

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

Органометрия птиц Субарктики
Западной Сибири

АВТОРЕФЕРАТ ДИССЕРТАЦИИ
НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

*Научный руководитель — доктор биологических
наук, профессор С. С. Шварц.*

СВЕРДЛОВСК
1962

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

Органометрия птиц Субарктики
Западной Сибири

АВТОРЕФЕРАТ ДИССЕРТАЦИИ
НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

*Научный руководитель — доктор биологических
наук, профессор С. С. Шварц.*

СВЕРДЛОВСК
1962

Работа выполнена в Свердловском институте биологии
УФАН СССР

Защита состоится в Уральском филиале Академии Наук
СССР (г. Свердловск) в Конце октября 1962 г.

Дата рассылки автореферата

1 "X" 1962 г.

Вопросам, связанным с освоением и обогащением биологических природных ресурсов районов Крайнего Севера нашей страны в настоящее время придается особенно большое значение. В связи с этим приобретают актуальность работы, посвященные изучению биологической специфики животных-субарктоид и анализу путей их приспособления к специфическим условиям высоких широт. Исследования в этом плане будут способствовать разработке теоретических основ использования северной фауны и проведения акклиматационных мероприятий.

В литературе имеются указания на то, что наряду с хорошо изученными морфологическими особенностями животных Субарктики (пустой шерстный покров млекопитающих, оперенность ног и пальцев птиц, белая окраска многих полярных животных, крупные размеры и т. п.), их существование в высоких широтах обеспечивается комплексом приспособлений, в число которых входят и приспособления, охватывающие внутренние морфологические признаки. Это дает основание считать, что сравнительное изучение интерьерных особенностей северных и южных популяций широкораспространенных видов птиц с одной стороны и типичных субарктоид — с другой позволяет выяснить некоторые пути их приспособления к условиям Крайнего Севера. Проведенное нами обследование ста видов птиц северных популяций по ряду интерьерных признаков (органометрия) является необходимым этапом на пути к решению указанной проблемы.

Диссертация состоит из двух томов. В первый том входят семь глав и заключение, во второй — список птиц Ямало-Ненецкого национального округа с краткими данными о их распространении, список млекопитающих и дополнительные таблицы, графики и фотографии. В целом в работе помещено 55 таблиц, 237 графиков и 26 фотографий. Список использованной литературы содержит 167 названий (128 русских и 49 иностранных).

I. ВВЕДЕНИЕ

В первой главе дается краткий физико-географический очерк и краткий обзор фауны птиц и млекопитающих Ямало-Ненецкого национального округа. Сюда же включено описание материала и методики работы.

1. Материал и методика.

Сбор материала по субарктическим популяциям птиц проводился на п-ве Ямал, а также в Приуральском и Шурышкарском районах Ямало-Ненецкого национального округа Тюменской области в течение 4-х лет (1957—1960 годы). Всего за период полевых работ исследовано 1874 экземпляра птиц. Из 150 видов, обитающих в округе, изучено 100 видов.

В качестве показателей (индикаторов) морфо-физиологических особенностей птиц использован следующий комплекс признаков: относительный вес сердца, печени, почки, поджелудочной железы, головного мозга, летательной мускулатуры одной стороны тела (*m. pectoralis major* и *m. supracoracoideus*), мышц ноги, глаза, относительная длина кишечника и его слепого отдела. Индексы кишечника и его слепого отдела вычислялись путем деления длины органа на корень кубический из веса птицы. Индексы остальных органов вычислялись как отношение веса органа в граммах к весу тела в килограммах. В тех случаях, когда имелся достаточный материал, мы пользовались в качестве меры изменчивости коэффициентом вариации. При меньшем материале вычерчивались огибы. При сравнительном анализе данных применялись методы вариационной статистики (вычислялись достоверность и коэффициент корреляции).

Обработке подвергались птицы в нормальном физиологическом состоянии, без признаков каких-либо заболеваний. Для

сравнения использовались интерьерные данные птиц приблизительно равной упитанности. Последняя определялась путем прощупывания киля (Исаков, 1947). Пробы из популяции брались в течение короткого промежутка времени (5—10 дней), из ограниченного района.

Наши данные мы имели возможность сравнить с аналогичными неопубликованными данными С. С. Шварца (Южное Зауралье), Н. Н. Данилова (Средний Урал) и В. Н. Павлинина (Ханты-Мансийский округ). Сравнение их вполне правомерно, так как обработка птиц проводилась по одной методике.

II. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПТИЦ

1. Общее представление о диапазоне индивидуальной изменчивости некоторых интерьерных и экстерьерных признаков.

Сравнительный анализ интерьера птиц различных видов и популяций возможен лишь в том случае, если индивидуальная изменчивость интерьерных признаков не будет затушевывать межвидовые и межпопуляционные различия птиц по рассматриваемым показателям.

В литературе существует мнение об очень высокой изменчивости интерьерных признаков. Основываясь на данных Брауна, Уильямса (1960) считает доказанным существование значительной «анатомической» изменчивости у кроликов и предполагает наличие высокой вариабельности относительного веса внутренних органов у других животных. Однако авторы, в работах которых отстаивается точка зрения об очень высокой изменчивости относительных величин интерьерных признаков животных, анализировали не вполне однородный материал. Кроме того, исследовалась обычно домашние животные, условия развития которых снижают роль естественного отбора. При сравнении интерьера диких животных одной популяции, одного пола и возраста, добытых на ограниченной территории в течение одного сезона оказывается, что вариабельность большинства внутренних органов не велика (Шварц, 1958, 1959). У некоторых мелких воробьиных птиц при вполне однородных выборках изменчивость интерьерных признаков выражается коэффициентом вариации от 3,6% до 25% (Береговой, 1960).

По нашим данным, коэффициент вариации общего веса птиц колеблется от 2% до 19,0%. Сравнительно высокую индивидуальную изменчивость общего веса у синицы, белой куропатки, глухаря и некоторых других видов можно связать с увеличением размеров тела взрослых особей с возрастом. Из-за отсутствия вполне надежных методик, которые позволяли бы в полевых условиях определить возраст у взрослых птиц, наш материал по этому признаку мог оказаться не вполне однородным. Анализ нашего материала позволяет предполагать, что коэффициент вариации общего веса взрослых птиц в большинстве случаев не превышает 10%, а размах индивидуальной изменчивости относительного веса изученных внутренних органов редко бывает выше 25%.

По литературным данным коэффициент вариации признаков, которыми пользуются систематики, колеблется от 1% до 21% (Kattiger, 1929; Enges, 1938, 1940; Юдин, 1950; Майр, 1956; Береговой, 1960).

Наши материалы по вариабильности длины крыла, клюва, плюсны, хвоста и общей длины тела у шести видов птиц показывают, что изменчивость этих экстерьерных признаков выражается коэффициентом вариации от 1,7% до 14,3%.

Приведенные литературные и наши данные свидетельствуют о том, что изменчивость обеих групп признаков (интерьерных и экстерьерных) соизмерима и в большинстве случаев не выходит из одного порядка величин. Это дает право использовать интерьерные признаки птиц для целей характеристики популяции и других групп птиц.

Имея представление о степени варьирования интерьерных признаков, можно установить объем пробы, изучение которой даст достаточно оснований для суждения об особенностях популяции. Систематики считают, что вполне реальное представление о характерных особенностях популяции можно получить на основании изучения малых серий и даже отдельных особей (Simpson, Roe, 1939; Cazier, Bacon 1949). Учитывая несколько более высокую индивидуальную изменчивость индексов внутренних органов птиц, мы рекомендуем объем выборки доводить до 35—50 экземпляров. Подвергая статистическому анализу индексы внутренних органов у такого количества особей можно с большой степенью достоверности судить об интерьерных особенностях представителей популяции. Однако при критическом подходе к оценке материала некоторые выводы можно делать и на основе обработки малых проб (5—15 экземпляров).

2. Возможные причины различного варьирования интерьерных признаков

Несмотря на то, что соотношение коэффициентов вариации интерьерных признаков у различных видов несколько различно, отчетливо выявляется общая для всех птиц закономерность в указанном соотношении. У большинства птиц наивысшая индивидуальная изменчивость характерна для индекса поджелудочной железы. На втором месте по величине индивидуальной изменчивости стоит относительная длина слепого отдела кишечника. Располагая остальные внутренние органы по убывающей величине коэффициента вариации индексов, получим ряд: печень, почка, глаз, сердце, кишечник и летательная мускулатура. При попытке дать ответ на вопрос, почему у всех видов птиц коэффициент вариации индекса поджелудочной железы наибольший, а изменчивость относительного веса летательной мускулатуры, как правило, самая низкая, возникла необходимость разбить изучаемые признаки на группы. В основу предлагаемой группировки внутренних органов птиц положены следующие соображения:

а) Функциональная деятельность таких органов, как печень, поджелудочная железа, сердце и почки связана с довольно значительными изменениями их массы,

б) Для летательной мускулатуры характерно определенное соответствие ее массы с весом птицы.

в) Слепой отдел кишечника у некоторых видов птиц теряет свое значение как пищеварительный орган.

I-ая группа. В первую группу нами выделяются печень и поджелудочная железа. Для органов, относящихся к этой группе, характерными являются резкие изменения абсолютного и относительного весов в течение очень короткого промежутка времени, измеряемого часами. Органы данной группы отличаются наибольшей индивидуальной изменчивостью (коэффициент вариации печени в среднем равен 17%, поджелудочной железы—25%).

II-ая группа. Ко второй группе можно отнести сердце, почки и летательную мускулатуру. Усиление интенсивности функций органов этой группы также сопровождается увеличением их размеров. Но в отличии от органов первой группы, изменение их массы не может происходить за короткий период времени. При кратковременных изменениях условий жизни увеличение или уменьшение относительного веса ука-

занных органов отнюдь не обязательно, чем и может быть объяснена более низкая индивидуальная изменчивость индексов внутренних органов этой группы.

III-я группа. Относимый к этой группе слепой отдел кишечника можно рассматривать как орган, который у некоторых видов птиц являетсяrudimentарным. Лишь у растительноядных (и отчасти у мясоядных) форм он выполняет определенную пищеварительную функцию. На примере изменчивости индекса слепого отдела кишечника подтверждается общепризнанное правило: органы, потерявшие или теряющие свое значение, варьируют очень сильно.

3. Изменчивость некоторых интерьерных признаков в различных систематических группах птиц

Величины коэффициентов вариации индекса сердца колеблются в пределах от 3% (белолобая казарка) до 19% (шилохвость). При сопоставлении величин коэффициентов вариации индекса сердца у птиц одной систематической группы обращает на себя внимание следующее: в пределах семейств более крупные виды отличаются сравнительно низкой индивидуальной изменчивостью этого показателя. Констатируемая зависимость может быть объяснена тем, что крупные размеры птиц создают более благоприятные условия для поддержания энергетического баланса. Интерьер мелких птиц, обладающих повышенным обменом веществ, по всей вероятности, более чутко реагирует на изменение окружающих условий, вследствие чего у них отмечается повышенная вариабельность относительного веса сердца.

Наибольший коэффициент вариации индекса печени принадлежит фифи (25%). Самая низкая индивидуальная изменчивость этого признака отмечается у глухаря (10%).

У видов в пределах семейств величина коэффициента вариации печени подвержена значительным колебаниям. Но несмотря на это, удается установить, что самая низкая индивидуальная изменчивость относительного веса печени характерна для представителей семейств Tetraonidae и Laridae. Это объясняется тем, что в питании тетеревиных и чаек не наблюдается столь резких кратковременных изменений в обеспеченности кормами, какие имеют место у других птиц.

