

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

ДИНАМИКА
МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ОСОБЕННОСТЕЙ ПТИЦ

(097 — зоология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант —
академик
С. С. ШВАРЦ

Свердловск
1970

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

Л.Н.ДОВРИНСКИЙ

ДИНАМИКА
МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПТИЦ
(097 - зоология)

АВТОРЕФЕРАТ ДИССЕРТАЦИИ
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Свердловск
1970

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР.

Научный консультант академик ШВАРЦ С.С.

Диссертация состоит из введения, 4 разделов, заключения и приложения. Она включает 243 таблицы, 63 рисунка и 26 диапозитов. Общий объем работы 462 страницы машинописного текста. Список литературы содержит 330 названий отечественных и переводных работ и 215 иностранных.

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор М.А.ВОИНСТВЕНСКИЙ

Доктор биологических наук, профессор Н.Н.ДАНИЛОВ

Доктор биологических наук, профессор С.М.УСПЕНСКИЙ

Ведущее предприятие - Отдел зоологии и паразитологии Академии наук Белорусской ССР.

Автореферат разослан "18" декабря 1970 г.

Заседание диссертации состоится "19" января 1971 г. на заседании Объединенного Ученого Совета при Уральском Филиале АН СССР в помещении Института экологии растений и животных по адресу: г. Свердловск, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Ученый секретарь Совета
кандидат биологических наук

М.Г.НИФОНТОВА

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

Статичность огромного большинства характеристик, использу-
емых при описании видов и групп животных, проявляется в том, что
они опираются на абсолютные выражения отдельных признаков, а не
рассматривают их в динамике. Такой-то вид характеризуется таки-
ми-то размерами тела (или черепа, или клюва), таким-то содержа-
нием гемоглобина в крови, таким-то уровнем метаболизма, такими-
то размерами органов и т.п. В большинстве случаев подобные ха-
рактеристики удовлетворительно выполняют свою роль — позволяют
с достаточной точностью определить биологическую специфичность
изучаемых форм. Однако многие исследования последних лет (пре-
имущественно по экологической физиологии и функциональной мор-
фологии), выполненные в разных странах, ясно показали, что по
мере роста и развития животных, а также в процессе их приспо-
собления к изменению условий среды, особенности видов изменяют-
ся в различной степени, а нередко и в различном направлении. Это
утверждение сейчас кажется почти тривиальным. Важно, однако, что
подобные различия могут быть настолько существенными, что они
сами по себе выступают в качестве наиболее важных биологичес-
ких (в широком понимании этого слова) особенностей видов, даже
в тех случаях, когда последние по абсолютным выражениям отдель-
ных признаков между собой существенно не отличаются. Привлече-
ние динамики признака (или комплекса признаков) для характерис-
тики отдельных форм может существенно обогатить наши представ-

ления об их биологической специфике и позволит подойти к анализу различий между ними с новых теоретических позиций.

Как это ни парадоксально, но морфология, которая несколько десятилетий тому назад была главным инструментом познания закономерностей филогенеза, в настоящее время не является ведущей дисциплиной в решении общих эволюционных вопросов. Это отчасти объясняется тем, что в центре внимания "классического" морфолога находился отдельный организм. Однако сравнительно-анатомические исследования этого плана, установившие сам факт эволюции, не могли дать объяснения механизмам эволюционного процесса. Говоря об этом, не следует забывать, что историзм в решении центральных биологических проблем – заслуга прежде всего морфологии. В лице своих крупнейших представителей, среди которых особое место принадлежит А.Н.Северцову, морфология поставила на материалистическую основу решение таких мировоззренческих по своей сути проблем, как биологический и морфофизиологический прогресс, темпы и формы эволюционных преобразований и др. Учение А.Н.Северцова об ароморфозах – это по существу, первая серьезная попытка в истории биологии ликвидировать разрыв между экологическими и морфологическими критериями в понимании эволюционного прогресса, что определяет современное представление о развитии живой природы как о неразрывном единстве морфологических и экологических изменений.

Наиболее интенсивно морфологические исследования развиваются сейчас в морфо-экологическом плане (Машковцев, 1932; Гладков, 1949; Шварц, 1949, 1953, 1956, 1960, 1968; Юдин, 1950; Штегман, 1950, 1952, 1953, 1954; Матвеев, 1951, 1954; Клейненберг, 1954; Якоби, 1960; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кирпичев, 1960; Кокшайский, 1960, 1962, 1964; Кузьмина, 1962; Бородулина, 1963, 1964; Вязович, 1965; Дементьев, Ильичев, Курочкин, 1966; Никитенко, 1966 и мн. др.). Основная цель их – установление соответствия морфологических особенностей животных их образу и условиям жизни. Хотя исследования этого направления дают возможность решать ряд вопросов, конкретизирующих представления о механизмах эволюционных преобразований, однако, исходя из современных взглядов на основные понятия и задачи экологии, в ближайшем будущем главное направление экологической морфологии будет лежать в русле исследования механизмов приспособления и преобразования популяций. Таким образом, экологическая морфоло-

гия приобретает характер популяционной морфологии, обладающей специфическим объектом исследования (популяция) и своеобразным методом (Шварц, 1966; Яблоков, 1966). Поскольку популяция в настоящее время рассматривается как элементарная эволюционирующая единица, то популяционная морфология в ближайшие годы должна занять одно из первых мест в ряду наук, в центре внимания которых находится эволюционная проблематика. Для нас особенно важно подчеркнуть, что популяционная морфология характеризуется динамическим подходом к анализу морфологических различий между близкими формами.

Используя при сравнении различных видов и популяций данные, характеризующие изменение признаков в процессе роста и развития животных или при изменении условий их существования, мы получаем дополнительные возможности для всесторонней биологической характеристики форм разных таксономических рангов. Использование этих возможностей основано на динамическом подходе к составлению характеристик морфофункциональных особенностей видов и популяций. Поэтому накопление данных по динамической характеристике морфофункциональных особенностей животных, и в частности птиц, может рассматриваться как важный этап на пути разработки общей теории популяционной морфологии.

С эколого-физиологической и морфо-экологической точек зрения многие виды животных, в том числе и птиц, в настоящее время изучены достаточно полно (к данным выше ссылкам следует добавить исследования Стрельникова, 1933, 1953, 1960; Слонина, 1937, 1950, 1951; Калабухова, 1936, 1939, 1950, 1963, 1964; Шилова, 1957, 1959, 1962, 1968 и др.). Результаты этих исследований являются основой для разработки динамической характеристики видовых морфофункциональных особенностей животных. Данные, которые могли бы быть использованы в качестве исходных при сравнении в таком же плане различных популяций внутри отдельных видов, гораздо менее полны. Однако именно это направление исследований сугубо большие перспективы. Мы имеем в виду использование динамических характеристик для оценки степени микрэволюционных преобразований.

Стремление исследователей заменить статистические характеристики морфологических особенностей животных динамическими находит выражение в том, что в последнее время большое внимание уделяется применению аллометрических уравнений в зоологии -

ческих работах различных направлений (Huxley , 1924, 1927 , 1932; сводку данных см. Röhrs , 1959; Hückinghaus , 1965 ; Gould , 1966; Ищенко, 1967).

Таким образом, аналогично тому как в современной систематике политипическая концепция вида приходит на смену типологической характеристике, так и в современной морфологии типологические описания отдельных форм должны дополняться их динамическими характеристиками, отражающими специфичность реакции вида на изменение условий среды. В нашей работе сделана попытка обосновать это положение, анализируя преимущественно орнитологический материал. Необходимым звеном исследований этого направления является накопление и приведение в определенную систему данных по органометрии птиц, что было нами сделано в кандидатской диссертации (Добринский, 1962), монографии (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968) и ряде статей (Добринский, 1959, 1962, 1964, 1965, 1966, 1968, 1969, 1970 и др.).

Поскольку популяционно-морфологические исследования предусматривают групповой анализа, то необходимо иметь четкое представление о закономерностях индивидуальной изменчивости изучаемых признаков. Это нужно и по той причине, что размах и характер вариабельности носят приспособительный характер. Поэтому I раздел работы мы сочли целесообразным посвятить анализу полученных данных по динамике вариабельности морфологических признаков птиц.

Во II разделе рассматриваются основные проявления динамики морфофункциональных и экстерьерных признаков птиц, которые иллюстрируются наилучше изученными в этом плане видами.

В последнее время становится очевидным, что исследование продуктивности биогеоценозов требует разработки методов, которые позволяли бы изучать энергетику популяций отдельных видов ("Изучение многообразных в своей противоречивости взаимоотношений популяций разных видов и составляет сущность биоценологического исследования", Беклемишев, 1951). Путь решения этой проблемы тесно смыкается с решением задач по определению интенсивности обмена веществ у животных природных популяций. Это становится тем более очевидным, если учесть, что установлена четкая зависимость между общим расходом энергии и уровнем метаболизма животных (McNab , 1963). Учитывая это, в III разделе делается попытка, анализируя материалы по динамике некото-

рых морфофизиологических признаков, проследить динамику энергетического баланса популяций ряда видов птиц.

Динамический подход к изучению интерьерных признаков особенно ясно показывает, что популяции птиц морфофизиологически специфичны. Однако на современном этапе развития эволюционного учения не достаточно только констатации наблюдаемых между внутривидовыми группами различий — требуется их эколого-генетическая расшифровка. Поэтому возникает необходимость разработки специальных методик, позволяющих обходиться без гибридологического анализа при определении генетической природы обнаруживаемых межпопуляционных отличий. Важность этого направления исследований диктуется еще и тем, что в последнее время установлена высокая стабильность фенотипически обусловленных особенностей отдельных популяций (поэтому сама по себе устойчивость морфологических признаков не может служить показателем их генетической детерминированности). Имея в виду, что межпопуляционные отличия определяются, с одной стороны, своеобразием генетического состава популяций, а с другой — спецификой условий среды, мы попытались наметить пути определения доли участия каждого из этих факторов в становлении морфофизиологических особенностей ряда популяций турухтана (*Philomachus pugnax* L.), как удобного во многих отношениях модельного объекта (разд. IV).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным методом, который использовался в нашей работе, был метод морфофизиологических индикаторов. Теоретическое обоснование этого методадается в специальных исследованиях (Шварц, 1958; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968).

В многих случаях изучение характера динамики морфологических признаков требует анализа однородного в возрастном отношении материала. Кроме того, изучение возрастной структуры — одной из существенных характеристик популяций, представляет самостоятельный интерес.

Орнитологи до настоящего времени еще не имеют в своем арсенале достаточно точной и универсальной методики определения возраста птиц. Этот пробел лишь отчасти восполняют работы Семеновского-Тян-Шанского (1938, 1959, 1960); Беникова (1939); Кирикова (1939, 1944, 1952); Тугаринова (1941); Познанина (1946); Коэльвой (1946); Теплова (1947); Михеева (1948); Чмутовой (1948); Юдиной (1950); Ларионова (1953); Денисовой (1958); Узльчевского

(1959); Чмутовой и Смирновой (1962); Митропольского (1962); Ильинчева (1962); Данилова (1969); Глогера (Gloger, 1860); Ниебела, (Nible, 1898); Энгельмана (Engelmann, 1928); Штро (Stroh, 1933); Портмана (Portmann, 1938); Келлера (Keller, 1954) и др.

В последнее время для определения возраста как млекопитающих, так и птиц стали пользоваться весом хрусталика глаза (Lord, 1959). На возможность применения метода Лорда к птицам указывают Кемпбелл и Томлинсон (Campbell, Tomlinson, 1962).

Учитывая, что описанный метод в перспективе можно было бы использовать при анализе возрастного состава популяций (для определения соотношения сеголеток и птиц старше года) ряда охотничьих - промысловых птиц, заготовки которых ведутся в больших количествах (белая куропатка, рябчик, тетерев и др.), мы, во-первых, попытались проверить "разрешающую способность" этого метода на домашних птицах, а, во-вторых, несколько модифицировать его. Необходимость этого диктуется тем, что в последнее время высказываются сомнения в правомерности использования этого метода даже для разделения птиц на группы сеголеток и взрослых (Lavinsky, Mann, Lord, 1969). Исследование хрусталика глаза проведено у 176 взрослых самцов и 107 взрослых самок речных и полярных крячек. Помимо этого, хрусталики взвешивались у 46 молодых птиц.

Под нашим руководством на кафедре зоологии Уральского университете Г.М.Васеловой было проведено изучение характера роста хрусталика глаза у самок кур белой русской породы (возраст обследованных птиц был точно известен). Определен сухой вес 1134 хрусталиков глаза от 567 экземпляров птиц, возраст которых варьировал от двух дней до девятнадцати месяцев (до двух месяцев пробы брались с интервалом от одного до десяти дней). Результаты работы показали, что до двухмесячного возраста по сухому весу хрусталика глаза можно определять возраст цыплят с точностью до 5-6 дней, а на ранних стадиях (до 15 дней) онтогенеза и до 3-х дней. При сопоставлении птиц от 1 до 19 месячного возраста установлено, что сухой вес хрусталика может служить индикатором возрастных различий лишь у кур не старше шести месяцев. Начиная с шестимесячного возраста, сухой вес хрусталика не является надежным критерием для разделения птиц на группы молодых и взрослых.

При определении возрастной структуры популяций турухтана вписанная выше методика нами несколько модифицирована. Это выражалось в том, что определялся сухой вес не всего хрусталика, а лишь его центрального ядра (последнее у высушенного хруста-лика легко отделяется от окружающей его оболочки). Используя в качестве дополнительных (контрольных) критериях возраста птиц такие показатели, как степень развития брачного оперения, размеры области головы, занятой "бородавками", сроки и интенсивность протекания линьки, цвет ног и др., мы пришли к выводу, что сухой вес центрального ядра хрусталика глаза у турухтана может быть использован для разделения птиц на сеголеток и взрослых (старше года). В общей сложности с этой целью проанализировано более 400 экземпляров птиц данного вида.

С методической точки зрения важно учитывать, что размеры любого органа животного находятся в определенной зависимости от размера (веса) всего тела. Это выражается в том, что чем крупнее животное, тем выше и вес всех его органов (в упрощенной форме здесь наблюдается прямо пропорциональная зависимость). Можно представить это так: на каждую единицу веса тела животного приходится определенное количество меньших единиц веса органа. Поэтому если анализируются животные, разного веса, то можно исключить обусловленные этим различия в весе органов (уменьшить их вариабельность), если вес органа разделить на вес тела. Именно с этой целью таким способом вычисляются индексы органов. Этим самым (до известной степени) исключаются из общего варьирования веса органов те неслучайные отклонения, которые обусловлены различиями в величине животного. Однако значительно точнее рассматриваемая зависимость может быть выражена в форме аллометрического уравнения ($y = bx^a$). Поэтому наиболее совершенный прием выявления различий в характере динамики морфологических показателей между сравниваемыми формами заключается в сопоставлении животных по аллометрическому коэффициенту, отражающему изменение размеров органов при изменении размеров тела (наиболее общий случай) или зависимость в развитии двух различных органов. При этом нужно подчеркнуть одно очень важное положение: изучение аллометрических зависимостей позволяет вскрыть не только чисто количественные различия между сравниваемыми формами, но и качественные, не менее резкие, чем те, которым придается ведущее значение при статистическом подходе к оценке морфологических особенностей. Нет сом-

нений в том, что решение аллометрических уравнений явится одним из основных приемов при дальнейшей разработке динамической характеристики морфологических особенностей животных.

