

POLSKA AKADEMIA NAUK — ZAKŁAD BADAŃ NAWKI
ACTA THERIOLOGICA

VOL. VIII, 6: 95—114.

BIAŁOWIEŻA

15.X.1964

B. A. МЕЖЖЕРИН
(V. A. MEZHHERIN)

Явление Денеля и его возможное объяснение

Dehnel's phenomenon and Its Possible Explanation

Zjawisko Dehnela i próba jego tłumaczenia

[С 8 табл. и 9 Рис.]

I. Введение	95
II. Методика и материал	96
III. Материалы, подтверждающие существование явления Денеля	97
IV. Особенности питания землероек	98
V. Суточная потребность в пище	101
VI. Географическая изменчивость веса тела землероек	104
VII. Особенности географического распространения некоторых видов землероек на территории СССР и причины, его определяющие	106
VIII. Выводы	108
Литература	110
Summary	112
Wyniki i wnioski	113

I. ВВЕДЕНИЕ

В 1949 г. Август Денель опубликовал свою работу, посвященную исследованию р. *Sorex Linnaeus*, 1758 (Dehnel, 1949), а спустя год р. *Neomys Kaup*, 1829 (Dehnel, 1950). В этих работах на огромном материале было впервые описано чрезвычайно интересное явление, свойственное землеройкам. Как оказалось, у этой группы животных в предзимний периоды отмечается резкое уменьшение веса и длины тела, ширины и высоты черепной коробки.

Описанное явление вступило в явное противоречие со всем тем, что нам было известно ранее о млекопитающих в этом отношении. А поэтому и не могло не привлечь внимание зоологов, занимающихся изучением этой группы.

Начиная с 1951 г. появилось много работ, в которых единодушно подтверждалось, описанное Августом Денелем явление, и в настоящее время оно уже получило широкое признание (Kubik, 1951; Serafiński, 1955; Rusek, 1955; 1957; 1956; 1963; Schubarth, 1958; Crowcroft & Ingles, 1959).

Время сомнений прошло, и на повестку дня стал вопрос о причинах, вызывающих это явление. В общих чертах причины этого интересного явления уже известны, благодаря многочисленным работам последователей Августа Денеля, и в первую очередь благодаря работам Пуцека (1955; 1957; 1959; 1963). Однако многие детали, к сожалению, до настоящего остаются неясными и нуждающиеся в дальнейшем изучении.

В настоящей работе делается попытка дать объяснение явлению Денеля, как своеобразной адаптации землероек к низким температурам. Подобная задача потребовала привлечения различных материалов, как по их сезонной изменчивости, так и по их экологии, и географическому распространению. Все это и сказалось на характере построения данной статьи.

II. МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

Настоящая работа явилась результатом экспериментальных работ, проведенных автором в течение 1959—1961 гг.

За время работы поставлено 23 серии экспериментов, в которых было использовано следующее количество осей:

<i>Sorex minutus</i> Linnaeus, 1766	— 7,
<i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758	— 15,
<i>Cricidura suaveolens</i> (Pallas, 1811)	— 2,
<i>Crocidura leucodon</i> (Hermann, 1780)	— 7.

В каждой серии использовалось от 1 до 6 зверьков одновременно. Более чинство зверьков в опытах использовались многократно.

Таблица 1.
Исследованный материал по месяцам.

Месяцы	<i>S. araneus</i>		<i>S. minutus</i>	
	взвешено и измерено	измерено черепов	взвешено	измерено черепов
I	40	63	4	7
II	2	3	—	—
III	14	22	5	5
IV	25	25	7	14
V	7	18	5	7
VI	74	140	89	100
VII	18	67	6	56
VIII	19	52	9	28
IX	76	106	19	23
X	106	142	22	23
XI	17	73	1	5
XII	24	44	11	12
I—XII	421	754	178	280

Почти весь живой материал добывался в летний период, за исключением одного случая, когда в эксперименте использовались землеройки, отловленные осенью. К летнему периоду относится и основная масса поставленных опытов.

Большая часть землероек во время эксперимента содержалась на свежих коконах муравьев и лишь в одном случае им давались личинки мясной мухи.

Все зверьки в эксперименте содержались без гнезда, в качестве подстилки использовался речной песок, древесные опилки или подшивалась плотная бумага, когда зверки находились в металлических садках при отрицательных температурах.

Для содержания зверьков при различных температурах, мы использовали погреб, ледник, холодильник и экологическую камеру.

В день эксперимента зверьки не подвергались предварительной подготовке, т. е. они сразу же помещались в те температурные условия, при которых проходил эксперимент. Несмотря на это землеройки прекрасно переносили, подчас довольно резкие температурные колебания (от 22° до -2°).

Кроме этих, в работе используются и другие материалы. Так, мы приводим данные анализа 533 желудков трех видов землероек, измерения черепов, длины и веса тела обыкновенной и малой бурозубок из Киевской и Черкасской областей (таблица 1).

III. МАТЕРИАЛЫ, ПОДТВЕРЖДАЮЩИЕ СУЩЕСТВОВАНИЕ ЯВЛЕНИЯ ДЕНЕЛЯ

В настоящем разделе мы приводим материалы, которые достаточно четко показывают, что у двух видов землероек в течение их жизни происходят заметные изменения таких показателей, как длина и вес тела, ширина и высота черепной коробки.

Изменения этих показателей имеют ясно выраженный закономерный характер.

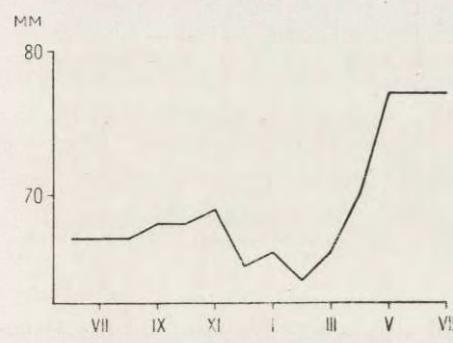


Рис. 1. Изменение длины обыкновенной бурозубки в течение жизни.

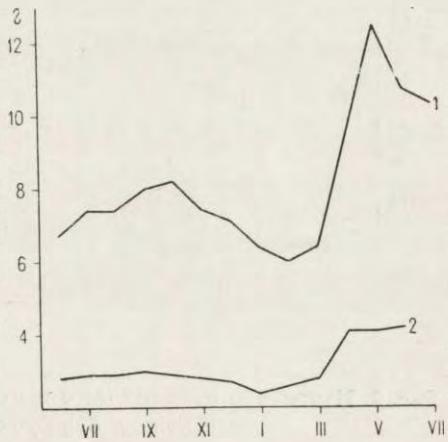


Рис. 2. Изменение веса тела в течение жизни: 1. обыкновенная бурозубка, 2. малая бурозубка.

В рис. 1 обращают на себя внимание следующие изменения: с начала самостоятельной жизни (июнь) длина тела обыкновенной бурозубки постепенно увеличивается и в ноябре достигает наибольшего показателя, затем с ноября отмечается заметное уменьшение ее, которое продолжается до февраля; начиная с марта отмечается резкое увеличение этого показателя и достигает максимума к концу жизни обыкновенной бурозубки.