Так как степень варьирования индекса печени зависит от кормовых условий (чем чаще перерывы в питании, тем выше вариабельность относительного веса этого органа), то

величина коэффициента вариации относительного веса печени может служить своего рода индикатором условий жизни (чем выше индивидуальная изменчивость индекса печени, тем больше оснований говорить о том, что особи популяции находятся в неблагоприятных условиях для поддержания энергетического баланса).

III. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПТИЦ

Имеющиеся в отечественной и зарубежной литературе данные по возрастной изменчивости относительного веса внутренних органов птиц далеко не полные. Работ, специально посвященных изучению возрастной изменчивости интерьерных признаков у северных популяций птиц, вообще нет.

Большое значение изучению развития интерьерных признаков птиц придается нами по той причине, что характер возрастных изменений в ряде случаев полнее отражает экологическую специфику отдельных видов, чем признаки взрослых животных (Шварц, 1960). Кроме того, работы в этом направлении позволяют углубить разработку учения об этапах развития птиц.

1. Возрастная изменчивость относительного веса сердца птиц

а) Сравнение молодых (летних) и взрослых птиц.

Относительный вес сердца у взрослых птенцевых птиц заметно выше, чем у слетков (Шварц, 1956). Наш материал позволяет высказать предположение, что указанная закономерность характерна и для полуवыводковых и выводковых птиц. У молодых птиц (свиязи, широконоски, турухтана, бекаса) вес тела несколько ниже общего веса взрослых. Но и в этих случаях обратная зависимость веса тела и величины индекса сердца не затушевывает констатируемого различия в значениях относительного веса сердца у молодых и взрослых птиц. Причем это различие у некоторых видов довольно значительно (у длиннохвостого поморника — 5,4%, ястребаттеревятика — 4,7%, широконоски — 3,5%, турухтана — 3,1%, свиязи — 3,0%).

б) Возрастная изменчивость индекса сердца у птиц из различных биологических групп.

В качестве примера, показывающего ход развития ин-

декса сердца у выводковых птиц, можно привести данные по возрастной изменчивости относительного веса рассматриваемого органа у синьги. Птенцы этого вида, взятые из яйца перед вылуплением, обладают наиболее низким индексом сердца. Затем, величина этого показателя значительно возрастает и у птенца весом в 163,5 г. достигает 12,9%, т. е. на данном этапе развития птенец обладает более высоким индексом сердца, чем взрослая птица (индекс сердца взрослой птицы 10,9%). В дальнейшем, с увеличением возраста, идет довольно значительное падение величины индекса сердца. Указанный ход возрастной изменчивости индекса сердца характерен и для других обследованных выводковых птиц (чернети хохлатой, свиязи, лутка, чирка-свистунка).

У незреловылупляющихся птиц отмечается незначительное изменение величины индекса сердца в течение первой недели постэмбрионального развития птенцов.

Развитие птенцов можно разделить на ряд этапов, каждый из которых характеризуется определенной направленностью роста сердца. За грани между этими этапами следует принимать моменты, во время которых происходит изменение в направлении развития рассматриваемого органа. Основываясь на этом принципе, постэмбриональный период развития выводковых птиц можно разбить на три периода (рис. 1).

Наши данные по возрастной изменчивости индекса сердца получены в результате изучения интерьера птиц Субарктики. Можно ожидать, что ход развития данного интерьерного признака у северных и южных популяций птиц имеет некоторые отличия. Дальнейшие исследования возрастной изменчивости относительного веса сердца птиц, обитающих в разных географических зонах, позволят выяснить достоверность этого предположения.

2. Возрастная изменчивость относительных размеров органов пищеварения.

Все рассмотренные птицы независимо от их систематического положения или принадлежности к той или иной биологической группе имеют сходный тип развития печени, который характеризуется следующими основными чертами:

а) Непрерывным нарастанием абсолютного веса печени в течение всего периода развития птенцов.

б) Резким возрастанием относительного веса печени в начале постэмбриогенеза.

в) Постепенным снижением индекса печени после достижения этим показателем максимального значения.

Анализ наших данных показывает, что отдельные виды имеют отклонения от приводимой схемы возрастной изменчивости относительного веса печени, но эти отклонения не нарушают общей для большинства видов птиц закономерности — мощного развития печени на ранних стадиях постэмбриогенеза и дальнейшего падения индекса этого органа по мере роста птенцов..

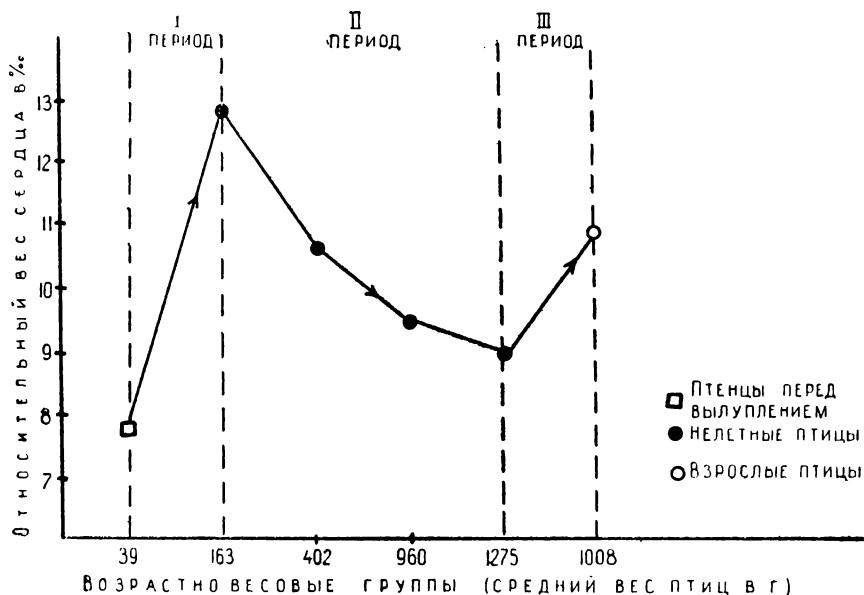


Рис. 1. Изменения в направлении развития сердца в постэмбриогенезе у выводковых птиц (на примере чернети хохлатой)

Ход развития печени птенцов субарктических популяций птиц несколько отличается от хода развития этого органа у птенцов из умеренных широт. Изучение развития птенцов, обитающих в Курганской области, показало, что для большинства видов птиц максимальный относительный вес печени наблюдается у молодых птиц перед вылетом (Шварц, 1956). По нашим данным, у птенцов северных популяций птиц наивысшего зна-

чений индекс печени достигает несколько раньше. Это свидетельствует о том, что у птенцов в условиях Севера изменение в направлении развития данного органа происходит на более ранних этапах постэмбриогенеза.

Возрастные изменения относительной длины кишечника прослежены нами у пяти видов выводковых птиц (синьги, черноти хохлатой, белолобой казарки, чирка-свистунка и свиязи). Общими чертами в развитии этого интерьерного признака для большинства обследованных выводковых птиц являются следующие:

- а) Минимальной относительной длиной кишечника обладают только что вылупившиеся птенцы.
- б) Первый период постэмбрионального развития птенцов характеризуется интенсивным нарастанием относительной длины кишечника.
- в) Достигнув наивысшего значения, относительная длина кишечника постепенно снижается.

В литературе имеются указания на то, что относительная длина кишечника прямо пропорциональна общему весу животных (B. Rensch, 1943). Исходя из наших данных по возрастной изменчивости индекса кишечника, можно считать, что данная точка зрения Ренша справедлива лишь для определенного периода постэмбрионального развития птенцов.

Постэмбриональный период развития кишечника птиц можно разбить на два четко разграниченных периода, каждый из которых характеризуется определенной направленностью развития этого органа (рис. 2).

Необходимо отметить параллелизм возрастной изменчивости относительных размеров органов, функционально связанных с пищеварением. Этот параллелизм обнаруживается в развитии как относительных, так и абсолютных размеров указанных органов. Однотипность возрастной изменчивости индексов печени, кишечника и его слепого отдела свидетельствует о том, что в периоды, когда энергетические затраты птиц повышаются, более полное обеспечение организма питательными веществами осуществляется за счет соответствующего комплексного изменения большинства пищеварительных органов. Наиболее «критическому» (в смысле энергетических затрат) периоду в развитии птенцов соответствуют наивысшие индексы всех рассмотренных пищеварительных органов. Это говорит о том, что в указанный момент единица массы птенца обслуживается относительно большей поверхностью кишечника и в то же время ускоряется процесс переваривания пищи.

В заключение следует отметить, что некоторые близкие виды птиц одного семейства, имея одинаковую длину кишечника, четко отличаются по размерам слепого отдела кишечника. Это отличие обнаруживается уже в самом молодом возрасте. Резко отличаются по длине слепого отдела птенцы таких близкородственных пар, как шилохвость и сивязь (126% и 250%),

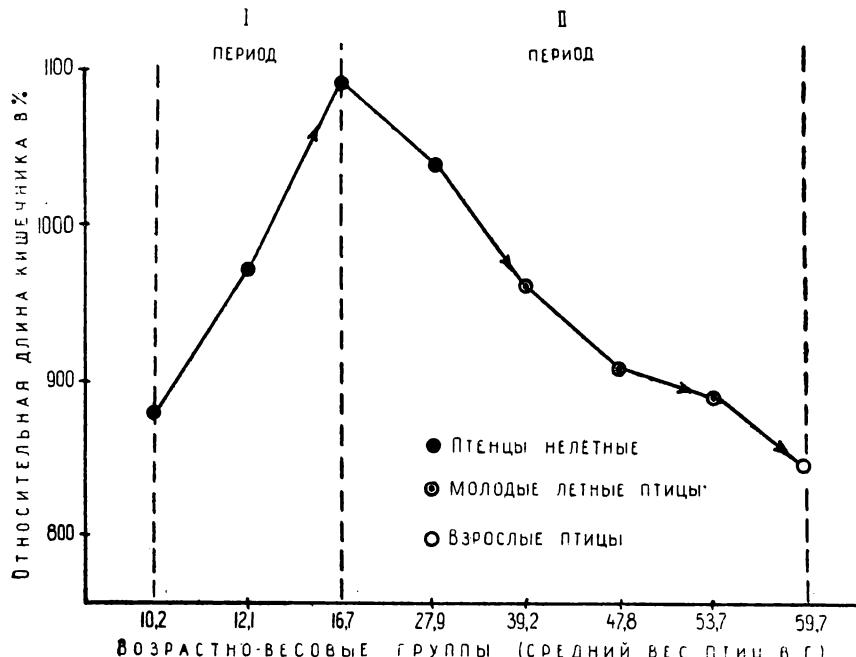


Рис. 2. Изменения в направлении развития относительной длины кишечника у выводковых птиц (на примере фифи).

чирук-свистунок и чирок-трескунок (137% и 50%), белая куропатка и тундряная куропатка (760% и 619%), синьга и белокрылый турпан (17% и 62%). Учитывая сказанное, можно рекомендовать использовать длину слепого отдела кишечника в качестве дополнительного диагностического признака при определении видовой принадлежности птенцов.