При анализе нашего материала с использованием аллометрического уравнения мы имели в виду, что аллометрический показатель " α " позволяет обнаруживать морфофизиологические различия между популяциями даже в тех случаях, когда другие методы не дают положительных результатов.

Для изучения изменчивости генетической структуры популяций, выяснения морфофизиологических и экологических особенностей отдельных генетических вариантов и решения ряда других вопросов, связанных с необходимостью использования признаков окраски в качестве генетических маркеров, модельным объектом нами выбран турухтан. Однако с этой целью турухтан может быть использован лишь в том случае, если есть полная уверенность в генетической детерминированности окраски брачного оперения самцов данного вида. Возможный путь выяснения интересующего нас вопроса - передержка турухтанов в неволе в течение по крайней мере года. Для этого в июне 1968 г. на Южном Ямале отловлено 18 самцов турухтана (отлов производился с помощью силков из капроновой лески, установленных на току). Окраска брачного наряда каждой птицы была подробно описана (описание дополнялось фотографированием на цветной обратимой пленке). До весны 1969 г. турухтаны содержались в ленинградском зоопарке.

Из 18 птиц до следующей линьки выжило 10. Все они недели брачный наряд, цвет и основной характер рисунка которого остались прежними. Некоторая разница обнаружена лишь в степени интенсивности рыжих тонов оперения. У двух птиц с пестрым воротником несколько изменилось соотношение ширины черных и рыжих полос. Кроме того, металлический блеск черной окраски воротника и капюшона у меланистов стал менее выраженным. Обнаруженные отличия можно связать с условиями содержания и кормления турухтанов в период линьки.

Таким образом, проведенный нами опыт и некоторые литературные данные (Дергунов, 1925; Andersen, 1948; Goethe, 1953; Hogan-Warburg, 1966) дают право считать, что ~~окраска~~ брачного наряда самцов турухтана является наследственно обусловленным признаком и под влиянием условий среды может изменяться лишь в незначительной степени.

Поскольку в нашей работе окраска используется как генети-

ческий маркер, возникла необходимость количественного выражения этого признака. Среди методов, позволяющих объективно оценивать окраску оперения птиц наиболее удобен метод колориметрирования. Если в исследованиях териологов он нашел уже довольно широкое применение (Summer, 1927; Шварц, Копеин, Покровский, 1960; Покровский, Смирнов, Шварц, 1962; Большаков, Шварц, 1962), то окраска оперения птиц в подобном плане почти не изучена. Нами этот метод применен с целью объективной оценки популяционной изменчивости окраски брачного оперения самцов турухтана. Колориметрировались лишь однотонно окрашенные участки воротника и капюшона (удлиненных затылочных перьев). Снятие цветовой характеристики оперения производилось с помощью универсального фотометра ФМ на участках воротника и капюшона площадью 6,3 см². Так как концы перьев воротника у золотистых птиц окрашены более интенсивно, чем их основания, то колориметрировались строго определенные участки в нижней части воротника.

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

Популяционно-морфологические исследования требуют применения метода группового анализа животных, поэтому статистическую обработку данных мы считали непременным условием работы. Разница в величине сопоставляемых показателей обсуждалась лишь в тех случаях, когда достоверность (t) равнялась не ниже 2,0 ($\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \geq 2$). Однако в большинстве случаев констатируемые нами различия достоверны на уровне 99,7% и выше ($t \geq 3,0$).

За 12-ти летний период (1957-1969 гг.) изучены морфологические и экологические особенности более 100 видов птиц (обработано свыше 4000 экземпляров). Сбор полевого материала проводился около п. Диксон (74° с.ш.), в окрестностях п. Дудинка, на северном, среднем и южном Ямале, в Ханты-Мансийском националь-

ном округе и на юге Тюменской области (56° с.ш.), т.е. в четырех ландшафтно-географических зонах: тундре, лесотундре, тайге (подзоны предтундровых редкостойных лесов и северной тайги) и лесостепи.

Раздел I

ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ДИНАМИКЕ ВАРИАБИЛЬНОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ

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

Во-первых, размах и характер изменчивости являются важными групповыми признаками, подверженными действию естественного отбора и других факторов эволюции (Симпсон, 1948). Существование связи между вариабильностью морфологических признаков и действующими в природе эволюционными факторами позволяет рассматривать коэффициент вариации (СУ) как достаточно надежный показатель отношений системы "среда - популяция". Убедительным доказательством приспособительного характера изменчивости служат исследования Никольского и Пикулевой (1958), Шварца (1960), Яблокова (1966), Полякова (1970), в которых изучение изменчивости рассматривается как средство познания направления естественного отбора.

Во-вторых, если эволюциониста с теоретической точки зрения интересует не столько само существование изменчивости, сколько ее значение (Э.Майр, 1968), то в практическом отношении анализ данных по величине коэффициента вариации различных органов животных позволяет определять оптимальный объем однородной выборки, необходимой для решения того или иного воп-

1/ Следует учитывать, что реальная выборка из природной популяции животных не может быть в полном смысле однородной, так как любое единство есть свидетельство неоднородности. Идеально однородные - не единственные по рассматриваемым показателям, выборки не представляли бы для биолога интереса. Поэтому понятие "однородности" может изменяться в зависимости от поставленной цели. Например, если вариабильность от-

роса.

Существующее в литературе мнение об очень высокой индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков млекопитающих не может считаться обоснованным и является, по всей вероятности, следствием того, что анализу подверглись не однородные выборки (Шварц, 1959, 1960). Нами установлено, что и у птиц степень вариабельности интерьера признаков не столь высока, как это принято считать (Добринский, 1959, 1962). Однако несмотря на то, что к настоящему времени по индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков птиц накоплен довольно значительный материал, орнитологи в этом отношении все еще отстают от зоологов. Об изменчивости же меристических признаков птиц почти ничего не известно. Лишь отчасти этот пробел восполняет работа Яблокова и Валецкого (1970).

Нами сделана попытка свести воедино и проанализировать литературные и собственные данные о степени вариабельности морфологических признаков птиц.

Для характеристики вариабельности комплекса изученных морфологических признаков мы вычислили коэффициент вариации ($C.V, \%$)

$$= \frac{\delta \cdot 100}{M} ; \quad m_{c.v.} = \frac{C.V.}{\sqrt{2n}} .$$

Г л а в а I

ДИАПАЗОН ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПТИЦ^{2/}

§ I. Индивидуальная изменчивость экстерьерных и морфофизиологических признаков

Литературные материалы по вариабельности длины крыла, хвоста, плюсны и клюва птиц недостаточно полны. В сводках по систематике обычно указываются лишь лимиты этих промеров. В отдель-

носительного веса печени используется как индикатор неоднородности условий существования животных, то материал необходимо обрабатывать отдельно по самкам и самцам, выделять молодых и старых животных, т.е., по возможности, стараться исключить вариабельность этого признака, связанную с объединением в выборке животных разного пола, возраста и пр. Но, в тоже время, желательно исследовать животных, находящихся в различных условиях среди (т.е. в этом плане материал будет заранее неоднородным).

2/ Когда мы говорим о географической, возрастной, хронографической и других формах изменчивости, то имеется в виду изменение -

ных работах иногда приводятся и величины коэффициента вариации, но, как правило, не дается его ошибка, что затрудняет, а иногда и вообще исключает, возможность проведения сравнительного анализа популяций по вариабельности экстерьерных признаков.

Нами получено общее представление о диапазоне индивидуальной изменчивости комплекса морфологических признаков более чем у 45 видов птиц^{3/}. Накопленные нами данные свидетельствуют, что наименьшей вариабельностью отличаются такие показатели, как индекс летательной мускулатуры ($2,0 \pm 0,4 - 15,0 \pm 2,7$, в среднем 7,7%), общий вес тела ($2,0 \pm 0,2 - 19,0 \pm 4,2$, в среднем 10,6%), индекс сердца ($1,6 \pm 0,3 - 19,0 \pm 2,4$ в среднем 10,6%) и индекс кишечника ($4,2 \pm 2,5 - 26,8 \pm 5,2$ в среднем 10,5%). Несколько более высокий коэффициент вариации характерен для индексов головного мозга ($7,0 \pm 0,9 - 30,0 \pm 4,3$ в среднем 14,9%), печени ($3,4 \pm 0,6 - 32,6 \pm 6,3$ в среднем 16,1%) и почки ($4,0 \pm 1,5 - 26,0 \pm 5,5$ в среднем 17,0%). Наконец, относительные размеры надпочечников ($10,7 \pm 3,0 - 27,1 \pm 5,1$ в среднем 21,0%), следового отдела кишечника ($10,0 \pm 2,0 - 44,0 \pm 4,7$ в среднем 20,8%) и поджелудочной железы ($19,0 \pm 3,8 - 39,0 \pm 7,3$ в среднем 26,4%) варьируют значительно сильнее.

Анализ достаточно однородных и представительных выборок,

ния относительной величины или степени вариабельности изученных показателей в зависимости от широты или долготы местности, возраста, сезона и т.п. Под термином "индивидуальная изменчивость" подразумевается вариабельность (коэффициент вариации — С.У.) морфологических признаков. Можно согласиться с А.В.Яблонским (1966), что точнее понятие "изменчивость" использовать для констатации факта разнокачественности, а термином "изменения" обозначать процесс возникновения этой разнокачественности.

3/ Изложение материалов данного раздела явно асимметрично. Это выражается в том, что динамика степени вариабельности признаков, которые используются систематиками, освещена нами значительно менее полно, чем признаков морфофизиологических. Хотя сравнительный анализ индивидуальной изменчивости этих двух групп признаков может дать интересные результаты, по направленности своих научных интересов мы не могли уделять одинаковое внимание сбору данных, позволяющих оценить размах варьирования как интерьерных, так и экстерьерных признаков птиц. Неполнота литературных сведений по затронутому вопросу не позволяет устранить отмеченную асимметричность.

которые характеризуют вариабельность экстерьерных признаков у изученных видов птиц, показывает, что коэффициент вариации длины крыла колеблется от $2,1 \pm 0,26$ до $3,1 \pm 0,63\%$, хвоста от $3,3 \pm 0,45$ до $5,0 \pm 0,63\%$, шеек от $3,2 \pm 0,87$ до $6,6 \pm 0,35\%$, клюва от $3,4 \pm 0,48$ до $6,6 \pm 0,5\%$. Вариабельность элементарных признаков окраски брачного оперения самцов турухтана по "белизне" и показателю оттенка несколько выше (амплитуда индивидуальной изменчивости окраски по "белизне": $12,5 \pm 2,0 - 38,5 \pm 6,4\%$, по показателю оттенка: $2,4 \pm 0,5 - 15,8 \pm 3,9\%$).

§ 2. Причины различий в степени вариабельности морфофизиологических признаков

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

В первую группу мы предлагаем выделять печень, поджелудочную железу и надпочечники. Функциональная деятельность этих органов связана с изменением их массы. Для печени и поджелудочной железы характерно изменение абсолютного, и относительно-го веса в течение короткого промежутка времени, измеряемого часами. Наиболее показательным примером в этом отношении является печень, которая служит не только энергетическим, но и белковым депо (Никитин, 1947; Kosterlitz, 1944; Harrison, Long, 1945). Органы данной группы отличаются наибольшей индивидуальной изменчивостью.

Ко второй группе органов можно отнести сердце, почки и кишечник. Интенсификация 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 указанных органов отнюдь не обязательно, чем и может быть объяснена более низкая индивидуальная изменчивость индексов внутренних органов этой группы.

На примере изменчивости индекса слепого отдела кишечника

(третья группа в нашей системе) можно видеть в какой степени функциональная значимость органа влияет на степень индивидуальной изменчивости его относительного веса. Слепой отдел кишечника у некоторых видов птиц можно считатьrudimentарным. Отсюда понятно почему наименьшая индивидуальная изменчивость этого показателя характерна для растительноядных, наибольшая - для ихтиофагов, энтомофагов и птиц, питающихся семенами. Этот пример иллюстрирует одно важное методическое положение: не только абсолютное выражение отдельных показателей, но и их изменчивость может явиться индикатором экологических особенностей животных.

В четвертую группу следует объединить внутренние органы, относительный вес которых стоит в очень тесной связи с размерами тела. Причем эта связь может быть двоякого рода. В первом случае орган достигает максимальных размеров на ранних этапах развития животного и в дальнейшем его масса (в зависимости от функциональной активности) изменяется в незначительных пределах. Это приводит к тому, что степень вариабельности индекса органа будет определяться, главным образом, неоднородностью обследуемой популяции по общему весу животных. В качестве примера такого типа органов может быть назван головной мозг (приведенные рассуждения справедливы лишь в отношении головного мозга взрослых животных). Во втором - масса органа на любой стадии онтогенеза (после того, как он начал выполнять основную функцию) изменяется пропорционально изменению общего веса тела. Таким органом является летательная мускулатура. Хотя строгость требования к сохранению указанного соотношения у разных видов птиц различна, все же она в отношении к системе "масса летательной мускулатуры - масса тела" гораздо выше, чем в отношении систем, где место мускулатуры крыла занимают другие органы. В этом мы видим причину сравнительно низкой вариабельности относительного веса летательной мускулатуры. Все сказанное делает понятным, почему использование коэффициента вариации индекса летательной мускулатуры и головного мозга в экологических исследованиях (при выявлении специфики популяций) встречает известные трудности.

Мы отдаём себе отчет в том, что осветили далеко не все причины, обуславливающие различную степень индивидуальной из-

менчивости интерьерных признаков, но и упомянутые могут служить ориентирами при анализе данных по динамике морфологических признаков птиц, который проводится в следующих разделах.

Г л а в а 2

ВАРИАБИЛЬНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Сопоставление вариабельности экстерьерных и интерьерных признаков у различных видов птиц это лишь первый необходимый этап на пути изучения динамики степени варьирования морфологических признаков. Более важной задачей является проведение сравнительного анализа в указанном плане различных популяций в пределах отдельных видов. Здесь следует различать два аспекта исследований: межпопуляционный и внутрипопуляционный. В первом случае мы имеем в виду выявление различий в степени вариабельности изученных признаков у представителей разных популяций, во втором - изучение хронографической (в том числе и сезонной) изменчивости.

§ I. Сопоставление различных популяций по степени вариабельности морфобиологических признаков

В литературе нет данных, характеризующих вариабельность интерьерных признаков птиц различных популяций. Наш материал представлен достаточно многочисленными однородными выборками по многим видам птиц. В качестве же иллюстрации мы приводим данные лишь по четырем видам.

На примере анализа материалов по величине коэффициента вариации общего веса тела и относительных размеров сердца, печени, почки, головного мозга у трех популяций полярной крачки выявляется очень четкая закономерность: самцы полярной крачки, обитающие вблизи от северной границы ареала, отличаются от представителей южной популяции этого вида значительно более низкой вариабельностью всех без исключения изученных показателей. Констатируемые различия достоверны или приближаются к достоверным ($t = 2,6 - 3,9$). Полярные крачки со среднего Ямала занимают в этом отношении промежуточное положение.