Как видно из рис. 2, вес тела землероек в течение жизни изменяется аналогично длине тела, правда, имеются и некоторые отличия. Так, в осенний период вес тела наибольшим становится у обыкновенной бурозубки в октябре, а у малой бурозубки в сентябре; после зимы наибольшим вес тела бывает в мае, т.е. к началу размножения.

Изменения ширины и высоты черепной коробки (рис. 3) протекают сходным образом с изменением веса тела землероек. Следует отметить, что ширина черепа землероек в течение жизни изменяется менее резко, чем высота, но и ее изменения не вызывают никаких сомнений.

Рассмотренные изменения, несомненно, взаимосвязаны друг с другом и, по всей вероятности, вызываются одними и теми же причинами.

IV. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ЭЗЕМЛЕРОЕК

Как отмечает Строганов (1957), в 1928 г. Winge высказал предложение, что „карликовые размеры“ землероек есть результат специализации к добывче определенной пищи. Как видно из его работы, он также согласен с подобным объяснением.

В настоящее время имеется большое число работ, посвященных питанию землероек (Лавров, 1943; Попов, Воронов и Кулакова, 1950; Тупикова, 1949; Crowcroft, 1951; 1957; Юдин, 1956,

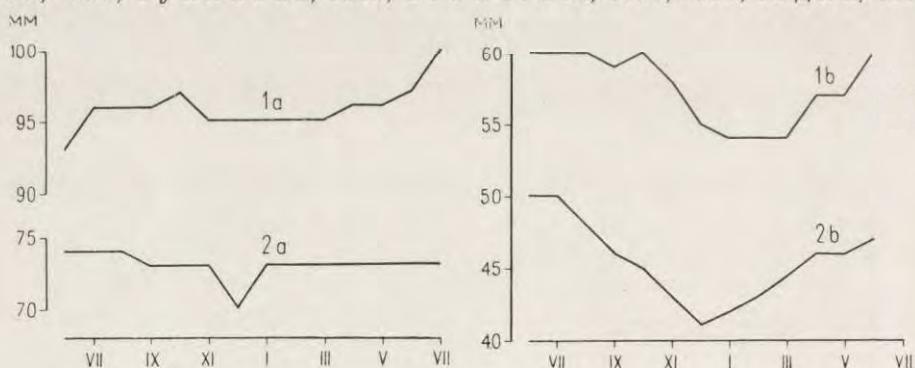


Рис. 3. Изменение ширины (а) и высоты (в) черепа в течение жизни: I. обыкновенная бурозубка, 2. малая бурозубка.

1962; Благосклонов, 1957; Попов, 1960; Лапинь, 1961; Kiselewska, 1963). Несмотря на это, особенности питания различных видов исследованы еще совершенно недостаточно. Это объясняется в первую очередь тем, что в большинстве случаев материалы по питанию были получены путем постановки лабораторного эксперимента или же, если и изучалось солерхимое желудков, то зверьки добывались с помощью ловчих траншей. Последнее, разумеется, не выдерживает критики. Поскольку землеройки, находясь в траншее, поедают все, что они могут съесть. Характерным в этом отношении является тот факт, что Попов (1960) у большого числа землероек, отловлен-

ных траншеями, в желудках обнаружил песок, который не имеет для них никакой пищевой ценности.

Материалы, полученные путем постановки лабораторного эксперимента, представляют несомненную ценность, но, к сожалению, в них зачастую не находят отражение специфические особенности питания различных видов.

В связи с этим, при освещении особенностей питания землероек, мы будем исходить из данных, полученных нами путем анализа желудков, у землероек добывших давилками. Учитывая то, что нами ранее (Межжерин, 1954; 1959) приводились подробные списки животных, поедаемых землеройками, хотя и на меньшем материале,

Таблица 2.

Число исследованных желудков землероек в различные сезоны года.

Вид	Число исследованных желудков				
	Весна	Лето	Осень	Зима	Всего
<i>Sorex araneus</i>	54	124	184	68	430
<i>Sorex minutus</i>	14	61	20	5	100
<i>Neomys fodiens</i>	2	6	12	3	23

Таблица 3.

Соотношение основных групп кормов в питании *S. araneus*.

Вид пищи	Весна		Лето		Осень		Зима		Годовой баланс	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Lumbricidae</i>	6	10,8	11	8,8	23	11,0	9	12,6	49	9,6
<i>Gastropoda</i>	6	10,8	2	1,6	48	19,0	27	29,4	83	19,4
<i>Araneida</i>	10	16,2	15	12,0	30	13,0	26	23,8	81	13,4
<i>Heteroptera</i>	15	18,9	3	2,4	3	1,5	10	12,6	32	5,0
<i>Coleoptera</i>	61	59,4	147	76,8	144	56,0	73	54,6	425	56,0
<i>Hymenoptera</i>	10	9,8	20	12,0	47	18,0	14	15,4	91	13,4
<i>Diptera</i>	23	18,0	177	23,2	705	11,5	34	22,4	939	15,6
<i>Lepidoptera</i>	—	—	11	3,2	74	3,5	3	4,2	88	2,8

1. —число встреченных экземпляров; 2. —% встречаемости

в настоящей работе мы их не приводим, за исключением водяной куторы. Тем более, что больший материал не показал существенных отличий, от данных, приведенных нами ранее, а некоторая детализация в настоящей работе не имеет решающего значения.

Как видно из таблицы 2, материал по питанию землероек охватывает все сезоны года, что позволяет значительно глубже изучить его особенности.

Список кормов, поедаемых обыкновенной бурозубкой, довольно обширен и включает в себя 60 наименований. Он обнимает животных от дождевых червей до детенышей мышевидных грызунов, кроме того, и некоторые растительные объекты (семена и вегетативные час-

Таблица 4.

Соотношение различных групп кормов в питании *S. minutus*.

Вид пищи	Весна		Лето		Осень		Зима		Годовой баланс	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Araneida</i>	4	28,4	3	4,8	4	20,0	1	20,0	12	12,0
<i>Heteroptera</i>	—	—	3	4,8	—	—	1	20,0	4	4,0
<i>Coleoptera</i>	10	63,9	52	72,0	20	80,0	3	60,0	85	73,0
<i>Hymenoptera</i>	12	28,4	20	24,0	4	10,0	1	20,0	37	22,0
<i>Diptera</i>	8	28,4	7	9,6	10	40,0	2	40,0	27	20,0
<i>Lepidoptera</i>	—	—	—	—	1	5,0	—	—	1	1,0

Таблица 5.

Состав пищи *N. fodiens*.