3. Возрастная изменчивость относительного веса головного мозга

Ход развития центральной нервной системы у выводковых и птенцовых птиц имеет ряд существенных различий. Эти раз-

личия отмечались рядом авторов. Портман (Portmann, 1938, 1950, 1955), Зуттер (Sutter, 1950) и Шифферли (Schifferli, 1948) указывали на отставание в развитии центральной нервной системы у птенцовых птиц наряду с интенсивным развитием у них других систем органов (главным образом, пищеварительного аппарата). Промптов (1956) отмечал, что «в связи с более поздним натальным биостартом, т. е. вылуплением на более зрелой стадии развития нервной системы и анализаторов, зре ловылупляющиеся птенцы обнаруживают при вылуплении совсем иные соотношения между врожденными рефлекторными реакциями и реакциями, развивающимися уже постнатально, на основе текущего созревания центральной нервной системы».

Наши данные по возрастной изменчивости относительного веса головного мозга птиц Субарктики вполне соответствуют выводам указанных авторов. Птенцы выводковых птиц уже на ранних стадиях постэмбрионального развития обладают очень высоким относительным весом головного мозга.

Индекс головного мозга птенцов синьги перед вылуплением по своей величине превосходит соответствующий показатель взрослых птиц в 11 раз. Однодневный птенец шилохвости обладает в 6 раз большим относительным весом головного мозга по сравнению с летными птицами. В дальнейшем, по мере развития птенцов, происходит снижение рассматриваемого показателя. Полувыводковые птицы по направленности возрастной изменчивости относительного веса головного мозга сближаются с выводковыми. Несколько иная картина развития головного мозга наблюдается у птенцовых птиц. Птенцы воробьиных птиц на ранних стадиях постэмбриогенеза по сравнению с взрослыми птицами имеют более низкий индекс головного мозга.

4. Возрастная изменчивость относительного веса летательной мускулатуры и мускулатуры задних конечностей

В литературе отсутствуют данные по возрастной изменчивости индексов летательной мускулатуры и мускулатуры задних конечностей у птиц северных популяций. Нам наиболее полно удалось проследить возрастную изменчивость относительного веса указанных органов у большого крохаля, чернети хохлатой, шилохвости, свиязи и чирка-свистунка. У птенцов этой биологической группы птиц величина индекса летательной мускулатуры изменяется сравнительно мало в течение всего периода развития, предшествующего подъему молодняка на

крыло. Увеличение массы тела нелетных птенцов чернети хохлатой в начале постэмбрионального развития на 263 г. (46 г.—309 г.) не сопровождается сколько-нибудь заметным увеличением индекса летательной мускулатуры. В дальнейшем же прибавка в весе на 412 г. (309 г.—721 г.) совпадает с 26-кратным увеличением индекса летательной мускулатуры. Относительный вес летательной мускулатуры у зреловылупляющихся птенцов начинает резко увеличиваться ориентировочно с того момента, когда их общий вес достигает 50% общего веса взрослых птиц. Вполне взрослые особи всегда имеют более высокий индекс летательной мускулатуры по сравнению с молодыми птицами.

В связи со сказанным, представляют интерес данные по возрастной изменчивости относительного веса мускулатуры задних конечностей птиц. Птенцы большого крохаля, весящие около 150 г. обладают более высоким индексом мускулатуры ног по сравнению со взрослыми птицами. В данном случае картина возрастной изменчивости рассматриваемого показателя является противоположной той, которая характерна для возрастной изменчивости относительного веса летательной мускулатуры, т. е. в развитии двух групп мышц (мышц крыла и мышц ног) наблюдается известный антагонизм. Этот антагонизм выражается прежде всего в том, что до тех пор, пока происходит интенсивное нарастание массы мускулатуры ног, прибавление в весе летательной мускулатуры почти не отмечается. Дальнейшее развитие локомоторной мускулатуры характеризуется резким изменением скорости роста мышц конечностей. Нарастание массы летательной мускулатуры у птенцов большого крохаля, весящих 800 г., идет уже значительно более быстрыми темпами, чем нарастание массы мышц ног.

IV. СВЯЗЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ С ОБЩИМИ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА

Рядом авторов установлена четко выраженная обратная корреляция размеров внутренних органов с размерами тела (Гессе Р., 1913; Hesse, 1921, 1924; Боголюбский, 1939, 1941; Коштоянц, 1940, 1943; Сахарова, 1946; Шварц, 1949, 1954, 1955). Эта зависимость объясняется тем, что крупные размеры животного создают более благоприятные условия для поддержания энергетического баланса.

Исходя из сформулированного Гессе (Hesse, 1921) «правила рядов» следует, что птицы одинакового размера не должны

значительно отличаться по величине относительного веса сердца, а у мелких видов индекс этого органа должен быть выше по сравнению с аналогичным показателем более крупных форм. Приводимый ниже материал свидетельствует о наличии большого количества исключений из указанного правила.

1. Связь относительного веса сердца птиц с общими размерами тела

а) Сравнение близкородственных видов.

Выявление связи относительного веса сердца с общими размерами тела у близкородственных птиц (в пределах семейства) проведено нами на 40 видах. В 14 случаях из 25 «правило рядов» не подтвердилось, (Табл. 1 и 2). Данные приведенных таблиц показывают, что в ряде случаев (не во всех!) исключения из «правила рядов» могут быть объяснены экологическими особенностями сравниваемых видов. Так, знакомство с экологией *Accipiter gentilis* и *Buteo lagopus* позволяет объяснить, почему у ястреба-теревятника относительный вес сердца значительно выше, чем у канюка. Не менее показательно в этом отношении сопоставление величины индекса сердца у *Tetrao urogallus* ($11,0\%$) и *Tetrastes bonasia* ($4,6\%$).

Таблица 1
Относительный вес сердца некоторых близкородственных видов птиц (пары подобраны таким образом, что вес сравниваемых птиц значительно отличается)

Виды	Средний вес птицы	Средний индекс сердца в $\%$
Глухарь	1758,5	11,4
Рябчик	382,0	4,6
Кулик-ворсбей	24,0	17,6
Зуек-галстушник	41,7	20,6
Малый веретенник	243,0	16,0
Азиатский бекас	122,0	13,7

В и д ы	Средний вес птицы	Средний индекс сердца в % _{ко}
Ястреб-тетеревятник	1095,0	14,3
Полевой лунь	441,0	9,4
Кукаша	93,0	9,6
Кедровка	170,5	13,8
Перевозчик	47,8	13,6
Золотистая ржанка	190,0	16,4
Свиязь	755,0	12,0
Чирок-свистунок	307,0	12,0
Белокрылый клест	30,0	16,6
Юрок	22,2	12,6

Таблица 2
Относительный вес сердца у некоторых близкородственных видов птиц (пары подобраны так, что вес сравниваемых птиц приблизительно одинаков)

В и д ы	Средний вес птицы	Средний индекс сердца в % _{ко}
Чернеть морская	1048,0	10,0
Кряква	1012,0	14,0
Белая куропатка	636,0	12,0
Тундряная куропатка	513,5	18,2
Ястреб-тетеревятник	1095,0	14,3
Мохноногий канюк	1010,0	7,9
Перевозчик	47,8	13,6
Зуек-галстушник	47,1	20,6
Снегирь	31,7	14,9
Белокрылый клест	30,0	16,6
Белая сова	2036,0	7,5
Филин	2100,0	6,6

б) Сравнение птиц внутри вида.

У большинства обследованных птиц в пределах вида имеется обратная корреляция между весом тела и относительным весом сердца, что вполне согласуется с общепринятыми представлениями о связи указанных показателей. Однако наши материалы, свидетельствующие о наличии прямой зависимости между размерами тела и индексом сердца у ряда видов птиц, стоят в противоречии с литературными данными. Эта зависимость характерна для субарктических видов (полярная крачка, краснозобый конек) и птиц, проникающих далеко на Север, но нетипичных для высоких широт (чиrok-овистунок, дупель).

Прямая корреляция между величиной индекса сердца и весом тела отмечается также и у некоторых видов, экологические особенности которых связаны с кратковременными, но большими энергетическими нагрузками (глухарь, рябчик). Можно предполагать, что отмеченное в литературе отставление роста сердца от нарастания массы тела у некоторых видов птиц в условиях полярного климата изменено отбором. Если дальнейшие исследования подтвердят это предположение, то можно будет говорить о том, что северные птицы отличаются от южных не только интерьерными особенностями взрослых форм, но и характером развития их внутренних признаков.

Отличия между близкими видами птиц иногда проявляются не столько в величине относительного веса сердца, сколько в характере зависимости между размерами этого органа и размерами тела. В этом можно убедиться при сравнении двух видов крачек. У *Sterna paradisaea* зависимость указанных признаков прямая, а у близко родственной ей *S. hirundo* обратная (рис. 3 и 4). Подобным же образом отличаются между собой и представители сем. *Tetraonidae* белая куропатка, тундряная куропатка и глухарь.

В разных систематических группах птиц встречаются все типы рассматриваемой зависимости. Это может служить доказательством того, что характер зависимости между относительным весом сердца и размерами тела птиц определяется не систематическим положением того или иного вида, а особенностями его образа жизни.

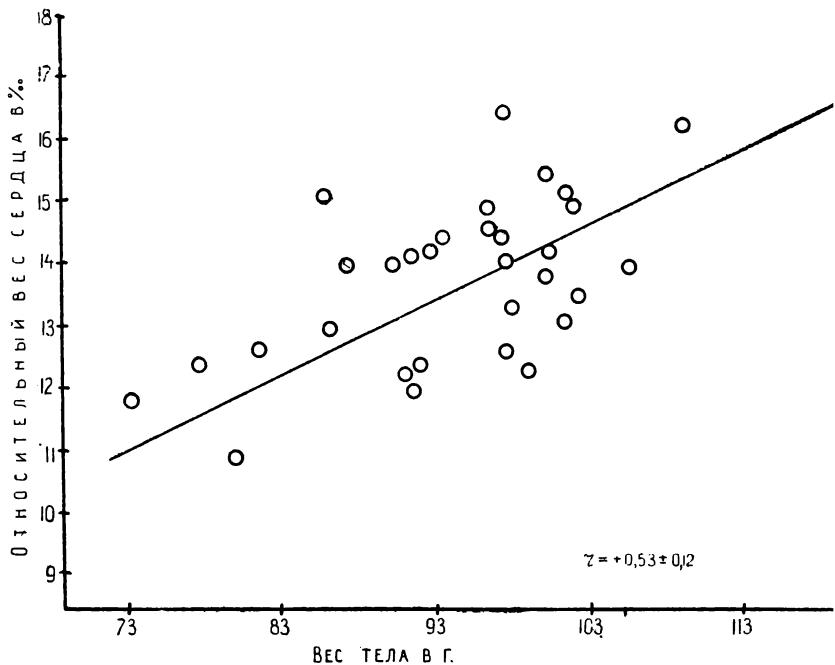


Рис. 3. Зависимость относительного веса сердца от размеров тела у взрослых полярных крачек.

