	16	<u>14,81\pm2,08</u>	8,05	180	<u>34,15\pm1,22</u>	16,37
	150		25,91			19,35			44,64	
Папе - Миерзея Вислана	<u>227,6</u>	59	<u>28,81\pm1,47</u>	11,29	18	<u>24,53\pm1,64</u>	6,76	27	<u>30,15\pm4,27</u>	21,77
	275		34,81			29,63			36,42	

Примечание. Верхняя цифра - длина трассы по прямой, нижняя цифра - вероятная длина трассы

ещё несколько десятков часов после окончания перевозки /Фитко, 1976/. Ошибка, полученная при вычислении скорости пролёта в результате задержки птиц на месте кольцевания, особенно заметна на коротких отрезках миграционной трассы. На более длинных участках достоверность полученных результатов увеличивается, и скорость миграции приближается к истинной. Если принять, что птицы мигрируют со скоростью 40 км/сутки и после кольцевания задерживаются на один день, то на отрезке трассы протяженностью 160 км полученный результат будет на 20% ниже реального. Но если птицы с этой же скоростью летят 360 км, результат снизится лишь на 10%.

В нашем случае наиболее точные результаты можно получить на трассе Кабли - Папе / 350 км / и Папе - Миерзея Вислана / 275 км /. Средняя скорость миграции, полученная на этих участках у большой синицы, равна соответственно 30,49 и 34,81 км/сутки, у лазоревки - 31,00 и 29,63 км/сутки, у москочки - 46,54 км/сутки. По данным Паевского /1965, 1971/ скорость миграционного передвижения у большой синицы 33, лазоревки 24 и москочки 28 и 34 км/сутки. Наши данные отличаются от результатов Паевского. Для объяснения этого расхождения можно сказать лишь то, что с методической стороны значительную роль может сыграть не только задержка птиц после кольцевания на месте отлова, способ изменения трассы, но и подбор материала.

Если средняя скорость миграции показывает особенности вида, то максимальная отражает скорость отдельных наиболее приспособленных к полёту особей. Известно, что миграции птиц находятся в тесной связи с жировыми запасами. Результаты исследований Елюменталь /1961, 1962/ показали зависимость интенсивности миграции от жирности птиц. Увеличение жирности птиц во время второй половины миграции увеличивает скорость пролёта /Елюменталь, 1965/. Увеличение дальности миграционного броска у более жирных птиц по сравнению с нежирными приводит к увеличению скорости миграции. Но последняя может увеличиться также за счет возрастания скорости полёта. При высокой жирности прирост веса тела должен быть компенсирован увеличением подъемной силы, что достигается возрастанием скорости полёта /Доль-

ник, 1971, 1975/.

Анализ максимальной скорости миграции трёх видов синиц показал, что большие синицы и лазоревки за одни сутки способны преодолеть более 117 км, а москочки - более 150 км /табл.2/.

Таблица 2
Максимальная скорость миграционного передвижения
/ км/сутки / у синиц рода *Parus*

Участки миграционной трассы	<i>P. major</i>	<i>P. caeruleus</i>	<i>P. ater</i>
Кабли - Папе	$\frac{97}{117}$	$\frac{97}{117}$	$\frac{97}{117}$
Папе - Неринга	$\frac{80}{100}$	$\frac{80}{100}$	$\frac{80}{100}$
Папе - Вентес Рагас	$\frac{91}{115}$	$\frac{46}{58}$	$\frac{91}{115}$
Папе - Рыбачий*	$\frac{57}{75}$	$\frac{38}{50}$	$\frac{115}{150}$
Папе - Миерзея Вислана	$\frac{76}{92}$	$\frac{57}{69}$	$\frac{114}{138}$

Примечание. Верхняя цифра - скорость миграции по прямой, нижняя цифра - скорость миграции по вероятной трассе.

* - отлов производился на полевом стационаре "Fringilla", расположенном в 12 км от биологической станции Рыбачий.

Изменение скорости миграционного передвижения во время осеннего пролёта

Если учесть, что в конце миграции в потоке мигрантов появляется большее количество маложирных и нежирных птиц [Блюменталь, 1961], то в это время допустимо и уменьшение средней скорости миграции. Сравнивая среднюю скорость осенней миграции у московок, пойманных в 1974 году, мы обнаружили тесную связь между скоростью пролёта и сроками миграции /рис. I/. На отрезке трассы Кабли - Папе окольно-ванные в Эстонии московки в начале пролёта / с 4 по 10 сентября / пролетели это расстояние за 8,20 дней, в середине пролёта / с 11 по 20 сентября / - за 6,66 дней, а в конце пролёта / после 21 сентября / - за 8,56 дней. Разница в скорости миграции между началом и серединой пролёта достоверна при уровне значимости $P_{0,1}$. Полученные результаты с точностью 90% будут в пределах 7,45 - 8,45 дней в начале пролёта, 5,94 - 7,38 дней в середине пролёта и 6,87 - 10,25 в конце пролёта. Уменьшение скорости миграции у московок в конце периода наблюдается и на отрезках трассы Папе - Неринга, Папе - Рыбачий, но на этих участках не проявляется изменение скорости между началом и серединой пролёта. Это допустимо, если учесть, что в 1974 году на стационаре Папе отлов начался после того, как пролетела часть первых московок. Определенное влияние мог оказать и тот факт, что инвазия этих птиц началась севернее территории Латвии. Долетев до нашего стационара, птицы уже могли приобрести более высокую скорость.

Нам не удалось обнаружить четкой закономерности изменения скорости пролёта в разные сроки миграции у большой синицы /табл. 3/. Как видно из таблицы, скорость миграции в разные сроки колеблется в значительных пределах, и на малом материале трудно сказать что-либо определенное. Также ощущается нехватка материала по концу миграции / после 25 октября /. Желаемых результатов мы не получили и после того, как совместили данные отдельных лет по началу миграции.

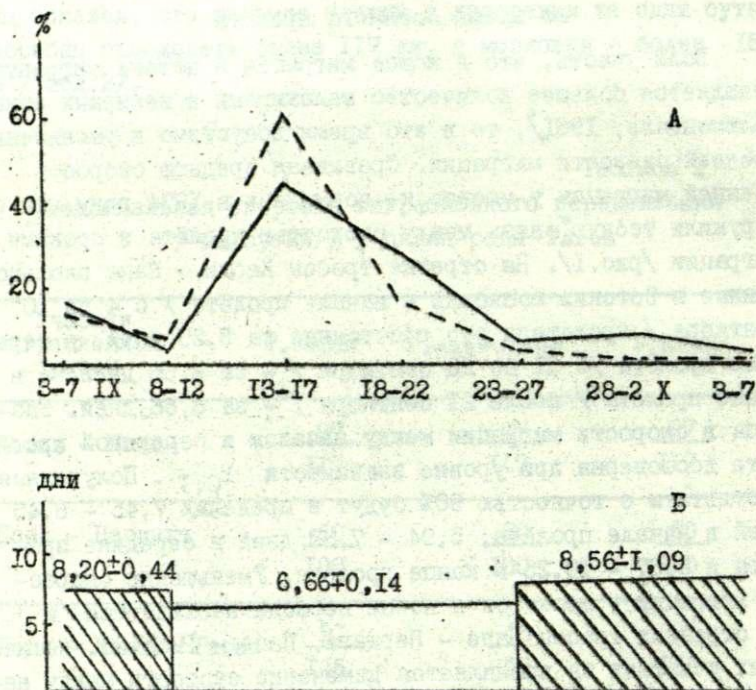


Рис. 1. Скорость миграции *P. ater* во время осеннего пролёта на трассе Кабли - Папе в 1974 году

А. Динамика осеннего пролёта

Б. Продолжительность пролёта *P. ater* на трассе Кабли - Папе

— по данным кольцевания в Кабли

- - по возвратам колец от птиц, окольцованных в Кабли

Таблица 3

Изменение скорости осенней миграции у Р. major
/с 1967 по 1975 гг./

Участки миграционной трассы	II-20 IX		2I-30 IX		I-10 X		II-20 X		2I-30	
	п	\bar{x}	п	\bar{x}	п	\bar{x}	п	\bar{x}	п	\bar{x}
Кабли - Папе	II	13,6	6	9,3	7	II,4	3	10,0	-	-
Папе - Неринга	I6	4,1	I4	5,1	22	4,4	I4	6,4	4	4,
Папе - Рыбачий	I3	5,2	I2	6,0	I4	5,6	2	10,0	2	5,
Папе - Миерзея Вислана	6	9,5	4	7,8	37	8,1	II	7,4	2	3,

Примечание. п - число птиц, \bar{x} - среднее количество дней, за которое птицы преодолели данный отрезок трассы

Скорость миграционного передвижения в зависимости от интенсивности пролёта в разные годы

Можно предположить, что скорость миграционного передвижения в разные годы изменчива. Это особенно относится к ближним мигрантам, у которых большинство биологических циклов менее постоянны, чем у дальних. У синиц проблема усложняется и тем, что в пределах одной популяции имеются как мигрирующие, так и немигрирующие особи.

Количество мигрантов из года в год не постоянно. На стационаре Папе в течение 1967-1975 гг. численность пролетающих больших синиц и лазоревок колебалась десятикратно, а численность москочек - тысячекратно. Большое непостоянство численности мигрантов в разные годы отмечено и другими авторами [Вероман, 1965; Белопольский, 1967 и др.]. Колебание численности в таких пределах не может не отразиться на скорости миграции.

Известно, что именно численность является важным регулирующим фактором многих явлений в жизни животных. Повышение численности отдельных видов в каком-либо месте вызывает инвазию [Лэк, 1957; Формозов, 1965 и др.], и в годы инвазий значительно возрастает смертность птиц [Дольник, 1975]. По нашим данным в годы массового пролёта у больших синиц увеличивается дальность мест зимовок. Общеизвестно, что большая плотность птиц на гнездовьях снижает число яиц в кладке, а также увеличивает дисперсию молодых птиц. Колебания численности подобным образом влияют на многие проявления жизнеспособности птиц.

В 1974 году пролёт москочков имел необычайно большие масштабы и по численности превышал все предыдущие и последующие годы. Это отразилось и на результатах отлова. В 1974 году окольцовано 18330 птиц, а во все остальные годы / 1967-1973, 1975 гг. / - 6310. Скорость полёта в это время различна, и на всех участках трассы в годы сильной инвазии она значительно выше /табл. 4/.

Для преодоления расстояния между стационарами Кабли-Папе, Папе - Неринга, Папе - Рыбачий, Папе - Миерзея Вислана в годы сильного пролёта москочкам требовалось 6,95; 2,27; 3,32; 5,69 дней, а в годы слабого пролёта соответственно 13,56; 5,20; 4,29; 11,30 дней. Такие же результаты получены у большой синицы. В годы слабого пролёта / 1967, 1968, 1972, 1975 гг. / расстояние между стационарами Папе - Неринга, Папе - Рыбачий, Папе - Миерзея Вислана эти птицы преодолели за 7,00; 6,67; 9,55 дней, а в годы массового пролёта соответственно за 4,39; 3,31; 7,76 дней.

Половые различия в скорости миграционного передвижения

Имеются указания, что скорость миграции самок выше, чем самцов, но эта разница у большой синицы весьма незначительна [Лаевский, 1971]. На нашем материале по большой синице не удалось выявить различия в скорости миграционного передвижения у птиц разных полов. Продолжительность

Таблица 4

Скорость осенней миграции *P. ater* в разные по интенсивности годы пролёта

Участки миграционной трассы	Сильная миграция /1969, 1970, 1971, 1973, 1975 гг. /		Слабая миграция /1967, 1968, 1972, 1974 гг. /	
	п	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	п	$\bar{X} \pm S\bar{X}$
Кабли - Папе	169	6,95 \pm 0,14 1,88	15	13,56 \pm 1,82 7,05
Папе - Неринга	178	2,27 \pm 0,09 1,15	35	5,20 \pm 0,90 5,31
Папе - Рыбачий	173	3,32 \pm 0,15 2,02	6	4,28 \pm 1,26 3,10
Папе - Миерзея Вислана	17	5,69 \pm 0,94 3,77	10	11,30 \pm 1,96 5,87

Примечание. п - число птиц; \bar{X} - среднее количество дней, за которое птицы пролетели данный отрезок трассы.

миграции самок между стационарами Кабли - Папе, Папе - Неринга, Папе - Рыбачий, Папе - Миерзея Вислана 12,69 /п=16/; 4,86 /п=49/; 5,52 /п=25/; 8,12 /п=33/ дня, а у самцов соответственно 10,83 /п=12/; 4,90 /п=21/; 5,61 /п=18/; 7,70 /п=27/.

РЕЗЮМЕ

Массовый и наиболее пригодный для анализа материал по скорости миграционного передвижения возможно получить от стационаров кольцевания. Для анализа скорости миграционного передвижения желательно использовать данные, полученные на участках трассы протяженностью в несколько сотен километров, поскольку на коротких дистанциях влияние отлова и кольцевания более значительное по сравнению с длинными расстояниями.

Средняя скорость осенней миграции у большой синицы

более 35, у лазоревки более 31, у московки более 47 км в сутки. Максимальная скорость миграции у этих же видов II7, II7 и I50 км в сутки.

В середине пролёта скорость миграции наибольшая, в начале и в конце миграции несколько ниже.

Скорость миграции зависит от интенсивности пролёта. В годы интенсивной миграции птицы перемещаются значительно быстрее.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Белопольский Л.О. 1967. Характер осеннего пролёта воробьиных птиц на Куршской косе по данным их отлова в 1957-1964 гг. - В кн.: Миграции птиц Прибалтики, №40, I. , с.56-66.
- Блум П.Н., Виконе Я.А., Липсберг Ю.К. 1974. Территориальное распределение и количественная характеристика видимой миграции сухопутных птиц в Латвии. - В кн.: Материалы конференции по изучению миграции птиц и охраны птиц Балтийского бассейна. Тарту, с.6-7.
- Блюменталь Т.И. 1961. Линька и жирность некоторых воробьиных птиц на Куршской косе во время осеннего пролёта 1959 г. - В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики, Рига, с.295-304.
- Блюменталь Т.И. 1963. Дальнейшее изучение связи между жировыми резервами и миграционным поведением у мелких воробьиных птиц. - Тезисы докл. 5 Прибалт. орнитол. конф. Тарту, с.17-18.
- Блюменталь Т.И. 1968. Зависимость скорости перемещения некоторых воробьиных от начальной жирности и энергетического баланса /данные повторных отловов окольцованных птиц/. - „Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграции птиц“, Тарту, №5, с.146-151.
- Веромян Х.Г., 1965. Осенние миграции и инвазии синиц в При-

балтике в 1954-1962 гг. - „Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц“, №3. Тарту, с. 61-81.

Дольник В.Р. 1967. Биоэнергетические адаптации к миграции. - В кн.: Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Таллин, с. 238-245.

Дольник В.Р. 1971. Энергетика перелётов птиц. - В кн.: Итоги науки. Сер. биол. Вопросы орнитологии. М., с. 52-81.

Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М.

Кумари Э.В. 1957. К характеристике распределения миграции птиц в области Балтии. - В кн.: Труды второй Прибалт. орнитологичес. конф. М., с. 18-26.

Лак Д. 1957. Численность животных и её регуляция в природе. М.

Меженный А.А. 1961. Миграции птиц на Куршской косе и некоторые задачи их изучения. - В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига, с. 235-240.

Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П. 1974. Миграции птиц на Ладожском озере. - „Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц“, №8. Тарту, с. 3-50.

Носков Г.А. 1969. Влияние ветра на перелёт воробьиных птиц. - „Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц“, №6. Тарту, с. 54-58.

Паевский В.А. 1965. О скорости миграционных передвижений птиц. - В кн.: Новости орнитологии. Алма-Ата, с. 285-287.

Паевский В.А. 1971. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе. - В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелётов птиц, №50. Л., с. 3-110.

Фитко Р. 1976. Вопросы стресса и адаптации у животных. - „Новости фармации и ветеринарной медицины“, №1, с. 42-51.

- Формозов А.Н. 1965. О причинах нерегулярных массовых осенних перелётов синиц-московок. - Сообщ. Прибалт. комис. по изучению птиц, №3. Тарту, с. 62-90.
- Штейнбахер Н. 1956. Перелёты птиц и их изучение. М.
- Dhondt A.A. 1966. Die Zuggeschwindigkeit der Köhlmeise, *Parus m. major* L. - *Ornithol.*, №56, s. 409-414.
- Hecke P., van. 1965. The migration of the west-european Stonechat *Saxicola torquata* /L./, according to ringing-data. - *Ornithol.*, №55, 146-194.
- Mihelsons H., Kasparsons G., Lejiņš G., Viksnis J., Šmits V., Lipsbergs J., Stolbovs I. Putnu migrācijas Latvijas PSR 1958. g. rudenī. - Latvijas putnu dzīve. Ornitologiskie pētījumi, №2. Rīga, lpp. 139-192.

PAR MIGRĀCIJAS PĀRVIETOŠANAS ĀTRUMU UZ ZILĪŠU
/PARUS/ GINTS PUTNU PIEMĒRA

J. Rūte

LVU Zoologijas muzejs

K O P S A V I L K U M S

Masveidīgu un analīzei sevišķi izdevīgu materiālu par putnu migrācijas pārvietošanās ātrumu iespējams iegūt gredzenošanas stacionāros.

Migrācijas ātruma analīzei vēlams izmantot datus, kas iegūti dažu simtu kilometru garos trases posmos, jo īsās distancēs ķeršanas un gredzenošanas ietekme uz vidējo migrācijas ātrumu ir ievērojami lielāka, salīdzinot ar lielākiem attālumiem.

Vidējais rudenis migrācijas ātrums lielām zilēm ir vairāk par 35, zilzilītei - par 31 un meža zilītei - par

47 km diennakti.

Maksimālais migrācijas ātrums minētajām sugām attiecīgi ir 117, 117 un 150 km diennakti.