При сравнении в подобном же плане двух популяций речной крачки картина географических изменений степени вариабельности

морфофизиологических показателей оказывается менее определеной. Хотя в данном случае не обнаруживается строгой векторизованности величины индивидуальной изменчивости индексов внутренних органов, но заслуживает внимания сам факт различий популяций речной крачки по вариабельности ряда морфофизиологических признаков. У самцов речной прачки с южного Ямала (67° с.ш.) вариабельность общего веса тела наиболее высокая ($10,0 \pm 1,4\%$). Птицы, добытые на оз. Черном (56° с.ш.), отличаются меньшим коэффициентом вариации веса тела ($6,0 \pm 0,57\%$). Тоже самое можно констатировать и в отношении географической изменчивости степени вариабельности головного мозга (на юге $6,0 \pm 0,57\%$; на севере $11,0 \pm 1,54\%$, $t = 3,0$). Обратная ситуация наблюдается при анализе величины коэффициента вариации индекса печени у птиц сопоставляемых популяций. Как и у полярной крачки, с продвижением в высокие широты пределы индивидуальной изменчивости этого показателя сужаются.

При сопоставлении данных по индивидуальной изменчивости индекса печени у различных популяций малой чайки обращает внимание снижение вариабельности этого показателя в условиях Субарктики. Интересно отметить, что на большом протяжении ареала этого вида с юга на север наблюдается стабилизация величины рассматриваемого показателя (56° с.ш. - $15,22 \pm 1,94\%$; $63,5^{\circ}$ с.ш. - $18,76 \pm 2,50\%$; 64° с.ш. - $18,93 \pm 3,12\%$) и лишь приблизительно на широте Полярного круга степень верьирования индекса печени резко снижается (67° с.ш. - $7,66 \pm 1,64\%$).

В противоположность всем другим изученным представителям сем. Laridae и Sternidae, у самцов речной чайки наивысшей вариабельностью индексов печени отличаются птицы южноямальской популяции (67° с.ш. - $21,79 \pm 3,7\%$), а самый низкий коэффициент вариации относительного веса этого органа принадлежит чайкам, добытым в районе пос. Армизон (56° с.ш. - $9,07 \pm 1,48\%$).

Анализ полученных материалов в целом позволяет констатировать следующее:

а) Популяции ряда видов птиц значительно отличаются по величине индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков. В отдельных случаях удается установить экологический смысл этих различий.

б) Отсутствие географической изменчивости коэффициента

вариации индексов некоторых внутренних органов объясняется их функциональным значением (например, в любой географической зоне требуется строго определенное соотношение массы тела и массы летательной мускулатуры у всех слагающих популяции особей).

в) Данные по зависимости между относительным весом печени и степенью его вариабельности у всех изученных видов птиц позволяют считать, что в периоды, когда относительные размеры этого органа достигают наибольшего значения, то размах индивидуальной изменчивости индекса рассматриваемой железы снижается. Так как большинство видов птиц, обитающих на Севере, характеризуются, как правило, повышенными относительными размерами печени (это справедливо и в отношении животных других классов), то становится понятной причина снижения вариабельности этого органа у птиц Субарктики. Однако относительные размеры печени определяются не только условиями внешней среды, но и фазой биологического цикла организма. Поэтому, если сопоставить морфо-физиологические особенности птиц северных и южных популяций в различные фазы их биологического цикла, то может оказаться, что у первых относительный вес печени будет значительно ниже. В этом случае следует ожидать повышения вариабельности индекса печени у представителей северных популяций птиц. Очевидно подобным образом можно объяснить повышение вариабельности индекса печени у самцов речной чайки с продвижением в высокие широты. Так, если амплитуда индивидуальной изменчивости индекса печени у речной чайки на Севере увеличивается, то относительные размеры печени, наоборот, уменьшаются (56° с.ш. - $42,2 \pm 1,45^{\circ}/oo$; 67° с.ш. - $35,7 \pm 1,8^{\circ}/oo$).

г) Полученные нами данные по величине коэффициента вариации относительных размеров внутренних органов у самок и самцов речной крачки изученных популяций позволяют дополнить представления о географической изменчивости полового диморфизма птиц: различная реакция самок и самцов этого вида на изменение градиента среды проявляется в характере индивидуальной изменчивости изученных признаков.

§ 2. Сопоставление различных популяций по степени вариабельности экстерьерных признаков

Географическая изменчивость степени вариирования экстерьерных признаков птиц выражена гораздо менее определенно, чем приз-

заков морфофункциональных. Это и понятно, так как первые, в силу известных причин, у взрослых животных не могут столь же чутко реагировать на изменения условий внешней среды.

Обследованные нами птицы распадаются на две группы: виды, для которых не характерна географическая изменчивость степени вариабельности экстерьерных признаков (полярная крачка, домовой воробей) и виды с выраженным межпопуляционным различием в рассматриваемом плане (речная крачка, турухтан). В качестве иллюстрации приведем данные по некоторым видам. У речной крачки в условиях Севера вариабельность длины цевки и клюва снижается (цевка: 56°с.ш. - $6,0 \pm 0,57\%$; 67°с.ш. - $3,2 \pm 0,45\%$; клюв: соответственно $5,7 \pm 0,54\%$ и $3,4 \pm 0,48\%$, $t = 3$). Верхирование экстерьерных признаков у изученных популяций полярной крачки одинаково (цевка: 67°с.ш. - $3,2 \pm 0,87$; 68°с.ш. - $5,5 \pm 0,9$; 74°с.ш. - $4,0 \pm 0,39\%$; клюв: соответственно ($5,1 \pm 0,75$, $4,5 \pm 0,56$, $5,4 \pm 0,52\%$). Сопоставление приведенных материалов по полярной и речной крачке позволяет предполагать, что специфика видов может проявляться в характере географической изменчивости степени вариабельности экстерьерных признаков.

Четкие межпопуляционные различия в степени вариабельности длины клюва и цевки выявляются при анализе материала по турухтану (например, коэффициент вариации длины цевки у птиц таймырской популяции равен $6,4 \pm 0,3\%$, в хантыйманской - $3,3 \pm 0,23\%$; вариабельность длины клюва у птиц ямельской популяции равна $6,1 \pm 0,3\%$, а у таймырской - $4,5 \pm 0,2\%$). Особенно важно подчеркнуть, что обнаружить эти различия удается лишь располагая данными по динамике амплитуды индивидуальной изменчивости рассматриваемых показателей.

§ 3. Верхирование колориметрических показателей окраски оперения птиц

В литературе отсутствуют сведения по вариабельности колориметрических показателей окраски птиц. Мы имели возможность способы верхирование элементарных признаков окраски брачного оперения у самцов турухтана с Ямале, Таймыра и из Ханты-Мансийского округа по "белизне" и показателю оттенка. Анализ полученного материала показывает, что вариабельность "белизны" светло-золотистой окраски воротника и удлиненных затылочных перьев наиболее низкая у птиц ханты-мансиjsкой популяции (Ямал - $29,7 \pm 4,9\%$; Таймыр

$38,5 \pm 6,4\%$; ханты-мансийский округ - $18,5 \pm 2,5\%$; $t_{I-5} = 2,0$; $t_{I-2-3} = 2,9$). Географическая изменчивость степени верьирования темно-золотистой окраски оперения обнаруживается по показателю оттенка. Самая высокая индивидуальная изменчивость последнего характерна для турухтанов ханты-мансийской популяции (Ханты-Мансийский округ - $15,8 \pm 1,9\%$; Таймыр - $6,7 \pm 1,0\%$; Ямал - $4,9 \pm 0,8\%$; $t_{I-2} = 2,2$; $t_{I-3} = 2,7$). Амплитуда индивидуальной изменчивости серебристой окраски и пегости по белизне одинакова у птиц всех обследованных популяций. По величине коэффициенте вариации показателя оттенка серебристой окраски существенно различаются турухтаны таймырской и ханты-мансийской популяций (Таймыр - $2,4 \pm 0,5\%$; Ханты-Мансийский округ - $6,5 \pm 1,2\%$, $t = 3,1$). Вариабильность черной окраски воротника и удлиненных затылочных перьев турухтана по показателям оттенка и белизны одинакова на всем протяжении обследованного участка ареала этого вида.

§ 4. Верьирование морфофизиологических признаков в пределах популяций

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

Анализ больших и сравнительно однородных выборок турухтана ямальской популяции позволяет уверенно говорить о наличии хронографической изменчивости степени вариабельности общего веса тела, абсолютного веса и индекса летательной мускулатуры у некоторых внутрипопуляционных групп ^{1/}. Приведенные в диссертации материалы свидетельствуют о снижении амплитуды индивидуальной изменчивости общего веса тела у турухтансов меланитов в 1965 году. У птиц же с признаками пегости экологическая картина наблюдалась двумя годами раньше (1966 г.). В этом случае мы констатируем факт асинхронного изменения степени вариабельности веса т-

^{1/} Внутрипопуляционные группы турухтана выделялись на основе - нии использования некоторых элементарных признаков окраски брачного оперения самцов (см. раздел ГУ). Поскольку признаки окраски этого вида рассматриваются нами как маркеры генотипов, то есть основание считать исследованные внутрипопуляционные группы довольно однородными в генетическом отношении.

яе по годам у сопоставляемых внутрипопуляционных групп турух - тана. Отмеченное явление, насколько нам известно, описывается для птиц впервые. Если исходить из предпосылок, что динамика степени вариабельности морфофизиологических признаков коррелирована с изменениями условий существования популяций животных, то есть основания говорить о том, что своеобразие реакции отдельных генотипов на одинаковые факторы среды проявляется в степени вариирования этих признаков.

При изучении динамики степени вариабельности комплекса морфофизиологических признаков у ряда видов птиц нами получены данные, позволяющие предполагать наличие сезонных изменений размаха их индивидуальной изменчивости. Проверка этого предположения проведена на полевом воробье. Статистическая обработка материала позволяет уверенно говорить о том, что наиболее низкая вариабельность общего веса тела у самцов полевого воробья отмечается перед началом размножения и летом. Зимой коэффициент вариации этого показателя достоверно выше (январь - $6,2 \pm 0,76\%$; февраль - $3,1 \pm 0,68\%$; июнь - $3,8 \pm 0,67\%$; $t_{1-2} = 3,0$; $t_{1-3} = 2,37$). Пытаясь дать экологическое толкование отмеченному факту, следует иметь в виду данные по сезонной изменчивости веса тела у птиц этого вида. Нами установлено, что самый высокий вес тела характерен для птиц добытых в конце зимы (январь - $26,2 \pm 0,28$ г; февраль - $27,5 \pm 0,27$ г.), минимальный - для воробьев обследованных в июне ($24,7 \pm 0,24$). Приведенные сведения позволяют говорить о том, что в периоды, когда среднепопуляционный вес тела у полевого воробья достигает максимального или, напротив, минимального значения, вариабельность этого показателя снижается. Очевидно индивидуальные различия по весу тела птиц, лишенных жировых отложений (июнь) и наиболее упитанных (февраль - период создания энергетических резервов перед размножением), минимальны (при благоприятных кормовых условиях у всех представителей популяции полностью реализуется потенция к накоплению жировых отложений, в связи с чем среднепопуляционная вариабельность общего веса тела снижается).

§ 5. Вариирование экстерьерных признаков в пределах популяций

Анализ многолетних данных по степени вариабельности длины крыла, клюва и цевки у турухтанов ямальской популяции позволил

обнаружить очень резко (статистически достоверное) снижение амплитуды индивидуальной изменчивости этих показателей в 1968 году (различия почти двукратные). Следует обратить внимание на то обстоятельство, что произошло снижение вариабельности одновременно всех изученных экстерьерных признаков.

Хронографическая изменчивость степени вариабельности чешуек перстрица и для другой группы интерьерных показателей — признаков окраски. В 1967 году индивидуальная изменчивость темно-золотистой окраски брачного оперения самцов турухтана по показателю оттенка достоверно выше, чем в 1966 и 1968 годах. Аналогичным образом изменяется по годам и степень вариабельности оттенка светло-золотистой окраски.

§ 6. Вариабельность морфофизиологических признаков в пределах внутрипопуляционных групп

Сопоставлялась степень вариабельности комплекса морфологических признаков у некоторых, сравнительно однородных в генетическом отношении, внутрипопуляционных групп птиц на примере турухтана. Не вызывает сомнения, что в основе констатируемых в природных популяциях вариабельности морфологических признаков лежат генетические факторы (это положение не нуждается в доказательствах). Столь же очевидно и другое: на "генетический фон" индивидуальной изменчивости накладывается влияние условий среды. Поэтому при изучении вариабельности комплекса морфофизиологических и экстерьерных признаков у животных различных популяций необходимо иметь представление о роли генетических и негенетических факторов ее обуславливающих. К сожалению, мы вынуждены констатировать, что экологи пока еще не имеют достаточно надежных методик, которые позволили бы решить затронутый вопрос.

В связи со сказанным может представить интерес анализ нашего материала по вариабельности ряда показателей у различных внутрипопуляционных групп турухтана, которые объединяют птиц с одинаковыми признаками окраски. Поэтому можно считать, что каждая из этих групп довольно однородна в генетическом отношении (всем скажее более однородны, чем популяция в целом).

Мы ожидали, что, имея различный "генетический фон" индивидуальной изменчивости, сопоставляемые внутрипопуляционные группы в одинаковых условиях среды будут различаться по степени вар-

рнабильности морфофизиологических признаков. Однако анализ полученных данных не подтвердил это. В подавляющем большинстве случаев размах индивидуальной изменчивости каждого из изученных показателей практически одинаков у птиц сравниваемых внутрипопуляционных групп. Например, коэффициент вариации индекса почки у турухтанов - меленистов равняется $II,6 \pm 1,3\%$; немеленистов - $II,9 \pm 1,2\%$; пегих - $9,8 \pm 1,5\%$; серебристых - $II,8 \pm 2,0\%$; золотистых - $II,9 \pm 1,3\%$; индекса надпочечников соответственно - $14,7 \pm 1,7\%$; индекса сердца - $14,7 \pm 1,7\%$; индекса почки - $16,3 \pm 1,8\%$; $15,7 \pm 2,6\%$; $16,3 \pm 2,9\%$; $15,7 \pm 1,4\%$ и т.д. Подобная картина наблюдалась в течение четырех лет (1965-1968 гг.) у турухтанов ямальской популяции, на Таймыре (1967) и в Ханты-Мансийском округе (1968 г.).

Пытаясь дать объяснение отмеченному факту, мы исходим из предположения, что условия внешней среды усиливают или сглаживают генетически детерминированные различия по величине морфофизиологических признаков между отдельными птицами в каждой из выделенных внутрипопуляционных групп в равной степени. Важно отметить, что при отсутствии различий сопоставляемых групп по амплитуде индивидуальной изменчивости морфофизиологических признаков некоторые группы достоверно отличаются между собой по средним значениям этих признаков. Поясним сказанное на примере двух, наиболее "контрастных", внутрипопуляционных групп. Средний вес тела турухтанов - меленистов всегда (без исключений!) выше, чем пегих птиц. В то же время диапазон индивидуальной изменчивости рассматриваемого признака у представителей этих групп в большинстве случаев одинаков.

Полученные нами данные позволяют предполагать, что генетические обусловленные внутригрупповые различия отдельных птиц по ряду морфофизиологических показателей под влиянием условий среды синхронизируются до определенного предела (фенотипическая группа становится более однородной), в результате чего наследственно фиксированные межгрупповые различия очерчиваются более четко. Возможна и обратная ситуация: фенотипическая изменчивость усиливает генетическую разнородность группы по некоторым интерьерным признакам - межгрупповые различия сглаживаются. Первое может иметь место в отношении таких показателей, как общий вес тела, индексы сердца, почек, летательной мускулатуры, второе - в отношении индексов

пачами и недпочечниками.