Вид пищи	Весна		Лето		Осень		Зима		Годовой баланс	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Lumbricidae</i>	—	—	—	—	—	—	1	33,3	1	4,3
<i>Mollusca</i>	—	—	—	—	14	59,5	1	33,3	15	34,4
<i>Araneida</i>	—	—	—	—	3	17,0	3	66,6	6	27,2
<i>Jassidae</i>	—	—	—	—	1	8,5	—	—	1	4,3
<i>Aphididae</i>	—	—	—	—	53	8,5	—	—	53	4,3
<i>Corixidae</i>	—	—	—	—	4	8,5	—	—	4	4,3
<i>Heteroptera</i> *	1	50,0	1	16,6	4	17,0	—	—	6	17,2
<i>Carabidae</i>	—	—	1	16,6	1	8,5	2	33,3	4	12,9
<i>Dytiscidae</i>	—	—	—	—	—	—	1	33,3	1	4,3
<i>Staphylinidae</i>	—	—	—	—	—	—	2	66,6	2	8,6
<i>Tenebrionidae</i>	—	—	1	16,6	—	—	—	—	1	4,3
<i>Cerambicidae</i>	—	—	1	16,6	—	—	—	—	1	4,3
<i>Coleoptera</i> *	1	50,0	2	33,3	6	42,5	3	33,3	12	38,7
<i>Formicidae</i>	—	—	1	16,6	15	17,0	—	—	16	12,9
<i>Tipulidae</i>	—	—	—	—	3	8,5	—	—	3	4,3
<i>Muscidae</i>	—	—	—	—	1	8,5	—	—	1	4,3
<i>Diptera</i> *	—	—	1	16,6	—	—	—	—	1	4,3
<i>Insecta</i> *	1	50,0	—	—	3	25,5	3	33,3	7	21,5
<i>Cyprinidae</i>	—	—	—	—	1	8,5	1	33,3	2	8,6
<i>Craniata</i> *	—	—	1	16,6	1	8,5	—	—	2	8,6
	—	—	—	—	3	8,5	—	—	3	4,3

*) Точнее не определены.

ти растений). Однако не все корма поедаются в ровной степени. Так, можно считать не совсем характерным поедание представителей позвоночных и семян растений.

Из приведенных выше материалов (табл. 3), видно, что в наибольшем количестве обыкновенная бурозубка поедает двукрылые (47%) всех съеденных животных), а наиболее часто — жуки (56% встречаемости).

Как отмечают Туников (1949) и Юдин (1956), малая бурозубка поедает преимущественно более мелких насекомых, чем предыдущий

вид. Однако основные, более глубокие отличия, кроются не в этом. Как видно из материалов, приведенных в таблице 4, малая бурозубка не поедает дождевых червей и моллюсков, кроме того, в ее питании не были встречены позвоночные и растительные объекты. Таким образом, ее рацион ограничивается исключительно к членистоногим.

Сравнительно узкое использование малой бурозубкой животных кормов компенсируется большей интенсивностью их поедания. Как видно из приведенных данных (табл. 4), на протяжении всего года она значительно чаще поедает жуки, а в некоторые сезоны двукрылые и перепончатокрылые, чем обыкновенная бурозубка.

Как видно из наших материалов (табл. 5), рацион водяной куторы довольно разнообразен и близок к таковому обыкновенной бурозубки, причем интересно отметить, что этой землероикой также поедаются семена, хотя наблюдения Сосновского (1958) в условиях эксперимента говорят о том, что она от растительной пищи отказывалась.

Основное значение на протяжении всего года в питании водяной куторы имеют жуки (61 % встречаемости), на втором месте стоят моллюски, далее — клопы, пауки и позвоночные, среди которых в двух случаях были встречены и представители класса рыб.

Подводя итог рассмотренным материалам, мы можем прийти к выводу, что в питании трех видов землероек не удается отметить ярко выраженной специализации, свойственной каждому виду.

Специфичность, которая отмечается в питании различных видов землероек, не может объяснить столь значительные отличия в размерах тела этих зверьков.

V. СУТОЧНАЯ ПОТРЕБНОСТЬ В ПИЩЕ

Как показали исследования Тупиковой (1949), Благосклонова (1957), Юдина (1962) и некоторых других авторов, суточная потребность в пище у различных землероек нашей фауны составляет 100—420 % к весу тела зверьков. Достаточно сказать, что самый мелкий представитель этого рода крошечная бурозубка по данным Благосклонова (1957), потребляет в 4 раза больше пищи, чем весит сам, а один из самых крупных представителей — обыкновенная бурозубка, лишь в 1,5 раза больше собственного веса, при наиболее благоприятных температурных условиях. И это вполне понятно, так как энергетические затраты в пределах одной группы (в результате теплоотдачи) у зверьков меньших размеров (с меньшим весом тела) значительно больше, нежели у более крупных представителей (Morrison & Pearson, 1946; Morrison, Pierce & Ryser, 1957; Межжерин, 1962, 1963; Hawkins & Jewell, 1962).

Подтверждением этому могут служить данные, приведенные на рис. 4. Как видно из них, при равной температуре воздуха у зверьков одного вида, но с разным весом тела, потребность в пище неодинакова.

Тем не менее, не только от веса тела зависит суточная потребность в пище у землероек. Но по тем же причинам и от температуры воздуха. Как видно из наших материалов (рис. 5), температурный фактор существенно влияет на интенсивность потребления пищи. Однако влияние его по-разному оказывается на различных видах и родах землероек.

При детальном изучении материала бросается в глаза, что оптимальным для землероек-бурозубок являются температуры, лежащие в пределах от 17° до 20°, у землероек-белозубок — от 20° до 25°. Понижение температуры воздуха до —1° приводит к наиболее интенсивному потреблению пищи у обыкновенной бурозубки (220%), что является порогом потребления этого вида. Понижение температуры воздуха до —2° вызывает некоторые изменения в потреблении пищи, которые сохраняются на том же уровне и при —5°.

Потребность в пище у малой бурозубки достигает своего максимума (370%) при несколько более высокой температуре воздуха (1°) и уже при —1° заметен некоторый спад.

У белобрюхой белозубки максимальным становится потребление пищи при температуре 9° и остается почти неизменным при понижениях ее до —5°.

Для малой белозубки из-за незначительного материала подобный порог установить не удалось.

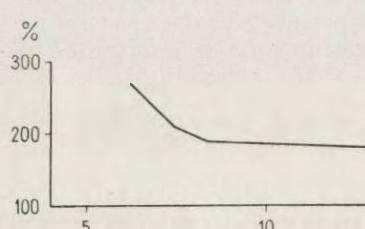


Рис. 4. Изменение сусточной потребности в пище (в % к весу тела) у обыкновенной бурозубки при Т° воздуха 17° в зависимости от веса тела (вес в г). Эксперимент проводился в осенний период. Корм — личинки мясной мухи.

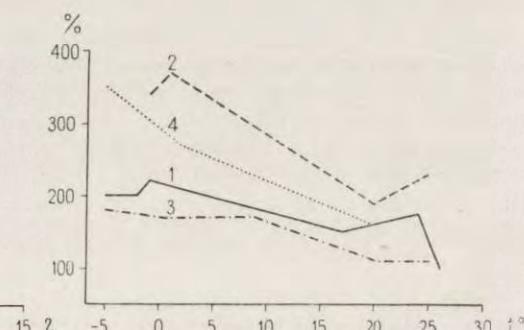


Рис. 5. Изменение сусточной потребности в пище (в % к весу тела) в зависимости от Т° воздуха. 1. обыкновенная бурозубка, 2. малая бурозубка, 3. белобрюхая белозубка, 4. малая белозубка.

Заслуживающим внимания является тот факт, что при температуре —1° и ниже у обыкновенной бурозубки не отмечается зависимости между весом тела зверька и количеством съеденной пищи. 220% — есть предел для представителей этого вида с различным весом тела.