Migrācijas vidus periodā pārlidošanas ātrums ir vislielākais, migrācijas sākumā un beigās ātrums nedaudz mazāks.

Migrācijas ātrums atkarīgs no pārlidojumu intensitātes. Intensīvu migrāciju gados putni pārvietojas ievērojami ātrāk.

ON THE SPEED OF MIGRATION AS OBSERVED
WITH THE TIT (GENUS PARUS)

Rute J. J.

Museum of Zoology of Latvian State
University

S U M M A R Y

Abundant and mostly useful material for analysis is obtainable from ringing stationaries. In order to analyse the speed of migration, data obtained at the stages of migration route of some hundred kilometres are desirable to use because at short distances the influence of trapping and ringing is more remarkable in comparison with long ones.

The average speed of autumn migration for the Great Tit is more than 35, that for the Blue Tit more than 31 and for the Coal Tit more than 47 km daily. The maximum speed of migration for the species mentioned above is 117, 117 and 150 km daily respectively.

In the very middle of migration time the speed of migration reaches the maximum but somewhat lower it is during the beginning as well as at the end of migration.

The speed of migration depends on its intensity. Birds move more rapidly during the years of intense migration.

AMPHIBIA

SUMMARY

Amphibians and reptiles are the most primitive of the vertebrates in their mode of life. They are characterized by the presence of a notochord, a dorsal nerve cord, and a pair of lungs. They are also characterized by the presence of a pair of eyelids and a pair of eardrums. The amphibians are the first vertebrates to have adapted to life on land. They are also the first vertebrates to have adapted to life in water. The reptiles are the first vertebrates to have adapted to life on land. They are also the first vertebrates to have adapted to life in water.

The average speed of an amphibian is about 100 feet per minute. The average speed of a reptile is about 50 feet per minute. The average speed of a mammal is about 1000 feet per minute. The average speed of a bird is about 10000 feet per minute. The average speed of a fish is about 1000 feet per minute. The average speed of an insect is about 100 feet per minute. The average speed of a plant is about 100 feet per year. The average speed of a microorganism is about 100 feet per hour.

The speed of an amphibian is about 100 feet per minute. The speed of a reptile is about 50 feet per minute. The speed of a mammal is about 1000 feet per minute. The speed of a bird is about 10000 feet per minute. The speed of a fish is about 1000 feet per minute. The speed of an insect is about 100 feet per minute. The speed of a plant is about 100 feet per year. The speed of a microorganism is about 100 feet per hour.

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ТРИТОНА,
TRITURUS VULGARIS L. (URODELA, SALAMANDRIDAE)

Беляев А. А.

Кафедра зоологии и генетики
Латвийского государственного университета

Изучение полового поведения обыкновенного тритона не только даёт примеры разнообразных поведенческих адаптаций животных, но и способствует исследованию эволюции полового поведения в роде тритонов / *Triturus Rafinesque* /. Описание поведения отдельных видов - это необходимый этап для дальнейшего сравнения и установления филогенеза поведения внутри рода.

На основании знаний о филогенезе поведения можно судить о филогенезе видов в роде тритонов. Сфера полового поведения в этом отношении самая удобная, так как является наиболее ритуализованной.

Обыкновенный тритон - вид, симпатрический по отношению ко всем обитающим в СССР видам тритонов. Частичное или полное перекрывание ареалов близкородственных видов должно было привести к созданию изолирующих механизмов, наиболее важной группой которых являются этологические преграды [Майр, 1968]. Их изучение представляет большой интерес для теории эволюции.

Обыкновенные тритоны приходят в водоёмы для размножения в конце марта - начале мая. Брачный наряд самцы приобретают ещё в конце зимовки и в первые же дни прихода в воду [Банников, 1969; Банников, Даревский, Рустамов, 1971].

Половое поведение тритонов состоит из ряда действий самца и самки.

Самец толкает самку мордочкой в области клоаки. Затем он различным образом маневрирует перед самкой, блокируя её путь. Кроме того, при ухаживании самец ритмично бьёт хвостом, создавая поток воды на мордочку самки. Возможно, при этом к самке попадают секретируемые самцом вещества [Salthe, 1967]. Поток воды может воздействовать и на органы "дис-тантного" осязания / на органы боковой линии, воспринимающие вибрации / самки [Бертон, 1972].

Затем самец поворачивается и начинает двигаться, преследуемый самкой. Догнав самца, самка толкает кончиком морды в его хвост, и самец откладывает сперматофор [Frechtl, 1951; Ino Gausz, 1961]. Самка захватывает сперматофор краями клоаки. В клоаке сперматофор помещается в особом карманообразном углублении - сперматеке. Отсюда сперматозоиды спускаются, оплодотворяя выходящие из яйцеводов яйца [Воронцова и др., 1952; Банников, 1969].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения и эксперименты проводились в апреле - июне 1975 г.

Данные о сроках размножения обыкновенного тритона, об активности животных в течение суток были получены путём систематического наблюдения в природных условиях. Наблюдения осуществлялись в двух водоёмах: в мелиорационной канаве, расположенной в Риге, и в небольшом пруду в окрестностях Риги.

Изучение процесса ухаживания и откладывания сперматофора проводилось в лабораторных условиях в двух аквариумах размером 40 см x 20 см x 25 см. Для наблюдений и экспериментов было отловлено 69 самцов и 75 самок.

Животные содержались при естественном освещении.

Кормление их производилось живыми дафниями *Daphnia* sp. /, личинками комаров, небольшими головастиками лягушек / *Rana* sp. / и дождевыми червями *Lumbricus terrestris* /.

23 раза были тщательно описаны процессы ухаживания самца за самкой, которые в 21 случае привели к откладыванию самцом сперматофора. В этих опытах были использованы наиболее активные животные / 7 самцов и 7 самок /. Регистрировалась последовательность элементов ухаживания и откладывания сперматофора; оценивалась частота, с которой за каждым из этих элементов следует каждый другой элемент, и затем определялись коэффициенты корреляции этих элементов. Также фиксировалась продолжительность указанных элементов, и оценивалась средняя арифметическая генеральной совокупности / M / каждого из них [Рокицкий, 1973].

Относительная частота встречаемости отдельных элементов в процессе ухаживания определялась как отношение количества оцениваемого элемента к количеству всех элементов в данном ухаживании.

Для определения стимулирующего влияния, которое самка оказывает на самца в процессе откладывания сперматофора, применялась модель самки из пластилина, по форме и окраске приблизительно сходная с настоящей самкой. Поскольку самцы иногда принимают за самку очень отдаленно напоминающие её объекты / листья кустарников или других самцов /, то модель предъявлялась самцу в аквариуме, не содержащем никаких предметов. Стенки аквариума были загорожены полупроницаемыми для света ширмами, а боковая подсветка способствовала ликвидации отражений внутри аквариума. В этом эксперименте было использовано 8 самцов.

Поведение животных фиксировалось в протокольных записях, а также наблюдения записывались с помощью магнитофона. Производились зарисовка и фотографирование.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, весной 1975 г. тритоны появились в водоёмах в конце второй декады апреля при температуре воды, равной 5 - 8°, и покинули водоёмы во второй половине июня / мелiorационная канава / - в начале июля / пруд /. Сроки прихода животных в воду и выхода из неё растянуты и не совпадают в различных водоёмах.

Уже в первые дни прихода в водоёмы тритоны приступили к размножению. В это время окраска самцов и самок значительно ярче их окраски на суше. У самцов на спине и на хвосте - гребень, в нижней части хвоста находится продольная полоска бирюзового цвета.

Половое поведение обыкновенного тритона разделяется на этап ухаживания и этап откладывания сперматофора и захватывания его самкой.

I. Этап ухаживания

Увидев самку самец приближается и начинает ухаживать за ней. В ухаживании обыкновенного тритона выделено 5 элементов.

„Обнюхивание“. Примерно в 1/4 части случаев ухаживание начинается с „обнюхивания“ самки. Самец подплывает мордочкой вплотную к самке / чаще всего к клоаке / и при этом, во многих случаях, касается её / рис. Ia /.

При „обнюхивании“ самец и самка получают друг от друга, в основном, тактильные и химические стимулы. Вероятно, особое значение „обнюхивание“ имеет для опознавания самцом самки / в дополнение к зрительному опознаванию /, и основную роль при этом играют химические стимулы. В пользу этого говорит то, что самец иногда в ходе ухаживания за самкой переходит на ухаживание за проплывающим мимо самцом, но, остановившись и „обнюхав“ его, прекращает ухаживание. Тактильные стимулы от самца и самки не могут существенно различаться, значит основное значение здесь имеет

хемотренция.

„Обниживание“ бывает как в начале, так и в середине ухаживания. Продолжительности этого и последующих элементов ухаживания, а также действий самца при откладывании сперматофора даны в табл. 2.

„Показывание бока“ и рывок. Самец сбоку заходит вперёд самки, немного повернув к ней переднюю часть тела. Когда голова самца оказывается впереди самки / в 2 - 4 см от неё /, самец становится под углом около 45° / 0° - 60° / к грунту, опираясь на передние лапы. При этом он расположен боком к самке, и тело его вогнуто и немного наклонено в её сторону / рис. 16 /.

Затем самец резко делает рывок, опускаясь в горизонтальное положение. При рывке тело самца перемещается, описывая задней частью дугу, а голова почти не передвигается. Наиболее важно то, что при таком быстром перемещении у самца ещё изгибается у основания хвост, и это создаёт толчок воды, направленный на самку. Иногда рывок настолько силен, что удар воды отрывает самку от дна и даже немного передвигает её.

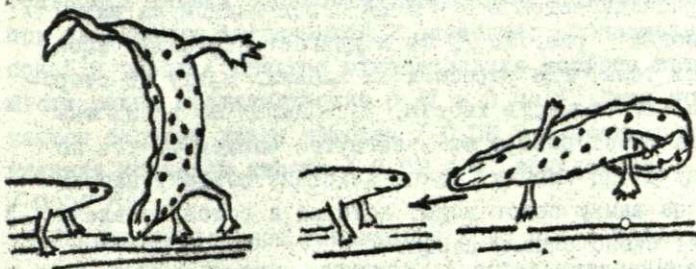
Захождение самца сбоку вперёд самки происходит лишь тогда, когда самец находится где-нибудь в стороне от самки. Если же за одним рывком следует другой, то самец просто становится боком к самке, поднимается на некоторый угол и делает рывок.

Все эти действия слиты в единое целое. Но, поскольку самец часто делает задержку при поднимании тела или когда стоит в горизонтальном положении боком к самке / до II,0 сек в опытах /, то мы выделили это как отдельный элемент ухаживания - „показывание бока“. Иногда этот элемент вообще не переходит в рывок / продолжался до II,6 сек /.

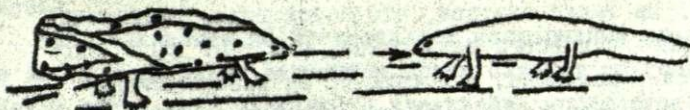
„Показывание бока“ может воздействовать зрительно на самку, а рывок, обычно следующий за ним, воздейст-



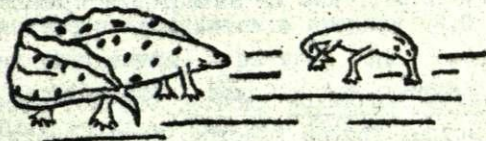
а



б



в



г

Рис. I. Элементы ухаживания обыкновенного тритона
а - «обнюхивание»; б - «показывание бока»
и рывок; в - быстрые удары хвостом; г - ви-
ляние кончиком хвоста

вует, вероятно, главным образом толчком воды на органы осязания самки.

Продолжительность самого рывка точно не зафиксирована, но приблизительно равна 0,5 - 0,6 сек.

Быстрые удары хвостом. При этом элементе ухаживания самец располагается в 3 - 5 см перед самкой на вытянутых ногах / рис. 1в /. Он выдвигает несколько вбок ту часть тела, где расположена клоака. В эту же сторону он загибает часть хвоста, располагая её в оль тела, и начинает быстро бить загнутой частью хвоста по туловищу около клоаки. Такое действие создаёт направленнй на самку поток воды, который в самом начале проходит около клоаки самца.

При этом самец может воздействовать на органы боковой линии самки, воспринимающие вибрации [Бертон, 1972]. Мы также считаем, что поток воды, проходящий вдоль клоаки и всего тела самца, несёт от него биохимические вещества, действующие на хеморецепторы самки. В пользу этого говорит то, что самка, стоящая перед самцом во время быстрых ударов хвостом, иногда открывает рот, как бы захватывая приходящую от самца воду.

Влияние кончиком хвоста, обычно, наступает сразу после быстрых ударов хвостом. Самец продолжает стоять против самки, но загнутая часть его хвоста располагается не вдоль туловища, а под углом 60° - 90° к туловищу. И при этом кончик хвоста извивается / рис. 1г /.

Наиболее вероятно зрительное воздействие этого элемента на самку.

При ухаживании все перечисленные элементы чередуются в разнообразной последовательности. Но рывок наступает только за «показыванием бока», а влияние кончиком хвоста, в большинстве случаев, - за быстрыми

ударами хвостом.

Коэффициенты корреляции элементов ухаживания / отражают частоту, с которой за одним элементом следует другой в процессе ухаживания / даны на рис. 2 .

В табл. I показана относительная частота встречаемости каждого из элементов при ухаживании и продолжительность данных процессов ухаживания. Наиболее часто при ухаживании встречаются 2 элемента: „показывание бока” и рывок / средняя относительная частота встречаемости равна соответственно 0,47 и 0,44 /. Реже встречаются быстрые удары хвостом / 0,06 / и очень редко - виляние кончиком хвоста / 0,02 / и „обнюхивание” / 0,02 /.

Непродолжительное ухаживание / 20 сек / включает в себя лишь 2 первых элемента. А когда ухаживание продолжается долго, то в нем присутствуют и другие элементы.

Все ухаживание не представляет непрерывный процесс, в котором за одним элементом сразу следует другой. Между отдельными элементами ухаживания могут существовать довольно значительные промежутки времени, во время которых самец находится недалеко от самки.

В опытах ухаживание продолжалось в среднем 99,0 сек. Но в природе время ухаживания, вероятно, более продолжительное, чем в наших опытах, так как для опытов подбирались наиболее активные самцы и самки.

Ухаживание может происходить как на дне водоёма или на каком-нибудь водном растении, так и в толще воды, когда самец ухаживает за плывущей самкой. Когда у самца есть возможность опираться на что-либо, он пользуется всеми элементами ухаживания, опираясь на субстрат своими достаточно хорошо развитыми конечностями. Когда же самец ухаживает за плывущей в толще воды самкой, то он делает только рывки, которые происходят вслед за непродолжительным „показыванием бока”. При этом тело самца не принимает почти никакого угла по

отношении к плоскости, в которой он плавёт, либо этот угол очень мал. Причём „показывание бока” в таких ситу-

Таблица I

Относительная частота встречаемости элементов ухаживания / отношение количества оцениваемого элемента к количеству всех элементов в данном ухаживании /

Продолжительность ухаживания / сек /	Название элемента ухаживании				
	„показывание бока”	рыбок	быстрые удары хвостом	вилян. конч. хвоста	„обвивание хвоста”
20	0,50	0,50	-	-	-
20	0,52	0,48	-	-	-
26	0,47	0,47	0,07	-	-
60	0,44	0,31	0,19	0,06	-
67	0,48	0,48	0,04	-	-
81	0,45	0,45	0,03	0,07	-
95	0,46	0,46	0,03	-	0,06
363	0,41	0,40	0,10	-	0,10
Средняя	0,47	0,44	0,06	0,02	0,02

ациях длится недолго. Всё это связано с тем, что самец не имеет возможности опираться на что-либо; он заплывает сбоку вперёд плывущей самки и делает 2 указанных элемента ухаживания в толще воды.

Так размножение в водной среде вносит разнообразие в некоторые элементы ухаживания обыкновенного тритона, обитающего всё остальное время на суше и поэтому имеющего достаточно хорошо развитые конечности.

В природе ухаживание происходит лишь в дневное вре-

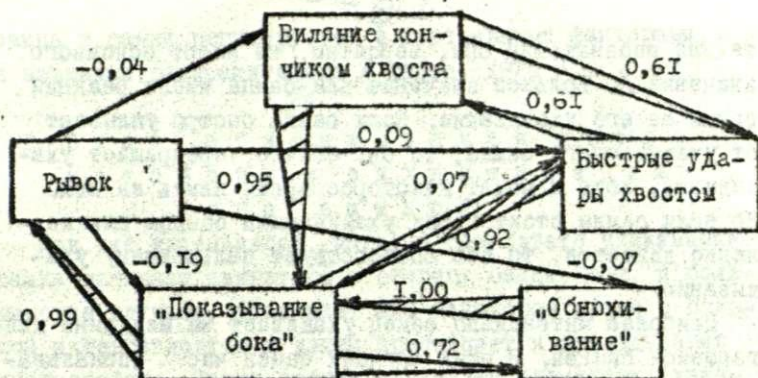


Рис. 2. Последовательность элементов при ухаживании у самца обыкновенного тритона

Цифры обозначают коэффициенты корреляции элементов; при уровне значимости $P = 0,05$ достоверной является корреляция при коэффициенте выше $0,43$; количество опытов $n = 21$

мя, когда в водоёмах достаточная освещённость. Существенное влияние на поведение животных оказывает температура воды. Так, в холодные дни, когда температура воды значительно понижалась, в водоёмах почти не приходилось наблюдать ухаживания. Вероятно, это связано с общим уменьшением активности животных при пониженной температуре воды.

Замечено, что ухаживание одного самца может привлекать других самцов, находящихся поблизости, и тогда они тоже ухаживают за самкой. Агрессивного отношения самцов друг к другу не наблюдалось.