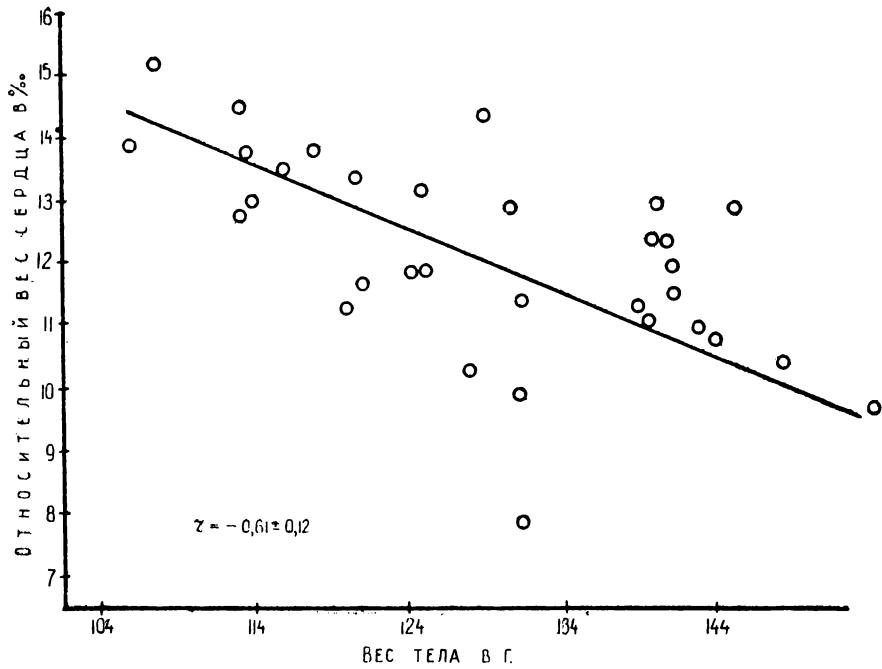


Рис. 4. Зависимость относительного веса сердца от размеров тела у взрослых обычновенных крачек.

2. Связь индексов органов пищеварения с общими размерами тела.

а) Сравнение близкородственных видов.

У 30 обследованных видов из пяти различных семейств не обнаружено обратной зависимости между весом птиц и индексом их кишечника. Большинство видов, входящих в состав какого-либо семейства, независимо от их веса, обладают одинаковой относительной длиной кишечника (рис. 5).

Показательно в этом отношении сопоставление относительной длины кишечника у чирка-свистунка и лебедя-кликуна. Несмотря на огромную разницу в весе сравниваемых птиц, относительная длина кишечника у них почти одинакова.

Относительная длина кишечника у большинства представителей утиных колеблется в пределах 1500—1860% и лишь у широконоски этот показатель резко повышен (3050%). Возможно, что столь значительное развитие кишечника у широконоски объясняется характером ее питания. Во всяком случае, указанный факт нельзя ставить в связь с сравнительно небольшими размерами этого вида, так как еще более мелкие чирки не выделяются среди остальных представителей данного семейства повышенной относительной длиной кишечника. Подводя итог изложенному, можно высказать предположение, что величина индекса кишечника стоит в более тесной связи с характером питания, чем с размерами тела.

Наш материал по относительному весу печени показывает, что исключения из «правила рядов» при сравнении различных видов птиц встречаются довольно часто.

б) Сравнение птиц внутри вида.

Относительная длина кишечника, как указывает Ренш (B. Rensch, 1943), прямо пропорциональна весу тела животного. Анализ нашего материала по зависимости относительной длины кишечника от размеров тела птиц внутри одного вида не подтверждает это положение. У 24 обследованных видов птиц величина индекса кишечника находится в обратной зависимости от размеров тела. В литературе отмечается, что констатируемая нами обратная зависимость относительной длины кишечника и веса тела может объясняться различием в интенсивности обмена веществ животных различных размеров.

У преобладающего большинства обследованных видов, величина индекса печени стоит в обратной зависимости к весу тела.

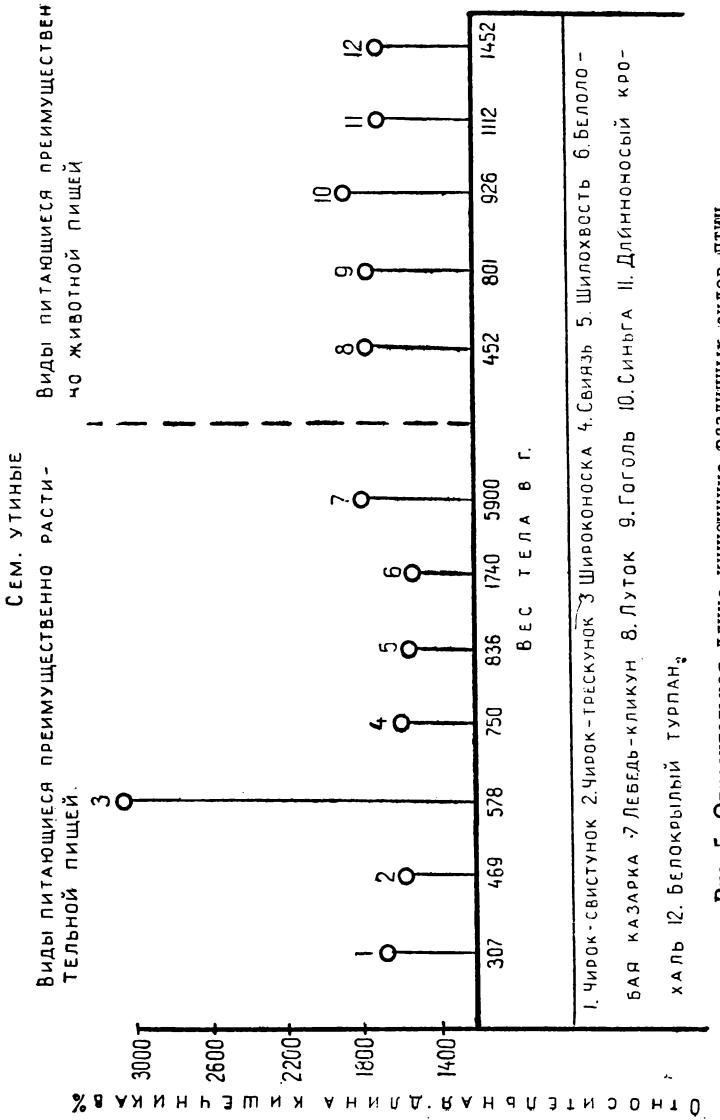


Рис. 5. Относительная длина кишечника различных видов птиц.

3. Связь относительного веса головного мозга и глаза с общими размерами тела.

Головной мозг и глаз являются одними из немногих органов, рост которых почти без исключения у всех птиц в пределах вида отстает от увеличения массы тела, т. е. у особей одного вида наблюдается очень четкая обратная зависимость между величиной индексов этих органов и весом тела. Объяснить это можно тем, что мозг и глаз достигают дефинитивных размеров раньше, чем происходит полное функциональное развитие других органов и в дальнейшем их масса почти не увеличивается.

Обратная зависимость между относительным весом головного мозга птиц и размерами тела в пределах вида отмечалась в литературе ранее (Скворцова, 1956). Наш материал показывает, что эта зависимость обнаруживается также при сравнении (в указанном плане) видов одного рода и даже при сопоставлении представителей отдельных родов одного семейства. При сравнении же более отдаленных форм (например, представителей разных семейств) указанная зависимость резко нарушается (рис. 6).

4. Связь относительного веса летательной мускулатуры птиц с общими размерами тела

а) Сравнение различных видов.

Сравнение между собой близкородственных птиц разного веса показывает, что крупные виды не всегда имеют наиболее низкий индекс летательной мускулатуры. Иллюстрировать сказанное можно следующим примером. Среди обследованных нами представителей сем. Corvidae кукша выделяется небольшими размерами. Однако относительный вес летательной мускулатуры у нее значительно ниже, чем у гораздо более тяжелой вороны (53,8% против 71,2%). В соответствии с «правилом рядов» находятся лишь материалы по относительному весу летательной мускулатуры у неныряющих и плохо ныряющих птиц сем. Anatidae. Во всех остальных рассмотренных семействах и у типичных нырцов семейства утиных это «правило» не подтверждается, поскольку у птиц в пределах семейств независимо от их размеров индекс летательной мускулатуры почти одинаков.

б) Сравнение птиц внутри вида.

У большинства обследованных нами взрослых птиц в пре-

СЕМ. КРАЧКИ
СЕМ. ТЕРЕВИНЫ
СЕМ. УТИНЫЕ

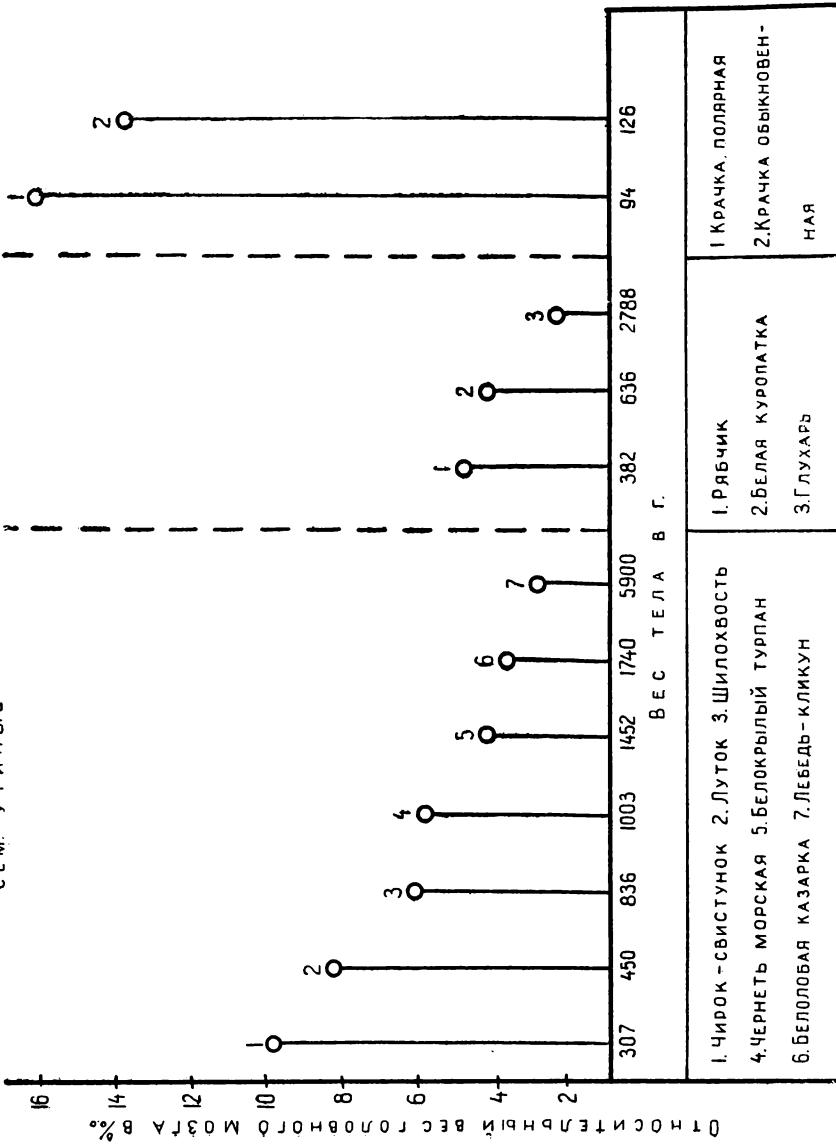


Рис. 6. Относительный вес головного мозга различных видов птиц.

делах вида отмечается обратная зависимость между величиной индекса летательной мускулатуры и весом тела. В то же время для всех рассмотренных представителей сем. Tetraonidae (за исключением тундряной куропатки) характерна прямая зависимость между указанными признаками.

Пытаясь дать естественное объяснение тому факту, что у большинства обследованных куриных птиц с увеличением размеров тела увеличивается и относительный вес летательной мускулатуры, необходимо учитывать следующее. В результате адаптации к своеобразным условиям существования у представителей семейства тетеревиных выработались особые качества полета, характеризующиеся в первую очередь стремительным почти вертикальным взлетом. Можно ожидать, что величина индекса летательной мускулатуры у представителей рассматриваемой систематической группы птиц определяется в основном типом взлета птицы, так как взлет требует во много раз большей затраты энергии, чем дальнейший полет (Штегман, 1950).