§ 7. Динамика степени варьирования морфологических признаков птиц и некоторые вопросы систематики

Выяснение механизмов и путей формирования особенностей популяций животных по комплексу признаков, с точки зрения систематики, — задача первостепенной важности. В этой связи предсталяет интерес изучение динамики степени варьирования экстерьерных и интерьерных показателей, поскольку это может способствовать определению относительной роли отбора и генетико-автоматических процессов в формировании морфологических особенностей популяций (в данном случае под динамикой степени варьирования рассматриваемых признаков имеется в виду характер географической изменчивости коэффициента вариации). При этом мы исходим из следующих предпосылок. Если обнаруживается обратная направленность географической изменчивости морфологических признаков и степени их варьирования (увеличение размеров органов сопровождается снижением их вариабельности), то можно говорить, что особенности популяций по этим признакам формируются в процессе непрерывного естественного отбора (однако не исключена и фенотипическая обусловленность этих показателей). Если же географическая изменчивость интересующих нас показателей не имеет определенной направленности, а степень их варьирования остается неизменной на всем протяжении ареала вида, нет оснований считать, что отличие популяций по таким признакам является результатом естественного отбора.

Мы попытались выяснить некоторые стороны затронутого вопроса на примере географической изменчивости степени варьирования морфологических признаков у полярной крачки. Полученные данные показывают, что коэффициент вариации общего веса тела и индексов всех изученных внутренних органов полярных крачек, обитающих у северной границы их ареала, ниже, чем у представителей этого вида из более южных популяций. Крачки со среднего Ямала занимают в этом отношении промежуточное положение. Степень варьирования экстерьерных признаков не всем протяжении ареала (с юга на север, сколько-нибудь значительно не изменяется).

Наиболее высоким весом тела обладают крачки с о-ва Каменского, самым низким — с южного Ямала. Аналогичная картина харак-

терии и для географической изменчивости крачек по большинству интерьераных показателей. Географическая изменчивость экстерьерных признаков не имеет определенной направленности.

Исходя из общепринятого правила - чем важнее для животного сохранение величины органа на определенном уровне, тем ниже его вариабильность - и учитывая характерную для изучаемого вида обратную направленность географической изменчивости интерьераных признаков и степени их верификации, можно заключить, что полярным крачкам северных популяций крачные органы дают преимущества в борьбе за существование в суровых условиях Арктики. А раз это так, то естественный отбор действует в направлении сохранения особей с наиболее сильно развитыми органами.

Аналогичными рассуждениями, по-видимому, нельзя объяснить пути формирования особенностей популяций крачек по экстерьерным показателям. Действительно, географическая изменчивость этой группы признаков не имеет определенной направленности, а степень их вариабельности остается практически постоянной на всем протяжении ареала вида от южного Ямала до Карского моря.

Все сказанное позволяет предполагать, что отличия популяций полярных крачек по признакам, имеющим селективное значение, являются результатом направленного естественного отбора. Формирование же отличий популяций по некоторым экстерьерным признакам, возможно, осуществляется за счет действия генетико-автоматических процессов (в разбираемом примере имеется в виду принцип Райта).

Раздел II ОСНОВНЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ДИНАМИКИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ

Мы далеки от мысли, что нам удалось достаточно полно изучить все стороны проявления динамики морфологических признаков. Наименее подробно изучена динамика морфофизиологических признаков. В меньшей степени в этом плане исследованы признаки, которые используются в систематике (размеры клюва, плюсны, крыла и пр.). Эта асимметричность не случайна, она обусловлена тем, что относительные размеры внутренних органов являются наиболее лабильными показателями, чутко реагирующими на изменения внешней среды и способными к существенным изменениям даже у взрослых особей. Поэтому иллюстрировать принципы подхода к изучению динамики морфологических показателей наиболее удобно именно на этой группе

не признаков. Однако правильное представление о специфике отдельных видов может быть получено и при использовании в качестве показателей морфологической специфики организма любых других признаков животных (даже тех, которые считаются очень стабильными — например, краниологических; Шварц, Добринский, Топоркова, 1965¹). Это указывает на общий характер закономерности, которая может быть сформулирована таким образом: изучение реакции животных на изменение среды обитания создает предпосылки для разработки динамических характеристик морфологических особенностей отдельных форм, которые гораздо полнее отражают их биологическую специфику, чем наиболее точные и комплексные статические характеристики.

Исследования динамики морфофизиологических показателей птиц велись нами в двух основных направлениях. Сопоставлялись закономерности изменения гомологичных органов у различных видов — в данном случае можно говорить о динамической характеристике на видовом уровне (см. § 1, 2, 3, 4). При сравнении в этом же плане различных популяций в пределах вида мы применяли динамический подход к оценке популяционной изменчивости морфоизиологических признаков (см. § 5, 6, 7).

Изучение динамики морфоизиологических признаков на видовом и популяционном уровнях позволяет решать широкий круг вопросов. Отметим лишь некоторые из них. Динамическая характеристика морфоизиологических особенностей служит предпосылкой для объективной оценки масштаба отличий между сравниваемыми формами, а, следовательно, и для оценки степени эволюционных преобразований. Если два вида отличаются характером корреляционных связей между размерами тела и размерами изучаемого органа, то степень эволюционной дифференцировки должна быть большей, чем в том случае, когда сравниваемые формы отличаются только количественно (даже в том случае, если количественные различия очень велики). При использовании динамических характеристик значительно облегчается экологический анализ морфологических отличий между видами. Это положение конкретизируется нами при сравнении эколого-морфологических особенностей трех видов тетеревинных. Данный пример уже неоднократно фигурировал в наших прежних работах, но он настолько показателен, что мы сочли возможным еще раз им воспользоваться. До сих пор, при рассмотрении преимущества динамического подхода к оценке морфоизиологии

ческих особенностей, мы говорили о зависимости размеров органов от общих размеров тела. Однако принципиально те же результаты получены и при изучении реакции различных видов птиц на изменения условий среды. Это позволяет считать, что правильное представление о специфике интерьераных особенностей сопоставляемых видов птиц можно получить лишь при изучении в сравнительном плане их географической изменчивости (другой аспект динамического подхода к оценке морфофизиологических показателей на видовом уровне). Динамический подход к изучению морфофизиологических особенностей птиц на видовом уровне требует знания закономерностей их изменчивости не только в пространстве, но и во времени. В этом случае особенно четко выявляется специфика видов, относящихся к разным экологическим группам. Наконец, характер динамики морфофизиологических признаков возможно использовать в качестве показателя специфиности надвидовых таксонов и критерия эволюционных преобразований популяций птиц.

§ I. Изменение относительных размеров органов и пропорций тела птиц при изменении общих размеров тела

Рядом исследователей (сводку данных см. Шварц, Смирнов, Добринский, 1968) было установлено, что с изменением размеров тела происходит закономерное изменение относительных размеров органов животных самых различных групп наземных позвоночных. О значении, которое придается этим закономерностям, достаточно красноречиво говорит тот факт, что один из крупнейших исследователей в области изменчивости и микроэволюции - Б.Ренш - в статье, посвященной дарвиновскому юбилею, возводит правила, отражающие упомянутую закономерность, в ранг "законов эволюции" (Rensch, 1961).

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

Нами установлено, что для тундряной куропатки характерно снижение относительного веса сердца по мере увеличения размеров птицы. У глухаря относительные размеры этого органа связаны с общими размерами тела резко выраженной (статистически вполне достоверной) прямой корреляцией. У белой куропатки эта зависи-

мость хотя и наблюдается, но выражена менее резко. Следовательно очевидным, что наши суждения об относительных размерах сердца сравниваемых видов будут совершенно различными в зависимости от того, крупные или мелкие экземпляры мы будем исследовать. При сопоставлении крупных глухарей и тундряных куропаток оказывается, что у первых этносительный вес сердца значительно выше; изучая же интерьёры особенности мелких особей обоих видов, мы вынуждены будем прийти к обратному выводу. Для сравнительной характеристики глухаря и тундряной куропатки по этому очень важному признаку пользоваться его абсолютным выражением (в статике) оказывается просто невозможно. Истинная картина может быть получена лишь при сравнении развития признака (его динамики).

Дело не ограничивается тем, что динамическая характеристика морфофункциональных особенностей вида позволяет обнаружить между сравниваемыми формами такие отличия, которые не улавливаются при другом подходе к проблеме. Не менее важно и то, что она создает предпосылки для анализа причин наблюдаемых различий. Подтвердим это примером. Размеры сердца гомотермного животного определяются двумя факторами, действие которых приводит к противоположным результатам. С одной стороны, с уменьшением размеров тела условия поддержания теплового баланса ухудшаются, обмен веществ повышается, индекс сердца растет. С другой стороны, размеры сердца связаны и с типом передвижения животного (достаточно в этой связи упомянуть основополагающие работы Б.К.Штегмана). В тех случаях, когда увеличение размеров тела сопровождается увеличением количества энергии, затрачиваемой для передвижения (особенно для осуществления взлета), с повышением веса тела возрастает значение данного индекса. Соотношение упомянутых факторов и определяет конкретные размеры сердца птицы (конечно, наш пример несколько упрощен и на величину сердца оказывают влияние и ряд других причин).

§ 2. Географическая изменчивость морфофункциональных признаков различных видов птиц как показатель их биологической специфики

Можно считать твердо установленным, что северные популяции большинства широкораспространенных видов птиц отличаются

от птиц из умеренных широт повышенным сердечным индексом. Эта закономерность подтверждена на очень разнообразном материале и в отношении некоторых других органов (Шверц, 1959, 1960; Добринский, 1959, 1962; Береговой, Данилов, 1966; Данилов, 1966; Шверц, Смирнов, Добринский, 1968). При этом было обнаружено, что специфичность отдельных видов и групп птиц с наибольшей отчетливостью проявляется не в абсолютном выражении отдельных признаков, а в характере их географической изменчивости. Суть вопроса хорошо иллюстрирует следующий пример. В условиях лесостепного Зауралья ныроковые утки резко отличаются от речных более крупными размерами сердца. Однако при сравнении тех же видов на Крайнем Севере эти различия или не обнаруживаются, или выражены в несравненно меньшей степени, что свидетельствует о совершенно различном характере географической изменчивости у сравниваемых форм.

Применяя динамический критерий к данному случаю, мы можем характеризовать ныроковых уток как птиц, у которых (в противоположность речным уткам) сохраняются постоянные размеры сердца на всей громадной территории их распространения. Как и в предыдущем случае (§ I), причины различий между близкими группами находят естественное объяснение. Специфический образ жизни ныроковых уток (ныряние) оказался связанным со значительным увеличением размеров сердца. Поэтому в рассматриваемом отношении они оказываются преадаптированными^{I/} к условиям существования на Крайнем Севере и "дебевочного" увеличения размеров сердца в высоких широтах у них не происходит. Подобная характеристика морфологических особенностей вида освещает его биологическую специфику с новой точки зрения. Таким образом, динамический подход к изучению географической изменчивости морфофизиологических признаков близких видов птиц может способствовать решению ряда вопросов, связанных с проблемой преадаптаций, которые считаются одним из наиболее важных механизмов эволюционного процесса (Osche, 1962; Dwight, 1963).

I/ Преадаптацию не следует рассматривать, как заранее подготовленное приспособление на будущее, так как в таком понимании понятие преадаптации звучит явно телескопически (Шверц, 1969).

§ 3. Сезонные изменения морфофизиологических признаков птиц различных экологических групп

В ряде работ показано, что относительные размеры большинства внутренних органов, и в частности печени, у домашних и диких птиц, подвержены сезонной изменчивости (Кикеевский, 1952; Мошков, 1953; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968; Добринский, Никульцев, 1969 и др.). Динамический подход к оценке рассматриваемого явления позволяет дополнить существующие представления о его закономерностях.

А анализ данных по сезонной изменчивости относительного веса печени у различных экологических групп птиц позволяет считать, что для перелетных птиц характерна способность к накоплению энергетических резервов перед осенней миграцией. У тетерева, напротив, от лета к зиме индекс рассматриваемого органа закономерно снижается. Констатируемый факт в общем известен, но нам хотелось бы подчеркнуть другое. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей птиц дает возможность установить, что не только перелетные и оседлые виды существенно отличаются по характеру сезонной изменчивости индекса печени, но и среди группы оседлых птиц в этом отношении обнруживаются существенные различия: у полевого и домового воробьев от осени к концу зимы относительный вес печени возрастает, а у тетерева наблюдается обратная картина.

§ 4. Характер динамики морфофизиологических признаков как показатель специфичности надвидовых таксонов

Критерием, с помощью которого фиксируется сдвиг нормы реакции популяций птиц на условия среды, может служить характер коррелятивных связей в развитии морфофизиологических признаков (см. § 7). Учитывая, что механизмы макроэволюционных преобразований — это те же механизмы, которые управляют преобразованием популяций и видообразованием (Шварц, 1969), мы сочли возможным воспользоваться указанным критерием и как показателем специфичности надвидовых таксонов. В качестве иллюстративного материала мы используем данные по динамической характеристике (на видовом уровне) лишь двух показателей: относительного веса сердца и головного мозга хотя, в принципе, те же результаты получены нами и при анализе. В этом плане всех других исследованных морфофизиологических признаков.

При сравнении птиц в пределах рода относительный вес сердца у изученных видов без исключения наивысшего значения достичь гает у форм мелких размеров. В то же время при сопоставлении представителей из разных родов их специфика (судя по характеру зависимости величины индекса сердца и веса тела) проявляется отчетливо. Так, представитель рода *Pluvialis* - золотистая ржанка весит больше, чем азиатский бекас (род *Capella*), однако относительный вес сердца у последнего ниже.

Мы не случайно для иллюстрации разбираемого вопроса вторым морфофизиологическим показателем избрали головной мозг. Известно, что величина этого признака особенно "жестко" связана обратной корреляцией с общими размерами животных (Брандт, 1868; Стельников, 1933, 1953; Шварц, 1956, 1959 (а), 1960; Скворцова, 1954, 1962; Добринский, 1962; Шварц, Добринская, Добринский, 1966; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968 и др.). Объяснить это можно тем, что мозг достигает дефинитивных размеров раньше, чем происходит полное функциональное развитие всего организма, и в дальнейшем его масса не увеличивается. Поэтому особенно показательно, что специфика родов может проявляться и при сравнении индекса головного мозга. Ограничимся лишь одним примером. Представитель рода *Tringa* - фили по размерам несколько меньше, чем обыкновенный бекас, но индекс головного мозга у них практически одинаковый. В пределах же рода всегда более крупные виды обладают пониженным относительным весом мозга.

На большом количестве примеров нами показано, что при сравнении видов из разных родов "правило рядов" (Незе, 1921) нерушится. Однако важнее подчеркнуть, что обратная зависимость между относительным весом сердца и головного мозга и общими размерами тела еще больше затушевывается при сопоставлении представителей из различных семейств. В этом отношении показательно сравнение птиц из семейств Corvidae и Turdidae. Несмотря на то, что изученные нами виды сем. вороновых отличаются значительно более крупными размерами тела, относительный вес сердца у них примерно такой же, как и у птиц из сем. дроздовые.

Столь же убедительно сопоставление сем. Falconidae и Accipitridae. Достаточно упомянуть, что очень крупный орлан - белохвост обладает лишь немногим меньшим индексом сердца, чем держник (11,0 против 13,6%; вес: 3,7 против 0,22 кг). Сем. яшерики объединяет птиц более крупных, чем сем. синицевые. Несмотря

на это величина индекса сердца у представителей этих семейств почти одинаковая.