Большинство из стимулов, которые самец получает от самки в процессе ухаживания, являются зрительными / хо-

тя для опознавания они, вероятно, не имеют основного значения /. Большое значение для самца имеет реакция самки на его ухаживание. Если самка быстро уплывает от ухаживающего самца, то он, обычно, прекращает ухаживание, хотя и может некоторое время плыть за ней. Но если самка стоит перед ухаживающим самцом или медленно движется, то это способствует дальнейшему ухаживанию.

Наиболее интенсивно самец ухаживает за медленно движущейся самкой. В этих случаях самец част. „показывает бок" и делает рывки перед самкой, сохраняя дистанцию 2 - 4 см. Но быстрые удары хвостом и виляние кончиком хвоста самец в таких случаях производит редко. Последние 2 элемента в комплексе с другими он применяет перед самкой, стоящей на месте.

Ухаживание самца стимулирует самку, и через некоторое время она начинает медленно двигаться прямо на самца. Такое движение ещё сильнее стимулирует у него процесс ухаживания, и самец, поухаживав ещё непродолжительное время с большой интенсивностью / при этом его ухаживание почти полностью состоит из „показываний бока" и рывков /, приступает к откладыванию сперматофора.

Но так бывает лишь в части случаев, а в 30,4% случаев самец ещё очень долго ухаживал за самкой после того, как та стала двигаться на него. В большинстве случаев это наблюдалось тогда, когда самец фактически без перерыва, несколько раз подряд ухаживал за самкой и откладывал сперматофоры.

Продолжительное ухаживание самца после того, как самка поплыла на него / т.е. она готова к захватыванию сперматофора / можно объяснить лишь тем, что самец ещё не может приступить к откладыванию сперматофора. То есть, в данном случае, как и у многих других видов животных, последовательность взаимных реакций

самца и самки регулируется и внутренними факторами, и внешними раздражителями / Хайнд, 1975 /.

2. Этап откладывания сперматозоида и захватывания его самкой

Как уже указывалось, когда в результате ухаживания самка начинает двигаться в сторону самца, тот, в большинстве случаев, ухаживает ещё некоторое время с большей интенсивностью и затем приступает к откладыванию сперматозоида. Почти всегда последним элементом ухаживания перед началом откладывания сперматозоида является рывок / в 95,2 % случаев /.

Извивание тела в движении. Ухаживающий самец начинает быстро двигаться в сторону от самки, извивая при этом всё тело / рис. 3а /. Самец полуплывёт - полубежит по дну, удаляясь на расстояние 10 - 20 см от самки.

С этого действия начинается откладывание сперматозоида.

Извивание хвоста в движении. Самец продолжает двигаться в том же направлении, но извивает только хвост / рис. 3б /. Его движение при этом замедляется.

Извивание хвоста на месте. Наступает сразу за извиванием хвоста в движении. Самец постепенно замедляет движение и останавливается, продолжая извивать хвост.

При извивании самцом тела в движении самка начинает догонять самца, и когда он останавливается, извивая хвост, самка уже очень близко подплывает сзади. Пока самец стоит, извивая хвост, самка вплотную подплывает сзади. Она дотрагивается шордочкой до виляющего кончика хвоста самца / рис. 3в /. Извивание хвоста самца способствует этому дотрагиванию.

Изгибание хвоста. После дотрагивания самец изгиба-

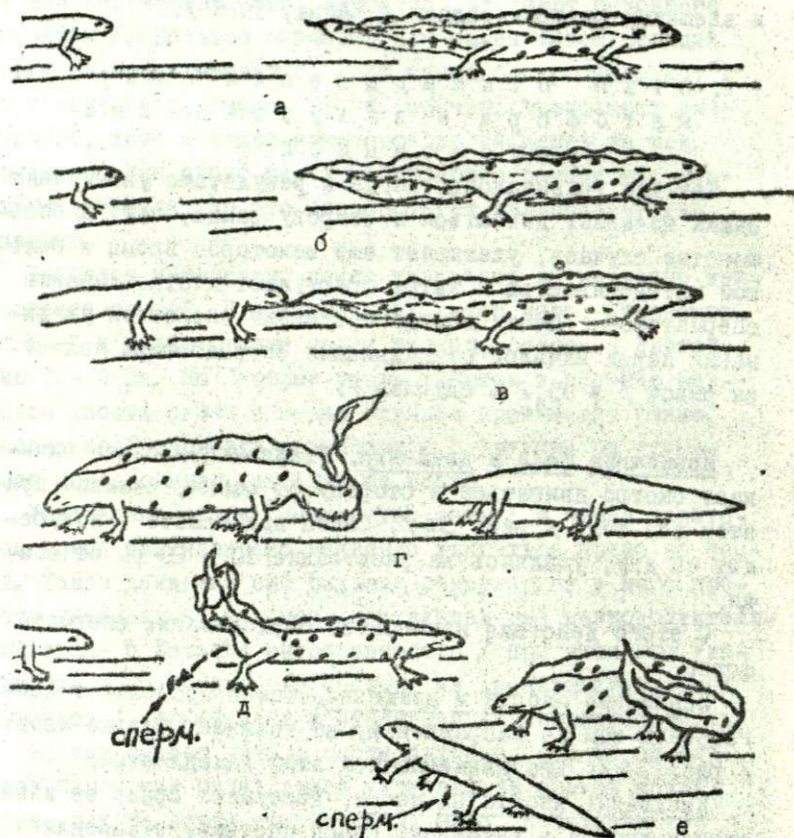


Рис. 3. Этап откладывания сперматофора и захватывания его самкой у обыкновенного тритона

а - извивание тела в движении; б - извивание хвоста в движении; в - извивание хвоста на месте / самка до-трагивается до кончика хвоста самца /; г - изгибание самцом хвоста; д - задираание хвоста / и откладывание сперматофора /; е - стояние с отогнутым хвостом / самка проходит над сперматофором /

ет хвост в двух местах / рис. 3г /.

Задираание хвоста. Наступает волею за изгибанием хвоста. Самец задирает изогнутый хвост вверх и откладывает сперматофор / рис. 3д /.

Сперматофор опускается на грунт и прилипает к нему благодаря набуханию студенистой оболочки.

Стояние с отогнутым хвостом. При откладывании сперматофора самец немного продвигается вперёд и тут же отходит в сторону. Некоторое время он стоит недалеко от того места, где был отложен сперматофор. Хвост его при этом отогнут, и его кончик, обычно, виляет, а спина немного выгнута / рис. 3е /.

Все действия при откладывании сперматофора следуют друг за другом без перерывов / одно переходит в другое /. Продолжительность их дана в табл. 2.

Во время изгибания и задираания хвоста самца самка подходит ещё ближе к его клоаке / может даже дотрагиваться до нижней части основания хвоста /. Как только самец откладывает сперматофор и отходит в сторону, самка тут же проходит над сперматофором / рис. 3е / и захватывает его краями клоаки. При этом она может немного отталкивать самца, если он ей мешает. Захватив сперматофор, самка обычно уплывает, и на этом прерывается контакт самца с самкой, обеспечивающий захват самкой сперматофора.

Захваченный самкой сперматофор довольно быстро полностью заходит в клоаку самки. А ещё через несколько минут самка начинает выделять из клоаки что-то, отличающееся от фекалиев. Вероятно, это ненужные части сперматофора, остатки его студенистой оболочки. При этом самка ведёт себя так же, как при дефекации.

В течение всего периода размножения самка, вероятно, систематически захватывает сперматофоры.

Продолжительность / M / в сек элементов ухаживания и действий при откладывании сперматофора

Название элемента или действия	Доверительный интервал для M
"Обнюхивание"	7,0 - 12,4
"Показывание бока"	1,6 - 2,2
Быстрые удары хвостом	5,2 - 9,8
Вильяние кончиком хвоста	4,2 - 10,8
Извивание тела в движении	2,1 - 3,3
Извивание хвоста в движении	2,5 - 3,7
Извивание хвоста на месте	2,1 - 3,1
Изгибание хвоста	2,1 - 2,9
Задираание хвоста	2,4 - 4,2
Стояние с отогнутым хвостом	28,1 - 48,1

При расчёте доверительного интервала для средней арифметической генеральной совокупности M уровень значимости $P = 0,05$.

Несмотря на такой чёткий механизм взаимодействия самца и самки, очень часто самка всё же не захватывает сперматофора по различным причинам.

Если самка не захватывает сперматофора, то она обычно толкает самца в отогнутый хвост и остаётся около него. Тогда самец вскоре / часто сразу же / снова начинает ухаживать за самкой и откладывает следующий сперматофор. Так он может отложить несколько спер-

матофоров подряд / наблюдалось откладывание 6 сперматофоров подряд /. При этом от одного откладывания до другого проходило в среднем 219,8 сек, а в некоторых случаях - всего 41 сек.

После откладывания сперматофора самец ещё некоторое время не уплывает, а остаётся около него в определённой позе / рис. 3е /. Возможно, это предназначено именно для того, чтобы в случае неудачных действий самки / не захватит сперматофора / ещё раз повторить ухаживание и откладывание сперматофора.

В аквариуме все ступеньки откладывания сперматофора осуществлялись на дне; самцы и самки передвигались с помощью конечностей. В природе все эти действия могут осуществляться также и на водных растениях, но самцу для откладывания сперматофора обязательно нужен какой-либо субстрат, к которому сперматофор будет прилипать.

3. С т и м у л ы , к о т о р ы е с а м е ц п о - л у ч а е т о т с а м к и в о в р е м я о т к л а д ы в а н и я с п е р м а т о ф о р а

Когда самка начинает двигаться на ухаживающего самца, он ещё некоторое время ухаживает, находясь постоянно в нескольких сантиметрах перед ней. То есть, самец ещё держит самку в поле зрения. Затем самец начинает двигаться в сторону, извивая всё тело, что является началом откладывания сперматофора.

То, какими стимулами от самки руководствуется самец во время откладывания сперматофора, было установлено с помощью модели самки, которая тонкой проволокой передвигалась нами по дну аквариума. Для эксперимента было использовано 8 самцов. Каждый самец использовался

в трёх видах опытов.

Как только самец начинал извивать всё тело, двигаясь в сторону, модель самки тут же извлекалась из аквариума / до этого она вызвала ухаживание самца и начало откладывания сперматофора - извивание тела / . И, несмотря на это, все самцы / 100 % / продолжали двигаться, извивая всё тело. Затем они начинали извивать один хвост в движении и останавливались, извивая хвост. Всё это проделывалось без модели самки, в пустом аквариуме. Но далее в 87,5% случаев извивание хвоста на месте не переходило в его изгибание: самец в среднем 10,6 сек извивал хвост, а потом поворачивался назад; где должна была быть самка. Значит, в этом месте самец должен получить какой-то стимул от самки.

Во втором опыте модель самки не убиралась из аквариума и двигалась за самцом. А когда самец останавливался, извивая хвост, модель останавливалась сзади, но не дотрагивалась до хвоста самца. И в этом случае 87,5% самцов в среднем 13,4 сек извивали хвост, стоя на месте и на этом прекращали свои действия. Значит, при извивании хвоста на месте самцу недостаточно зрительного стимула от самки. Далее было установлено, что самцу вообще не нужен зрительный стимул от самки для перехода извивания хвоста в его изгибание.

В третьем опыте модель убиралась сразу же, как только самец начинал двигаться, извивая всё тело. Когда он останавливался, извивая хвост, мы дотрагивались до кончика хвоста проволокой. В 100% случаев самцы вслед за этим / через 1 - 2 сек / изгибали хвост и затем задирали его и откладывали сперматофор. Значит, самцу на данном этапе необходим лишь тактильный стимул от самки. А далее, для задиранья хвоста и откладывания сперматофора, ему опять не нужны никакие стиму-

лы от самки / рис. 4 /.

Дотрагивание необходимо именно до кончика хвоста, а дотрагивание в середине хвоста ни к чему не приводит.

Таким образом, на протяжении всего процесса откладывания сперматофора самец получает от самки всего лишь один стимул - тактильное раздражение кончика хвоста при извивании хвоста на месте.

Такой способ стимуляции самца к откладыванию сперматофора имеет очень большой биологический смысл. У обыкновенного тритона, как и у многих других хвостатых земноводных - внутреннее оплодотворение, которое осуществляется через наружную стадию - откладывание самцом сперматофора, который самка тут же захватывает. Чтобы захватить сперматофор, самка должна пройти точно над ним, а для этого во время откладывания сперматофора самка должна находиться сзади за самцом.

Именно поэтому в инстинктивных действиях самца непосредственным стимулом к откладыванию сперматофора служит дотрагивание самки до кончика хвоста. В таком случае она может находиться только сзади самца, и он в это время откладывает сперматофор. Никакой другой стимул не может обеспечить такого четкого совмещения действий партнеров в данном случае.

В описанном эксперименте с моделью самки один самец откладывал сперматофор без дотрагивания / и с моделью, и без модели /. Вероятно, это связано с избыточной мотивацией у него полового поведения. Другой самец отложил сперматофор лишь после нескольких повторений извивания хвоста и дотрагивания.

Таким образом, в половом поведении обыкновенного тритона можно выделить этап ухаживания и этап откладывания самцом сперматофора и захватывания его самкой.

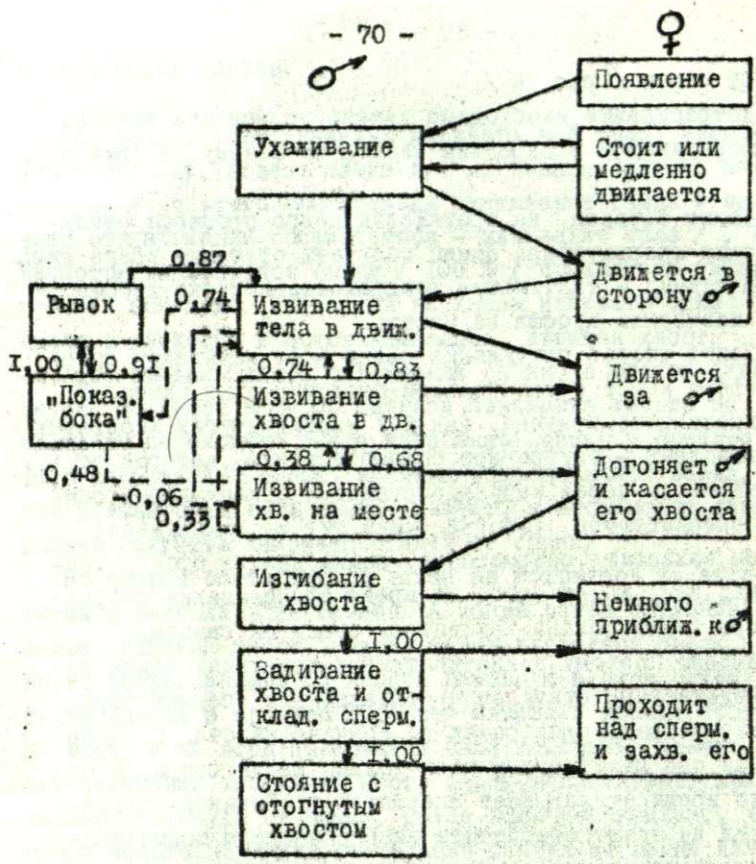


Рис. 4. Схема полового поведения обыкновенного три-тона

Числа обозначают коэффициенты корреляции действий самца; при уровне значимости $P = 0,05$ достоверной является корреляция при коэффициенте выше $0,43$; количество опытов $n = 21$. Кроме того, определены коэффициенты корреляции, извивания хвоста в движении и изгибания хвоста / $0,15$ / и Извивания хвоста на месте и изгибания хвоста / $0,67$ /

Элементы ухаживания многократно повторяются в ходе ухаживания в разнообразной последовательности, хотя можно выделить и некоторую закономерность. Частота, с которой за каким-либо элементом ухаживания следуют другие элементы, различна. Это отражено с помощью коэффициентов корреляции на рис. 2. Как видно, некоторые элементы очень тесно связаны друг с другом / большой коэффициент корреляции /, а между другими связь слабая или её вообще нет.

При ухаживании происходит опознавание животными друг друга. Самец узнаёт самку зрительно / первоначально ещё до ухаживания / и по химическим раздражителям. Для самки же имеет значение весь процесс ухаживания, со всеми элементами, различными путями стимулирующими её. Поэтому, вероятно, основная роль при выборе полового партнёра принадлежит самке.

Кроме опознавания ухаживание, вероятно, служит для возникновения определённой степени координации действий самца и самки и для достижения некоторого порога возбуждения животных.

Этап откладывания сперматофора и захватывания его самкой, в отличие от ухаживания, состоит из относительно жёсткой цепочки действий самца и самки, ведущих к откладыванию сперматофора и захватыванию его самкой / рис. 4 /. Но, как видно из схемы, здесь также могут существовать различные отклонения. В подобных цепочках "некоторые звенья могут выпадать, и поведение может неоднократно возвращаться на ранние стадии последовательности даже в тех случаях, когда появляются стимулы, позволяющие перейти к следующей стадии", ибо эти цепочки регулируются как внутренними факторами, так и внешними раздражителями [Хайнд, 1975].

ВЫВОДЫ

1. В половом поведении обыкновенного тритона можно выделить процесс ухаживания и процесс откладывания сперматофора и захватывания его самкой.
2. В ухаживании выделено пять элементов. Наиболее часто при ухаживании встречаются два элемента: „показывание бока” и рывок.
3. Между одними элементами ухаживания существует сильная связь, а между другими - слабая.
4. Ухаживание воздействует и на самца, и на самку.
5. В процессе откладывания самцом сперматофора и захватывания последнего самкой выделено шесть действий самца.
6. В процессе откладывания сперматофора и захватывания его самкой самец получает от самки лишь один стимул - тактильное раздражение кончика хвоста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г. 1969: Отряд хвостатые земноводные.-В кн.: Жизнь животных, Т.4, ч.2. М. 487с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР.М. 303с.
- Бертон Р. 1972. Чувства животных. М. 198с.
- Воронцова М.А. и др. 1952. Тритон и аксолотль.М. 295с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М. 597с.
- Рокицкий П.Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск. 320с.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. М. 855с.