Так как изменение поверхности крыла происходит пропорционально квадрату, а изменение веса птицы — пропорционально кубу линейных размеров птицы, то птицы, геометрически подобные, но разных размеров, будут иметь разную нагрузку на крыло (Гладков, 1936). Причем, чем больше размеры птицы, тем выше крыловая нагрузка (отношение веса птицы к площади ее крыла). К аналогичному выводу пришел и Пуль (E. Poole, 1938).

Известно, что у глухарей с возрастом размеры птицы значительно увеличиваются. Проекции на плоскость крыльев старых и более молодых птиц этого вида являются подобными фигурами. Так как при сохранении подобия в указанном смысле весовая нагрузка крыла должна изменяться прямо пропорционально изменению линейных размеров птицы (Гладков, 1949), то следует ожидать, что наиболее крупные глухари имеют и самую высокую крыловую нагрузку. Это дает нам право считать относительно более сильно развитую летательную мускулатуру у крупных птиц данного вида приспособлением компенсационного значения.

Осуществление характерного для глухаря взлета старыми (более тяжелыми) птицами возможно лишь в том случае, если у них с увеличением веса тела параллельно идет возрастание индекса летательной мускулатуры, что и имеет место в действительности (рис. 7).

Прямая зависимость между относительным весом летательной мускулатуры и размерами тела в пределах вида наиболее четко выражена у глухаря и рябчика. У белой куро-

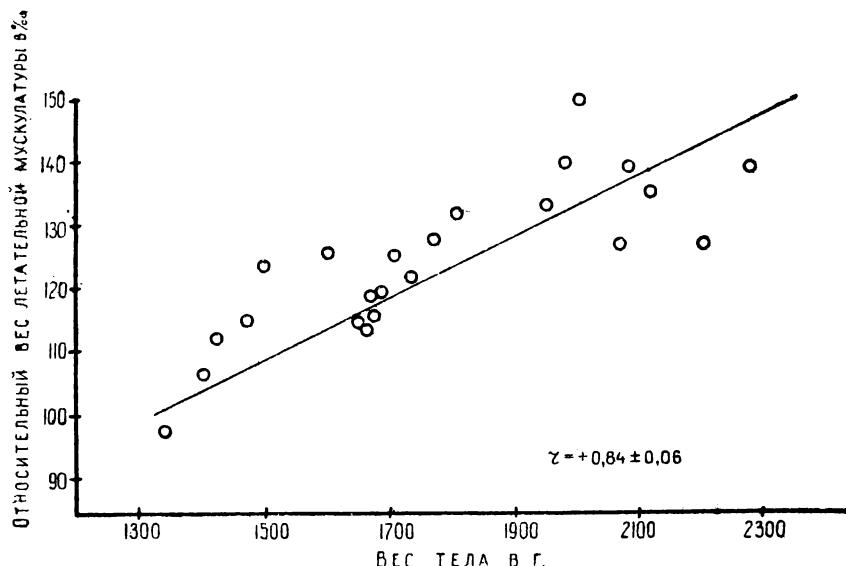


Рис. 7. Зависимость относительного веса летательной мускулатуры от размеров тела у взрослых самок глухарей.

патки указанная зависимость хотя и имеется, но проявляется она менее определено (рис. 8). Для тундряной же куропатки характерно снижение величины индекса летательной мускулатуры по мере увеличения размеров птиц (рис. 9).

Можно предположить, что показанное различие в проявлении зависимости между относительным весом летательной мускулатуры и размерами тела у обследованных нами видов семейства тетеревиных обусловливается их образом жизни.

Материалы данного раздела показывают, что исключения из установленного Гессе «правила рядов» (мелкие животные обладают более высокими интерьерными показателями) встречаются весьма часто. Эти исключения констатируются как при рассмотрении зависимости развития интерьерных показателей птиц от размеров тела у различных видов птиц, так и при анализе указанной зависимости внутри одного вида. Причем зависимость развития внутренних признаков птиц

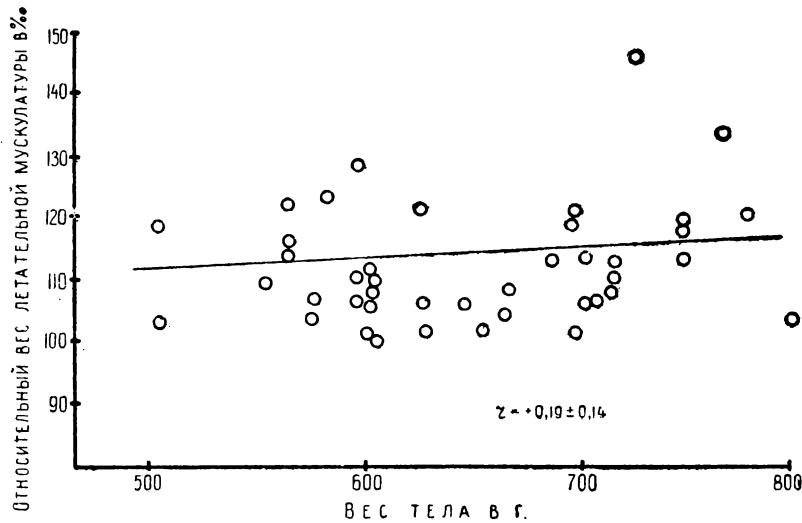


Рис. 8. Зависимость относительного веса летательной мускулатуры от размеров тела у взрослых белых куропаток.

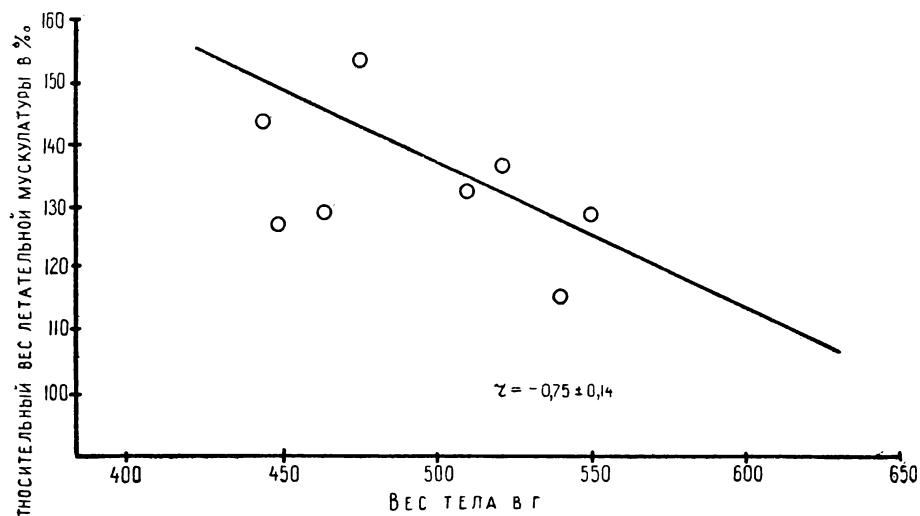


Рис. 9. Зависимость относительного веса летательной мускулатуры от размеров тела у взрослых тундриных куропаток.

от их размеров проявляется наиболее четко внутри вида. В общем, чем филогенетически дальше разобщены сравниваемые виды, тем менее определено проявляется зависимость развития интерьера показателей от общих размеров птиц. Можно сказать, что при сопоставлении в указанном плане птиц, принадлежащих к разным отрядам, исключения из «правила рядов» сами становятся «правилом».

В ряде случаев исключения из «правила рядов» могут быть объяснены экологической спецификой сравниваемых видов. При этом важно отметить, что нарушение зависимости развития внутренних признаков птиц от их размеров внутри вида всегда экологически обусловлено. Исключения же из «правила рядов», которые выявляются при сравнении видов, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении, зачастую не могут быть объяснены экологическими особенностями сопоставляемых видов.

Все изученные нами интерьерные признаки по степени зависимости их развития от размеров птиц можно разделить на две группы.

К первой группе следует отнести интерьерные признаки, величина которых стоит в очень четкой зависимости от веса тела. Такими внутренними признаками являются относительный вес головного мозга и относительный вес глаза.

Ко второй группе мы относим все остальные обследованные внутренние признаки (относительный вес сердца, печени, почек, поджелудочной железы, летательной мускулатуры, относительную длину кишечника и его слепого отдела). Величина интерьерных признаков данной группы стоит в менее тесной связи с размерами тела и в ряде случаев определяется экологическими особенностями птиц.

V. СВЯЗЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ С ИХ ОБРАЗОМ ЖИЗНИ

Зависимость внутренних признаков животных от особенностей их образа жизни установлена многими исследователями (Parrot, 1894; Magnon, 1913; Hesse, 1921; Машковцев, 1932; Стрельников, 1933, 1940; Боголюбский, 1936; Дементьев, 1940; Шульпин, 1940; Шварц, 1949, 1956, 1958, 1959, 1960; Юдин, 1950; Матвеев, 1954; Штегман, 1950 а, б; Павлинин, 1951; Клейненберг, 1954; Зацепина, 1955; Левин, 1955; Скворцова, 1956; Rensch, 1956; Копеин, 1958). Однако в предыдущем разделе отмечалось, что иногда связь интерьерных признаков с экологическими особенностями птиц может затушевываться за-

вичностью изучаемых показателей от размеров тела. Учитывая это, мы старались подбирать для сравнения птиц, приблизительно равных по весу. Взрослые птицы, значительно отличающиеся по размерам, сопоставлялись лишь в тех случаях, когда величина интерьера признаков мелких видов оказывалась ниже по сравнению с величиной соответствующих показателей более крупных форм. При этом, низкие показатели индексов внутренних органов мелких птиц могут быть обусловлены либо их экологическими особенностями, либо спецификой данных видов, позволяющей им поддерживать повышенный уровень обмена веществ при наличии относительно слабо развитых интерьера признаков.

I. Относительный вес сердца

Можно заранее ожидать, что отличия птиц по величине относительного веса сердца будут прежде всего связаны с различиями в их активности и с теми особенностями их поведения, которые вызывают изменение интенсивности обмена веществ.

Большие энергетические нагрузки, связанные с осуществлением полета, обусловливают высокий относительный вес сердца у птиц по сравнению с другими позвоночными. Этим объясняется и тот факт, что индекс сердца птиц является именно тем признаком, который особенно тесно связан с типом, скоростью и продолжительностью полета (Штегман, 1950).

Сравнение величины индексов сердца *Accipiter gentilis* и *Buteo lagopus*, особенно четко показывает связь этого показателя с образом жизни птиц. Сопоставление интерьера ястреба-тетеревятника и мохноногого канюка особенно показательно по той причине, что эти птицы мало отличаются по величине (самка тетеревятника весит 1095,0 г., самка канюка—1010,0 г.). Это дает право проводить сравнительный морфо-экологический анализ, пользуясь данными по абсолютному весу сердца. У ястреба-тетеревятника вес сердца равен 15,6 г., у мохноногого канюка—7,9 г. Для канюка характерен экономный (в смысле затрат энергии) парящий полет. Преследование добычи канюком не связано с длительными и сильными мышечными нагрузками. Тетеревятник по образу жизни является полной противоположностью канюку. Из всех рассмотренных представителей сем. *Aquila* тетеревятник является единственной птицей, обладающей мощной

летательной мускулатурой и сильно развитыми мышцами ног ($118,0\%$ и 47%). Даже значительно более мелкий по размерам полевой лунь имеет индекс летательной мускулатуры, равный всего 69% . Сочетание хорошо развитой мускулатуры крыла и сильных мышц ног требует гипертрофии сердца. Высокий относительный вес сердца тетеревятника объясняется также скоростью полета (быстрый полет требует значительно го мускульного напряжения и, следовательно, более интенсивного кровообращения). Наши данные свидетельствуют об очень высоком (сравнительно с другими представителями этого семейства) относительном весе сердца яструба-тетеревятника — $14,3\%$.