При рассмотрении в этом же плане данных по головному мозгу исключений из "правила рядов" обнаруживается меньше (причины этого мы уже объясняли). Поэтому случаям нарушения обратной зависимости между размерами тела и относительной величиной головного мозга следует придавать особое значение. Представители сем. Corvidae - кедровка и кукушка весят гораздо больше, чем белая и желтая трясогузки (сем. Motacillidae). Вместе с тем для последних характерен значительно более низкий относительный вес головного мозга (соответственно 34,6 и 35,5 против 25,1 и 25,0 %). Не менее показательно подобное сопоставление примерно равных по весу лугового конька и синехвостки (сем. Motacillidae и Turdidae). У лугового конька индекс головного мозга равен 34,3 %, а у синехвостки - 48,3 %.

Анализируемая закономерность предельно ясно проявляется при сравнении особей одного вида, а при сопоставлении разных видов она может быть обнаружена лишь в пределах рода. Сопоставляя виды одного семейства, но принадлежащие к различным родам, строгой корреляции между относительными размерами внутренних органов и величиной тела птиц обнаружить не удается. В тех же случаях, когда рассматриваются птицы из разных отрядов исключения из "правила рядов" сами становятся "правилом". Подтверждим это несколькими примерами. Лебедь - клинун почти вдвадцать раз больше рябчика, однако для него характерен и значительно более высокий сердечный индекс (11,3 против 4,6 %). Показательно в этом отношении сравнение величины относительного веса сердца у ворона и ястреба - тетеревятника (10,4 и 14,3 %), т.е. у птиц из разных отрядов, вес которых существенно отличается. Чирок - трескунок и рябчик - птицы приблизительно одного веса, но индекс сердца у первого почти в три раза выше (13,8 и 4,6 %).

При сравнении птиц из разных отрядов даже такой признак, как относительный вес головного мозга, показвает много исключений из "правила рядов". Несмотря на то, что трехпальмый дятел весит в три раза больше, чем юрок, индекс головного мозга у него почти на 10 % выше. И в данном случае интересно сопоставление рябчика и лебедя - клинун. Если учесть разницу в общих размерах этих птиц, то надо признать, что у лебедя - клинуна

размеры мозга больше, чем это требует простое подчинение правила об обратной зависимости индекса мозга и веса тела.

Анализ материалов данного параграфа показывает, что специфика реакции на изменение общих размеров, влекущее за собой, в частности, изменение условий поддержания энергетического баланса, обнаруживается не только при сравнении видов, но и более крупных таксономических единиц. Размеры изученных нами органов определяются из абсолютной величиной птиц, а их положением по размерам в данной систематической группе.

Связь интерьерных показателей не с абсолютными, а с относительными размерами птиц указывает на весьма интересную биологическую закономерность. Можно заключить, что для каждой естественной таксономической группы характерен определенный комплекс физиологических признаков, на фоне которого и происходит приспособление отдельных форм к конкретным условиям существования путем изменения относительно второстепенных их морфологических особенностей. Поэтому "правило рядов" может обнаруживаться только в пределах одной систематической группы. Причем, чем выше систематический ранг группы, тем отчетливее это "правило" проявляется.

§ 5. Специфика накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами некоторых видов птиц

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

Мы ограничиваем свою задачу анализом характера депонирова-

ния и расходования резервных питательных веществ у ряда видов птиц. Эта задача еще более суживается, если учсть, что нас интересовали лишь быстро мобилизуемые энергетические ресурсы организма в виде гликогена печени.

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

На ряде видов птиц нами показано, что после окончания яйце-кладки самки и самцы не различаются по величине относительного веса печени. Напротив, в период интенсивного развития яиц птицы разного пола четко различаются по этому показателю. Параллельно с определением веса печени у самок птиц мы проводили измерение диаметра наибольшего яйца. Результаты показали, что по мере роста яиц относительный вес печени неуклонно возрастает. Однако масса печени интенсивно возрастает лишь до начала периода яйце-кладки. Самки с вполне сформировавшимся яйцом в яйцеводе имеют уже сравнительно небольшую печень.

Сопоставление полученных нами данных с соответствующими литературными материалами позволяет высказать предположение, что в характере депонирования медленно мобилизуемых (жир) и быстро мобилизуемых (гликоген) питательных веществ имеются существенные различия. Если запасы жира создаются организмом к наиболее напряженным в энергетическом отношении периодам жизни животных заблаговременно, то резервы гликогена накапливаются непосредственно перед моментом их использования. Организм самок животных наиболее остро нуждается в гликогене в определенный период размножения. Естественно возникает вопрос, почему его резервы не создаются заранее? Очевидно, именно потому, что гликоген — быстро мобилизуемое питательное вещество. Любое непредвиденное ухудшение окружающих условий может резко сократить эти резервы, в связи с чем у самок животных, по всей вероятности, выработалась способность к депонированию гликогена не перед началом размножения, а в его процессе. Причем, в период роста эмбрионов эта способность самок создавать резервы гликогена повышается. Относительный вес печени у самцов в период размножения не повышается. В этом проявляется отличие особей разного пола.

в накоплении энергетических резервов.

Таким образом, изучение динамики морфофизиологических особенностей самок и самцов животных, дало возможность обнаружить ряд заслуживающих внимания фактов, которые при ином подходе к решению затронутого вопроса могли бы быть упущены.

§ 6. О половом диморфизме птиц в связи с динамической характеристики морфологии животных

Исследования последних лет по экологической физиологии и функциональной морфологии свидетельствуют о том, что в процессе роста, развития животных и приспособления их к смене условий среды особенности даже близких видов нередко изменяются в различных направлениях. Направленность этих изменений в ряде случаев может быть отнесена к числу наиболее важных биологических особенностей видов.

Следует ожидать, что динамический подход к решению интересующего нас вопроса о половом диморфизме птиц по морфологическим признакам даст возможность осветить его с новой точки зрения. В данном случае под динамическим критерием мы имеем в виду ход географической изменчивости полового диморфизма птиц. При этом предполагается, что если самки и самцы птиц не одинаково реагируют на изменение условий среды то это должно найти отражение в характере географической измеччивости их интерьерах признаков.

Анализ полученного нами материала позволяет судить о степени выраженности полового диморфизма у двух видов крачек по интерьерным и экстерьерным признакам в различных климатических зонах. Можно с достаточной степенью достоверности говорить о том, что у полярных крачек между самцами и самками не обнаруживается отличий по общему весу тела и интерьерным признакам (сердцу, печени, почкам). Нет этих отличий ни у крачек северной популяции (74° с.ш.), ни у птиц с южного Ямала (67° с.ш., южная граница ареала). Иными словами, для полной крачки не характерна географическая изменчивость полового диморфизма по общему весу тела и изученным интерьерным признакам. То же самое наблюдается при аналогичном анализе экстерьерных признаков: в обследованных районах самки и самцы полярных крачек не отличаются по длине крыла, плюсны и клюва.

Рассматривая в этом же плане данные по речной крачке, можно констатировать, что самцы речных крачек с озера Черного (56° с.ш.) отличаются от самок значительно меньшим общим весом тела и пониженным индексом печени (статистическая обработка материала не вызывает в этом сомнений). По остальным внутренним признакам у крачек с озера Черного полового диморфизма нет. У северной границы ареала самки и самцы речной крачки отличаются по относительному весу почек (индекс этого органа у самцов достоверно выше). В данном случае обнаруживается четко выраженная географическая изменчивость полового диморфизма птиц по общему весу тела, размерам печени и почек. Длина крыла, плюсны и клюва у самцов и самок речных крачек одинакова как на севере, так и на юге.

Таким образом, выявляется определенная закономерность: у полярных крачек отсутствует географическая изменчивость полового диморфизма по обеим группам изученных признаков. У близкого же им во многих отношениях вида — речной крачки обнаруживается четко выраженная географическая изменчивость полового диморфизма по некоторым интерьерным показателям. Следовательно, отличие речных и полярных крачек проявляется не только в направленности хода изменения комплекса признаков при смене условий среды, но и в характере географической изменчивости полового диморфизма. Изучая последнюю, мы тем самым вносим элемент динамики в морфологические исследования, что позволяет полнее оценить специфику сравниваемых близких видов.

§ 7. Характер динамики морфофункциональных признаков как критерий эволюционных преобразований популяций

На основе анализа характера зависимости между общим весом тела птиц и относительными размерами ряда внутренних органов мы попытались показать возможности динамического подхода к изучению морфофункциональных признаков при решении принципиальных вопросов микроэволюции. Некоторые вопросы, которых мы будем касаться, опубликованы в ряде наших прежних работ (Шварц, Добринская, Добринский, 1966; Добринский, 1967; Добринский, 1967, 1968; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968).

Доказанное на обширном материале положение, что реакция даже очень близких видов на одинаковые условия существования в

принципе различий (Шварц, 1959), дает право предполагать, что в процессе видообразования уже на популяционном уровне возможно уловить тенденции к изменению характерной для вида реакции на воздействие внешних факторов.

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

Наиболее общей и наилучшим образом изученной морфофункциональной закономерностью в развитии животных является изменение относительных размеров внутренних органов при изменении величины тела (Боголюбский, 1939, 1941; Коштоянц, 1940; Сахарова, 1946; Шварц, 1941, 1954, 1959; Hesse, 1921; Groebbles, 1932; Rensch, 1943; Quiring, 1946 и др.). Эта закономерность (уменьшение относительной величины внутренних органов при увеличении общего веса тела) предельно ясно проявляется при сравнении особей одного вида. Наш материал в общем подтверждает данное положение. Когда мы получили возможность изучить зависимость между размерами тела и относительной величиной внутренних органов у большого количества видовых популяций, то оказалось, что в подавляющем числе случаев у птиц в пределах каждой из этих популяций, действительно, наблюдается обратная корреляция между размерами тела и изученными показателями. Однако были обнаружены и такие популяции, у представителей которых анализируемая закономерность не укладывалась в обычные рамки видовой нормы.

Нами установлено, что полярные крачки среднеямальской популяции по абсолютному выражению большинства интерьерных признаков не отличаются от крачек южноямальской популяции (исследовано свыше 70 экз. птиц). В то же время при более детальном анализе оказалось, что за сходством по средним величинам скры-

ваются различия этих популяций по характеру коррелятивных зависимостей между интерьерными признаками и весом тела. Так, коэффициент корреляции относительного веса сердца и веса тела среднеямельских крачек отрицательный ($-0,42 \pm 0,15$, в южноямельских — положительный ($+0,14 \pm 0,15$). По Z — преобразованию Фишера разница между коэффициентами корреляции достоверна на уровне 97%. Об этом же свидетельствуют и материалы по аллометрическим зависимостям внутренних органов и весе тела: для крачек со среднего Ямала аллометрический показатель сердца равен $0,216 \pm 0,09$, а для крачек с южного Ямала — $1,1 \pm 0,12$ ($t=5,8$). Аналогичные различия у сопоставляемых популяций полярной крачки обнаружаются и по некоторым другим морфофизиологическим показателям. Сказанное подтверждается и при сравнении аллометрического показателя почки у двух популяций речной крачки.

В данном случае мы можем считать, что изменение характера коррелятивных связей в развитии изученных признаков свидетельствует о начале становления у южноямельской популяции полярных крачек новой нормы реакции на условия среды, отличной от нормы реакции, характерной для всех остальных обследованных нами популяций этого вида (при изменении условий среды, вызывающих изменение размеров тела, морфофизиологические реакции южноямельской популяции будут иными, нежели у среднеямельской).

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

Аналогично тому как наиболее отчетливо представление о специфике изменения относительных размеров органов при изменении общего веса тела у отдельных популяций птиц можно получить при динамическом подходе к изучению их морфофизиологических особенностей, так и сопоставление в этом же плане различных внутрипопуляционных групп позволяет обнаружить ряд закономерностей, которые при ином подходе к решению затронутого вопроса ускользают из поля зрения исследователя. Нами сопоставлены две генетически различные группы самцов туруктана по величине аллометрического коэффициента некоторых внутренних органов (сердца, лёгательной мускулатуры, почки, головного мозга). При выделении

этих внутрипопуляционных групп мы исходили из предпосылки, что окрасочные признаки брачного наряда этого вида являются маркерами генетических вариантов.

Показано, что независимо от года и места сбора материала турухтаны-меланисты (птицы с черным капюшоном) и самцы с наличием участков оперения, лишенных пигмента (пегие птицы), без исключения отличаются характером анатомического роста изученных внутренних органов.

У турухтанов-меланистов индекс сердце с увеличением размеров тела всегда снижается — отрицательная аллометрия (Ямал 1966 г.: $y = 38,54 x^{0,81}$; Ямал 1967 г.: $y = 178,4 x^{0,54}$; Ямал 1968 г.: $y = 200,0 x^{0,5}$; Таймыр 1967 г.: $y = 164,2 x^{0,54}$). То же самое можно констатировать и при анализе данных по величине аллометрического коэффициента летательной мускулатуры, почки и головного мозга (летательная мускулатура — Ямал 1968 г.: $y = 3,8 x^{0,32}$; Таймыр 1967 г.: $y = 0,23 x^{0,875}$; почка — Ямал 1965 г.: $y = 101,3 x^{0,43}$; Ямал 1967 г.: $y = 874,6 x^{0,029}$; головной мозг — Ямал 1966 г.: $y = 20,7 x^{0,838}$).

Изучение характера анатомического роста внутренних органов у самцов турухтана с признаками пегости свидетельствует, что "X" у них близка к единице (изометрический рост), или, что отмечается гораздо чаще, — этот показатель превышает единицу — положительная аллометрия (сердце — Ямал 1966 г.: $y = 5,5 x^{1,17}$, Ямал 1967 г.: $y = 26,5 x^{0,9}$, Ямал 1968 г.: $y = 7,95 x^{1,113}$, Таймыр 1967 г.: $y = 12,74 x^{1,021}$; летательная мускулатура — Ямал 1968 г.: $y = 0,64 x^{0,66}$, Таймыр 1967 г.: $y = 0,05 x^{1,18}$; почка — Ямал 1965 г.: $y = 4,44 x^{1,023}$, Ямал 1967 г.: $y = 8,52 x^{0,915}$; головной мозг — Ямал 1965 г.: $y = 20,7 x^{0,838}$).

Приведенные данные свидетельствуют, что в случае, если сопоставляются морфофункциональные особенности наиболее мелких турухтанов-меланистов и пегих птиц, то относительный вес всех изученных внутренних органов у первых всегда оказывается значительно выше. При сравнении с этим же плане самых крупных птиц рассматриваемых внутрипопуляционных групп мы приходим к противоположному выводу (рис. 1,2). Бежно подчеркнуть, что, во-первых, описанная закономерность могла быть обнаружена лишь при динамическом подходе к изучению морфологических особенностей внутрипопуляционных групп птиц (пользуясь их статистическими ха-

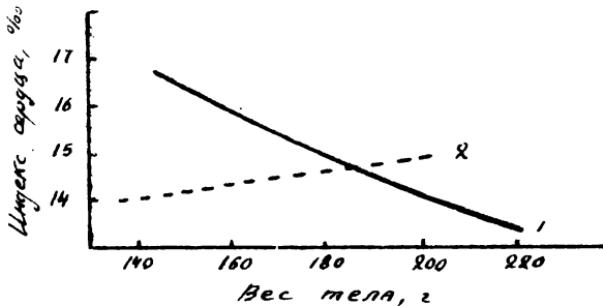


Рис. 1. Зависимость относительного веса сердца от общих размеров самцов туруктан с различными признаками окраски брачного оперения (Ямал, 1968 г.)