- Gauss G.H. 1961. Ein Beitrag zur Kenntnis des Balzverhaltens einheimischer Molche. - „Zeitschrift für Tierpsychologie“, b.18, N1, 60 - 66.
- Salthe S.N. 1967. Courtship Patterns and the Phylogeny of the Urodeles. - „Copeia“, N 1, 100 - 117.

MAZĀ TRITONA, TRITURUS VULGARIS L. (URODELA, SALAMANDRIDAE) SEKSUĀLĀ UZVEDĪBA

A. Beļajevs

IVU Zooloģijas un ģenētikas katedra

KOPSAVILKUMS

Mazā tritona seksuālās uzvedības pētīšana ir nepieciešams posms tritonu ģints seksuālās uzvedības evolūcijas izpētīšanā.

Novērojumus galvenokārt veica akvārijos.

Mazā tritona seksuālajā uzvedībā var izšķirt divus procesus: uzmanības parādīšana un spermatofora nēršana.

Uzmanības parādīšana sastāv no pieciem elementiem, kas vairākkārt atkārtojas. Tā ietekmē gan tēviņu, gan mātīti. Galvenā loma seksuālā partnera izvēlē ir mātītei.

Tanī laikā, kad tēviņš nērš spermatoru, viņam izšķir sešas darbības, kas seko viena otrai. Ar mātītēs modeļa palīdzību noskaidrots, ka spermatofora nēršanas laikā tēviņš saņem no mātītēs tikai vienu stimulu - astes galiņa taktīlo kairinājumu.

BALZVERHALTEN des TEICHMOLCHES, TRITURUS
VULGARIS (URODELA, SALAMANDRIDAE)

Beljajew A.

Lehrstuhl für Zoologie und Genetik
der Lettländischen Staatsuniversität

ZUSAMMENFASSUNG

In der Erforschung der Evolution der Balzverhaltens der Gattung Molche - ist die Erforschung des Balzverhaltens des Teichmolches eine notwendige Etappe.

Die Beobachtungen sind hauptsächlich in Aquarien gemacht worden.

Im Balzverhalten des Teichmolches kann man die Werbung und die Absonderung des Spermatofors unterscheiden. Die Werbung besteht aus 5 vielfach sich wiederholenden Elementen, wobei sie sowohl auf das Männchen als auch auf das Weibchen einwirkt. Die Grundrolle in der Wahl des Paarungspartners gehört dem Weibchen.

Während der Absonderung des Spermatofors kann man 6 Handlungen unterscheiden (beim Männchen).

Es ist festgestellt, dass während der Absonderung des Spermatofors das Männchen nur ein Stimulus von dem Weibchen bekommt, das sich im taktilen Reiz des Schwanzes äußert.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ
ТРЕЛГЛОЛ КОЛДЖИКИ *Gasterosteus aculeatus* L.
БЕЛОГО И БАЛТИЙСКОГО МОРЕЙ

Гомельяк В.Е.

Музей зоологии ЛГУ им. П.Стучки

В настоящее время накоплено достаточно данных, позволяющих утверждать, что фактически все признаки вида подвержены географической изменчивости [Кэйн, 1958; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969]. Как отмечает Э. Майр, особый интерес представляет изучение в этом плане тех видовых признаков, которые облегчают симпатричность близких видов, то есть изолирующих механизмов и факторов, обуславливающих экологическую совместимость видов. Если эти две категории признаков подвержены географической изменчивости в той же мере, что и морфологические особенности, то это может служить важным свидетельством географического характера видообразования [Майр, 1969].

Нам представляется, что изучение одного из важнейших изолирующих механизмов — этологического [Майр, 1969, 1971], связанного с различиями в половом поведении близких видов, не должно ограничиваться формальными описаниями видового стереотипа "вообще". Исследования различий в половом поведении представителей одного вида, населяющих разные части ареала и географически изолированных должно способствовать расширению наших знаний о ритуалах — своеобразном "языке" поз и движений и о тех границах, в пределах которых изменение ритуала не вызывает появления этологической изоляции.

Половое поведение, как, впрочем и всё поведение — исключительно сложная форма проявления жизнедеятельности животных. То, что мы подразумеваем под этим термином представляет собой обмен сигнальными раздражителями между половыми партнёрами, продолжающийся до тех пор, пока последние

не достигнут физиологической готовности к копуляции, саму копуляцию и связанную с ней необходимость взаимной координации действий и, наконец, приспособление всего этого к определённым, конкретным условиям окружающей среды, в которой протекает спаривание [Майр, 1969]. Легко видеть, что половое поведение играет роль не только эволюционных изолирующих механизмов. И если условно определить его двумя основными задачами - обеспечением свободного спаривания консpezifичных партнёров и воспрепятствованием гибридизации, то первой задаче подчинено всё половое поведение, в то время как с действием изолирующих механизмов связаны лишь отдельные его фазы. Соответственно с этим и географическая изменчивость полового поведения вероятно объясняется различными направлениями естественного отбора в разных частях ареала в связи с присутствием или отсутствием близких видов, хищников, а также другими особенностями внешней среды в местах размножения.

К сожалению, до настоящего времени имеется относительно небольшое число работ, посвящённых этой проблеме. В сводке Э. Майра приводятся в основном сведения о географической изменчивости изолирующих механизмов, связанных с действием звуковых /песни, брачные крики/ и химических стимулов. Как отмечает сам автор, о географической изменчивости визуальных стимулов и связанных с ними поз и движений

имеются лишь косвенные данные [Майр, 1969]. Нам известны две работы, связанные с этой проблемой - одна рассматривает случай резкого изменения поведения в связи с появлением специфического хищника [McPhail, 1969], другая работа - исследование влияния на репродуктивное поведение в целом крайне своеобразных условий обитания [McKenzie, 1970].

Наше исследование посвящено изучению и сравнению полового поведения трёхиглой колкешки /*Gasterosteus aculeatus* / в двух частях ареала - Белом и Балтийском морях. Порядка 10 тысяч лет назад произошло полное разобщение этих водоёмов [Бенкевич, 1956], вызвавшее полное прекращение обмена генами и дивергенцию колкешек в этих местообитаниях. Места нереста на Белом море отличаются своеобразием условий [Томелух, 1975]. Сам выбор объекта исследования осъ-

ясняется тем, что позы и движения трёхиглой колюшки в репродуктивный период легко идентифицируемы, причём особенно важен тот факт, что в своём половом поведении эта рыба в основном руководствуется зрительными стимулами, как это показали эксперименты с применением моделей /Tinbergen, Ter Pelkviijk, 1937/.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовалась полупроходная форма трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* m. *trachurus* из двух мест обитания - губы Чула / Кандалакшский залив, Белое море / и реки Лиелупе / Рижский залив, Балтийское море /.

Отловленных самцов, принявших брачную окраску /Тинберген, 1969/ помещали по одной особи в аквариумы размером 49 X 25 X 30 см. Дно аквариумов было засыпано песком слоем в 2,5-3 см и засажено нитчаткой. После постройки самцами гнёзд в аквариумы подсаживали по одной самке, готовой к нересту, наблюдая и регистрируя последующее половое поведение рыб. Отмечали отдельные позы и движения, а так же порядок чередования отдельных элементов поведения. Результаты фиксировали записью на магнитофонную ленту, а с неё переписывали в дневники наблюдений. Впоследствии проводилась статистическая обработка полученного материала. Для сравнения полового поведения бело-морских и балтийских колюшек использовали данные о двух первых удачных нерестах /закончившихся откладкой икры/ для каждого самца в обеих группах. Общее число проанализированных нерестов - 52, по 26 для каждого местообитания. В опытах участвовало по 13 самцов и 26 самок из каждой части ареала.

Статистическая обработка заключалась в вычислении коэффициентов корреляции между общим числом повторения в поведении самцов той или иной позы или движения и числом переходов её в последующие позы или движения. Так, например, поза "а" отмечена 30 раз. 26 раз она перешла в позу "б", 3 раза в позу "в" и 1 раз в позу "г". Используя эти показатели поведения по сос -

тавленной на языке "Фортран" программе, с использованием ЭВМ типа "Жу - 400", с учётом результатов каждого нереста вычислялись коэффициенты корреляции между числом поз "а" и числом её переходов в позы "б", "в" и "г" соответственно. Расчёты проводились отдельно для беломорожских и балтийских рыб. На основании полученных коэффициентов затем строились этограммы полового поведения самцов, причём использовались лишь достоверные значения первых, которые при нашем объёме материала $n = 26$ и при $p = 0,05$ должны были быть выше 0,387 [Рокицкий, 1937].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основные позы и движения трёхиглой колюшки в репродуктивный период описаны Н.Тинбергеном / 1937, 1969/. Однако приходится констатировать, что в литературе нам не встретилось ни одного детального описания последовательности отдельных элементов поведения трёхиглой колюшки, так, как, скажем, это сделано для других видов Моррисом [Morris, 1958], Випкемой [Vierkema, 1961] и Мак-Кензи /1969/. Кроме того, нами обнаружены некоторые ранее не описанные позы и движения трёхиглой колюшки. Исходя из этого, мы вынуждены прежде, чем перейти к изложению последовательности элементов, дать их полное описание, руководствуясь полученными нами данными. Выделение отдельных поз или движений проводилось по их чёткому внешнему отличию, ситуации, в которой они отмечались, или же сигнальной функции каждого элемента.

Отмечены следующие позы и движения самцов.

1. "Зиг-загообразный танец" - серия бросков в горизонтальной плоскости из стороны в сторону, причём в конце каждого броска, перед остановкой, хорошо заметен некоторый разворот самца боком к самке с одновременным приподниманием спинных колючек. Рот рыбы при этом закрыт. Иногда отмечалась модификация "зиг-зага" в медленное плавание из стороны в сторону с широко раскрытым ртом и поднятыми спинными колючками. "Зиг-загообразный танец" - единственный элемент полового поведения /табл. I/. Последний бросок перед

Таблица I

Средняя частота с которой в стереотипах полового поведения трёхиглой коллишки Белого моря и Балтики встречаются те или иные позы и движения

поза или движение	Белое море	Балтика
"зиг-загообразный танец"	5,9	8,5
" укусы "	1,5	2,7
" толчки "	1,6	1,0
"демонстрация спины"	1,4	2,1
"ложное ведение"	1,9	3,5
"расширение входа"	2,1	5,0
"вентиляция"	3,9	4,8
"полирные секретом"	2,9	3,2
"пролезание"	0,3	0,2
"ведение"	1,6	1,3
"наведение"	1,3	1,1
"переворот"	1,5	1,1
"подталкивание"	0,3	1,1
"стимуляция"	1	1
"оплодотворение икры"	1	1

ведением самки к гнезду переходит в резкий разворот головы в сторону последнего /Рис. 1/.

2. "Укусы" - спинные и брюшные колючки самца прижаты, рот полуоткрыт. Самец медленно приближался к самке, затем кусал её в морду, грудной отдел тела, а также, реже, в бока и плавники и колючки /Рис. 2/.

3. "Толчки головой" - производится с небольшого разгона, при закрытом рте самца и прижатых колючках. Толчкам, как и укусам подвергается и "демонстрирующая брюшко самка" [Tinbergen, Ter Pelkviijk, 1937], причём в этом случае толчок наносится в грудную часть последней. Сила удара такова, что если он наносится самке, стоящей у поверхности воды, последнюю подбрасывает в воздух /Рис. 3/.

4. "Ложное ведение" - несколько похоже на обычное ведение самки к гнезду, но отличается от него тем, что при выполнении этого элемента поведения самец плывёт крутами и петлями и никогда самку к гнезду не ведёт. Движение как раз направлено в противоположную сторону. Скорость движения самца ниже, чем при обычном ведении примерно в 2 раза и в среднем составляет 1,5 - 2 см/сек. Тело самца располагается под небольшим углом к горизонту головой вниз, колючки обычно прижаты, рот закрыт /Рис. 4./.

5. "Демонстрация спины" - этой позой самца обычно начинается и заканчивается "ложное ведение". Демонстрация спины представляет собой серию переворотов тела рыбы на бок, спиной к самке. При этом следуют рывки спиной вперёд - и самка несколько раз покалывается оттопыренными спинными колючками. Положения тел обеих рыб может быть параллельным, головы направлены в одну сторону, возможен и иной вариант: самец находится под самкой, спиной вверх, рыбы располагаются под углом и самец, дергаясь всем телом подталкивает самку к поверхности воды, покалывая её спинными колючками в грудной отдел /Рис. 5/.



Рис. 1. Зиг-загообразный танец самца

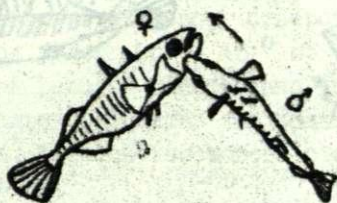


Рис. 2. Кусание самцом самки

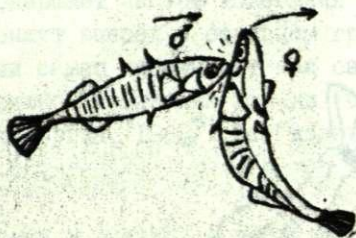


Рис. 3. Отталкивание самки

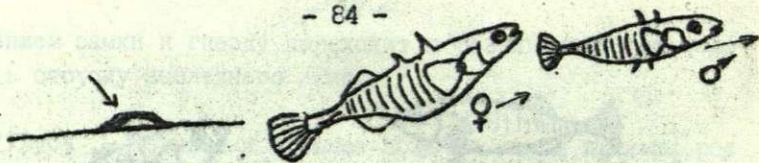


Рис. 4. "Ложное ведение" самки оамцом

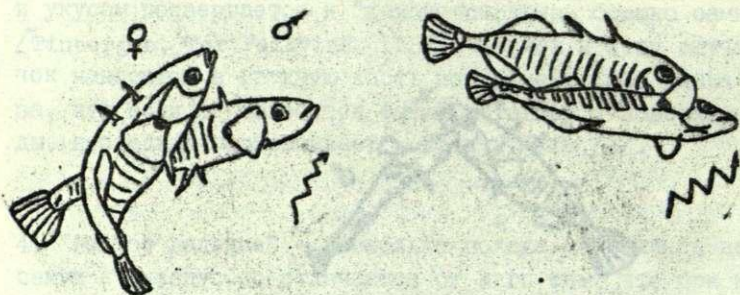


Рис. 5. "Демонстрация спины" самцом

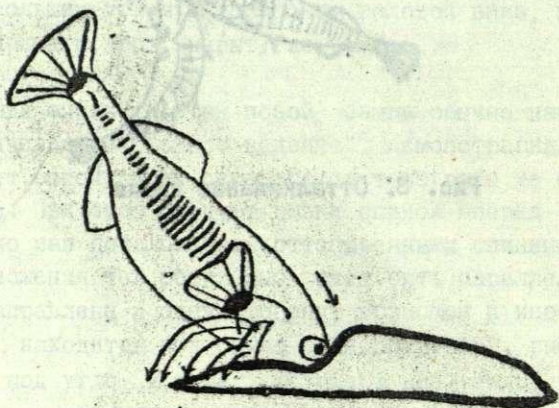


Рис. 6. Расширение самцом отверстия входа в гнездо

6. "Расширение входа в гнездо" - самец, подплыв к гнезду, засовывает в отверстие входа концы рыла, примерно до уровня глаз, располагаясь по отношению к поверхности дна под углом от 15° до 45° . Работая хвостовым стеблем, рыба совершает толчкообразные движения вперёд, всё глубже зарываясь при этом в гнездовой тоннель. Одновременно с этим совершаются глотательные движения, в результате чего песок и иловые частицы из гнезда попадают в ротовую полость и выбрасываются назад через жаберные щели. Отверстие входа в гнездо в результате всего этого значительно увеличивается /Рис. 6/.

7. "Вентиляция гнезда" - самец располагается перед входом в гнездо на расстоянии 2 - 5 см так, что голова его оказывается направленной в сторону отверстия входа, а тело располагается под углом 30° - 45° по отношению к поверхности дна. Частой работой попеременно то правого то левого грудных плавников создаётся ток воды, направленный в отверстие входа. Работой хвостового стебля рыба удерживается на месте /Рис. 7/.

8. "Поливание гнезда клейким секретом" - тело самца согнуто в боковой плоскости, хвостовой стебель направлен вверх, плавник его совершает частые колебания с небольшой амплитудой. Рыбу движут вперёд в основном грудные плавники. В таком положении самец проплывает над самым гнездом, слегка касаясь его брюшком и выделяя клейкий секрет, продуцируемый почкой [Тинберген, 1969]. Все колечки прижаты, рот полуоткрыт /Рис. 8/.

9. "Ведение самки к гнезду" - после разворота головой к гнезду во время зиг-зага самец быстро плывёт по направлению к гнезду по прямой линии, причём горизонтальная ось тела рыбы совпадает с направлением движения. Скорость ведения в среднем равна 5 см/сек, она почти не изменяется на всей трассе движения. Тело рыбы движут хвостовой стебель и грудные плавники, последние работают попеременно.