Следует отметить также, что у более мелких видов отмечается способность более интенсивно поедать пищу, чем у более крупных, что вызвано, по всей вероятности, не только увеличивающейся потерей энергии с уменьшением размеров. Поскольку у самых мелких особей более крупных видов при отрицательных температурах потребление пищи не превышает видового порога.

Таким образом, можно считать, что с уменьшением размеров тела у землероек различных видов, потребление пищи не изменяется прямо пропорционально энергетическим потерям на теплоотдачу. Изменение первых происходит, очевидно, в большей степени, чем это необ-

ходимо (в определенных температурных пределах) на покрытие энергетических затрат в результате теплоотдачи. Подтверждение этому мы можем найти и в данных приведенных в рис. 4.

Температуры, при которых интенсивность потребления пищи достигает своего максимума, являются пределом для нормального существования вида. При дальнейшем их понижении вид длительное время существовать не может, так как расход энергии превосходит ее поступление и организмом начинают использоваться запасные питательные вещества (табл. 6).

Как видно из данных, приведенных в табл. 6, хуже всех перенесла отрицательные температуры белобрюхая белозубка (отмечены наибольшие потери в весе тела). Значительно лучше их перенесли малая белозубка и обыкновенная бурозубка. К сожалению для белозубок остается неизвестным тот порог (в потерях в весе тела в %), который возможен у них при данных температурах. Для обыкновенной бурозубки такой порог ориентировочно можно указать. Как видно из таблицы 7, при температуре -5° смерть у обыкновенной бурозубки на-

Таблица 6.

Действие низких температур на различные виды землероек.

Вид	Т° воздуха в различное время суток					Вес тела до опыта в г	Вес тела после опыта в г	Потери в весе в %
	12,49 0°	14,15 -5°	21,45 -6°	22,19 -7°	3,11 -7°			
<i>S. minutus</i>						4,7	4,6	2,1
<i>S. araneus</i>						7,8	7,3	6,4
<i>C. suaveolens</i>						4,5	4,3	4,4
<i>C. leucodon</i>						9,8	8,9	9,1
<i>C. leucodon</i>	В 14 ч. 55 мин. погибла					8,7	8,0	8,0

ступает тогда, когда весовые потери превышают 15% от первоначального веса зверька.

Мы считаем важным отметить и тот факт, что при равных температурных условиях (табл. 6), зверьки, относящиеся к различным видам (с различным весом), в абсолютных показателях съели пищи: обыкновенная бурозубка — 9 г, белобрюхая белозубка — 9 г, малая белозубка — 10 г, т. е. приблизительно одинаковое количество. Но в то же самое время наименьшие потери в весе тела были у самого мелкого представителя — малой белозубки. Это показывает насколько „целесообразны” малые размеры при отрицательных температурах, с их чрезвычайно высокой относительной потребностью в пище.

Как совершенно справедливо отмечает Слоним (1961), у землероек терморегуляция целиком определяется потреблением пищи. Особенно это заметно на обыкновенной бурозубке. Как видно из предыдущих материалов, этот зверек довольно хорошо переносит длительное воздействие низких температур при наличии пищи. При ее отсутствии смерть наступает очень быстро. У белозубок эта зависимость выражена меньше. Белобрюхая белозубка, потерявшая подвижность в результате длительного голодаия при низких температурах, но по-

дающая признаки жизни (отмечаются редкие дыхательные движения), при отогревании восстанавливает подвижность, начинает есть и через 2—3 дня достигает прежнего веса. Обыкновенную буровузбку из такого состояния вернуть к жизни никогда нам не удавалось.

VI. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕСА ТЕЛА ЗЕМЛЕРОЕК

Как показали исследования Niethammer (1956), с продвижением на север вес тела обыкновенной буровузбки уменьшается. Проверяя данные Ниттамера на материалах, собранных на Украине, мы обнаружили аналогичную зависимость у двух видов буровузбок (табл. 8).

Таблица 7.

Продолжительность голодания двух видов землероек в зависимости от t° воздуха в условиях эксперимента (данные получены в летний период).

Вид	T° воздуха	Продолжительность голодания в минутах	Вес до опыта в г	Вес после опыта в г	Потери в весе в %
<i>S. araneus</i>	-5°	178	7,9	6,7	15,2
	-2°	300	8,3	6,9	16,8
	17°	570	8,3	6,3	24,1
	26°	620	7,6	смерть не наступила	
<i>C. leucodon</i>	2°	1500	9,2	7,0	23,9
	20°	3120	9,5	6,8	28,4

В связи с этим несомненный интерес представляют данные Пуцека (1959; 1963) о том, что сезонная изменчивость размеров черепа более выражена у буровузбок из северных районов СССР и Беловежи, чем у буровузбок Чехословакии, Германии и Англии. Наличие такой зависимости позволило высказать предположение о том, что также как и вес тела размеры черепа землероек в зимний период существенно зависят от температурного фактора (Пуцек, 1955; Межжерин, 1961). Описанные два явления, несомненно, взаимосвязаны друг с другом и, по всей вероятности, вызываются одними и теми же причинами.

Учитывая данные, приведенные нами выше, а именно, что с понижением температуры воздуха относительная потребность в пище у землероек значительно возрастает. Можно было ожидать, что для уменьшения энергетических потерь (в результате теплоотдачи), а следовательно, и уменьшения относительной потребности в пище, в зимний период или с продвижением на север, у землероек заметно увеличивались бы размеры их тела (правило Бергмана), а вместе с этим и вес тела. Однако увеличение веса тела привело бы к увеличению абсолютной потребности в пище у них. Приведем следующий пример: наибольшая относительная потребность в пище при низких темпера-

турах у малой бурозубки достигает 370 %, у обыкновенной бурозубки — 220 %. Если считать, что вес малой бурозубки равен 3,0 г, а вес тела обыкновенной бурозубки — 8,1, то в первом случае абсолютная потребность в пище составит 11 г, а во втором — 18. Исходя из этого, напрашивается другой вопрос: „целесообразно” ли увеличивать абсолютное потребление пищи в зимний период? Именно в тот период, когда кормовая база не увеличивается, а все время уменьшается? Нам кажется, что нет. И не только потому, что запасы кормов постоянно убывают, но и в связи с их меньшей доступностью, поскольку беспозвоночные в этот период теряют подвижность.

Тогда, возможно, „целесообразно” было уменьшение веса тела? Но, как мы отмечали ранее, с уменьшением веса тела возрастает относительная потребность в пище. Не создается ли такое положение, что увеличение относительной потребности в пище, в связи с уменьшением

Таблица 8.

Географическая изменчивость веса тела прибыльных *S. araneus* и *S. minutus* на Украине.

Вид	Киевская область 50° 30' с. ш. (август, сентябрь)			Херсонская область 46° 32' с. ш. (август)		
	Вес тела в г			Вес тела в г		
	мин.	средний	макс.	мин.	средний	макс.
<i>S. araneus</i> (1)	5,9	7,9	10,0	8,6	9,5	10,8
<i>S. minutus</i> (2)	2,3	2,7	3,4	3,1	3,4	3,8
Материал	1. — 54	2. — 21		1. — 20	2. — 10	

веса тела зверьков, приведет к такому увеличению потребления пищи в абсолютных показателях, что никакой „целесообразности” в уменьшениях веса тела не будет? Перейдем непосредственно к подсчету.