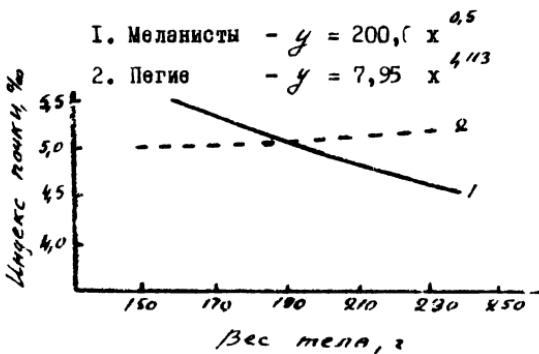


Рис. 2. Зависимость относительного веса почки от общих размеров самцов туруктан с различными признаками окраски брачного оперения (Ямал, 1965 г.)

$$1. \text{Меланисты} - y = 101,3 x^{0,43}$$

$$2. \text{Пегие} - y = 4,44 x^{4,023}$$

ректе; логиками - средними показателями, отличий между ними не выявляется) и, во-вторых, она свидетельствует о физиологической специфике рассмотренных внутрипопуляционных групп птиц.

Раздел II

РАЗМЕРЫ ПОЧЕК И НАДПОЧЕЧНИКОВ ПТИЦ КАК ИНДИКАТОР ПОПУЛЯЦИОННОЙ НАПРЯЖЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА

[Изучению динамики напряженности энергетического баланса животных в природных условиях в последнее время уделяется большое внимание. Исследования в этом направлении наиболее интенсивно стали развиваться с того периода, когда была разработана методика, позволяющая оценивать напряженность жизненных процессов не только отдельного организма в лабораторных условиях, но и больших групп животных непосредственно в полевой обстановке (водка дана в работах: Шварц, 1958; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Последнее позволяет оценить популяционную напряженность энергетического баланса, слагающуюся из энергетического баланса животных различных возрастов, генераций и т.п.]

При оценке популяционной напряженности энергетического баланса животных, и в частности птиц, наибольшие перспективы будут изучение динамики развития таких показателей, как индекс надпочечников и почек. Использование интерьера признаков при решении упомянутого и других вопросов популяционной экологии требует предварительных всесторонних исследований географической, сезонной и иных форм изменчивости внутренних органов, т.е. необходимо иметь полное представление о закономерностях их динамики.

В исследованиях изменчивости надпочечников и почек у млекопитающих в связи с проблемами популяционной экологии достигнуты значительные успехи (Frank, 1953; Davis, Christian, 1960; Christian, 1961; Смирнов, Шварц, 1957, 1969; Шварц, 1959; Оленев, 1961, 1964; Кротова, 1962 и др.). Надпочечники и почки птиц в этом плане изучены гораздо менее полно. Можно назвать лишь несколько работ, авторы которых в известной степени приближаются к решению отдельных аспектов затронутого нами вопроса (Добринский, 1959, 1962, 1964, 1966, 1967; Добринский, Шварц, 1965; Шварц, Добринский, Топоркова, 1968; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968; Базиев, 1968; Добринский, Никульцев, 1969;

Hartman, 1946; Hartman, Brownell, 1961; Neave, Wright, 1968 и др.).

Г л а в а I. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА ПОЧЕК ПТИЦ

Наиболее чутким индикатором уровня обмена веществ является относительный вес почек. Это конечно не дает основания делать вывод, что величина индекса почек может служить своего рода переводным коэффициентом для определения интенсивности метаболизма животных. Но для нас важно подчеркнуть другое, установленное в настоящее время с достаточной степенью достоверности, положение — все условия, требующие интенсификации обменных процессов организма, сопровождаются увеличением индекса почек. Не всегда можно указать на конкретные причины этого явления. Однако несомненно одно: относительные размеры почек могут рассматриваться в качестве масштаба обмена веществ животных (Шверц, 1953, 1954, 1959, 1960; Добринский, 1962; Олев, 1964; Добринский, Шверц, 1965; Warburton, 1955). Косвенным доказательством этого положения могут служить данные, неказывающие, что, при прочих равных условиях, увеличение теплоотдачи и связанная с этим интенсификация метаболизма, повышение двигательной активности, уменьшение размеров тела (невигодные условия поддержания энергетического баланса), как правило, сопровождается статистически достоверным увеличением индекса почек.

В последнее время получено и экспериментальное подтверждение зависимости величины индекса почек от уровня метаболизма. На американских норках наиболее подробно этот вопрос изучен А.Н.Мелькиной (1966). Параллельно с определением окислительно-го метаболизма А.Н.Мелькиной изучалась возрастная изменчивость относительного веса почек у норок. Оказалось, что наибольший индекс почек отмечается у новорожденных норок и у зверьков в возрасте 30 дней. В эти же периоды у них отмечается и усиленный энергетический обмен.

Соответствие экспериментальных данных и данных, полученных косвенными путями, позволяет с достаточной уверенностью использовать относительный вес почек в качестве индикатора уровня популяционной напряженности метаболических процессов.

В §§ I-6 данной главы рассматриваются такие вопросы, как сезонная, возрастная, географическая изменчивость относительного веса почек птиц; связь величины этого показателя с размерами тела; относительный вес почек у самок и самцов.

Г л а в а 2. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА НАДПОЧЕЧНИКОВ ПТИЦ

Процесс приспособления животных к непрерывно меняющимся условиям среди сопровождается гормональной перестройкой организма. Закономерности этой перестройки привлекают внимание экологов, поскольку значение их может способствовать решению принципиальных вопросов динамики и структуры популяций. Примером экологических исследований подобного рода служат работы В.С.Смирнова и С.С.Шварца (1959), С.С.Шварца (1959), В.Г.Оданова (1964), Л.Г.Кротовой (1962), Кристиана (Christian, 1961).

Есть основания считать, что относительные размеры надпочечников являются одним из наиболее чутких показателей общего физиологического состояния организма. Рядом авторов показана очень четкая зависимость между степенью интенсивности метаболизма животного и активностью функциональной деятельности надпочечников, которая сопровождается изменение их гистологической структуры и размеров (Selye, 1950; Christian, 1950; Frank, 1953 и др.). Гистологические изменения надпочечников, происходящие в результате их гиперфункции, ведут, в частности, к увеличению коры надпочечника (Terperman, Engel, Long, 1943; Christian, 1957; Louch, 1958).

О том значении, которое придается в экологических исследованиях последнего времени использованию рассматриваемого показателя можно судить хотя бы по тому факту, что индекс надпочечника включен в качестве одного из признаков, рекомендованных для изучения по Международной Биологической Программе.

Данные по изменчивости относительного веса надпочечников животных широко используются териологами при решении ряда вопросов популяционной экологии. Надпочечные железы птиц в этом плане почти не рассматривались. Имеется лишь несколько работ, в которых приводятся материалы по относительному весу этого органа у ряда видов птиц Америки (Hartman, 1946; Hartman, Brownell, 1961; Neave, Wright, 1968). Изменения надпочечников домашних птиц, как показатель их общего физиологического состоя-

ния, изучались С.Г.Пегельман (1965). По динамике весовых показателей надпочечников, согласно С.Г.Пегельман, можно с достоверностью судить как об общем физиологическом состоянии цыплят, так и об их реактивности по отношению к тому или иному фактору среды.

В §§ 1 и 2 второй главы приводятся полученные нами материалы по индивидуальной, сезонной и возрастной изменчивости относительного веса надпочечников птиц, которые дают возможность судить о закономерностях динамики этого показателя.

Р а з д е л IV

ТУРУХТАН КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИКИ ПОЛИМОРФИЗМА

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

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

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

Имея в виду, что межпопуляционные отличия определяются, в частности, своеобразием генетического состава популяций и спецификой условий среды, мы попытались наметить пути определения доли участия каждого из этих факторов в становлении морфофизиологических особенностей ряда популяций турухтана (*Philomachus pugnax* L.). При этом учитывалось, что в перспективе полученные данные помогут расшифровать конкретную значимость отдельных генотипов в приспособлении популяций к определенным условиям среды. Путь решения этого вопроса может быть таков:

установление корреляции между генетически детерминированными признаками (типы окраски, отдельные ее элементы) и морфофизиологическими показателями с параллельным проведением фенотипического анализа популяций, обитающих в разных условиях среды. Анализ соотношений окрасочных признаков (генетических маркеров) в различных популяциях с учетом указанной корреляции позволит не только составить представление о генетической структуре изучаемых групп животных, но и будет способствовать установлению причин формирования этой структуры и выяснению относительной роли наследственности и условий внешней среды в формировании популяционных морфофизиологических особенностей.

При попытке понять причины, обуславливающие отличия популяций по морфофизиологическим признакам, мы неизбежно сталкиваемся с необходимостью изучения динамики их генетической структуры. Турухтан в этом отношении является удобным модельным объектом, так как признаки окраски брачного оперения самцов этого вида можно рассматривать в качестве маркеров отдельных генетических вариантов. Планируя обширные сборы материала по турухтану из разных районов страны, мы имели в виду, что эти данные могут представить известный интерес и при решении некоторых общих вопросов внутривидовой изменчивости.

Далееший прогресс в развитии эволюционной теории связан с внедрением в зоологические исследования методов и представлений другой дисциплины — генетики. Синтез достижений в изучении закономерностей наследственности и механизмов естественного отбора позволил с новых теоретических позиций подойти к исследованиям эволюционных преобразований популяций (Четвериков, 1926, 1928; Шмальгаузен, 1946; Тимофеев-Ресовский, 1958; 1930; Huxley, 1945; Dobzhansky, 1951; Mayr, 1963 и др.). Однако если в области изучения молекулярных основ изменчивости и наследственности достигнуты большие успехи, то о факторах эволюции мы знаем гораздо меньше. Поэтому все больше зоологов посвящают свои труды выяснению механизмов естественного отбора.

Ряд крупных орнитологов (Dementieff, 1933; Дементьев, 1936; Промптов, 1934 и др.) уже давно высказали мысль, что анализ конкретных механизмов, лежащих в основе внутривидовой изменчивости, не может быть плодотворен без привлечения генетических методов исследования. Однако внедрение этих методов при изучении природных популяций высших позвоночных животных связано со значитель-

ными трудностями. Не случайно, что метод гибридологического анализа широко и успешно применялся лишь при исследовании полиморфизма у насекомых, моллюсков и отчасти рыб (Лусис, 1928, 1932; Дубинин, Ромашов, Гептнер, Демидова, 1937; Берг, 1944, 1961; Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, Циммерман, 1965; Zulueta, 1925; Nabours, 1929, 1930; Timofeoeff - Resovsky, 1932, 1940; Goldschmidt, 1932, 1934, 1937; Dobzhansky, 1933; Kuhn, 1937; Gordon, 1947; Komai, Chino, Hosino, 1950; Komai, Hosino, 1951; Komai, Emura, 1955; Sheppard, 1951, 1952; Cain, King, Sheppard, 1960 и др.). Работ, выполненных в этом плане на высших животных, значительно меньше (Ильина, 1934; Sumner, 1930, 1932; Dice, 1940; Blair, 1947). Тем не менее использование генетических методов для решения ряда проблем внутривидовой изменчивости представляется возможным. Не следует лишь в этом случае ограничивать себя в понимании методов генетики только одним гибридологическим анализом. Обращаясь к литературным данным, мы опять убеждаемся, что исследования полиморфизма природных популяций без привлечения экспериментально-генетических методов проводились главным образом на насекомых (Crampton, 1916-1932; Eller, 1939; Reining, 1939; Лусис, 1961; Halkka, 1962; Owen, Wiegert, 1962; Береговой, 1966; Береговой, Новоженов, 1967 и др.).

Первые попытки изучения некоторых аспектов внутривидовой изменчивости птиц с чисто генетической точки зрения (без проведения скрещиваний) были сделаны Хахловым (1926) и Котсом (1937). К этому циклу исследований следует отнести работы Майра (Mayr, 1926) по канареичному вьюрку, Майзэ (Meise, 1928, 1936) — по вороне и воробью, Штегмана, Штреземана и Тимофеева-Ресовского (Stegmann, 1934; Stresemann, Timofeoeff-Resovsky, 1947) — по чайкам.

В последнее время большое значение придается исследованию внутрипопуляционного полиморфизма (Ford, 1962, 1964). В данном выражении трудно подобрать более удобный объект для изучения некоторых сторон этого явления, чем турехтан.

Внутривидовая изменчивость интересующего нас вида наиболее подробно изучены Л.В.Ферри (1939), который попытался привести в систему весь "хеос" окрасок, рисунков и их сочетаний и вскрыть природу чрезвычайно высокой изменчивости окраски турехтана. В

качество рабочей гипотезы Л.В.Ферри высказал мысль, что сложный полиморфизм брачного наряда самцов турухтана должен определяться свободным комбинированием ограниченного количества генов окраски. Гипотеза Л.В.Ферри не была подкреплена статистической обработкой используемых им данных. Кроме того, указанный автор имел лишь музейный материал, который был крайне неоднороден как по времени, так и по району сбора. Располагая представительными и сравнительно однородными выборками по турухтану, попутно с решением своей основной задачи, мы попытались проверить правильность предположения Л.В.Ферри.

Г л а в а I. ОКРАСКА И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ТУРУХТАНА

В основе взаимосвязи комплекса экстерьерных и интерьерных признаков животных лежат геномные, морфогенетические и эргонитические корреляции. Одной из аксиом учения о корреляциях является то, что процессы морфофизиологического расчленения всегда сопровождаются процессами интеграции (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1942, 1946, 1969). Целостность организма, как гомеостатической системы, поддерживается благодаря существованию корреляционных связей. Теория корреляций хорошо согласуется с заявлением плейотропного влияния генов и фактом взаимодействия генов в развитии признаков.

Исходя из изучения о корреляциях, мы попытались обнаружить зависимость между признаками, генетическая детерминированность которых не вызывает сомнений, и некоторыми морфофизиологическими показателями у турухтана. В этой связи возникла необходимость провести анализа основных типов окраски брачного оперения этого вида.

§ I. Основные типы окраски брачного оперения самцов турухтана

Ярко выраженная индивидуальная изменчивость брачного оперения самцов турухтана давно привлекла внимание исследователей. Одна из первых попыток разобраться в разнообразии сочетаний цветов и типов рисунка и привести их в определенную систему сделана еще Менабиром (1893). Этого же вопроса касался и Науманн (Naumann, 1896). На различные типы разделяли окраску оперения турухтана и другие авторы (Kirkman, Oxon, 1910; Lindemann, 1951;

Goethe, 1953; Hogan - Marburg, 1966).

Есть основание считать, что путь описания типов окраски у отдельных птиц, которым следовали многие исследователям, не является перспективным, так как он не вносит ясность в вопрос о природе ее индивидуальной изменчивости. Эта точка зрения подтверждается на примере анализа изменчивости окраски оперения у беспородных домашних кур, у которых она определяется несколькими десятками пар генов (Серебровский, 1926, 1927). Свободно комбинируясь, они могут обуславливать очень большое количество различных сочетаний окраски. Разумеется, бесполезно пытаться строить любую классификацию на основе описания типов окраски у каждой отдельной птицы.

Анализ представительного материала (нами изучено более тысячи экземпляров птиц) позволяет считать, что сложный полиморфизм брачного наряда самцов туруктана определяется относительно свободным комбинированием ограниченного количества генов окраски I¹. Таким образом, нами подтверждена гипотеза Л.В.Ферри.