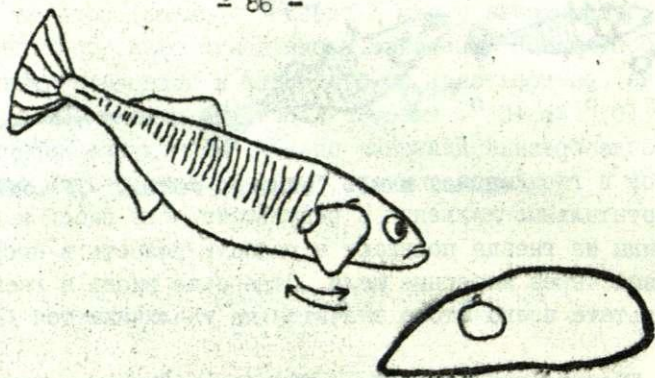


Рис. 7. Вентиляция гнезда самцом

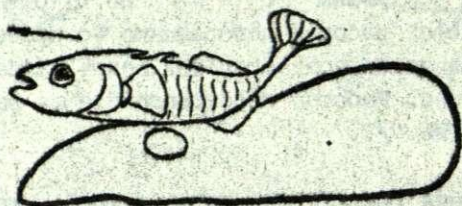


Рис. 8. Поливание гнезда клейким секретом

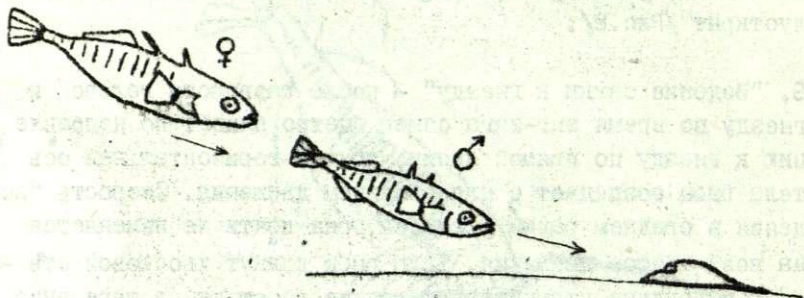


Рис. 9. Введение самки к гнезду

Все колючки прижаты, рот закрыт. "Ведение" заканчивается после того как самец уткнётся рылом в отверстие входа в гнездо, независимо от того, следует за ним самка или нет /Рис. 9/.

10. "Показ самке входа" - эта демонстрация в подавляющем числе случаев возникает лишь в присутствии у гнезда самки. Самец, располагаясь над гнездом головой около входа вибрирует всем телом вниз-вверх и слегка вперёд-назад с не большой амплитудой. Его рыло то погружается в отверстие входа, то выходит из него. Тело рыбы слегка изогнуто в вертикальной плоскости, спина выгнута вверх. Хорошо заметны глотательные движения самца и подергивания его головного отдела. Спинные и брюшные колючки подняты. Демонстрация продолжается до тех пор, пока самка не расположится под самцом головой ко входу /Рис. 10/.

11. "Переворот на бок" - происходит после ориентировки самки. Самец, переворачивается на бок с поднятыми спинными колючками, самка в результате оказывается расположенной под ним ассиметрично оси его тела, ближе к спинной части. Если самка держится под брюшком самца следует переворот на другой бок. Во время "переворота" самка начинает проникать в гнездо /Рис. 11/.

12. "Подталкивание входящей самки" - отмечается только при входе последней в гнездо. Самец извивается всем телом из стороны в сторону, широко размахивая при этом хвостовым стеблем. Грудью и брюшком он временами касается хвостового отдела самки, причём спина последней располагается между оттопыренными брюшными колючками самца. После того как самка окончательно войдёт в гнездо, последний ещё некоторое время извивается уже не касаясь её. Рот самца полуоткрыт, колючки подняты /Рис. 12/.

13. "Стимуляция вымета самкой икры" - серия ударов рылом и боковой поверхностью головы, направленных вперёд и не-



Рис. 10. Показ самке входа в гнездо

Рис. 11. Переворот самца на бок - проникновение самки в гнездо

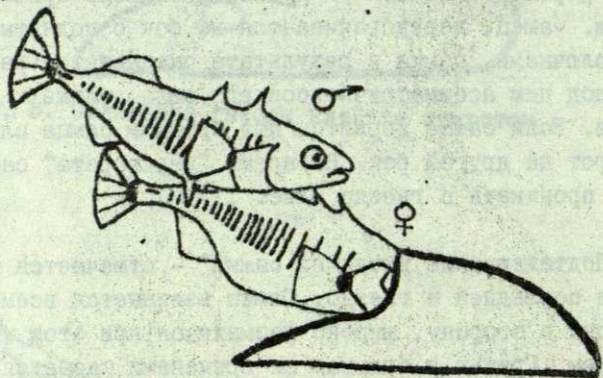


Рис. 12. Подталкивание самцом входящей самки

колько вбок о латеральную поверхность хвостового стебля самки. Каждая серия начинается ближе к хвостовой части, а заканчивается ближе к голове самки. Зона стимуляции длиной примерно 1 см. Самец при этом находится в положении головой вниз под углом порядка 45° к поверхности дна, вдоль левого бока самки. Надо отметить, что более 2/3 самцов - "правши", так что удары наносятся слева направо. Серии следуют друг за другом с небольшими интервалами, стимуляция продолжается до тех пор, пока самка не покинет гнездо. Во время вымета икры интенсивность стимуляции несколько снижается /Рис. 13/.

14. "Оплодотворение икры" - самец пролезает через всё гнездо, выходя через противоположное входу отверстие и при этом поливает отложенную самкой икру молоками. Вначале он помогает себе войти в гнездо, размахивая хвостовым стеблем, затем, извиваясь, проползает по тоннелю гнезда /Рис. 14/.

Кроме того, реже отмечаются следующие элементы.

15. "Утрамбовывание гнезда" - Тело рыбы под углом от 30° до 90° к поверхности дна, головой вниз, хвостовой стебель несколько изогнут вбок. Резкими толчками, выпрямляя хвостовой стебель, рыба уплотняет гнездовой материал и приминает гнездо. Этот элемент отмечался после выхода самки из гнезда, если последняя не отметала икры. Гнездо, сильно приподнятое над грунтом в результате утрамбовывания вновь уплощается /Рис. 15/.

16. "Пролезание через гнездо" - обычно отмечается после ряда неудачных попыток самки войти в гнездо, или в том случае, если гнездо было построено уже давно, а нереста не было. Как и при оплодотворении икры, самец, резко дергаясь из стороны в сторону и размахивая хвостовым стеблем, проникает в гнездо, но при этом он поливает гнездо изнутри скользким клейким секретом, повидимому, облегчающим продвижение внутри /Рис. 16/.

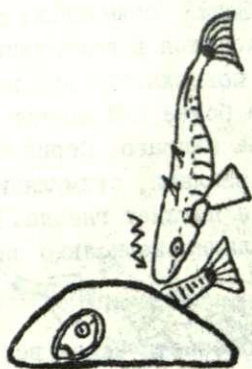


Рис. 13. Стимуляция вымета самкой икры

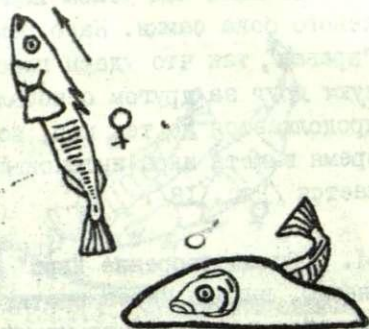


Рис. 14. Оплодотворение самцом отложенной икры



Рис. 15. Утрамбовывание самцом гнезда



Рис. 16. Пролезание самца через гнездо

Таким образом, "идеализированная" схема полового поведения трёхиглой колюшки, наблюдавшаяся нами, отличается от приводимой Тинбергенем и Тер Пелзвйком /1937/ /Рис. I7, I8/

В целом, нерест протекал следующим образом.

Сексуально готовый и построивший гнездо самец при появлении на его гнездовой территории икряной самки выполнял зиг-загообразный танец, который мог переходить в укусы, толчки, демонстрацию спины и ложное ведение /фактически это отведение самки подальше от гнезда/. В конце концов самец оставлял самку и подплывал к гнезду. Следовало расширение входа, вентиляция гнезда, заканчивающаяся поливанием его клейким секретом. Броском рыба подплывала к самке, и следовал зиг-загообразный танец, затем ведение самки к гнезду. После того как последняя оказывалась у гнезда, самец показывал ей вход, в результате чего самка располагалась под самцом, головой в сторону входа в гнездо, ориентируясь в этот момент на красную нижнюю часть партнёра. О том, что именно ярко окрашенные брюшко и грудь самца служат в этот момент основным ориентиром самки свидетельствует тот факт, что последняя всё время старается удерживаться под нижней частью самца, точно повторяя его движения. Вход в гнездо в это время закрыт телом самца. После того как самка оказывалась направленной головой точно во вход в гнездо, самец переворачивался на бок, смещаясь назад и в сторону /Рис. II/. При этом окрашенные брюшко и грудь выходят из поля зрения самки и открывается хорошо заметный вход в гнездо, в который она и устремляется. Как указывалось выше, создаётся впечатление, что самец "прячет" от самки свою нижнюю часть, и это способствует переключению её восприятия со стимулов самца на гнездо. После того как самка, начавшая вползать в гнездо, скрывалась в нём примерно на 1/3 тела следовало "подталкивание", во время которого первая, повидимому, получала дополнительную информацию о правильном направлении движения. Стимуляция нереста начиналась иногда ещё до того как самка полностью входила в гнездо. В ряде случаев самец "стимулировал" и отказавшуюся войти после переворота самку. Оплодотворение икры наступало обычно после того как самка покидала гнездо, но

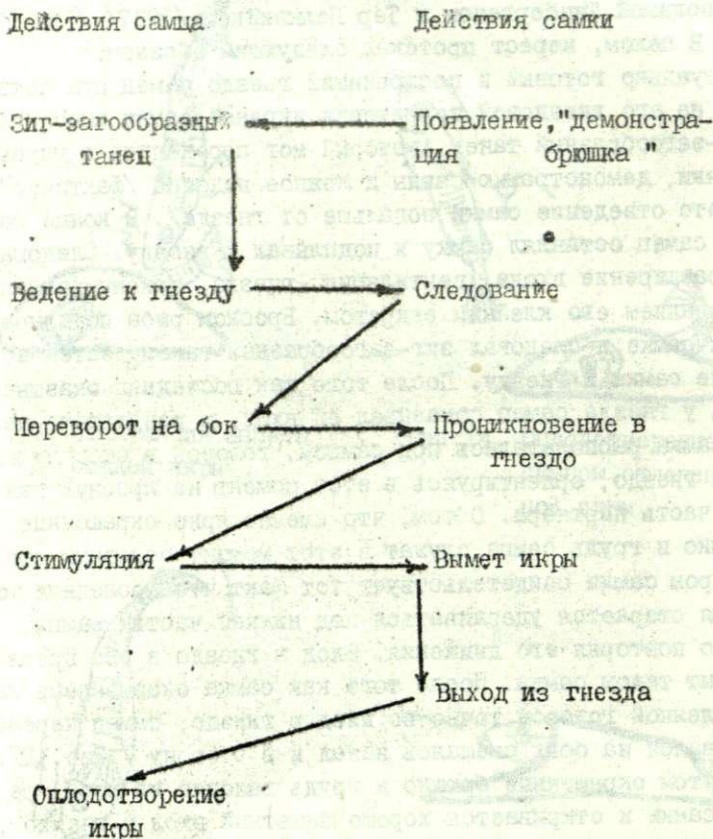


Рис. 17. "Идеальная" схема полового поведения трелиглой колышки. Поведение самца и самки представлено как цепочка последовательных реакций [по Tinbergen, Ter Pelkviijk, 1937].

Действия самца

Действия самки

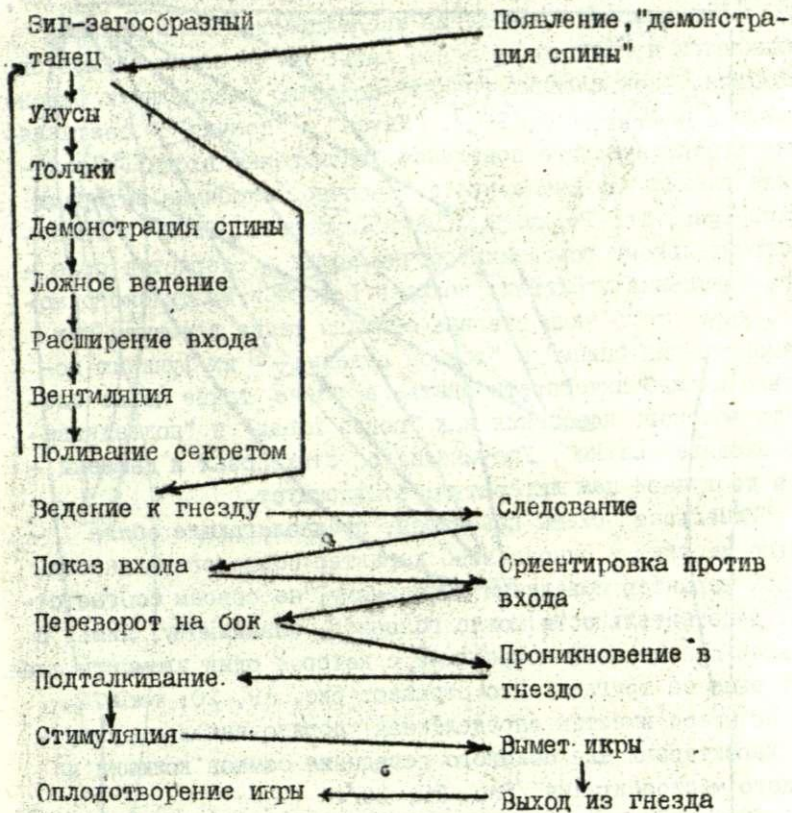


Рис. 18. "Идеальная" схема поведения при нересте Беломорской и Галтийской популяций трёхглавой колюшки.

порой самец проникал в гнездо и не дожидаясь этого.

Как видно из описания и приводимых схем /Рис. 17, 18/, стереотип полового поведения исследованных нами колюшек отличается присутствием в нём ранее не описанных элементов /исключая "вентильную гнезда" подробно разобранных Северстером [Severster, 1961]. "Укусы" и "толчки" - составляющие агонистического поведения, "расширение входа" и "поливание гнезда клейким секретом", обычно относимые авторами [Tinbergen, Ter Pelkviik, 1937; Тинберген, 1969] к гнездостроительному поведению, прочно вошли в стереотип полового поведения трёхиглных колюшек Белого и Балтийского морей. Кроме того нами впервые описаны такие элементы как "демонстрация спины" и "ложное ведение" - их функцию довольно сложно интерпретировать, а также такие новые элементы полового поведения как "показ входа" и "подталкивание входящей самки". Упоминание об этих позах и движениях в доступной нам литературе отсутствует.

"Идеальные" схемы поведения, предполагающие обязательно жёсткий и однозначный характер последовательности, цепной характер поведения повидимому, не совсем соответствуют действительности. Можно говорить, повидимому, лишь о большей или меньшей корреляции, с которой одни элементы следуют один за другими. Это отражает рис. 19, 20; табл. 2. Тем не менее имеется определённая упорядоченная структура, характерная для полового поведения самцов колюшки из каждого местообитания /Рис. 19, 20/.

Нами не найдены какие-либо специфические позы и движения, которые были бы характерны лишь для одного местообитания. Все позы полового поведения колюшек Белого моря идентичны таковым Балтики. Однако последовательность и частота присутствия в стереотипе отдельных его элементов специфична в каждом водоёме. В некоторых случаях, например, переходы от одного элемента, характерные для колюшек Белого моря, совершенно отсутствуют у балтийских рыб и наоборот /табл. 2 //. Всё это вызывает появление различий в этограммах полового поведения /Рис. 19, 20/.

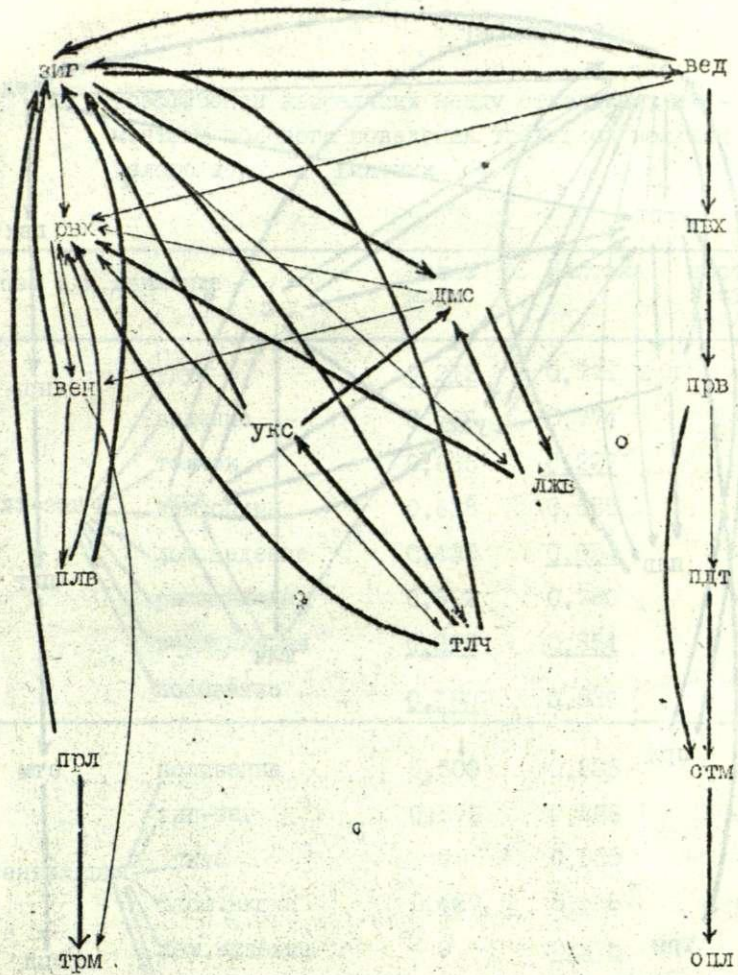


Рис. 19. Эстограмма полового поведения самцов трёхиглой колючки Белого моря. Сокращения: "зиг" - зиг-заг, "рвх" - расширение входа, "вец" - вентиляция, "плв" - поливание секретом, "прм" - пролезание, "трм" - трамбование, "тлч" - толчки, "укс" - укусы, "лжв" - ложное ведение, "дмс" - демонстрация спины, "вед" - ведение, "рвх" - показ входа, "прв" - переворот, "пдт" - подталкивание, "стм" - стимуляция, "опл" - оплодотворение. Толщина стрелок: — низкая корреляция $> 0,5/$, — средняя $/ 0,5-0,6/$, — тесная / более $0,6/$.