Зависимость между телосложением и образом жизни птиц сем. *Falconidae* подробно освещает работа Юдина (1950), в которой автор разбирает морфологические адаптации в органах движения и захватывания пищи. Им показано, что «ведущим моментом в эволюции соколов является специализация в питании и способах добывания пищи в условиях специфического биотопа».

Наши данные позволяют говорить о том, что морфологические адаптации соколиных выражаются не только в пропорциях тела, но и в строении внутренних органов, функциональная деятельность которых позволяет осуществлять характерный для данной систематической группы птиц полет. В первую очередь это касается сердца и летательной мускулатуры.

2. Относительный вес печени

Учитывая значение печени, как энергетического депо (гликоген), а также принимая во внимание то, что печень является пищеварительной железой (липолитические ферменты), можно искать связи величины относительного веса этого органа птиц с характером питания и с теми экологическими особенностями, которые обусловливают стойкость их по отношению к голоданию.

По нашим данным, высокий относительный вес печени характерен для представителей сем. *Charadriidae*. У большинства видов этого семейства индекс печени превышает 40% . Представители отряда *Passeriformes* также обладают крупной печенью. В противоположность ржанковым и воробыиным все представители сем. *Tetraonidae* имеют очень низкие показатели относительного веса печени. У тундряной куропатки, напри-

мер, относительная величина этого органа равна величине индекса сердца, а у тетерева относительные размеры печени иногда бывают даже несколько ниже относительных размеров сердца (аналогичных примеров нельзя найти ни в одном другом семействе).

Анализируя в целом наши данные по относительным размерам печени у обследованных представителей утиных, можно констатировать, что птицы этого семейства по величине рассматриваемого показателя являются неоднородной группой (индекс печени колеблется от 19% до 51%). Однако, разделяя птиц этого семейства характеру питания, мы получаем три группы, в пределах которых амплитуда колебания величины индекса печени сравнительно не велика. Представители первой группы (*Cygnus cygnus*, *Anser albifrons*) питаются исключительно растительной пищей. Ко второй группе можно отнести виды, в питании которых преобладают животные корма (*Mergus merganser*, *M. serrator*, *Oidemia nigra*). И, наконец, в рацион птиц третьей группы входит как растительная, так и животная пища (*Nyroca fuligula*, *N. ferina*). Птицы указанных групп четко различаются по величине индекса печени. Наименьшей печенью обладают растительноядные птицы, наибольшей — животноядные. Виды со смешанным питанием занимают промежуточное положение.

Многие представители семейства ржанковых узко специализированы в приспособлениях к добыванию пищи, поэтому они резко отличаются друг от друга как по внешне морфологическим, так и по некоторым внутренним анатомическим признакам (Тугаринов и Козлова, 1953). Однако, несмотря на узкую специализацию отдельных видов в способах добывания пищи, последняя в своем составе почти исключительно животная. Тот факт, что у большинства куликов, добытых нами в сентябре месяце, величина индекса печени колеблется в очень небольших пределах (от 43% до 48%, при среднем значении 45%), можно объяснить с одной стороны качественной однородностью пищи, а с другой тем, что в условиях Севера у близкородственных птиц, независимо от их размеров и видовых экологических особенностей, оказываются выгодными крупные размеры печени, в силу чего индексы этого органа у них сравниваются, останавливаясь на пределах, возможных в данной систематической группе.

Подобно ржанковым, все обследованные виды сем. *Tetraonidae* обладают сходным характером питания, но в данном случае мы имеем дело с группой птиц преимущественно

растительноядных. Имея в виду, что печень является энергетическим действием, роль которого особенно велика для птиц, вынужденных иметь частые перерывы в питании, небольшую величину индекса этого органа у представителей семейства тетеревиных можно объяснить отсутствием у них резких изменений в обеспеченности кормами, какие имеют место у других птиц.

3. Относительная длина кишечника и его слепого отдела.

Исследованиями ряда авторов установлена связь общей длины кишечника с характером питания животных (Боголюбский, 1936, 1939, 1941; Соколов, 1949 и др.). Считается, что животноядные виды, сравнительно с растительноядными, имеют более слабо развитый кишечник. Принимая во внимание литературные данные, следовало бы ожидать, что в пределах близкородственных групп птиц у видов с различным питанием должна существенно различаться и относительная длина кишечника. Однако наши материалы это не всегда подтверждают. Ранее отмечалось, что всех обследованных птиц сем. *Anatidae* по характеру питания можно разделить на три группы (растительноядных, животноядных и растительно-животноядных). Вопреки ожиданию, представители указанных групп существенно не отличаются между собой по величине индекса кишечника. Так, у большинства преимущественно растительноядных птиц (шилохвости, свиязи, белолобой казарки, чирка-свищунка и лебедя-кликуна) относительная длина кишечника колеблется в пределах от 1900 % до 1770 %. Приблизительно в этих же пределах колеблется и относительная длина кишечника животноядных видов (от 1650 % у длинноносого крохаля до 1860 % у синьги). Следовательно, в данном случае не подтверждается мнение о том, что растительноядные птицы от животноядных всегда отличаются повышенным индексом кишечника. Мы считаем необходимым еще раз подчеркнуть, что хотя связь величины индекса кишечника с характером питания имеется, она не всегда определяет относительную величину этого органа.

Относительная длина слепого отдела кишечника стоит в более тесной связи с характером питания. Приблизительно равные по размерам белолобая казарка (растительноядный вид) и большой крохаль (ихтиофаг) имеют почти одинаковую величину индекса кишечника. Между тем как относительная длина слепого отдела кишечника у казарки в три раза выше, чем у крохаля. Вообще виды сем. *Anatidae*, пытающиеся пре-

имущественно растительной пищей, отличаются повышенным индексом слепого отдела кишечника от видов, основу пищи которых составляют животные корма. Аналогичные примеры можно привести и по другим семействам.

4. Относительный вес летательной мускулатуры и относительный вес мышц ног.

Тот или иной тип полета птиц обес печивается не только определенной степенью развития летательной мускулатуры, но и особенностями ее гистологического строения. Известно, что представители семейства тетеревиных имеют белую мускулатуру, способную к сильным и частым сокращениям. Птицы, для которых характерен продолжительный полет, обладают красной мускулатурой. Несмотря на указанное различие в гистологическом строении летательной мускулатуры, мы считаем возможным судить о качествах полета лишь на основании сравнения относительного веса летательной мускулатуры у разных видов птиц. О том, что такое сравнение в условиях первого приближения допустимо, говорят работы Гладкова (1949) и Штегмана (1950).

Штегманом (1950) показано, что речные утки обладают относительно более сильно развитой летательной мускулатурой по сравнению с нырковыми. Эта разница в степени мощности летательной мускулатуры у видов сем. *Anatidae* обуславливается наличием обратной зависимости между развитием мускулатуры плечевого пояса и пояса задних конечностей. Наши данные по величине индексов летательной мускулатуры и мускулатуры ног птиц стоят в соответствии с выводами указанного автора. У самых лучших (после савки) нырцов семейства утиных — крохалей мускулатура задних конечностей наиболее мощная ($56,1\%$ — $65,7\%$). Несколько слабее она развита у нырковых уток ($47,3\%$). Плохо ныряющие речные утки имеют самый низкий индекс мускулатуры ног ($35,0\%$ — $41,6\%$). Совершенно противоположная картина наблюдается при сравнении величины индексов летательной мускулатуры у представителей рассматриваемого семейства. Шилохвость обладает наиболее высоким относительным весом летательной мускулатуры ($102,6\%$). У синицы величина этого показателя значительно ниже ($89,4\%$). И, наконец, для крохалей характерен самый низкий индекс летательной мускулатуры ($79,7\%$).

Сравнительно полно обследованы нами по величине индекса летательной мускулатуры виды семейства ржанковых. У

представителей этого семейства удается выявить прямую зависимость между размерами тела и индексом летательной мускулатуры. Птицы, весящие от 112,2 до 355,0 г., имеют средний индекс летательной мускулатуры, равный 127,6%, весящие от 24,0 до 88,3 г. обладают индексом, равным 119,3%. Как указывает Гладков (1949), в пределах группы куликов увеличение размеров птицы происходит в известных пределах с сохранением общих конфигураций тела. При этом весовая нагрузка на крыло увеличивается, т. е. наиболее крупные виды куликов имеют наивысшую весовую нагрузку. Сказанное дает право предполагать, что у ржанковых увеличение относительного веса летательной мускулатуры, происходящее параллельно увеличению размеров, носит компенсационный характер.

Маньоном (Magnon A., 1913) установлена связь относительного веса *musculus pectoralis maior* и относительного веса сердца (относительный вес сердца прямо пропорционален относительному весу грудной мышцы). Наш материал показывает, что упомянутая корреляция справедлива лишь при сравнении особей внутри вида. При рассмотрении представителей из различных семейств эта зависимость нарушается.

5. Относительный вес головного мозга

Основываясь на сравнении размеров головного мозга у разных видов птиц Никитенко (1957) установил, что по мере уменьшения веса тела увеличивается относительный вес головного мозга. Однако увеличение относительного веса головного мозга с уменьшением общего веса тела не является постоянным и абсолютным. Оно закономерно только для видов со сходной экологией. Сказанное позволяет предполагать, что зависимость относительного веса головного мозга от веса тела в ряде случаев затушевывает связь величины индекса этого органа с образом жизни птиц. Следовательно, относительный вес головного мозга не всегда возможно использовать как показатель степени развития нервной деятельности птиц. Это заставляет нас при выявлении экологической обусловленности величины данного признака принимать во внимание размеры сравниемых птиц.

При сопоставлении индекса головного мозга птиц из различных отрядов оказывается, что наивысшим индексом этого органа отличаются представители отряда воробьиных. На втором месте по величине индекса мозга стоят птицы из отряда сов. Третье место принадлежит представителям от-

ряда дневных хищных птиц. Ржанкообразные и пластиначатоклювые имеют одинаковую величину индекса головного мозга и занимают четвертое место. Еще более низким относительным весом головного мозга отличаются гагарообразные. И, наконец, куриные характеризуются самой низкой величиной рассматриваемого показателя.

Учитывая наличие обратной зависимости между индексом головного мозга и весом птицы, можно считать, что среди воробьиных птиц представители сем. Corvidae обладают наиболее сильно развитым головным мозгом. Высокий индекс мозга у врановых можно поставить в связь с высокой степенью развития нервной деятельности этих птиц. Последнее подтверждается не только полевыми наблюдениями, но и лабораторными экспериментами. Доказано, что у птиц этого семейства очень хорошо выражены экстраполяционные рефлексы (Крушинский, 1958).

Суммируя материалы данного раздела, можно отметить, что между величиной интерьера показателей птиц и их образом жизни в большинстве случаев удается обнаружить четко выраженную зависимость, которая идет по следующим направлениям:

- а) С типом передвижения (сердце, летательная мускулатура, мускулатура ног).
- б) С характером питания (печень, поджелудочная железа, кишечник и его слепой отдел).
- в) Со сложностью поведения (головной мозг).