Если, например, у обыкновенной бурозубки вес тела сохранится к зиме в пределах 8,1 г (вес тела в октябре) и потребление пищи в зимний период будет равняться 220 %, то абсолютная потребность в пище у нее будет равна приблизительно 17,8 г.

При сокращении веса тела до 6,0 г относительная потребность в пище не возрастет (поскольку видовым порогом является 220 %), следовательно, в абсолютных показателях она будет равна 13,2 г. Экономия довольно значительная.

В связи с рассмотренными выше материалами, значительный интерес представляют, данные полученные В о г о w s k i (1959). Как показали его исследования, у землероек на протяжении всего года число волосяных сумок остается сравнительно постоянным. Однако в связи с уменьшением размеров тела землероек в зимний период кожа сжимается и мех становится гуще. Трудно, разумеется, предположить, чтобы это явление могло служить первопричиной, т. е. вызвать уменьшение размеров тела зверька. Скорее эта адаптация возникла именно

в результате уменьшения размеров тела животных, а в связи с этим отпала необходимость в том, чтобы густота шерстного покрова обусловливалась вырастанием дополнительных волос в зимний период.

Как показали исследования Dziegryzukrau-Rogalska (1952; 1954), кроме веса и длины тела, уменьшения размеров черепа и щитовидной железы у землероек параллельно с этими явлениями протекает торможение секреторной деятельности паразитовидной железы. Данные других авторов показали, что в этот период депрессия охватывает и головной мозг: отмечается уменьшение веса и объема его (Сабой, 1956; Bielak & Rusek, 1960).

Исходя из рассмотренных материалов, что в осенний период отмечается увеличение потребления пищи в относительных показателях, чрезвычайно интенсивное функционирование щитовидной железы, увеличение веса тела и не отмечается сокращения секреторной деятельности паразитовидной железы, уменьшения веса и объема мозга. У нас появляются основания предполагать, что явления отмечающиеся в зимний период, кроме уменьшения веса и длины тела, направлены на сокращение относительной потребности в пище, так как такая сложная перестройка всего организма может свидетельствовать лишь о необычайно экономическом расходовании поступающей извне энергии. Все ресурсы организма мобилизованы на покрытие энергетических потерь, связанных с теплоотдачей.

VII. ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕМЛЕРОЕК НА ТЕРРИТОРИИ СССР И ПРИЧИНЫ, ЕГО ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

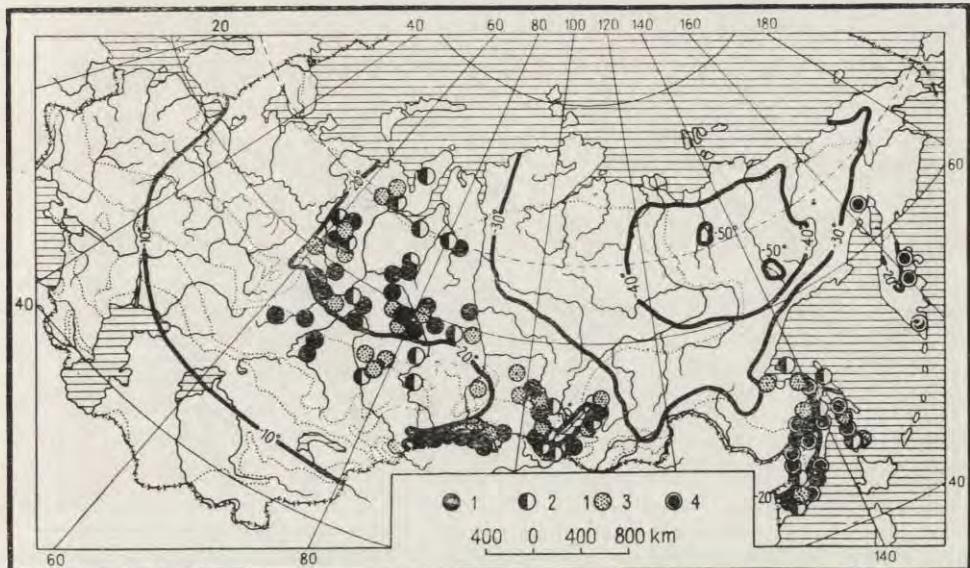
В настоящем разделе работы мы, в основном, рассматриваем географическое распространение землероек на территории Сибири, в связи с этим и данные о нем были взяты из работы Стroganova (1957). Кроме названной работы, нами были использованы сведения и из других работ (Благосклонов, 1957; Бородина, 1960; Дунадеева, 1955; Кучерук, 1952; Межжерин, 1959; Попов, 1960).

Приводя данные по распространению землероек, мы не ставили перед собой задачи дать их с исчерпывающей полнотой, а лишь отметить его особенности.

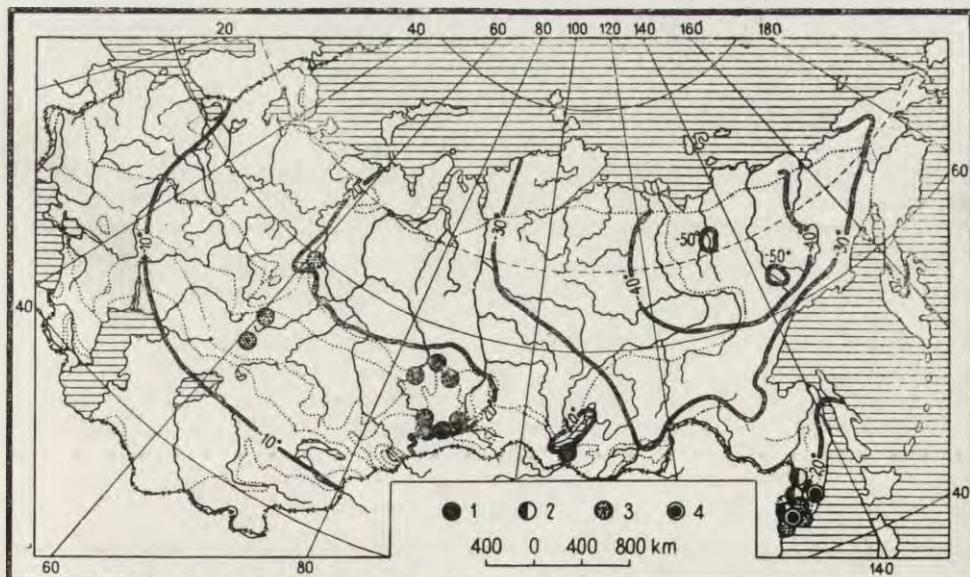
При рассмотрении географического распространения землероек на территории Сибири бросается в глаза тот факт, что ряд видов, будучи широко распространеными на территории Западной Сибири, почти не заходят в Восточную и вновь появляются в Приморском крае, и на побережье Охотского моря. К таким видам, ареал которых является разарванным, относятся: обыкновенная и малая бурозубки, водяная кутюра и малая белозубка.

Другие же виды землероек распространены или преимущественно на территории Западной Сибири, или же в Приморском крае и побережье Охотского моря. К таким видам относятся: *Sorex mirabilis* Ognev, 1937 и *S. unguiculatus* Dobson, 1890, *Crocidura leucodon* Негманн, 1780) и *C. lasiura* Dobson, 1890.