§ 2. Морфофизиологическая характеристика различных генетических вариантов

Поскольку нами, как правило, анализировались индексом внутренних органов (индексы вычислялись как отношение веса органов в граммах к весу тела в килограммах, %), то, прежде всего, возникла необходимость рассмотреть связь окрасочных признаков (генетических маркеров) с общими размерами тела. Показано, что самцы туруктанов с признаками меланизма достоверно отличаются от немеланистов и особенно от пегих птиц значительно более высоким весом тела². Корреляция между другими окрасочными при-

1/ В работе приводится описание 7 пар несомненно аллелирентивных признаков окраски, которое дополняется цветными диагпозитивами: 1) серебристая окраска - золотистая окраска 2) меланизм-отсутствие меланизма, 3) черный воротник у меланистов - не черный воротник, 4) сплошная окраска - пегость, 5) темно-золотистая окраска - светло-золотистая окраска, 6) пестрая окраска головы и капюшона - сплошная одноцветная окраска головы и капюшона, 7) черный воротник у меланистов с поперечными полосами - сплошная черная окраска воротника. Признаки каждой из этих пар ведут себя как признаки, определяемые аллеломорфными генами. Реализуются в фенотипе они в основном и определяют окраску брачного оперения самцов туруктана.

2/ Рассматриваемые внутрипопуляционные группы отличаются между

знаками и размерами тела отсутствует.

Обнаруженному факту - наличию достоверных различий по среднему весу тела между внутрипопуляционными группами турухтана, есть основания придавать особое значение. Объясняется это следующими причинами. Законы аллометрического роста (Huxley, 1927, 1929 и др.) свидетельствуют, что при увеличении тела животного в результате различий в скорости росте отдельных его частей нарушаются некоторые пропорции. Кроме того, общие размеры тела определяют ряд морфологических особенностей животных. Следует учитывать, что различия в размерах - одно из наиболее распространенных межпопуляционных различий. Их адаптивное значение несомненно, так как изменение в размерах тела теснейшим образом связано с изменением условий поддержания энергетического баланса (Келлбухов, 1950; Винберг, 1950; Kestner, Plaut, 1924; Hatfield, 1935; Kramer, 1932; Benedict, 1932, 1938; Kleiber, 1947; Krebs, 1950, и мн.др.).

При анализе зависимости относительного веса сердца и окрасочных признаков брачного наряда самцов турухтана приходилось учитывать следующее. Во-первых, мы сопоставляли величину этого показателя у внутрипопуляционных групп турухтана, различающихся по средним размерам (меланисты - немеланисты - пегие). Поэтому, помня о существовании обратной зависимости между размерами тела и относительной величиной интерьерных признаков, возникла необходимость прибегнуть к решению аллометрических уравнений. Во-вторых, относительные размеры сердца в значительной степени определяются экологическими особенностями птиц. Это убедительно показано в ряде специальных исследований (Штегман, 1950; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Якоби, 1960; Parrot, 1894; Magnon, 1913; Hesse, 1921; Groebels, 1932; Loewy, 1932; Rensch, 1956 и др.). В работах цитированных авторов рассматривалась зависимость размеров сердца от экологических особенностей различных видов птиц. Наш материал показывает, что и внутрипопуляционные отличия птиц по характеру поведения (см. гл. II) отражаются на относительных размерах сердца. Полученные нами данные свидетельствуют, что в

себя и по длине клюва и плюсны (у меланистов величина этих признаков выше).

ряде случаев турухтэны-меланисты, несмотря на их более крупные размеры, имеют повышенный сердечный индекс по сравнению с немеланистами, а тем более с пегими птицами. Средний индекс сердца меланистов в 1966 году (материал с п-за Ямал) равнялся $14,7 \pm 0,22$, немеланистов - $14,0 \pm 0,21$, пегих - $13,8 \pm 0,2^{\circ}/oo$ ($t_{1-2} = 2,3$; $t_{1-3} = 3,1$). Аналогичным образом отличались меланисты и пегие птицы ямальской популяции в 1965 году (индекс сердца соответственно составлял $13,5 \pm 0,16$ и $12,8 \pm 0,3^{\circ}/oo$; $t = 2,1$).

Величина других изученных интерьерных признаков у меланистов и пегих птиц одинакова, несмотря на значительную разницу в их среднем весе тела.

Таким образом, можно констатировать, что у самцов турухтана имеется хорошо выраженная корреляция между некоторыми признаками окраски, генетическая детерминированность которых не вызывает сомнений, и рядом морфофизиологических показателей. Турухтэны-меланисты достоверно отличаются от птиц с признаками легости более высоким весом тела и повышенным сердечным индексом. Решение аллометрических уравнений позволило установить, что эти две внутрипопуляционные группы птиц четко различаются и по скорости соотносительного роста массы тела и массы почек, массы тела и массы головного мозга, массы тела и массы летательной мускулатуры (см. раздел II, § 7).

Г л а в а 2. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ТОКОВ ТУРУХТАНА

Наиболее ранняя публикация, касающаяся поведения турухтанов на току, относится к началу текущего столетия (Selous, 1906, 1907). В дальнейшем различных сторон этого вопроса касались ряд других авторов (Fortelje, 1931; Andersen, 1944, 1948, 1951; Lindemann, 1951; Bancke, Meesenburg, 1952, 1958;

Mildenberger, 1953). Однако лишь Хоган-Варбургу (Hogan-Warburg, 1966), на основании обобщения литературных сведений и многолетних полевых наблюдений, удалось привести в систему и объяснить некоторые особенности поведения турухтанов на току. Им показано, что турухтэн является типичным представителем среди куликов, для которых характерен поведенченский полиморфизм. К такому выводу Хоган-Варбург пришел, установив факт корреляции признаков окраски и особенностей поведения. Это выражает-

410

ся в том, внутри сообщества самцов на току можно выделить две группы птиц, которые резко отличаются этологическими особенностями. Сопоставляя наши материалы (см. гл. I, § 2) с выводами исследования Хоган-Бербурга, можно заключить, что внутрипопуляционные группы турухтана, различающиеся по морфофизиологическим особенностям, различаются и по поведению.

Во II-ой главе, на основании литературных данных и собственных наблюдений, рассматриваются следующие вопросы: структура сообщества турухтанов на току; поведение турухтанов на току^{1/}; окраска брачного оперения самцов турухтана и ее связь с поведением и морфофизиологическими особенностями птиц. Анализ материалов этой главы в целом позволяет считать, что этологическая характеристика, слагающих ток особей, связана с их морфофизиологическими особенностями.

Г л а з а 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ТУРУХТАНА

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

§ I. Географическая и хронографическая изменчивость окраски^{2/}

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что частота встречаемости признаков "меланизм - отсутствие меланизма" показывает хронографическую изменчивость. Так, в 1967 г. на Ямале резко (статистически достоверно) изменилось соотношение птиц с рассматриваемыми признаками (количество меланистов увеличилось более чем на 12% по сравнению с 1965, 1966 и 1968 гг.).

-
- 1/ Нами снят цветной кинофильм (на пленку 16 мм), в котором отражены наиболее характерные особенности поведения различных внутрипопуляционных групп турухтана (фильм будет демонстрироваться при эзите).
 - 2/ Под географической и хронографической изменчивостью окраски имеется в виду изменение частоты встречаемости элементарных признаков окраски брачного наряда турухтанов в различных популяциях и в разные годы.

Одновременно в этом году снизилось число самцов с признаками пестроти. Все остальные изученные элементарные признаки окраски брачного оперения самцов турехтана не показывают четко выраженной изменчивости частоты их встречаемости во времени.

Следует подчеркнуть, что хронографическая изменчивость характерна, как правило, лишь для тех признаков окраски, которые четко коррелированы с морфофизиологическими показателями и этологическими особенностями птиц. Мы пока не имеем возможности установить конкретно, изменение каких факторов среди ведет к перестройке (от года к году) популяций по соотношению различных генетических вариантов. Однако намеченный нами путь (см. введение к данному разделу) позволяет надеяться на положительное решение этого вопроса в будущем.

Феноанализ обследованных популяций турехтана позволяет считать, что частота встречаемости элементарных признаков окраски брачного оперения самцов турехтана не показывает географической изменчивости (хронографическая изменчивость перекрывает географическую). Однако факт отсутствия географической изменчивости концентрации отдельных окрасочных признаков мы не склонны рассматривать в качестве свидетельства того, что турехтан, как вид, представлен одной огромной популяцией (такую точку зрения высказывал Ферри, 1939). При этом мы исходим из предположения, что структура поведенческой "иерархии" самцов турехтана на току является общевидовым признаком. Поэтому, учитывая наличие связи между особенностями окраски оперения турехтанов и их поведением на току, при проведении феноанализа и не обнаруживается популяционных различий. В то же время турехтаны с Ямала и из Ханты-Мансийского округа достоверно отличаются по размерам клюва, плюсны и по колориметрической характеристике некоторых показателей окраски (см. § 2). Последнее может указывать на принадлежность их к различным популяциям.

§ 2. Популяционная изменчивость турехтана по некоторым экстерьерным признакам

Турехтаны хантымансиjsкой популяции достоверно отличаются от птиц ямальской и таймырской популяций размерами клюва и плюсны (соответственно: клюв - $3,57 \pm 0,014$, $3,39 \pm 0,010$ и $3,43 \pm 0,010$ мм; плюсна - $4,97 \pm 0,016$, $4,89 \pm 0,014$ и $4,83 \pm 0,020$ мм). Констатируемое различие может быть обусловлено либо большей ве-

личиной этих признаков у всех представителей хантыйманской популяции, либо изменением ее генетической структуры. В последнем случае мы исходим из предположения, что разные генотипы обладают различной длиной клюва и плюсны. С целью проверки этого предположения проанализированы данные по корреляции размеров клюва, плюсны и некоторых окрасочных признаков.

Как нами установлено (см. гл. I, § 2), существует очень четкая зависимость между общим весом птиц и типом их окраски. Турухтаны с черным капюшоном (меланисты) значительно крупнее птиц с признаками пегости. Величина клюва и плюсны также выше у турухтанов — меланистов (клюв: меланисты — $3,45 \pm 0,013$ мм, пегие — $3,38 \pm 0,017$ мм; плюсна: меланисты — $4,86 \pm 0,02$, пегие — $4,77 \pm 0,22$ мм).

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

В экологических исследованиях окраска животных используется, с одной стороны, в качестве показателя изменения условий среды, а с другой — как генетический маркер популяций. Отсюда возникает необходимость в ее объективной оценке. Нами с этой целью применен метод колориметрирования. Колориметрировались участки брачного оперения турухтана, окраска которых может быть охарактеризована как серебристая, золотистая и черная. Особо выделяется пегость — отсутствие пигмента в пере.

Полученные данные свидетельствуют, что турухтаны с Ямала и Таймыра характеризуются одинаковой "белизной" окраски черного воротника (соответственно $1,40 \pm 0,07$ и $1,44 \pm 0,07$). Этот показатель у птиц из Ханты-Мансийского округа достоверно ниже ($1,12 \pm 0,08$). Установлено различия северных и южных популяций

турухтана по показателю белизны окраски воротника представляет интерес по той причине, что показывает: при неизмененной генетической структуре сопоставляемых популяций отдельные признаки, по которым мы судим об этой структуре, могут изменяться с изменением градиента среды.

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

§ 3. Изменения возрастной структуры популяции турухтана на Ямале по годам

Изучение хронографической изменчивости возрастной структуры популяций турухтана представляет особый интерес по той причине, что дает возможность сопоставить динамику таких важнейших характеристик популяции, как возрастная и генетическая структура.

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

Резюмируя результаты анализа материала данного раздела можно констатировать, что бросающийся в глаза полиморфизм турухтана позволяет вскрыть специфику морфофизиологических особенностей отдельных генетических вариантов в пределах популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время успешно развивается новое направление в морфологии – популяционная морфология, которая возникла на стыке сравнительной анатомии, экологии (понимая под экологией биологию популяций) и популяционной генетики. Не вызывает сомнения, что в развитии морфологии это одно из перспективных направлений. Популяционная морфология характеризуется динамическим подходом к анализу морфологических различий между близкими формами. Исходя из этого мы рассматриваем нашу работу, цель которой заключалась в получении динамических характеристик морфо-физиологических и экстерьерных особенностей различных форм птиц, как необходимое звено исследований на пути разработки общей теории популяционной морфологии животных. Поскольку полное представление о закономерностях динамики морфологических особенностей животных, и в частности птиц, может быть получено только в результате целенаправленных усилий большого круга специалистов, наше задание сводилось к установлению лишь основных проявлений динамики комплекса изученных признаков и их экологической интерпретации.

В заключении мы не останавливаемся на частных выводах, которые даны в соответствующих разделах диссертации, а подчеркиваем лишь наиболее общие закономерности, которые можно резюмировать следующим образом:

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

II. Изучение динамики морфофициологических признаков птиц на популяционном уровне позволяет выявить в пределах вида популяции с измененной нормой реакции на условия среды. Нарушение

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

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

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

Результаты изучения вариабельности морфофизиологических признаков птиц на уровне популяций, которое проводилось нами в межпопуляционном и внутрипопуляционном аспектах, позволяют говорить о том, что характер динамики степени вариабельности интер-

ерных признаков отражает связь амплитуды их индивидуальной изменчивости и условий среды.

Достаточно уверенно использовать коэффициент вариации морфологических признаков в качестве показателя отношений системы "среда-популяция" можно лишь в том случае, если известны общие закономерности вариабельности различных органов животных. Поэтому в первом разделе работы мы уделяли особое внимание выяснению степени вариабельности комплекса интерьерных и экстерьерных признаков птиц. Важно подчеркнуть, что реальное представление о "иерархии" морфологических признаков по амплитуде индивидуальной изменчивости удалось получить лишь при изучении динамики степени их вариабельности. Подобный подход особенно важен в отношении оценки вариабельности таких органов, как надпочечники и печень, которые очень чутко реагируют на изменение условий существования популяций животных и поэтому используются в биогеографических исследованиях в качестве индикаторов популяционной напряженности энергетического баланса.

В основе констатируемой в природных популяциях вариабельности морфологических признаков лежат генетические факторы. На этот "генетический фон" индивидуальной изменчивости накладывается влияние условий среды. Полученные нами данные позволяют предполагать, что условия внешней среды являются ведущим фактором, ответственным за характер индивидуальной изменчивости морфофизиологических показателей. В тех же случаях, когда фиксируются различия между популяциями в амплитуде индивидуальной изменчивости экстерьерных признаков, то это скорее указывает на разную степень генетической и возрастной разнородности сопоставляемых популяций, чем на прямое влияние специфических условий среды. В тоже время нельзя полностью отрицать и роль последних, как причины, обуславливающей определенный популяционный уровень вариабельности признаков, используемых систематиками.

У. Высказанное нами ранее предположение (Добринский, Шварц, 1959, 1965; Добринский, 1962) о том, что приспособление птиц к условиям Крайнего Севера идет по линии экономизации энергетических ресурсов путем снижения уровня обмена веществ, которое основывалось на сравнительном изучении комплекса морфофизиологических особенностей субарктических популяций птиц и популяций из более южных широт, в настящее время находит подтверждение в ра-

ботах физиологов, исследовавших разные группы позвоночных.

Динамический подход к изучению морфофизиологических признаков (в частности, индекса почек) позволяет внести известные корректизы в существующее представление о динамике уровня обмена веществ у птиц высоких широт. Нами установлено, что у отдельных (сравнительно кратковременных) периоды пребывания широкораспространенных видов птиц в условиях Севера уровень метаболизма у них может существенно возрастать и быть более высоким, чем у птиц этих же видов, но распространенных южнее. Поэтому есть основания считать, что повышение относительных размеров ряда внутренних органов (сердца, печени, кишечника) у субарктических популяций птиц является одним из приспособлений к перенесению "метаболического пика", который наблюдается у них в период размножения.