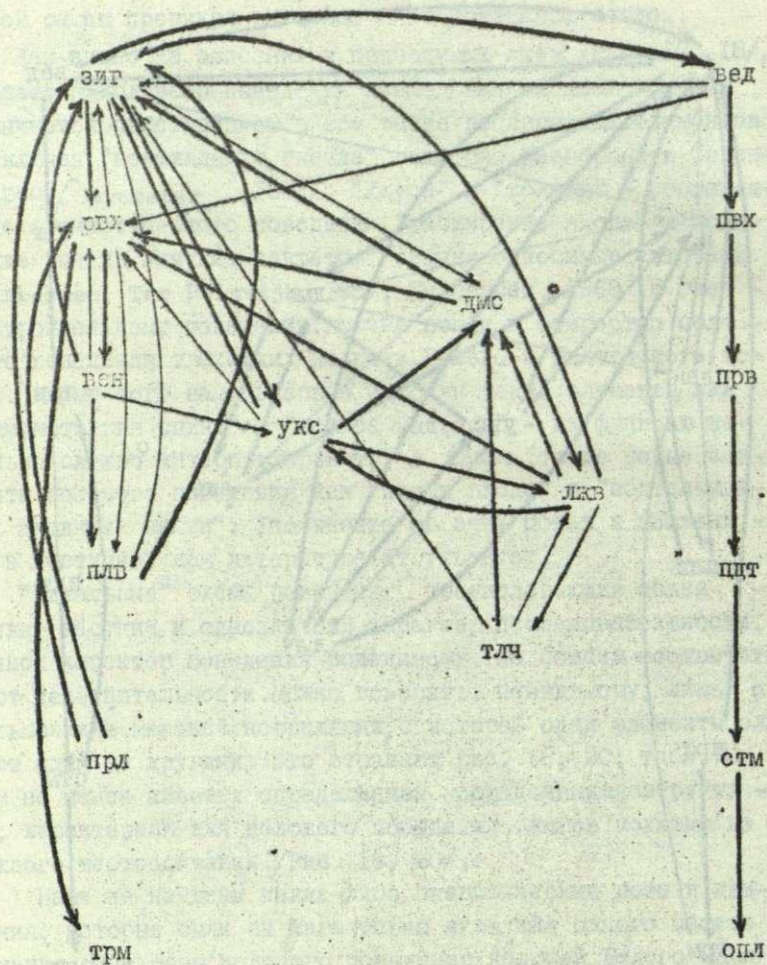


Рис. 20. Стограмма полового поведения самцов трёхиглой колюшки Балтики. Обозначения те же, что и на рис. 19.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между отдельными элементами полового поведения трёхиглой колкшки Белого моря и Балтики

поза или движение	Белое море	Балтика	достоверность различия
+ зиг-заг	укус	<u>0,212</u>	0,778 +
	ведение	0,766	0,774 -
	толчок	0,665	<u>0,227</u> ^o +
	дем.спины	0,638	0,538 -
	лож.ведение	0,439	<u>0,054</u> +
	расш.входа	0,392	0,780 +
	вентиляция	<u>0,308</u>	<u>0,854</u>
	поливание	<u>0,180</u>	0,536 +
вентиляция	поливание	0,500	0,885 +
	зиг-заг	0,875	0,866 -
	укус	0	0,555 +
	расш.входа	0,467	0,568 +
	лож.ведение	0	<u>0,275</u>
	дем.спины	0	<u>0,233</u>
	трамбование	0,435	^o 0 +
расш.входа	вентиляция	0,572	0,956 +
	поливание	0	0,562 +
	зиг-заг	0	0,498 +
	трамбование	0	0,798 +

дем. спины	расш. входа	0,481	0,671	+
	вентиляция	0,418	0	+
	толчок	<u>0,264</u>	0	
	зиг-заг	0	0,851	+
	лож. ведение	0,787	0,974	+

укус	зиг-заг	0,784	0,776	-
	расш. входа	0,566	0,517	-
	толчок	0,469	0	+
	дем. спины	0,763	0,696	+
	лож. ведение	0	0,796	+

толчок	расш. входа	0,698	0	+
	укус	0,716	0	+
	зиг-заг	0,847	0,612	+
	дем. спины	<u>0,127</u>	0,759	+
	лож. ведение	0	0,395	+

лож. ведение	дем. спины	0,809	0,893	-
	укус	0	0,913	+
	зиг-заг	0	0,808	+
	расш. входа	0,844	0,909	-
	толчок	<u>0,088</u>	0,488	+

пролезание	зиг-заг	0,746	0,789	+
	трамбование	0,923	0	+
	расш. входа	0	0,726	+

ЮЛИЛ	зиг-заг	0,958	0,958	-
	расш. вход	0,600	0	+
ведение	расш. входа	0,341	0,624	+
	показ	0,937	0,640	-
	входа	0,616	0,624	-
	зиг-заг	0,616	0,624	-
показ входа	переворот	I	I	-
переворот	подталкивание	0,418	I	+
	стимуляция	0,686	0	+
Стимуляция	оплодотворение	I	I	-

П р и м е ч а н и е . подчёркнуты значения коэффициентов корреляции ниже критического - 0,387 при $p = 0,05$; Значок "+" обозначает, что между коэффициентами имеется достоверное различие, "-" - что такого различия не имеется.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Особенности полового поведения самцов трёхиглой колюшки

Действия самок всех без исключения представителей семейства Колюшковых /Gasterosteidae / во время нереста очень сходны и не видоспецифичны. Они сводятся к стремлению приблизиться к самцу, совершая при этом характерные движения "демонстрации брюшка", проследовать за ним в гнезду, проникнуть в последнее и отложить икру при постоянной стимуляции со стороны самца. Видоспецифичным для самок каждого вида является тот комплекс поз и движений самцов, который заставляет самок совершать определённые действия, как это показано Тинбергеном и Тер Пелквийком /1937/, Севенстером [Sevenster, 1951], Моррисом [Morris, 1958], Мак-Инерни [McInerney, 1969] и Мак-Кензи [McKenzie, 1969]. Исходя из этого мы, рассматривая половое поведение трёхиглой колюшки как вида базировались именно на поведении самцов.

Как уже указывалось выше, в стереотип полового поведения трёхиглой колюшки Белого и Балтийского морей прочно вошли элементы агрессивного, гнездостроительного и родительского поведения, имеющие самостоятельное функциональное значение либо на более ранних, либо на более поздних стадиях репродуктивного цикла - при занятии гнездового участка, постройке гнезда и заботе о потомстве. Присутствие этих элементов в поведении на первый взгляд труднообъяснимо, так как они неадекватны ситуации и, кроме того, имеют своеобразное выражение, так как представлены либо в избыточной, либо в недостаточной; по сравнению с обычной для них ситуацией степени.

I. Элементы агрессивного поведения - "укусы" и "толчки".

Кусая и толкая самку самец действует таким же образом, как если бы он изгонял соперника, незрелую самку или любой мелкий подвижный объект, появившийся на гнездовом участке. Однако интенсивность укусов и толчков значительно снижена, и готовая к нересту самка не получает значительных повреждений и не изгоняется с участка. Укусы и толчки чередуются

с другими элементами поведения, чего никогда не наблюдается в настоящих территориальных конфликтах и при проникновении на гнездовой участок потенциальных врагов - тогда самец кусает и отталкивает противника до тех пор, пока последний не покинет территорию.

2. Элементы гнездостроительного поведения - "расширение входа в гнездо" и "поливание клейким секретом". Интенсивность проявления этих элементов превышает таковую при постройке гнезда. Во время нереста, в среднем продолжавшегося порядка 3-х минут, расширение входа насчиталось от 2,15 раза /в среднем для Белого моря/ до 5,07 раза /Балтика/. Поливание гнезда клейким секретом отмечалось от 2,92 до 3,25 раз соответственно. Примечательно, что закончивший формирование гнезда самец теряет интерес к последнему и расширение входа, а так же поливание секретом совершается редко, спустя значительные промежутки времени. Мы даже использовали это как показатель готовности рыбы к нересту. Появление икрающей самки сразу вызывало вспышку гнездостроительной активности, приобретающей "избыточный" характер. В самом деле, для расширения входа у осевшего гнезда вполне, казалось бы достаточно I операции, однако расширение иногда повторялось до 20 раз. Это же касается и поливания клейким секретом.

3. Элемент родительского поведения - "вентиляция гнезда". Этот важнейший компонент родительского поведения в нерестовом стереотипе так же имеет "избыточное" выражение. Так, при заботе о развивающейся икре балтийские колюшки в среднем 2,64 раза вентилировали икру в течение 3-х минут, в то время как во время 3-х минут нереста этот же элемент отмечался в среднем 4,88 раза. Икры в гнездах в это время не было. Безусловно, вентиляция гнезда создает в нём более благоприятный газовый режим, определённым образом подготавливая нерестовую камеру к принятию икры, но опять-таки для этого вполне достаточно уже I вентилирования, а не 12 - 15, как это иногда наблюдалось.

Неосходимо отметить, что в данном случае мы, повидимому не имеем дела с ритуализованными движениями - характерной особенностью ритуалов является утрата той или иной позы либо движением автохтонного функционального значения и

приобретение новой, аллохтонной сигнальной функции. Ритуальные движения отличаются от тех, из которых они развились, редукцией некоторых составляющих их компонентов и гипертрофией других (Фабри, 1972, Хайнд, 1975). Как видно из вышесказанного, элементы агонистического, гнездостроительного и подиельского поведения, встречающиеся в стереотипе ухаживания, этими признаками не обладают.

Так же трудно истолковать функцию "демонстрации спины" и "ложного ведения". Эти поведенческие элементы вообще невозможно отнести к какому-либо определённом типу поведения. На первый взгляд эти элементы прямо призваны затруднить нерест - ведь в результате их выполнения зрелая самка уводится прочь от гнезда.

Наконец, особенностью стереотипа полового поведения самцов трёхглазой колюшки является то, что практически все реакции в левой части обеих схем (Рис. 19, 20) являются ответом на единственное движение самки - "демонстрацию оркешка" / зачастую их вызывает даже стоящая в неподвижности особь/.

Повидимому, нам удалось показать, что представления о половом поведении как о "цепи рефлексов", когда каждому внешнему стимулу соответствует строго определённая и однозначная реакция, не совсем соответствует действительности. Эта концепция постулировала наличие у половых партнёров одной лишь половой тенденции, зачастую игнорируя экологию нереста, спаривания и саму биологию репродуктивного цикла. Изучение полового поведения показывает, что в процессе его мы имеем дело с неустойчивым равновесием несовместимых тенденций разной интенсивности. Это тенденции к нападению, сексу и половому поведению по отношению к партнёру. Хайнд /1975/ полагает, что взаимодействие таких побуждений имеет место при половом поведении многих представителей рыб и птиц. Вероятно, такая организация нерестового поведения трёхглазой колюшки вытекает из самой экологии размножения данного вида. В репродуктивный период самцы трёхглазой колюшки проявляют территориализм. И занятие гнездового участка и постройка гнезда сопровождаются постоянными попытками соседних самцов проникнуть на гнездовой самца - резидента. Он постоянно вынужден изгонять пришельцев. Кроме того, на

гнездовой участок постоянно преследуют потенциальные враги икры и молоди - незрелые самки, другие виды рыб, мелкие беспозвоночные. Даже только выметавшая икру самка трёхиглой колюшки способна уничтожить кладку, если самец не отгонит её от гнезда сразу же после нереста. Оборона гнезда занимает важное место в общей активности самца Томасик, 1975. Таким образом, без постоянно высокой агрессивности самцов воспроизводство не будет иметь успеха. Как показал Севенстер Sevenster, 1967, в нерестовый этап репродуктивного цикла она не только не уменьшается, но наоборот увеличивается. Одновременно нельзя упускать из виду и необходимость самозащиты самца, что выражается в избегании последним крупных хищников и всех иных опасных объектов, появившихся на гнездовом участке. Агонистическое поведение складывается тем самым из побуждений, которые с одной стороны выражаются в нападении на вторженцев, опасных для икры или молоди и уклонении от встреч с опасными для самого самца. Динамическое равновесие между половой тенденцией и тенденциями к нападению или избеганию представляет собой ту основу, на которой и развивается ритуал ухаживания, как это показали Тинберген /1966, 1970, 1974/ и Хайнд /1975/. Как считает Тинберген, "зиг-загообразный танец" представляет собой конфликт между побуждениями напасть на самку, избежать встречи с ней и половым побуждением. Ни одна из перечисленных тенденций не проявляется в чистом виде, но, взаимодействуя между собой, они порождают качественно новый элемент - "танец", функцией которого является привлечение самки. Севенстер /1961/ выдвинул гипотезу, объясняющую присутствие в половом поведении самцов трёхиглой колюшки родительского "вентиляции". Суть гипотезы сводится к следующему: относительно равная интенсивность агрессивного и полового центров приводит к тому, что они взаимно подавляют друг друга, причем одновременно с этим происходит растормаживание центра родительского поведения, в результате чего и возникает вентиляция. Поддерживающий эту гипотезу Мак-Кензи считает, что у американского вида ручьевой колюшки /*Culaea inconstans* (Kirtland)/ аналогичный эффект наблюдается и в отношении гнездового и родительского поведения McKenzie, 1969. Однако, если в по-

ловом поведении ручьевой колюшки эти элементы встречаются столь редко, что даже не вошли в приводимую автором этограмму, то у трёхиглой колюшки они представляют достаточно частое явление /Рис. 19,20, табл. 1,2/.

С этих же позиций удается интерпретировать "демонстрацию спинны" и "ложное ведение". Первый из этих элементов с высокой корреляцией /табл. I/ переходит в "укусы" и "толчки", почти в чистом виде отражающие агрессивную тенденцию. Это указывает на то, что в основе "демонстрации спинны" также лежит агрессивная тенденция, то есть преобладает побуждение к нападению на самку. Поскольку эта демонстрация не наблюдается при настоящих территориальных конфликтах, можно предполагать наличие в основе её и половой тенденции. Взаимодействие половой и несовместимой с ней агрессивной тенденцией формирует этот качественно новый элемент. Что касается "ложного ведения", то оно создается на основе конфликта, в котором над половой преобладает тенденция избежать контакта. В пользу этого свидетельствует наблюдавшийся нами переход "ложного ведения" в "вертикальную позу угрозы" самцов трёхиглой колюшки [Тинберген, 1974]. Эта поза отражает одновременно две различных тенденции, примерно одинаковые по интенсивности - страха и агрессивности и сменяет укусы и толчки. Эта поза наблюдается на границе территории - месте, где к агрессивным тенденциям рыбы присоединяется "известная доля неуверенности" [Тинберген, 1970, 1974].

Таким образом, еще раз подтверждается вывод Лайнда /1975/ о том, что даже готовый к спариванию самец первоначально реагирует на самку как на врага или соперника. Лишь впоследствии воздействие стимулов, исходящих от самки, снижает агрессивность его. Процесс сближения половых партнёров сопровождается тем самым постепенным снижением уровня тенденций к нападению или избеганию и повышением уровня половой тенденции. Именно этот процесс отражают левые части обеих схем /Рис. 19,20/. Тем не менее, агрессивная тенденция сохраняется постоянно и при неадекватном поведении самки могут опять возникнуть укусы и

толчки. Вероятно, все позы и движения самцов трёхиглой колюшки во время нереста можно вывести из взаимодействия противоречивых тенденций различной интенсивности /табл.3/.

Таблица 3

Взаимодействие половой тенденции и тенденций к нападению и избеганию при возникновении различных элементов полового поведения у самцов трёхиглой колюшки

Интенсивность тенденции к нападению или избеганию	Преобладающая тенденция поза или движение	Интенсивность половой тенденции
высокая	нападение толчки, укусы	весьма низкая
высокая	нападение демонстрация спины	низкая
высокая	избегание ложное ведение	низкая
высокая	нет расширение входа, вентиляция, поливание секретом	высокая
низкая	половая ведение, показ входа, поворот на бок, стимуляция	высокая
весьма низкая	половая оплодотворение икры	высокая

О значении для успеха нереста "расширения входа в гнездо", "вентиляции" его и "поливания клейким секретом" уже упоминалось выше. Эти элементы, во-первых, способствуют снижению травмирования самки агрессивным самцом, во-вторых, при всей их избыточности они скорее полезны, так как содействуют лучшему оформлению гнезда. Биологическая функция "демонстрации спины" и "ложного ведения" раскрывается при анализе ситуаций, в которых они наблюдаются. Самка, уже давно созревшая, активно преследующая самца, вызывает особенно частое повторение этих элементов. Как известно, самка с перезревающей икрой находится в состоянии избыточной половой мотивации и способна реагировать даже на неспецифические раздражители, например, на самца близкого вида [Майр, 1968]. Ввиду того, что движения "демонстрация брюшка" и "приближение к самцу" имеются и у самок девятииглой колюшки /*Pungitius pungitius* L. /, обитающей и нерестящейся в тех же водоёмах и в тот же период, что и трёхиглая колюшка, появление вышеупомянутых демонстраций самца при усиленном "показе самкой брюшка" и отведение такой самки подальше от гнезда /роль стимулов со стороны которого нами уже отмечалась/ может существенно снижать вероятность гибридизации с близким видом и выступает, таким образом, дополнительной "мерой предосторожности".

Высокий уровень агрессивной тенденции выделяет трёхиглую колюшку в ряду остальных представителей этого семейства. Ни у одного из них укусы, толчки, элементы гнездостроительного и родительского поведения не имеют столь высокого удельного веса в половом поведении. Высокий уровень гнездостроительной и родительской активности не может быть объяснён как просто адаптация к своеобразным местам нереста. Дело в том, что американская двуиглая колюшка /*Gasterosteus wheatlandi* / - вид-двойник трёхиглой колюшки размножается в тех же водоёмах и в сходных условиях [McInerney, 1969], не проявляя, однако гнездостроительной активности при ухаживании. Укусы и толчки у него - крайне редкое явление, что свидетельствует о приемлемости гипотезы Севенстера [Sevenster, 1961].