Третий же виды землероек, представители исключительно рода *Sorex*, распространены довольно широко, как на территории Восточной, так и Западной Сибири и в районах Приморья. К таким видам

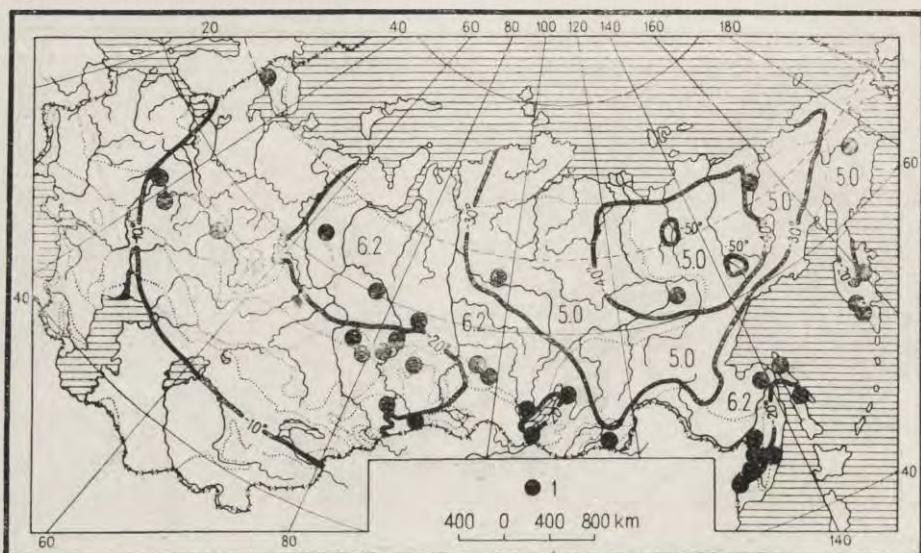


Карта 1. Распространение в Сибири *S. araneus* (1), *S. minutus* (2), *S. unguiculatus* (4) и *N. fodies* (3) в зависимости от изотерм января.

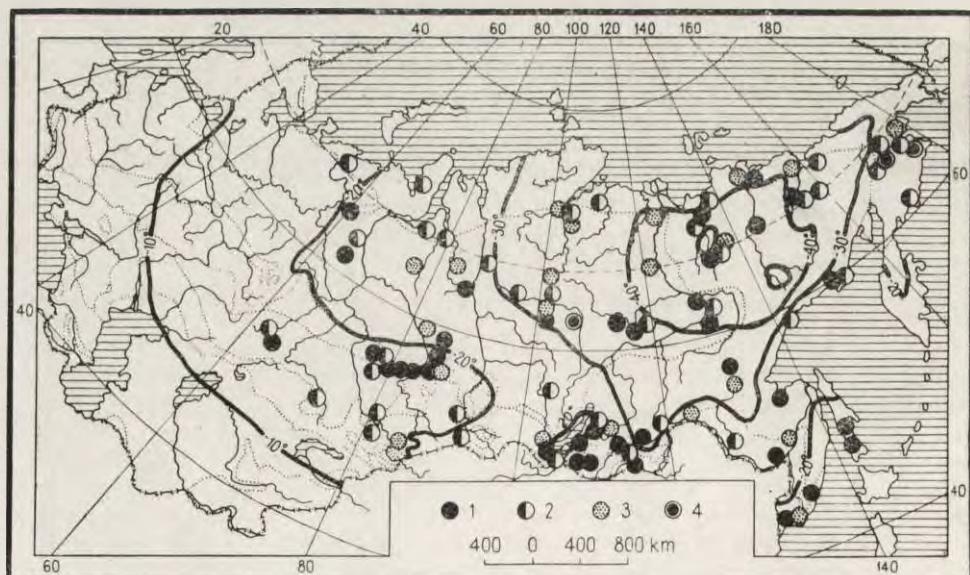


Карта 2. Распространение в Сибири *C. leucodon* (1), *C. suaveolens* (2), *C. lasiura* (3), и *S. mirabilis* (4) в зависимости от изотермы января.

относятся: *S. cinereus* Kerr, 1792, *S. caecutiens* Laxmann, 1788, *S. arcticus* Kerr, 1792, *S. minutissimus* Zimmerman, 1780, *S. vir* Gl. Allen, 1914.



Карта 3. Распространение *S. minutissimus* (1) на территории СССР и средний суммированный вес землероек р. *Sorex*, обитающих в районах с различными среднемесячными температурами января.



Карта 4. Распространение *S. daphaenodon* (1), *S. arcticus* (2), *S. vir* (3) и *S. cinereus* (4) на территории СССР.

Наличие разрывов в распространении животных в настоящее время объясняют климатом, имевшим место в ледниковом периоде. Но подобное объяснение во многих отношениях не выдерживает критики.

Как видно из карт, приведенных в работе, распространение *S. araneus*, *S. minutus* и *S. unguiculatus*, а также и *N. fodiens* в Сибири ограничивается районами, где среднемесячные температуры января не ниже -30° . Распространение *S. mirabilis*, *C. suaveolens*, *C. leucodon* и *C. lasiura* ограничивается районами со среднемесячными январскими температурами не ниже -20° .

Из карты 3 видно, что распространение самого мелкого представителя *S. minutissimus* на запад ограничивается районами со среднемесячными январскими температурами не выше -10° .

Уже в таком своеобразном распространении землероек мы видим явное противоречие правилу Бергмана. Если сюда же добавить, данные приведенные в карте 3, что средний суммированный вес землероек, обитающих в районах с температурами января ниже -30° , равняется 5,0 г, в районах выше -30° — 6,2 г, а в Приморье — 7,7 г, то это противоречие становится более очевидным. Это позволяет сделать один вывод, что малые размеры землероек-буровузубок оказываются более „целесообразными” в районах с чрезвычайно низкими зимними температурами, чем относительно крупные.

VII. ВЫВОДЫ

Полученные материалы, а именно:

1. Что у различных представителей рода буровузубок не отмечается резко выраженной пищевой специализации, которая бы давала основания подтвердить предложение Winge (1923).
2. Что независимо от родовой и видовой специфики землероек, у них отмечается зависимость между весом тела и потреблением пищи, а также между потреблением пищи и температурой воздуха.
3. Что с уменьшением веса тела зверьков в зимний период абсолютная потребность в пище может существенно сокращаться.
4. Что относительная потребность в пище не увеличивается бесконечно, вслед за понижением температуры воздуха, так как каждый вид имеет специфический для него предел (порог потребления).
5. Что с продвижением на север у представителей одного вида буровузубок отмечается уменьшение веса тела.
6. Что в зимний период у землероек-буровузубок отмечается вполне закономерное сокращение веса тела, причем, оно достигает известного для каждого минимума в наиболее холодные месяцы года (январь, февраль).
7. Что распространение ряда видов землероек ограничиваются изотермами января.
8. Что районы с наиболее низкими зимними температурами заселяются наиболее мелкими представителями землероек-буровузубок.