Есть основания предполагать, что в отдельных случаях связь между относительным весом внутренних органов птиц и их образом жизни не проявляется. Анализу фактов, подтверждающих это предположение, следует уделить особое внимание.

VI. СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПТИЦ

Сезонные изменения в образе жизни животных сопровождаются изменениями их морфо-физиологических особенностей (Смирнов и Шварц, 1957; Шварц, 1958, 1960). Эти изменения интерьера обусловлены требованием поддержания энергетического баланса организма в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

Наш материал позволяет обсудить сезонную изменчивость интерьера птиц по двум показателям — относительно-му весу печени и сердца.

1. Относительный вес печени

Сезонная изменчивость индекса печени выражена очень четко. Почти у всех рассмотренных видов индекс печени достигает максимального значения осенью (табл. 3). В конце весны и начале лета отмечается самая низкая величина этого показателя. В среднем индекс печени в сентябре превышает соответствующий интерьерный признак птиц, добытых в начале июня, более чем на 30 процентов.

Наивысшим относительный вес печени бывает перед осенним отлетом. Это означает, что птицы перед миграцией к местам зимовок накапливают энергетические запасы не только в виде жира, но и в виде гликогена.

Таблица 3

Сезонные изменения индекса печени птиц
Субарктики в ($\%$)

Вид	Время добычи	Средний вес птиц	Печень (м)
Свиязь	июнь август	802,0 675,0	26,8 31,3
Шилохвость	июнь сент.брь	836,0 755,2	23,9 38,0
Чирок-свистунок	июнь август	307,0 308,4	29,3 32,5
Синьга	июнь сентябрь	1008,0 926,2	34,8 40,7
Чернеть хохлатая	июнь сентябрь	721,0 628,0	35,7 47,9
Луток	июнь сентябрь	625,0 465,0	34,5 58,3
Гоголь	июнь сентябрь	890,0 801,5	40,5 51,2
Рогатая поганка	июнь сентябрь	437,0 393,6	47,2 63,2
Турухтан	июнь сентябрь	160,9 119,5	33,93 43,0

2. Относительный вес сердца

Материалы по сезонной изменчивости относительного веса сердца у субарктических популяций птиц показывают, что индекс сердца в июне значительно выше, чем в сентябре (табл. 4). У свиязи, шилохвости, гоголя и некоторых других птиц величина этого показателя в начале лета достигает наивысшего значения, несмотря на то, что в этот период общий вес указанных птиц также наибольший. Пытаясь найти объяснение указанному факту, мы исходим из следующих предпосылок. Во-первых, величина относительного веса сердца животных стоит в прямой связи с их активностью, и, во-вторых, миграция у большинства видов птиц требует значительной затраты энергии.

Таблица 4

Сезонные измерения индекса сердца птиц

Субарктики (в %_{co})

Вид	Время добычи	Средний вес птицы	Сердце (м)
Свиязь	июнь август	802,0 675,0	12,19 9,71
Шилохвость	июнь сентябрь	836,0 755,2	14,6 10,0
Чернеть хохлатая	июнь сентябрь	721,0 628,0	11,5 11,7
Гоголь	июнь сентябрь	890,0 801,5	14,0 8,92
Рогатая поганка	июнь сентябрь	437,0 393,6	12,8 11,4
Белохвостый песочник	июнь сентябрь	24,3 22,7	20,7 17,0
Турухтан	июнь сентябрь	160,9 119,5	16,0 16,0

Литературные данные говорят о том, что во время весенней миграции двигательная активность птиц выше, чем в период осеннего перелета. (Дементьев, 1940; Stresemann, 1944; Мальчевский, 1951). В связи с этим становится понятной причина сезонной изменчивости индекса сердца. Во время весеннего перелета активность птиц высокая. Данному периоду соответствует и наивысший индекс сердца. Осенняя миграция совершается с меньшей затратой энергии, поэтому в это время у птиц наблюдается относительно низкий индекс сердца.

Подытоживая сказанное, можно отметить следующее:

- а) Величина индексов ряда внутренних органов птиц подвержена сезонной изменчивости, которая особенно четко выражена у таких интерьерных признаков, как относительный вес печени и сердца. Достоверность сезонной изменчивости этих органов у большинства обследованных видов птиц доказана статистической обработкой материала.
- б) Сезонная изменчивость относительного веса внутренних органов птиц обусловлена сезонными изменениями в их образе жизни.

VII. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПТИЦ

Приступая к рассмотрению материала по географической изменчивости внутренних органов птиц, следует отметить, что используемые нами данные по интерьеру северных (Ямalo-Ненецкий округ, автор), и южных (Южное Зауралье, Шварц) популяций птиц вполне сопоставимы, так как обработка птиц велась по одной методике. Учитывая, что имеющиеся литературные данные по интерьеру южных популяций птиц в этом отношении могут быть не вполне тождественными нашим, мы не ориентировались на них при обсуждении вопроса о географической изменчивости внутренних признаков, а старались использовать с этой целью лишь собственные материалы.

1. Относительный вес сердца.

Различия в индексах сердца у птиц, обитающих в разных географических широтах, были отмечены рядом исследователей (Parrot, 1894; Hesse, 1910; Stresemann, 1927; Groebels 1932; Rensch, 1956). Наши данные позволяют сомневаться в общезначимости формулируемых указанными авторами правил о более высоком сердечном индексе у птиц Севера по сравнению с теми же или близкими им формами из умеренных широт.

Представители обследованных нами субарктических популяций широко распространенных видов лишь в 25 случаях из 38 обладают повышенным индексом сердца по сравнению с теми же или близкородственными формами, обитающими в умеренных широтах (табл. 5). Продвижение на Север не вызывает значительного увеличения относительного веса сердца у всех обследованных нырковых уток. У типичных же нырцов—гагары, лутка и морянки рассматриваемый показатель на Севере даже несколько ниже. Представители мелких воробынных птиц осваивают северные районы также

Таблица 5
Индексы сердца (в $\%$) птиц Субарктики и более южных широт

Вид	Ямalo-Ненецкий национальный округ (материалы автора)		Южное Зауралье, Средний Урал (материалы Шварца, Данилова, 1958)		Превышение индекса сердца северных популяций над южными в % (за 100% принят индекс южных форм)
	кол-во особей	средний индекс сердца (м)	кол-во особей	средний индекс сердца (м)	
Свиязь	11	12,1	8	5,8	+108
Чирок-свистунок	33	13,0	15	7,6	+ 71
Чернозобая гагара	20	10,5	10	10,7	- 2
Тундряная куропатка	10	18,2	9	15,2	+ 19
Рябчик	24	4,6±0,13	18	4,8	- 4
Глухарь (самцы)	19	8,0±0,53	10	7,5	+ 6
Глухарь (самки)	24	11,0±0,4	13	11,1	0
Сорока	10	13,5	16	8,0	+ 68
Ворона	14	10,4	12	5,8	+ 79
Юрок	10	12,5	18	15,4	- 19
Домовый воробей	11	16,1	10	18,8	+ 16
Белая трясогузка	16	15,5±0,44	42	14,9±0,4	+ 4
Желтоголовая трясогузка	15	15,6	11	14,5	+ 7
Желтая трясогузка	31	14,7±0,3	13	17,3	-- 15
Варакушка	16	15,5±0,63	34	12,6±0,9	+ 23

без существенного увеличения размеров сердца. Изложенные данные позволяют предположить, что образ жизни некоторых видов, который и на юге требует гипертрофии сердца, позволяет им приспосабливаться к условиям Севера без заметного изменения величины относительного веса сердца.

У видов, ареал которых ограничивается северными районами, процент превышения относительного веса сердца сравнительно с индексом сердца близких им видов из средних широт значительно ниже, чем показатель превышения у субарктических популяций широко распространенных видов. Это позволяет думать, что приспособления к климату Крайнего Севера специализированных субарктических видов более разнообразны и, по крайней мере, частично связаны с изменением тканевых процессов.

В литературе отмечалось, что увеличение относительного веса сердца с продвижением в высокие широты связано с повышением метаболизма в условиях Севера. Однако последними исследованиями показано, что интенсификация обмена веществ не является непременным условием освоения животными районов Крайнего Севера (Шварц, 1959; Ливчак, 1960). Поэтому можно полагать, что увеличение относительного веса сердца у некоторых птиц субарктических популяций в большей степени связано с увеличением двигательной активности, чем с повышением уровня метаболизма.

В пределах сем. *Anatidae* отмечается резко различная реакция нырковых и речных уток на специфические условия Субарктики. Если индекс сердца у всех речных уток с продвижением на Север возрастает, то относительный вес этого органа у нырковых уток остается практически неизменным.

2. Относительный вес пищеварительных органов

У 29 видов из числа всех обследованных относительный вес печени на Севере выше. Наибольший процент превышения индекса печени представителей северных популяций над южными отмечается у птиц из семейства *Anatidae*, *Charadriidae* и *Turdidae*. Лишь у всех тетеревиных с продвижением на Север индекс печени несколько снижается (табл. 6).

Анализируя полученные данные по географической изменчивости относительного веса печени, мы исходили из следующих положений:

а) Печень служит энергетическим депо (гликоген), поэтому ухудшение питания или частые перерывы в питании ведут к снижению индекса печени.

Таблица 6

Индексы печени (в %) птиц Субарктики и более южных широт

Вид	Ямало-Ненецкий национальный округ (материалы автора)		Южное Зауралье, Средний Урал (материалы Шварца, 1948, Данилова, 1958)		Превышение индекса печени северных популяций над южным 1 в проц. (за 100 проц. принят индекс южных форм)
	кол-во особей	средний индекс печени (м)	кол-во особей	средний индекс печени (м)	
Свиязь	9	30,3	8	17,1	+77
Гагара чернозобая	20	33,1	10	34,1	-13
Сорока	10	29,3	16	32,0	-8
Юрок	11	39,9	18	32,9	+21
Белая трясогузка	16	42,0	42	37,4	+12
Желтоголовая трясогузка	14	47,9	24	39,6±1,3	+21
Желтая трясогузка	27	48,8±1,1	13	33,2±1,01	+47
Рябинник	7	54,1	28	36,7	+47
Белобрюхий дрозд	16	48,9±1,6	7	38,9	+26
Варакушка	15	42,8±1,8	34	34,3±0,24	+25
Рябчик	22	17,8±0,67	18	20,1	-11
Глухарь (самцы)	19	18,3±0,7	10	19,9	-8
Глухарь (самки)	24	20,4±0,4	13	23,6	-13
Тундряная куропатка	10	18,0	9	21,7	-17

б) С понижением температуры окружающей среды увеличивается способность животных накапливать гликоген, следствием чего является увеличение относительного веса печени.

в) Так как печень является пищеварительной железой (липолитические ферменты), то изменения в характере питания сказываются на размерах печени.

Отмеченное нами увеличение индекса печени на Севере можно объяснить тем, что в субарктических условиях накопление быстро мобилизуемого резервного питательного вещества (гликоген) играет в жизни птиц значительно большую роль, чем в южных широтах. Роль печени как энергетического депо особенно велика у тех птиц, которые вынуждены иметь частые перерывы в питании. Специфические условия Севера (резкие изменения погоды в течение суток, частые штормовые ветры, продолжительные дожди и т. п.) способствуют тому, что у птиц, питающихся животной пищей, нарушается кормовой режим. Именно этим мы склонны объяснять значительное увеличение индекса печени (более чем на 40 %) на Севере у многих представителей отряда воробьиных.