Различия в половом поведении
трёхиглой колюшки из разных мест обитания

Как уже сообщалось выше, специфичных для какого-то одного местообитания поз и движений нам обнаружить не удалось. Предварительные данные по изучению трёхиглых колюшек Чёрного моря также свидетельствуют об отсутствии у черноморских рыб каких-то особых, только им присущих поз и движений полового поведения. Это же отмечено и для колюшек из Японского моря /Kojima, 1975/. Учитывая довольно долгий период разобщённости колюшек в этих разных местообитаниях, а также разнообразие условий в них, можно констатировать, что качественный состав ритуала полового поведения, выражающийся в присутствии в нём определённого набора поз и движений, представляет собой высоко стабильный видовой признак. Позы и движения, описанные нами впервые, скорее всего присутствуют у всех популяций трёхиглой колюшки, просто в задачах предыдущих исследователей, скорее всего, не входил детальный анализ всех элементов полового поведения этой рыбы.

Вместе с тем структура этограмм полового поведения колюшек Белого и Балтийского морей значительно отличаются друг от друга /Рис. 19, 20/. На стадии сближения половых партнёров /левые части обеих схем/ для балтийских рыб характерно большее число возможных переходов от одного поведенческого элемента к другому, в сравнении с беломорскими /42 перехода и 36 соответственно/, а также большая неопределённость поведения. Она выражается в том, что каждая поза или движение балтийских колюшек может перейти в одну из 3,44 / в среднем / следующую позу или движение, в то время как это число у беломорских в среднем составляет 2,88. Причина, видимо заключается в большей агрессивности балтийских самок: учитывая тот факт, что "укусы" и "толчки" представляют собой проявление агрессивного побуждения почти в чистом виде, эту большую агрессивность можно оценить в числах. Балтийские колюшки в 1,3 раза чаще кусают и толкают самок, чем беломорские - общее число агрессивных элементов в 26 нерестах первых равнялось 107 /80 укусов, 27 толчков/, а у вторых - 77 /34 укуса и 43 толчка/. Как

следствие гипотезы Севенстера можно отметить, что более высокий уровень агрессивной тенденции, приходя в конфликт с половой тенденцией, с одной стороны, требует более высокой интенсивности последней, с другой, - вызывает более частое появление в стереотипе полового поведения элементов связанных с гнездостроительным и родительским поведением. Балтийские колюшки 338 раз в 26 нерестах демонстрировали эти формы активности, беломорские - 233 раза, то есть в 1,4 раза меньше.

"Ложное ведение" и "демонстрация спины" присутствовали в стереотипе полового поведения балтийских рыб также чаще, Беломорские 50 раз прибегали к "ложному ведению" и 37 - к "демонстрации спины", балтийские 51 и 56 раз соответственно.

Чем объяснить повышенную интенсивность агрессивной тенденции трёхиглой колюшки Балтики - пока сказать трудно. Близкий вид - девятииглая колюшка в равной степени присутствует в обоих местообитаниях и нерестится в тех же местах, что и трёхиглая колюшка. Хищники и конкуренты молоди, пожалуй в большей степени присутствует именно в балтийских водах, к тому же места нереста трёхиглой колюшки здесь защищены от их проникновения значительно хуже, чем на Белом море /Томелюк, 1975/.

Особенный интерес, на наш взгляд, представляет очень редкое присутствие в стереотипе полового поведения колюшек Белого моря ритуальной позы "подталкивания входящей в гнездо самки" / Рис. 19, табл. I/. На наш взгляд, мы наблюдаем постепенную утерю этого элемента полового поведения в связи с своеобразием мест нереста на литорали Белого моря. Гнезда в этих местах располагаются под камнями /87,3% и гораздо реже - на открытых местах /13,7%. Страниченность пространства, повидимому, явилась одним из факторов, вызывающих постепенное исчезновение этой позы. "Подталкивание" в этих условиях если не невозможно, то весьма затруднительно. Надо отметить, что этот элемент не является видоспецифичным - у близкого трёхиглой колюшке вида - двухиглой колюшки имеется идентичная поза, выполняемая в аналогичной ситуации. Сигнальная ценность её, повидимому, невелика - 70,9% проходили без этой позы вполне успешно. Возможно, что в си-

ду утраты этим элементом своей адаптивной ценности в условиях Белого моря, он может совсем исчезнуть из поведения колюшек, населяющих этот водоём. В то же время у балтийских и черноморских рыб эта поза присутствует во всех нерестах.

Обобщая вышесказанное, можно заключить, что сравнение полового поведения трёхлихих колюшек Белого и Балтийского морей показало наличие начавшегося процесса дивергенции. Несмотря на идентичность поз и движений, последовательность их несколько различна в каждом из местобитаний. Более высокая интенсивность агрессивной тенденции у колюшек Балтики определяет неодинаковость структуры поведения на стадии сближения половых партнёров. Условия среды, в которой протекает размножение, отражаются и на фазе взаимной координации действий самца и самки у беломорских рыб.

Существенных различий в половом поведении не обнаружено, но можно предполагать, что продолжение процесса дивергенции вполне способно так отразиться на стереотипах поведения, что в случае вторичного контакта обнаружится наличие эволюционной изоляции между рыбами этих двух водоёмов, базирующейся не на отличиях составляющих процесс нереста поведенческих элементах, а на несходстве последовательности их чередования в стереотипе, как это уже показано для некоторых видов /Майр, 1968, Хайнд, 1975/.

Хотелось бы отметить плодотворность метода исследования последовательности, с которой позы и движения следуют друг за другом в стереотипе поведения, как при описании видовых стереотипов, так и при изучении внутривидовой изменчивости последних. Можно согласиться с Е. Пановым, утверждавшим, что взаимодействие самца и самки в ходе каждой фазы полового поведения представляет собой скорее стохастический, нежели детерминированный процесс. Как правильно указал этот автор, подобное обстоятельство "заставляет признать недостаточным широко распространённый статистический подход к изучению эволюционной изоляции, основанный на простом сопоставлении идеализированных этотипов близких видов" /Панов, 1974/. Можно добавить, что статистический метод при исследовании внутривидовой изменчивости

в большинстве случаев вообще не даст определённых результатов, так как существенное изменение той или иной позы - относительно редкое эволюционное явление, а небольшие микрорволюционные процессы, выражающиеся в изменении тенденции в порядке чередования стабильных поз и движений и присущие, следовательно, каждой географически изолированной популяции трёхиглой колюшки, выходят за пределы "разрешающей способности" этого метода.

Р Е З Ю М Е

Исследовано половое поведение трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. из разных мест обитания - Белого и Балтийского морей. Приводятся описания и рисунки 16 выделенных поз и движений самцов во время нереста. Сделана попытка объяснения отдельных поведенческих элементов взаимодействием тенденций к нападению или избеганию и половой тенденции различной интенсивности. Высказывается мнение, что половое поведение включает в себя компоненты, функция которых не сводима к действию изолирующих эволюционных механизмов и координации действий половых партнёров. Сравнение полового поведения колюшек из разных мест обитания показало, что между ними имеется ряд различий, часть которых объясняется неодинаковыми уровнями агрессивной тенденции, часть связана с различиями условий внешней среды в местах нереста.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Гомельяк В.Б. 1975. Некоторые аспекты поведения самцов трёхиглой колюшки в период заботы о потомстве в одной из колоний Белого моря. - В кн.: Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии: М., с.81-83.
- Зенкевич Л.А. 1956. Моря СССР, их фауна и флора. М. 424с.
- Кэйн А. 1958. Вид и его эволюция. М. 243с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М. 597с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М. 454с.
- Панов Е.Н. 1974. Изолирующие механизмы в эволюции птиц и пути их изучения. - В гн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. М., с.48-52.

- Рокицкий П.Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск, 320с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.М., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М. 407с.
- Тинберген Н. 1969. Поведение животных. М. 191с.
- Тинберген Н. 1970. Осы, птицы, люди. М.
- Тинберген Н. 1974. Мир серебряистой чайки. М. 248с.
- Фабри К.З. 1972. Этологическая классификация дополнительных функций грудных конечностей и ротового аппарата млекопитающих /к вопросу о принципах этологической классификации/. - "Юмл. МОИП. Стд. биол.", №1, с.5-18.
- Уайнд Р. 1975. Поведение животных. М. 855с.
- McInerney J.E. 1969. Reproductive behaviour of the black-spotted stickleback, *Gasterosteus wheatlandi*. - "J. Fish. Res. Board Can.", №26, p.2061-2075.
- McKenzie J.A. 1969. The courtship behaviour of the male brook stickleback, *Culaea inconstans* (Kirtland). - "Can. J. Zool.", v.47, №6, p.1281-1286.
- McKenzie J.A., Keenleyside M.N. 1970. Reproductive behaviour of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius* (L.)) in South Bay, Manitoulin Island, Ontario. - "Can. J. Zool.", v.48, №1, p.55-61.
- McPhail J.D. 1969. Predation and the Evolution of a stickleback (*Gasterosteus*). - "J. Fish. Res. Board Can.", v.26, №12.
- Morris D. 1958. 1958. The reproductive behaviour of the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). - "Behaviour" (Suppl. 6), p. I-154.
- Sevenster P. 1951. A causal analysis of a displacement activity. - "Behaviour" (Suppl. 9), p. I-170.
- Tinbergen N., Ter Pelkviijk Y. 1937. Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. - "Z. Tierpsychol.", №1.
- Wiepkema P.R. 1961. An ethological analysis of the rep -

reductive behaviour of the Bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). - Arch. Neerland. Zool.,
143: 103-109.

BALTĀS UN BALTIJAS JŪRAS TRĪSADATU STAGARA
(*Gasterosteus aculeatus* L.) SEKSUĀLĀS UZ-
VEDĪBAS SALĪDZINOŠĀ ANALĪZE

V. Gomeļuks

LVU Zooloģijas muzejs

K O P S A V I L K U M S

Dota ģeogrāfiski izolētu Baltās un Baltijas jūru trīs-
adatu stagara (*Gasterosteus aculeatus* L.) seksuālā uzve-
dības analīze. Aprakstītas un zīmējumu veidā fiksētas tē-
viņu 16 pozas un kustības nārsta laikā. Mēģināts izskaid-
rot atsevišķu pozu izcelsmi, izmantojot šo uzvedības ele-
mentu seksuālo un agresīvo dažādas intensitātes tendenču
savstarpējo saistību. Tiek izteikts pieņēmums, ka nārsto-
jošu stagaru uzvedība iekļauj sevī elementus, kuru funkci-
ja ir plašāka par etoloģisko izolējošo mehānismu darbību
un seksuālo partneru darbības koordināciju. Salīdzinot
ģeogrāfiski izolētu stagaru seksuālās uzvedības stereoti-
pus, parādīts, ka starp tiem pastāv rinda atšķirību, no
kurām daļa izskaidrojama ar agresīvās tendences nevienā-
do līmeni, daļa saistīta ar ārējās vides atšķirībām nār-
sta vietās.

A COMPARATIVE STUDY OF THE SEXUAL BEHAVIOUR
OF THE THREE-SPINED STICKLEBACK, *Gasterosteus*
aculeatus L. FROM WHITE AND BALTIC SEAS

V. Gomeliuk

Museum of Zoology of the
Latvian State University

S U M M A R Y

Sexual behaviour of three-spined stickleback *Gasteros-*
teus aculeatus L. from White and Baltic seas was analysed.

There are added description and drawings of 16 distinguished poses and movements of males during the breeding. An attempt is made to explain some elements of behaviour with interrelation of aggressive and sexual tendencies. An opinion is maintained, that sexual behaviour includes components of the function of which should not be reduced to the action of ethological isolated mechanisms and movement of sexual partners. The comparison of sexual behaviour of sticklebacks from different locations shows, that there are certain differences between them, which can partly be explained by different level of aggressive tendency and some of them are connected with different conditions of environment in breeding areas.

ПИТАНИЕ ЩУКИ
В ВОДОХРАНИЛИЩАХ РЕКИ ДАУГАВЫ

Бодниек В.М.

Кафедра зоологии и генетики ЛГУ им.П.Стучки

Исследования по питанию щуки проводились в двух водохранилищах реки Даугавы - Кегумском и Плявиньском. В Кегумском водохранилище работа велась с 1959 по 1961 год и повторно с 1971 по 1974 год. Материал собирался в районе Кайбалы, на литорали, неводом длиной 120 м /величина ячеи 30x30 мм², в кутке - 24x24 мм²/. Проводились как разовые месячные ловы, так и ловы на суточных станциях. На суточных станциях рыбу ловили через каждые 4 часа. Выловленная рыба обрабатывалась по общепринятой методике /1961/. Содержимое пищеварительных трактов просматривалось под биноклем, пищевые объекты просчитывались, и определялся процентный состав по числу экземпляров, встречаемость, среднее число экземпляров на один пищеварительный тракт. Пищевые индексы наполнения желудков определялись по Блегваду.

В первый период исследований было обработано 388 экземпляров щуки. В период с 1971 по 1974 год материал собирался как и в первый период, но не ежемесячно, а по сезонам. В 1972 г. была сделана одна суточная станция. Всего за этот период было обработано 82 кишечных тракта щуки.

В Плявиньском водохранилище исследования проводились с 1966 по 1969 г. ежемесячно, с апреля по ноябрь. Суточные станции не проводились. Материал собирался и обрабатывался так же, как и в Кегумском водохранилище; всего было обработано 85 кишечных трактов щуки.

Результаты исследований питания щуки в Кегумском водохранилище изложены в нашей работе /1969 г./ и сводятся к тому, что основную пищу щуки составляет взрослая рыба, преимущественно *Cyprinidae*, реже *Cobitidae*, *Percidae*, *Esocidae*. Молодь рыб имела меньшее значение. По сезонам

Таблица I

Состав пищи щуки Кегумского водохранилища
по сезонам года /средние данные суточных станций
1960 года/

Пищевые объекты	май, n=65		Июль, n=25		сентябрь, n=23	
	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа
<i>Asellus</i>						
<i>aquaticus</i>	54	12,3	3	1,5	2	3,1
<i>Chironomidae</i> /личинки/	10	2,3	28	14,6	2	3,1
<i>Ephemeroptera</i>	24	5,5	-	-	-	-
<i>Jassidae</i>	-	-	4	2,0	-	-
<i>Odonata</i> /личинки/	44	10,2	-	-	-	-
<i>Bryozoa</i> /кусочки/	223	50,9	122	64,7	46	73,1
<i>Cyprinidae</i> /не определены/39		-	10	-	4	-
<i>Rutilus</i> <i>rutilus</i>	9	13,9	3	12,0	3	14,4
<i>Phoxinus</i> <i>phoxinus</i>	1		-		-	
<i>Perca</i> <i>fluviatilis</i>	5		5		-	
<i>Acerina</i> <i>cernua</i>	6		2		-	
<i>Lucioperca</i> <i>lucioperca</i>	1		-		1	
<i>Cobitis</i> <i>taenia</i>	1		1		-	
<i>Esox lucius</i> Молодь рьб	16		2,6		8	
<i>Varia</i>	6	1,3	2	1,0	1	1,5
Всего	438	100,0	188	100,0	63	100,0

состав пищи щуки /преобладающая размерная группа 20-30 см/ менялся следующим образом: весной /май/ - на первом месте рыба /преимущественно плотва/, на втором - водяной ослик, на третьем - личинки стрекоз; летом /июль/ - в пище преобладает рыба и личинки хирономид; осенью /сентябрь/ - увеличивается значение рыбы /I таб./ . Рассматривая питание щуки в суточном аспекте, следует отметить, что в любое время суток преобладала рыба. Кроме того, во все сезоны в пище встречались и мелкие кусочки мшанок, которых было сравнительно много, но из-за своих малых размеров, они существенного значения в пище щуки не могли иметь. Плотва в пище щуки имела размеры /1 / от 6 см до 14 см, окунь - от 5,5 см до 10,2 см, ерш до 11 см. ⁰Самое высокое содержание рыбы в пище щуки было отмечено в сентябре, в 18 часов /50,1% от общего числа пищевых объектов, в среднем I экз. на I желудок, встречаемость 100%/.

Определенное значение имели и личинки хирономид, в особенности в июле. В мае больше всего их было обнаружено в вечерние часы /20 час/, в июле в утренние /около 10 час/.

В Плявиньском водохранилище в 1966 г. /первый год исследований/ по питанию щуки собран материал в июле, сентябре, октябре и ноябре. Как видно из таблицы 2, основным объектом питания щуки, как и в Кегумском водохранилище, была рыба.

В июльских и октябрьских пробах пища была сильно переварена, и только по наличию глоточных зубов можно было определить принадлежность рыб к сем. Cyprinidae. В сентябрьских пробах, кроме переваренных Cyprinidae, можно было констатировать *Cobitis taenia* /L = 8 см/. В ноябрьских пробах были обнаружены: *Rutilus rutilus*, *Perca fluviatilis* и *Gobio gobio*. В пище неполовозрелой щуки встречались *Scladocera* и *Sopropoda* /Cyclops/. В 1967 г. по питанию щуки удалось собрать материал лишь в весенний период /таблица 3/.

Таблица 2
Питание щуки в Плавинском водохранилище в 1966 г.

Пищевые объекты	ИЮЛЬ L=25,5-35,0см n = 7		сентябрь L=32,5-43,0см n = 6		Октябрь L=30,0-43,0см n = 6		ноябрь L=32,2-42,5см n = 6	
	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа
Asellus aquaticus	-	-	-	-	-	-	3	13,0
Chironomidae /личинки/	1	10,0	3	15,0	-	-	8	34,7
Bryozoa	1	10,0	1	5,0	1	3,7	1	4,4
Pisces	3	30,0	16	80,0	23	85,2	10	43,5
Gladocera	-	-	-	-	2	7,4	-	-
Cyclops	5	50,0	-	-	-	-	-	-
Rana	-	-	-	-	1	3,7	1	4,4
Всего	10	100,0	20	100,0	27	100,0	23	100,0

Питание щуки в Плявиньском
водохранилище весной 1967 г.