Все это позволяет сделать следующие выводы:

1. Что уменьшение размеров землероек-буровузубок по мере продвижения их на север, а также уменьшение веса тела зверьков в зимний период вызвано необходимостью сократить потребление пищи в абсолютных показателях. А следовательно, что малые размеры землероек-буровузубок не есть результат специализации их к определенным кормам.
2. Что исключительно малые размеры некоторых представителей землероек-буровузубок, вес тела которых колеблется в пределах 1,2—5,5 г, есть результат приспособления этих видов к чрезвычайно низким зимним температурам. Ибо

уменьшение веса тела зверьков дает возможность существенно увеличить относительное потребление пищи, не увеличивая при этом ее потребление в абсолютных показателях.

3. Что процессу уменьшения веса тела в зимний период, вызывающего увеличение относительной потребности в пище, в организме противопоставлены другие процессы (уменьшение размеров черепа, желез внутренней секреции, объема и веса мозга, гуще становится мех) позволяющие ее сократить.

4. Что препятствием к заселению территорий со среднеянварской температурой ниже -30° для относительно крупных землероек является относительно малая потребность в пище и довольно большое ее потребление в абсолютных показателях.

5. Что препятствием в продвижении на запад для мелких представителей землероек-бурозубок служат относительно высокие зимние температуры и в связи с этим утрата ими преимуществ перед видами более крупными, в связи с меньшей продолжительностью жизни, меньшей плодовитостью и меньшей эвритопностью, во многом зависящей от их малых размеров.

6. Центром происхождения наиболее мелких форм (современно живущих) этой группы, за исключением малой бурозубки, можно считать районы Северо-Восточной Азии и Северной Америки с наиболее низкими зимними температурами.

ЛИТЕРАТУРА

- Благосклонов, К. Н., 1957: О питании и характере суточной активности крошечной бурозубки (*Sorex therskii Ognev*), Зоол. ж. 36, 3: 465—467.
- Бродина, М. Н., 1960: Млекопитающие Окского заповедника. Тр. Окского заповедника, 3: 3—40.
- Дунаева, Т. Н., 1955: К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus L.*). Бюлл. М. о-ва исп. природы, Биология, 60, 6: 28-43.
- Кучерук, В. В., 1952: Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек. сб.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных: 9—46. Москва.
- Лавров, Н. П., 1943: К биологии обыкновенной землеройки, Зоол. ж., 22, 6.
- Лапинь, И. М., 1961: Биология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus L.*) в лесах Латвийской ССР. Фауна Латвийской ССР, 3: 205—225. Рига.
- Межжерин, В. О., 1954: Біологія і господарське значення бурозубки звичайної (*Sorex araneus L.*) на території УРСР, Студентські наукові праці, 14, Біологія, Київський держ. університет: 101—107.
- Межжерин, В. А., 1958: К вопросу о питании обыкновенной и малой бурозубок (*Sorex araneus L.* и *Sorex minutus L.*). Зоол. ж., 37, 6: 948—953.
- Межжерин, В. О., 1959: До поширення деяких ссавців на Нижньому Амурі. Науковий щорічник за 1958, Київський держ. університет: 350.
- Межжерин, В. А., 1961: Особенности экологии бурозубых землероек (*Soricinae*) и их динамика численности в Лесостепи и Полесьи Украины, Автореферат: 1—15, Киев.
- Межжерин, В. А., 1962: Роль пищевого фактора в эволюции землероек-бурозубок (р. *Sorex*). Вопросы экологии, 6: 98—99. Москва.
- Межжерин, В. А., 1963: Животные и холод. Природа, 1: 116.
- Попов, В. А., 1960: Млекопитающие Волжско-Камского края: 1—466, Казань.

14. Попов, В. А., Воронов, Н. П. и Кулаева, Т. М., 1950: Очерки по экологии землероек Раифского леса Татарской АССР, Изв. Казанского филиала АН СССР, серия биологических и с/х наук, 2.
15. Слоним, А. Д., 1961: Основы общей экологической физиологии млекопитающих: 3—340. Москва.
16. Сосновский, И. П., 1958: Биологические особенности куторы, Сб. статей Московского зоопарка, 2.
17. Стоганов, С. У., 1957: Звери Сибири. Насекомоядные.: 1—267. Москва.
18. Тупикова, Н. В., 1949: Питание и характер суточной активности землероек средней полости СССР, Зоол. ж. 28, 6: 561—572.
19. Юдин, Б. С., 1956: Материалы по питанию бурозубок (*Sorex*) Западной Сибири. Тр. Томского гос. у-та, 142.
20. Юдин, Б. С., 1962: Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири. Тр. биол. ин-та, Сибирского отд. АН СССР, 8: 33—134. Новосибирск.
21. Bielak, T. & Pucek, Z., 1960: Seasonal changes in the brain weight of the common shrew, *Sorex araneus araneus* Linnaeus, 1758. Acta theriol., 3, 13: 297—300.
22. Borowski, S., 1959: Variations in density of coat during the life cycle of *Sorex araneus araneus* L., Acta theriol., 2, 14: 286—289.
23. Caboń, K., 1956: Untersuchungen über die saisonale Veränderlichkeit des Gehirnes bei der kleinen Spitzmaus (*Sorex minutus minutus* L.). Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, sect. C, 10, 5: 93—115. Lublin.
24. Crowcroft, P., 1951: Keeping British shrews in captivity. J. Mammal. 32: 354—355.
25. Crowcroft, P., 1957: The life of the Shrew: Max Reinhardt: 1—166. London.
26. Crowcroft, P. & Ingles, J. M., 1959: Seasonal changes in the braincase of the Common shrew (*Sorex araneus* L.). Nature, 183, 4665: 907—908.
27. Dehnel, A., 1949: Studies on the genus *Sorex* L. Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, sect. C, 4, 17—102. Lublin.
28. Dehnel, A., 1950: Studies on the genus *Neomys* Kaup. Ib., C, 5, 1—63.
29. Dzierżkraj-Rogalska I., 1952: Zmiany histomorfologiczne tarczycy *S. a. araneus* L. w cyklu życiowym, Ib., C 7, 4: 213—252.
30. Dzierżkraj-Rogalska, I., 1954: Die Veränderlichkeit der Parathyreoida des *Sorex araneus* L. in seinem Lebenszyklus. Ib., C, 9, 3: 139—162.
31. Hawkins, A. E. & Jewell, P. A., 1962: Food consumption and energy requirements of captive British shrews and the mole. Proc. zool. Soc. Lond., 138: 137—155.
32. Kisielewska, K., 1963. Food composition and reproduction of *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 in the light of parasitological research. Acta theriol., 7, 9: 127—153.
33. Kubik, J., 1951: Analiza puławskiej populacji *Sorex araneus araneus* L. i *Sorex minutus minutus* L. Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, Sect. C, 5, 2: 355—372. Lublin.
34. Morrison, P. R. & Pearson, O. P., 1946: Metabolism of a very small animals. Science, N. Y., 104: 287.
35. Morrison, P. R., Pierce, M. & Ryser, F. A., 1957: Food consumption and body weight in the masked and short-tailed shrews. Am. Midl. Nat., 57, 2: 493—500,