Данные по экологии сем. *Tetraonidae* позволяют предполагать, что у видов этой систематической группы в Субарктике колебания в обеспеченности кормами менее резкие, чем и обуславливается отсутствие увеличения индекса печени тетеревиных с продвижением в высокие широты.

В условиях Субарктики обращает на себя внимание сходство в величине индексов печени у большинства видов одной систематической группы. Это может указывать на сходный тип приспособлений и одинаковую реакцию на условия существования.

Значительное увеличение индекса печени птиц субарктических широт свидетельствует о том, что у северных популяций птиц выработалась способность к накоплению энергетических запасов не только в медленно мобилизуемой форме — жир, но и в быстро мобилизуемой — гликоген.

Представители северных популяций птиц почти без исключения обладают повышенными индексами кишечника и поджелудочной железы по сравнению с теми же или близкими видами с более южных широт. Увеличение относительного веса поджелудочной железы и относительной длины кишечника с продвижением на Север свидетельствует о способности птиц субарктических популяций к более быстрому перевариванию пищи и лучшему использованию доступных кормовых средств.

3. Относительный вес почек.

Сопоставление размеров почек северных и южных популяций птиц проведено на 20 видах. Это дает нам известное основание говорить о том, что северные популяции птиц в подавляющем большинстве случаев не отличаются от южных повышенным индексом почек.

Ренш (1956) и ряд других авторов считают повышение метаболизма, непременным условием приспособления гомойотермных животных к климату высоких широт. Однако, как показано Ливчак (1960), северные полевки отличаются от южных меньшей интенсивностью потребления кислорода при низких температурах среды, что по мнению автора выражает общее направление адаптаций полярных животных, идущее по пути экономизации энергетических расходов организма.

Так как относительная величина почек является наиболее четким морфо-физиологическим индикатором уровня обмена веществ (Шварц, 1958), можно предполагать, что интенсификация обмена веществ не является обязательной при освоении птицами районов Крайнего Севера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установленные рядом исследователей закономерности, определяющие относительную величину внутренних органов животных в зависимости от их общих размеров, степени активности и уровня обмена веществ, проявляются в общем виде и в условиях Субарктики. Так, у большинства изученных птиц с увеличением размеров тела, как правило, уменьшаются величины интерьера показателей, а увеличение активности и повышение уровня метаболизма ведет к возрастанию размеров органов. На фоне этих общих закономерностей отчетливо выступают исключения из принятых большинством зоологов правил. Эти исключения связаны со спецификой образа жизни отдельных видов и популяций.

Корреляция между относительными размерами внутренних органов птиц и их экологическими особенностями в ряде случаев обуславливает анатомические различия даже у близких видов, которые проявляются не только в абсолютных размерах органов, но и в их изменении в связи с изменениями размеров тела отдельных особей. Эти различия могут носить количественный и качественный характер. В первом случае они проявляются в том, что у близких видов снижение относительных размеров органов с увеличением общих размеров тела выражено в различной степени. В случае качественных различий у одного из близких видов увеличение размеров тела сопровождается уменьшением размеров органов, а у другого — возрастанием. Хорошой иллюстрацией отмеченной закономерности служит сравнение трех видов семейства тетеревиных (глухаря, белой куропатки и тундряной куропатки, рис. 10).

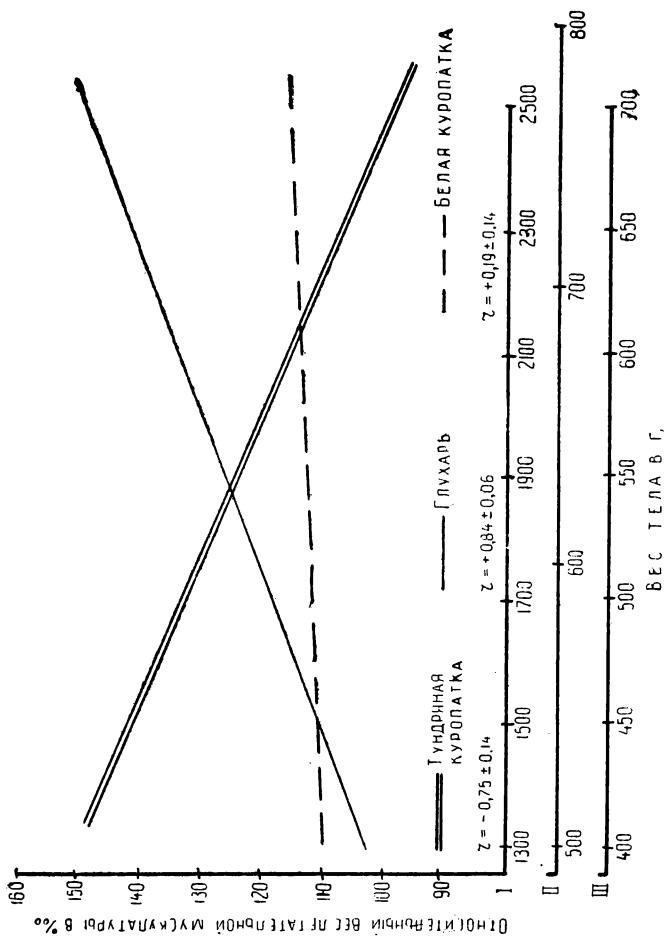


Рис. 10. Зависимость относительного веса летательной мускулатуры от размеров тела у трех видов семейства тетеревиных (взрослые птицы).

I — глухарь, II — белая куропатка, III — тундрияная куропатка.

(Сводная диаграмма составлена на основе скетч-диаграмм).

В приведенном примере различия характера связи размеров органов и размеров тела экологически понятны. В других случаях аналогичные различия непосредственно не вытекают из особенностей образа жизни сравниемых форм, но они могут служить ценным ориентиром при проведении сравнительных исследований (рис. 11).

Подводя итог сказанному, можно отметить, что видовая специфика птиц проявляется не только в статичной характеристике морфологических особенностей, но и в их динамике. Таким образом проделанная работа дает основание для разработки динамической характеристики морфологии вида.

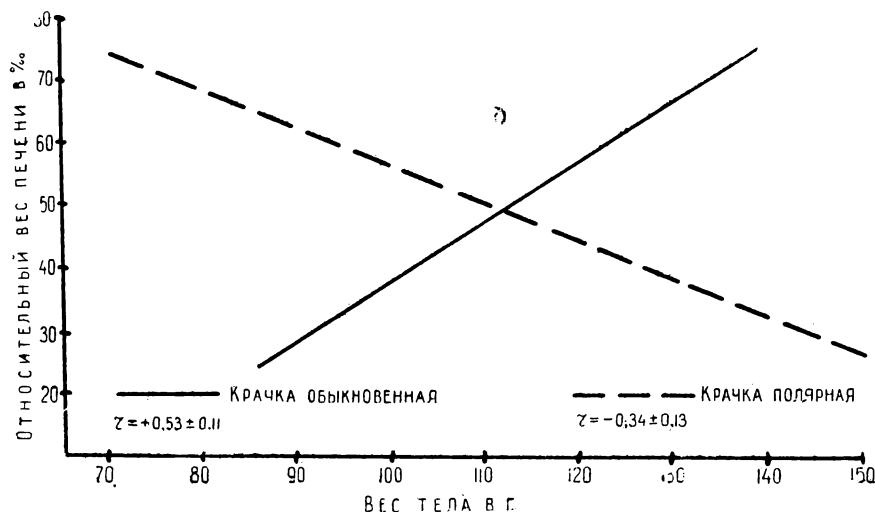


Рис. 11. Зависимость относительного веса печени от размеров тела у двух видов семейства крачек (сводная диаграмма составлена на основе скеттр-диаграмм).

Несмотря на зависимость величины интерьерных признаков птиц от морфологических, физиологических и экологических особенностей отдельных групп особей и популяций, видовая характеристика большинства форм по внутренне-морфологическим признакам может быть дана с неменьшей степенью определенности, чем по признакам, используемым в таксономии. Это создает предпосылки для сравнения интерьера северных и

южных форм птиц. Проделанная нами в этом плане работа позволила обнаружить, что субарктические популяции птиц в большинстве случаев отличаются от популяций из умеренных широт повышенными интерьерными показателями.

Однако общая закономерность, выражаяющаяся в возрастании величины относительных размеров ряда внутренних органов с продвижением на Север в различных систематических группах и у различных видов проявляется по-разному. Птицы, образ жизни и морфологические особенности которых связаны с повышенным обменом веществ в любых географических условиях среды, осваивают районы Крайнего Севера без заметного повышения размеров внутренних органов. Это явление служит известной конкретизацией общего биологического закона: реакция вида на условия существования определяется спецификой условий среды и спецификой самого организма.

В процессе работы нами получены данные, свидетельствующие о четких отличиях близких видов по интерьерным признакам. Это создает предпосылку для их использования в диагностических целях.

Полученные данные могут быть также использованы при разработке теоретических основ ряда практических работ (акклиматизация, прогнозы численности), а в отдельных случаях изучение интерьерных особенностей животных, в том числе и птиц, позволит осуществлять контроль за ходом уже претворенных в жизнь хозяйственных мероприятий, например, контроль за ходом акклиматационного процесса. Кроме того, наши знания внутренне-морфологической специфики птиц Севера помогут решению вопроса, связанного с оценкой состояния популяции, что в конечном счете также имеет большое практическое значение при составлении прогнозов численности животных. С этой точки зрения первостепенное значение имеет изучение сезонной изменчивости интерьерных признаков птиц. Отсутствие сезонных изменений относительной величины ряда внутренних органов (печень, сердце) обычно свидетельствует о неблагополучии в популяции (нарушение кормового режима), которое, как правило, приводит к снижению ее численности, так как способность животных к изменению морфо-физиологических особенностей в различные сезоны года — важнейшая предпосылка для сохранения численности вида. Наконец, наблюдения за периодическими изменениями величины некоторых интерьерных признаков (или степени их вариирования) могут дать необходимые ориентиры при оценке жизненных условий.

**Основные положения диссертации изложены
в следующих статьях:**

1. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики. Тр. Салех. стационара УФАН СССР, вып. I, Тюмень, 1959.
2. Данные о северном пределе распространения некоторых видов птиц на территории Ямalo-Ненецкого национального округа. Тр. Салех, стационара УФАН СССР, вып. I, Тюмень, 1959.
3. Добринский Л. Н. (совместно с Шварцем С. С.) Некоторые интерьерные особенности птиц Заполярья. Вторая Всесоюзная орнитологическая конференция. Тезисы докладов. М., Изд-во МГУ, 1959.
4. Материалы к изучению орнитофауны Ямalo-Ненецкого национального округа (тезисы доклада) III Всесоюзная орнит. конферен., 1962 г.
5. Индивидуальная и географическая изменчивость интерьерных показателей птиц (тезисы доклада) III Всесоюзная орнитол. конфер., 1962 г.
6. О связи размеров внутренних органов птиц с весом тела. (В печати).
7. Заметки по фауне птиц долины реки Хадыта (Южн. Ямал). (В печати).
8. К орнитофауне долины реки Собь. (В печати).
9. К вопросу о возрастной изменчивости интерьерных признаков птиц (тезисы доклада, в печати).
10. Экологический анализ интерьерных особенностей птиц северо-западной Сибири (тезисы доклада, в печати).

ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
6	16 св.	Kattiuger	Kattinger
6	16 св.	Enges	Engels
31	17 св.	Megrus	Mergus
34	15 св.	pestoralis	pectoralis

Добринский, Автореферат «Органометрия птиц
Субарктики Западной Сибири.