Пищевые объекты	апрель L=32,2-43,0 см n = 17		май L=32,2-43,0 см n = 16	
	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа
Chironomidae	-	-	4	9,3
Oligochaeta	-	-	23	53,5
Bryozoa	-	-	4	9,3
Pisces /взрослые/	28	62,2	12	27,9
Pisces /мальки/	13	28,9	-	-
Varia	4	8,9	-	-
Всего	45	100,0	43	100,0

В апрельских пробах из рыб в пище щуки были констатированы *Rutilus rutilus*, *Cobitis taenia* /3 экз./, *Ammodytes tobianus* /1 экз./, *Esox lucius* /3 экз./, *Perca fluviatilis* /2 экз./, *Varia* составляли *Chironomidae*, *Bryozoa*. Пищеварительные тракты были наполнены илом.

В мае довольно большое значение имели *Oligochaeta*. Из рыб - представители сем. *Cyprinidae*.

В сентябре был выловлен только один экземпляр щуки, пища которой состояла исключительно из *Leucaspius delineatus* /Heck/ /9 экз./.

В 1968 году удалось собрать материал лишь в мае /таблица 4/.

В пробах от 7 мая пища была сильно переварена, в двух желудках нельзя было констатировать никаких фрагментов, все представляло однородную переваренную массу. Из рыб можно было определить *Cyprinus gobicus* /L=11,5 см/. В пробах от 25 мая была неполовозрелая щука, и ее пища в основном была представлена куколками *Endochironomus*, некоторое значение имели мальки рыб. В 1969 г. по пита-

Таблица 4

Питание щуки Плявиньского водохранилища
в мае 1968 г. /р-н.Кокнесе/

Пищевые объекты	7 МАЯ L=35,5-43,6 см n = 7		25 МАЯ L=27,3-33,4 см n = 16	
	Число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа
Oligochaeta	1	20,0	-	-
Odonata /личинки/	-	-	1	4,0
Endochironomus /куколки/	-	-	21	84,0
Pisces	4	80,0	3	12,0
Всего	5	100,0	25	100,0

ниже щуки был собран материал в июне и в июле /таблица 5/.
Varia представляют переваренные остатки личинок насекомых.
Среди рыб - преимущественно плотва /L = 9 см - 10 см/.
В двух желудках остатки макрофитов. Из рыб встречались
в основном представители сем. Cyprinidae.

Таблица 5

Питание щуки в Плявиньском водохранилище
в июне и июле 1969 г. /р-н.Кокнесе/

Пищевые объекты	17 ИЮНЯ L=35,0-41,2 см n = 6		13 ИЮЛЯ L=35,0-42,1 см n = 13	
	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа
Cyclops	-	-	32	72,8
Cladocera	-	-	6	13,7
Bryozoa	-	-	2	4,5
Pisces /мальки/	-	-	2	4,5
Pisces /взрослые/	5	83,4	2	4,5
Varia	1	16,6	-	-
Всего	6	100,0	44	100,0

Таблица 6

Средние спектры питания щуки
Плявиньского водохранилища по годам /1966-1969/

Пищевые объекты	1966		1967		1968		1969	
	n = 25		n = 33		n = 23		n = 19	
	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа	число экз.	% от общ. числа
<i>Acellus</i>								
<i>aquaticus</i>	0,7	3,6	-	-	-	-	-	-
<i>Chironomidae</i> /личинки/	3,0	15,4	2,0	4,6	-	-	-	-
<i>Endochironomus</i> /куколки/	-	-	-	-	21,0	70,0	-	-
<i>Bryozoa</i>	1,0	5,0	2,0	4,6	-	-	1,0	4,0
<i>Cladocera</i>	0,5	2,5	-	-	-	-	3,0	12,0
<i>Cyclops</i>	1,2	6,1	-	-	-	-	16,0	64,0
<i>Oligochaeta</i>	-	-	11,5	26,2	1	3,3	-	-
<i>Odonata</i>	-	-	-	-	1	3,3	-	-
<i>Pisces</i> /взрослые/	13,0	66,4	20,0	45,5	7	23,4	3,5	14,0
<i>Pisces</i> /мальки/	-	-	6,5	14,5	-	-	1,0	4,0
<i>Rana</i>	0,2	1,0	-	-	-	-	-	-
<i>Varia</i>	-	-	2,0	4,5	-	-	0,5	2,0
Всего	19,5	100,0	44,0	100,0	30,0	100,0	25,0	100,0

В таблице 6 показаны средние спектры питания щуки по годам в Плявиньском водохранилище.

Сравнивая средние данные по годам, видно, что во все годы в пище щуки преобладала рыба. Некоторое значение имели личинки *Chironomidae* /1966, 1967/. Для неполовозрелой щуки имели значение *Copepoda* /*Cyclops*/ и *Glaucocera*. *Oligochaeta* имели значение в весенний период /1967, 1968/.

Интересно отметить исчезновение *Acellus aquaticus*; наличие которого в пище щуки было отмечено лишь в 1966 г., когда рыба ловилась у устья р. Айвиесте.

В 1969 г. обследовался район Кокнесе, была выловлена неполовозрелая рыба, в пище которой было много ветвистых рачков, но практически первое место занимала рыба. Средние данные по всем годам показывают, что рыба в рационе щуки составляла 41,9%. Затем следуют личинки и куколки насекомых /30,5%/ и наконец малощетинковые черви.

Результаты исследования питания щуки Кегумского водохранилища в 1971 г. следующие. В июне были выловлены лишь 2 экз. щуки и в желудках у них была обнаружена только рыба - красноперка длиной 7,8 см и 5,0 см, а также плотва длиной 12,0 см. В сентябре пища щуки /ночной лов/ состояла на 80% из рыбы. Были обнаружены окунь, ерш, плотва, причем пища была сильно переварена.

В мае 1972 г. были выловлены лишь 4 экз. щуки, пищу которых в основном составляла рыба из сем. *Cyprinidae*.

По 1973 г. имеются данные за август.

Как видно из таблицы 7, рыба составляла 87,5%. Окунь встречались размерами от 6 см до 11,5 см. Из 14 проанализированных пищеварительных трактов, 3 были совершенно пустые, а в остальных пища была сильно переварена. Из гаммарид в пище щуки встречался *Pontogammarus robustoides*.

В данной пробе 7 экз. /50%/ были неполовозрелыми /*juv* /, 5 экз. /все самцы/ имели II стадию и 2 экз. /самки/ - III стадию зрелости гонад.

Состав пищи щуки 20 VIII 1973

L = 16,0-50,0 см, n = 14

Пищевые объекты	Число экз.	% от общ. числа	В сред- нем на I желудок	% встре- чае- мости
Gammaridae	2	8,3	0,14	7,1
Chironomidae	1	4,2	0,07	7,1
Perca fluviatilis	8	33,3	0,6	57,1
Cyprinidae	10	41,6	0,7	71,4
Pisces				
/сильно переварен- ные/	3	12,6	0,2	21,4
Всего	24	100,0		

Состав пищи щуки осенью 1973 г. представлен в таб-
лице 8.

Таблица 8

Состав пищи щуки 17 X 1973 г.

L = 35,0 - 46,0 см, n = 7

Пищевые объекты	число экз.	% от общ. числа	В сред- нем на I желудок	% встре- чае- мости
Chironomidae /личинки/	4	13,4	0,5	14,2
Trichoptera /личинки/	8	26,7	1,1	14,2
Bryozoa	2	6,6	0,3	28,5
Hirudinea	2	6,6	0,3	14,2
Gammaridae	1	3,3	0,5	14,2
Pisces	10	33,4	1,4	85,7
Rana	3	10,0	0,4	43,0
Всего	30	100,0		

Из рыб было обнаружено два окуня, а остальные сильно переваренные Cyprinidae. Из гаммарид - Pontogammarus robustoides. Как видно из таблицы, в октябре в пище щуки появляются уснувшие лягушки.

Половой состав щуки в этой пробе следующий: самцов - 4 экз., самок - 3. Все самцы имели III стадию зрелости гонад, самки - IV.

За 1974 год имеем материал за август, состав пищи отражен в таблице 9.

Таблица 9
Состав пищи щуки 20 VIII 1974 г.
L = 24,5 - 42,0 см, n = II

Пищевые объекты	число экз.	% от общ. числа	В сред- нем на I желудок	% встре- чае- мости
Chironomidae /личинки/	3	8,9	0,27	18,1
Ephemeroptera /личинки/	8	23,6	0,72	18,1
Trichoptera /личинки/	1	2,9	0,1	9,0
Endochironomus /куколки/	1	2,9	0,1	9,0
Bryozoa	5	14,7	0,45	18,1
Nirudinea /Piscicola/	1	2,9	0,1	9,0
Cyprinidae	5	14,7	0,45	18,1
Perca fluviatilis	1	2,9	0,1	9,0
Pisces /не определены/	9	26,5	0,8	81,8
Всего	34	100,0		

В августе 1974 года основную роль в питании щуки имела рыба. Следует отметить, что из Cyprinidae, как и в предыдущих пробах, в основном встречалась плотва. По половому составу это были главным образом самцы, составля-

ющие 62,6%, которые имели II - III стадии зрелости гонад. Самки /36,4%/ тоже имели гонады II-III и III стадии зрелости.

При сравнении состава пищи щуки Кегумского водохранилища по исследованиям шестидесятих годов с результатами исследований семидесятих видно, что в основном он сходен и состоит преимущественно из малоценной рыбы. В количественном отношении процент рыбы в пище щуки в последние годы повысился. Исчез из пищи водяной ослик, и в некоторых случаях появился *Pontogammarus robustoides*.

Сравнивая состав пищи щуки Кегумского и Плявиньского водохранилищ, видно, что в основном он сходен; как в одном, так и в другом превалирует рыба. В Плявиньском водохранилище, весной большее значение чем в Кегумском имели *Oligochaeta*. Это объясняется особенностями кормовой базы, т.к. по данным Е.М.Костричкиной /1975/ в донной фауне Плявиньского водохранилища преобладают малочетинковые черви.

Резюме

Основной пищей щуки как в Кегумском, так и в Плявиньском водохранилищах является рыба, главным образом плотва, реже окунь, ерш, пескарь, щука и др., осенью, с октября, в пище появляются уснувшие лягушки.

Плотва и окунь самые многочисленные рыбы Кегумского и Плявиньского водохранилищ, и вследствие этого являются основными потребителями кормовой базы этих водохранилищ, но сами создают качественно сравнительно низкую рыбную продукцию. Щука является более ценным пищевым продуктом, и, питаясь указанными малоценными рыбами, освобождает кормовую базу для более ценных рыб - бентофагов /леща, голавля и др./ . Из беспозвоночных некоторое значение в пище щуки имеют личинки насекомых - Chironomidae, Ephemeroptera, Odonata и др., а также Oligochaeta и Bryozoa.

Щука является ценным объектом промысла и биологическим мелиоратором водоема, так как снижая численность малоценных рыб, в основном плотвы, способствует сохранению

кормовой базы для ценных рыб - бентофагов.

Л и т е р а т у р а

- Боднек В.М. 1969. Суточное и сезонное питание окуня и щуки в Кегумском водохранилище. - В кн.: Гидрология, гидробиология и ихтиология Кегумского водохранилища. "Ученые записки ЛГУ им.П.Стучки;" т.66, с.247-276.
- Костричкина Е.М. 1975. Питание и пищевые отношения рыб Кегумского и Плявиньского водохранилищ. - В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря, №II. Рига, с.66.
- Руководство по изучению рыб в естественных условиях. - 1961.М.
- Солонинова Л.Н. 1974. Биология и хозяйственное значение щуки в Бухтарминском водохранилище. - Автореферат дис.на соиск.учен.степени канд. биол.наук. Казань.

LĪDAKAS BAROŠANĀS DAUGAVAS ŪDENSKRĀTUVĒS

V.Bodniece

К о р с а в и л к у м с

Līdakas galvenie barības objekti kā Ķeguma, tā arī Pļaviņu ūdenskrātuvē ir zivis, galvenokārt raudas, retāk asari, ķīši, grunduļi, līdakas u.c. Rudenī, sākot ar oktobri, barībā parādās vardes.

Rauda un asaris ir visizplatītākās zivis Ķeguma un Pļaviņu ūdenskrātuvēs, un kā tādas ir galvenās barības bāzes izmantotājas, bet pašas ir samērā mazvērtīgas. Līdaka ir kvalitatīvi augstvērtīgāka, un, izmantojot barībā minētās mazvērtīgās zivis, saglabā barības bāzi vērtīgajām zivīm - bentofāgiem /plaudim, sapalam u.c./. No bezmugurkaulniekiem zināma nozīme līdaku barībā ir kukaiņu kāpurjiem - Chironomidae, Ephemeroptera, Odonata u.c., kā arī Oligochaeta un Bryozoa.

Līdaka ir vērtīga rūpnieciski izmantojama zivs, kā

arī ūdensbaseinu biomeliorators: samazinot mazvērtīgo zivju, galvenokārt rauda krājumus, tā saglabā bāzi vērtīgākām zivīm - bentofāģiem.

ERNÄHRUNG DES HECHTES IN DEN STAUSEEN VON FLUSS DAUGAVA

V. Bōdniece

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die Hauptnahrung des Hechtes in den Stauseen von Kegums und Flavinās bilden Fische, vornehmlich Plötze, seltener Barsch, Kaulbarsch, Gründling, Hecht u.a., im Herbst, vom Oktober an, erscheinen als Nahrung auch entschlafene Frösche.

Plötze und Barsch sind die zahlreichsten Fischarten in den Kegumer und Flaviner Stauseen und sie sind auch die hauptsächlichsten Konsumenten der Futterbasis, doch erzeugen sie selbst eine qualitativ verhältnismässig minderwertige Fischproduktion. Der Hecht stellt ein vollwertige Speiseprodukt dar, und indem er sich von den genannten minderwertigen Fischarten ernährt, gibt er die Futterbasis für die wertvolleren Fischbenthophage /Blei, Döbel u.a./ frei. Von den Wirbellosen haben die Larven der Insekten Chironomidae, Ephemeroptera, Odonata, - und Oligochaeta, Eryzoa einige Bedeutung.

Der Hecht ist ein wertvolles Objekt des Fischereigewerbes und ein biologischer Meliorator der Gewässer, indem er die Zahl der minderwertigen Fische, hauptsächlich der Futterbasis für die wertvollen Fischbenthophage fördert.

S A T U R S

M A M M A L I A

- D e r j a g i n a M., Z e r e n k o T. Uzvedības un
manipulāciju aktivitātes formēšanās divām
Microtus ģints lauku strupastu sugām post-
nātālajā ontogenezē 7
- S t e l b o v s I, B e ģ a j e v s A. Finvaļa, Ba-
laenoptera physalus L. (Cetacea, Balaeop-
teridae) ķermena atradums Rīgas jūras lī-
ņī 28

A V E S

- R ū t e J. Par migrācijas pārvietošanās ātrumu un
zilišu (Parus) ģints putnu piemēra 34

A M P H I B I A

- B e ģ a j e v s A. Mazā tritona, Triturus vulgaris
L. (Urodela, Salamandridae) seksuālā uz-
vedība 52

P I S C E S

- G o m e ģ u k e V. Baltās un Baltijas jūras trisa-
datu stagara (Gasterosteus aculeatus L.)
seksuālās uzvedības salīdzināšana analī-
ze 77
- B o d n i e o e V. Līdakas barošanās Daugavas
ūdenskrātuvēs II4

СОДЕРЖАНИЕ

МАММАЛИА

Дерягина М.А., Зоренко Т.А. Формирование поведения и манипуляционной активности у двух видов серых полёвок рода *Microtus* в постнатальном онтогенезе 7

Столбов И.А., Беляев А.А. О находке туши сельдяного кита *Balaenoptera physalus* L. (Cetacea, Balaenopteridae) в Рижском заливе 28

AVES

Руте Ю.Д. О скорости миграционного передвижения на примере синиц рода *Parus* 34

АМФИБИЯ

Беляев А.А. Половое поведение обыкновенного тритона *Triturus vulgaris* L. (Urodela, Salamandridae) 52

PISCES

Гомельюк В.Е. Сравнительное изучение полового поведения трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. Белого и Балтийского морей . . . 77

Бодние К.В.М. Питание щуки в водохранилищах реки Даугава 114

CONTENTS - INHALT

MAMMALIA

- Deryagina M., Zorenko T. The formation of behaviour and manipulating activity in ontogenesis in two species of common voles (Genus *Microtus*) 7
- Stolbcw I., Beljajew A. Über den fund eines finnvals, *Balaenoptera physalus* L. (Cetacea, Balaenopteridae) im Rigaer Meerbusen 28

AVES

- Rute J. On the speed of migration as observed with the tit (genus *Parus*) 34

AMPHIBIA

- Beljajew A. Balzverhalten des Teichmolchea, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae) 52

PISCES

- Gomeljuk V. A comparative study of the sexual behaviour of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. from White and Baltic seas 77
- Bodnice V. Ernährung des Hechtes in den Stauseen von fluss Daugava II4

Труды музея зоологии

Выпуск 15

В Е Р Т Е В Р А Т А

Редакторы: Я. Лусис, Р. Довгополова
Технический редактор Т. Зоренко
Корректор Т. Зоренко

Латвийский государственный университет им. П. Стучки
Рига 1976

Подписано к печати 4 ноября 1976 года. Зак. № 1324.
Бумага №1. Ф/с 60x84/16. Физ. п. л. 8,5. Уч.-и. л. 6,0
Тираж 500 экз. Цена 60 к.

Отпечатано на ротапринте, Рига-50, ул. Вейденбаума, 5
Латвийский государственный университет им. П. Стучки