36. Niethammer, J., 1956: Das Gewicht der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linné, 1758, im Jahreslauf. Säugetierkd. Mitt., 4, 4: 160—165, Stuttgart.
37. Pucek, Z., 1955: Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Schädels im Lebenszyklus von *Sorex araneus araneus* L. Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, Sect. C, 9, 4: 163—211. Lublin.
38. Pucek, Z., 1955: Histomorphologische Untersuchungen über die Winterdepression des Schädels bei *Sorex* L. und *Neomys* Kaup. Ib., C, 10, 15: 399—428.
39. Pucek, Z., 1959: Zjawisko sezonowej zmienności czaszki u *Sorex araneus* L., Kosmos, A, 8, 4(39): 307—310.
40. Pucek, Z., 1963: Seasonal changes in the braincase of some representatives of the genus *Sorex* from the Palearctic. J. Mammal., 44, 4: 523—536.
41. Schubarth, H., 1958: Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus* L. Acta theriol., 2, 9: 175—202.
42. Serafinski, W., 1955: Badania morfologiczne i ekologiczne nad polskimi gatunkami rodzaju *Sorex* L. (*Insectivora, Soricidae*). Ib. I, 3: 27—86.
43. Winge, H., 1923: Pattedur-Slaegter. Vol. 1, *Monotremata, Marsupialia, Chiroptera, Insectivora, Edentata*.

Authors address:

V. A. Mezhzherin,
Kiev — 3,
Pushkinskaya 5.
U.S.S.R.

SUMMARY

1. No very distinct food specialisation, such as would make it possible to confirm Winge's (1923) assumptions, is found in the numerous representatives of the genus *Sorex*.
 2. Apart from the specific character imposed on the shrews by their genus and species, these animals do not evince any connection between the body weight and the amount of their food requirements, or between their food intake and the temperature of their surroundings.
 3. There is a considerable decrease in the amount of food needed with the reduction in the body weight of the animals during the winter.
 4. Relative food requirements increase when the temperature of their environment drops, each species having its own specific range of requirements (food requirement threshold).
 5. Representatives of the given species of shrews from northern regions have a smaller body weight than that of individuals from the south.
 6. Body weight decreases very considerably during the winter, the minimum occurring during the coldest months of the year (January, February).
 7. Several species of shrews are prevented from spreading further afield by the January isotherms.
 8. Regions with the lowest winter temperatures are settled by the smallest representatives of the genus *Sorex*.
- The above results make it possible to reach the following conclusions:

1. The increasing reduction in the dimensions of representatives of the genus *Sorex* found the further north examinations are made, and also the reduction in the body weight during the winter, are due to the necessity for reducing (in absolute indices) food requirements. The small dimensions of the shrews are not therefore due to food specialisation.

2. The exceptionally small dimensions of certain of the representatives of the genus *Sorex*, the body weight of which fluctuates within limits of 1.2—5.5 g, are due to these species adapting themselves to very low winter temperatures. Reduction in body weight enables relative food requirements to be increased, without increasing its requirements in absolute units.

3. The process of reduction in weight and dimensions of the animal's body during the winter is accompanied by processes reducing the measurements of the skull, inhibiting the activity of the endocrine glands, reducing the volume and weight of the brain and increasing the amount of hairs per unit of surface.

4. An obstacle to settlement of a territory with a mean January temperature below -30° by relatively large shrews is formed by the small food requirements with simultaneous large requirements in absolute units.

5. An obstacle to the move westwards of small representatives of the genus *Sorex* is formed by the relatively high winter temperatures. On account of their shorter life span, lesser fecundity and smaller degree of eurytopic character, often due to their small dimensions, they are at a disadvantage in relation to the larger species.

6. The regions of north-eastern Asia and north America, with the lowest winter temperatures, may be considered as the centre from which the smallest forms of shrews at present in existence, with the exception of *Sorex minutus*, originate.

WYNIKI I WNIOSKI

1. U licznych przedstawicieli rodzaju *Sorex* nie zaznacza się zbyt wyraźnie specjalizacja pokarmowa, która pozwoliłaby na potwierdzenie przypuszczeń Winge (1923).

2. Bez względu na specyfikę rodzajową i gatunkową ryjówek, występuje u nich zależność pomiędzy ciężarem ciała i wielkością zapotrzebowania pokarmowego, a także pomiędzy konsumpcją pokarmu a temperaturą otoczenia.

3. Wraz ze zmniejszeniem się ciężaru ciała zwierząt w okresie zimowym może istotnie zmniejszać się też absolutne zapotrzebowanie pokarmowe.

4. Względne zapotrzebowanie pokarmowe przy obniżeniu temperatury otoczenia nie wzrasta nieskończonym, każdy bowiem gatunek posiada specyficzny próg zapotrzebowania.

5. Ryjówki z okolic północnych mają mniejszy ciężar ciała, w porównaniu do osobników z południa.

6. W okresie zimowym bardzo wyraźnie zmniejsza się ciężar ciała, przy czym minimum przypada na najbardziej chłodne miesiące roku (styczeń, luty).

7. Rozprzestrzenianie się szeregu gatunków ryjówek jest ograniczone izotermami stycznia.

8. Rejony o najniższych temperaturach zimy zasiedlane są przez najmniejszych przedstawicieli rodzaju *Sorex*.

Wszystkie te wyniki pozwalają na wyciągnięcie następujących wniosków:

1. Zmniejszanie się rozmiarów przedstawicieli rodzaju *Sorex* w miarę przechodzenia na północ, a także zmniejszanie się ciężaru ciała w okresie zimy, jest spow-

dowane koniecznością zmniejszenia (w bezwzględnych wskaźnikach) zapotrzebowania na pokarm. Tak więc, małe wymiary ryjówek nie są rezultatem specjalizacji pokarmowej.

2. Wyjątkowo małe rozmiary niektórych przedstawicieli rodzaju *Sorex*, których ciężar ciała waha się w granicach 1,2—5,5 g, są wynikiem przystosowania się tych gatunków do bardzo niskich temperatur zimowych. Zmniejszenie ciężaru ciała umożliwia zwiększenie względnego zapotrzebowania pokarmowego, nie zwiększając przy tym jego zapotrzebowania w jednostkach bezwzględnych.

3. Procesowi zmniejszania się ciężaru i wymiarów ciała w okresie zimowym towarzyszą procesy zmniejszania się wymiarów czaszki, obniżenie działalności gruczołów wydzielania wewnętrznego, zmniejszenie objętości i ciężaru mózgu, wzrost ilości włosów na jednostce powierzchni.

4. Małe względne zapotrzebowanie pokarmowe (przy jednocześnie dużym zapotrzebowaniu w jednostkach bezwzględnych) jest przeszkodą dla stosunkowo dużych ryjówek w zasiedlaniu terenów ze średnią temperaturą stycznia poniżej —30° C.

5. Stosunkowo wysokie temperatury zimy są przeszkodą w przemieszczaniu się na zachód drobnych przedstawicieli rodzaju *Sorex*. W związku z mniejszą długością życia, zmniejszoną płodnością i mniejszą eurytopowością, zależną niejednokrotnie od ich małych wymiarów, tracą one uprzewilejowanie w stosunku do gatunków większych.

6. Rejony północno-wschodniej Azji i północnej Ameryki o najniższych temperaturach zimy, można uważać za centrum pochodzenia najmniejszych, współcześnie żyjących, form ryjówek.