При использовании относительного веса надпочечников в качестве индикатора популяционной напряженности энергетического баланса следует учитывать существующие различия в динамике этого показателя у птиц и млекопитающих. У перелетных птиц нами не обнаружено увеличения надпочечников осенью. Это дает право предполагать, что для мигрантов не свойственна столь глубокая физиологическая перестройка организма в соответствии с зимними условиями существования, которая характерна для оседлых животных. Другое отличие в гормональной деятельности надпочечных желез у представителей сопоставляемых классов позвоночных заключается в том, что у птиц гипертрофия надпочечников в период размножения одинаково четко выражена как у самок, так и у самцов.

VI. Дальнейший прогресс в развитии эволюционной теории, успешное решение некоторых общих вопросов внутривидовой изменчивости, плодотворное изучение биологической специфики отдельных популяций и внутрипопуляционных групп животных связаны с внедрением в зоологические исследования методов и представлений другой дисциплины - генетики. На это уже давно указывали ряд крупных ученых (С.С.Четвериков, И.И.Шмальгаузен, Г.П.Дементьев, А.Н.Промтров и др.). Однако, по понятным причинам, внедрение генетических методов при изучении природных популяций высших позвоночных сопряжено со значительными трудностями. Тем не менее их использование для решения перечисленных проблем представляется возможным, если не ограничиваться в понимании методов генетики

только одним гибридологическим анализом. С этой точки зрения полиморфные виды птиц, и в частности турухтан, являются "идеальными" модельными объектами. Использование полиморфных видов птиц в качестве моделей при изучении интересующего нас вопроса о закономерностях динамики морфофизиологических особенностей популяций возможно лишь в том случае, если имеется четкая зависимость между генетически детерминированными внешнemорфологическими признаками, по которым обычно судят о полиморфизме, и интерьерными признаками. Исходя из учения о корреляциях (А.Н.Северцов, И.И.Шмельгаузен) мы попытались обнаружить связь между окраской и морфофизиологическими показателями у турухтана. Анализ представительного материала по этому виду с Ямала, Таймыра и из Хенты-Мансийского округа показал, что корреляция между рассматриваемыми признаками существует. Кроме того, с достаточной степенью достоверности установлено, что некоторые внутрипопуляционные группы турухтана отличаются наследственно фиксированным характером зависимости между весом тела и величиной индексов ряда внутренних органов. Полученные нами данные показывают, что уже между отдельными внутрипопуляционными группами птиц обнаруживаются существенные различия в их реакции на одинаковые условия среды. Установление этого факта позволяет высказать предположение о путях формирования "транзитного" состояния популяций (см. пункт I). Если по каким-либо причинам в популяции значительно увеличится количество турухтанов с признаками пегости, то это приведет к изменению нормы реакции на условия среды популяции в целом (поскольку в популяции будут преобладать пегие птицы, для которых характерна положительная аллометрия в развитии внутренних органов). Это позволяет считать, что становление "транзитного" состояния популяции может быть связано с изменением ее генетической структуры. Мы хорошо понимаем, что высказанные положения дискуссионны, но они уже сейчас не являются чисто умозрительными, так как подтверждаются фактическими данными, приведенными в IV разделе работы.

Анализ полученного нами материала по турухтану представляет известный интерес и с методической точки зрения. Поскольку установлено, что некоторые генетические варианты птиц четко различаются по характеру аллометрического роста внутренних органов, то аллометрический показатель " α " может быть использован при изучении динамики генетического состава популяций, у которых отсутствует выраженный полиморфизм.

Материалы диссертации представлялись на П, Ш, ИУ Все - союзные орнитологические конференции; на совещание "Закономер - ности внутристоридовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция"; на семинар по теоретическим проблемам эколо - гии позвоночных животных; на совещание по современным пробле - мам динамики численности популяций животных; на совещание по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР; на совещание "Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование"; на совещание по синантропизации и доместикации животного насе - ления; на совещание по физиологии птиц; на Ш Всесоюзное совеща - ние по экологической физиологии, биохимии и морфологии; на ЮI Прибалтийскую орнитологическую конференцию; на I научную конфе -ренцию по развитию охотниччьего хозяйства Украинской ССР; на ІV межвузовскую зоогеографическую конференцию; на совещание по объему вида и внутристоридовой систематике; на Ш зоологическую кон -ференцию БССР; на совещание по географии ресурсов тетеревиных птиц; на второе совещание зоологов Сибири; на У Всесоюзную зо -географическую конференцию; на ХУ Международный орнитологиче -ский конгресс.

По материалам диссертации опубликованы следующие
работы:

1. Материалы к интерьерной характеристике птиц. Тр. Сале - хардского стационара УФАН СССР, вып. I, Тюмень, 1959.
2. Новые данные о северном пределе распространения некоторых видов птиц на территории Ямalo-Ненецкого национального ок -руга. Там же.
3. Некоторые интерьерные особенности птиц Заполярья. Тр. П Всесоюзной орнитолог. конференции МГУ вып. I, 1959 (в соавтор -стве с С.С.Шверцем).
4. Экологический анализ интерьерных особенностей птиц Се -веро-Западной Сибири. Материалы П совещ. зоологов Сибири, Гор -но-Алтайск, 1962.
5. Индивидуальная и географическая изменчивость интерьера -ных показателей птиц. Материалы Ш орнитолог. конф. Изд-во Львов. ун-та, 1962.

6. К вопросу о возрастной изменчивости интерьерных признаков птиц. Тез.докл.совещ.по внутристорид.изменчивости и микроэволюц. Свердловск, журн.

1964.

7. Животный мир Хадаты. "Природа", № I, 1966 (в соавторстве с С.С.Шварцем).
8. Заметки по фауне птиц долины реки Хадаты. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 38, 1965.
9. К орнитофауне долины реки Собь. Там же. 1965.
10. Динамическая характеристика морфо-физиологических особенностей животных. Бюлл. МОИП, отд. биол., вып. 5, 1965 (в соавторстве с С.С.Шварцем и Топорковой).
11. Географическая изменчивость полового диморфизма птиц по морфологическим признакам. Материалы II Всесоюзн.совещ. по экологич. физиолог., биохимии и морфологии. Изд. СО АН СССР, Новосибирск, 1967 (в соавторстве с Р.И.Бирловым).
12. К вопросу об использовании относительного веса надпочечника, как индикатора популяционной напряженности энергетического баланса. Там же. 1967.
13. Опыт использования относительного веса надпочечников при изучении экологии птиц. Тр. МОИП, т. XXI отд.бiol., У,0. "Экологич. основы адапт.животн.", Изд-во "Наука", М., 1967.
14. Опыт сравнительного изучения относительного веса почек птиц, как индикатора уровня обмена веществ. Тез. совещ. по физиологии птиц, Таллин, 1965 (в соавторстве с С.С.Шварцем).
15. Географическая изменчивость морфологических признаков двух близких видов крачек. Тез. совещ. по внутривид. изменч. и микроэволюц., Свердловск, 1964.
16. Географическая изменчивость морфологических признаков двух близких видов крачек. Тр.Всесоюзн.совещ.по внутривид.изменчивости и микроэволюц.,Свердловск, 1966.
17. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в популяциях птиц. Новости орнитол., Алма-Ата, Изд. "Наука", КазССР, 1965 (в соавторстве с В.С.Смирновым).
18. К методике определения возрастной структуры популяций животных. Эксперимен.изучен.внутривид.изменч.животн. Тр. Ин-та биол., вып. 51, 1966 (в соавторстве с М.В.Михалевым).
19. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных. Там же. (в соавторстве с С.С.Шварцем, В.Н.Большаковым, Р.И.Бирловым).

20. К методике определения возрастной структуры популяций птиц. Материалы совещ. "Современ.пробл.изуч.динамики численности популяц.животных." Москва, 1964.

21. Возрастная изменчивость интеръерных признаков птиц. Тр. Всесоюзн.совещ. по внутривидов.измен.и микроэволюц., Свердловск, 1966.

22. Географическая изменчивость морфологических признаков птиц и некоторые вопросы систематики. Там же. 1966.

23. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных. Эксперим.изучение внутривид.позывон.животн. Тр. Ин-та биологии, вып. 51, 1966 (в соавторстве с О.А.Пистоловой, Н.А.Овчинниковой).

24. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных. Тр.Всесоюзн.совещ.по внутривидов.измен.и микроэволюции, Свердловск, I, 1966, (в соавторстве с С.С.Шварцем, Л.А.Добринской),

25. Относительный рост органов двух видов крачек. Новости орнитол. Алма-Ата, Изд. "Наука", КазССР, 1965 (в соавторстве с В.Г.Ищенко).

26. Географическая изменчивость варьирования морфологических признаков птиц и некоторые вопросы систематики. Тез.докл. Всесоюзн.совещ.по внутривид.изменч.и микроэволюц., Свердловск, 1964.

27. Птицы лесотунды Ямало-Ненецкого национального округа и их морфологические особенности. Сб. "Растительность лесотунды и пути ее освоения". Изд. "Наука", Л., 1967.

28. К вопросу о морфологическом полиморфизме птиц. Матер. 6-ой Прибалтийск.орнитол.конф., Вильнюс, 1966.

29. К вопросу о проявлении клиньяльной географической изменчивости морфологических признаков птиц. ІУ межвузовск. зоогеогр.конф.тез.докл., Одесса, 1966 (в соавторстве с Р.И.Бирловым).

30. Метод морфофункциональных индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Тр.Ин-тэ экологии (), 1968 (в соавторстве с С.С.Шварцем, В.С.Смирновым).

31. К вопросу об эволюционных преобразованиях популяций животных. Совет.по объему виде и внутривид.сист. . (тез.докл.). Изд-во "Наука", Ленинград, 1967.

32. К вопросу о зависимости морфофизиологических и окраинных признаков птиц. Матер.отчетн.сессии лаб.популяц.экологии животн.Ин-т экологии раст.и животн.УФАН СССР, Свердловск, 1967.

33. О половом диморфизме птиц в связи с динамической характеристикой морфологии животных. Тр.Ин-та экол.раст.и животных УФАН СССР, вып. 71, 1969 (в соавторстве с Р.И.Бирловым).

34. Географическая изменчивость относительного роста органов как показатель эволюционных преобразований популяций животных. Ш зоолог.конф.посвящен.50-летию образования БССР(тез.докл.),Изд.АН БССР, 1968.

35. Орнитофауна островных лесов тундры Приобского Севера. (В печати), 1966.

36. К вопросу об использовании метода морфофизиологических индикаторов при прогнозировании численности промысловых животных. I научн.конф.по развитию охотн.хоз-ва УкССР (тез.докладов), ч. I, Киев, Изд.Мин.лесн.хоз-ва УССР, 1966.

37. О морфологических адаптациях близких видов птиц. Биолог.науки № 5, стр.20-26, 1969 (в соавторстве с М.И.Брауде).

38. К вопросу об использовании метода морфофизиологических индикаторов при изучении популяционной экологии тетеревиных птиц. Ресурсы тетеревин.птиц в СССР,матер.совещ., Изд-во "Наука", И., 1968, (в соавторстве с А.П.Никульцевым).

39. К вопросу о морфофизиологическом критерии эволюционных преобразований в популяциях птиц. Зоол.журн., т. , вып.6, 1968.

40. Опыт анализа изменчивости популяций турухтана. Тр. Ин-та экол.раст.и животн., вып.71, 1969.

41. Влияние синантропизации на изменение морфо-физиологических особенностей домового воробья. Матер.совещ.по синантропизации животн.населения. Изд.МОИП,Ин-т геогр.АН СССР, Москва, 1969 (в соавторстве с Е.С.Некрасовой, М.А.Амновой и К.И.Копениным).

42. Интерьерная характеристика некоторых видов семейства тетеревиных. Тр.Ин-та биологии, вып. 51, 1966 (в соавторстве с А.П.Никульцевым).

43. К вопросу об изменчивости популяций *Passer domesticus* и *P.montanus*. • Ekologia polska,ser. "A", т. ХУШ, № ч. 29, 1969 (в соавторстве с Н.Н.Даниловым, В.С.Некрасовым и К.И.Копениным).

44. К вопросу об относительной роли наследственности и условий среды в динамике биомассы популяций птиц. Оптимальн.плотность и оптимальн.структура популяц. животн. (информац.материэлы) Ин-т экологии растен.и животн.УФАН СССР Советский нац.комитет по МБЛ, Свердловск, 1968.

45. Феноанализ Ямальской и Таймырской популяций турухтана. Матер.отчетн.сессии лаб-рии популяцион.экологии позвоночн.животн., вып. 2, Ин-т экол.раст.и животн. УФАН, Свердловск, 1968.

46. Опыт использования метода морфофизиологических иди-каторов при изучении популяционной экологии тетеревиных птиц. Зоол.журн., т. X III, вып.4, стр. 573-578, 1969 (в соавторстве с А.П.Никульцевым).

47. Опыт изучения хронографической и географической изменчивости генетической структуры популяций птиц (на примере анализа полиморфизма *Philomachus pugnax* L.). Орнитология в СССР, кн.вторая,материалы (тезисы) У Всесоюзн.орнитолог.конф.,Ашхабад, Изд-во АН Туркм.ССР, 1969.

48. К вопросу об изменчивости популяций домовых и полевых воробьев. Там же. 1969 (в соавторстве с А.М.Амановой, Н.Н.Даниловым, Е.С.Некрасовым и К.И.Копеиным).

49. К вопросу об изменчивости морфологических признаков птиц (на примере анализа полиморфизма турухтана). Матер.отчетн.сессии лаб-рии популяц.эколог.позвоночн.животн., вып. 3, Изд-во УФАН СССР, Свердловск, стр. 40, 1969.

50. Studies on the variability of *Passer domesticus* L. and *P.montanus* L. populations. Intern. stud. on sparrows, vol.3, n.1, Warszawa, 1969.

3, № I, 1969 (в соавторстве с Н.Н.Даниловым, Е.С.Некрасовым и К.И.Копеиным).

51. К вопросу о хронографической изменчивости возрастной структуры популяций турухтана на Ямале. Матер. симпозиума "Производительность биоценозов Субарктики", Свердловск, 1970.

52. Новые данные по географической изменчивости относительного веса почек птиц(в печати).

53. Хронографическая изменчивость возрастной структуры популяции турухтана на Ямале. Сб.информ.матер. "Оптимальная плотность и оптимальн.числен.популяц.животных", вып. 2, Свердловск, Изд.УФАН СССР, УФАН СССР, 1970.

54. Об использовании окрасочных признаков в качестве генетических маркеров популяций птиц. Журн."Экология", Изд-во "Наука", № I, 1970.

55. Опыт колориметрической оценки окраски полиморфных видов птиц. *Зоол. журн.*, т. XLIX, № 10, 1970.

56. Коллекции полиморфных видов животных музея Института экологии. (в соавторстве с В.Е.Береговым, Ю.И.Новоженовым и И.М.Хохуткиным). - в печати.

НС 16353 З ДЛ 1970 Г.
ФОРМАТ 60 х 84 1/16

ОБЪЕМ 4,25 печ. л.
ТИРАЖ 250 ЗАКАЗ 2032

ЦЕНТР №4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, УНИВЕРСИТЕТСКАЯ ПЛ., 9