

**ПРОБЛЕМЫ
ФЛОРЫ И ФАУНЫ
УРАЛА**

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
У Р А Л Ь С К И Й Ф И Л И А Л

Вып. 14

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

1960

ПРОБЛЕМЫ
ФЛОРЫ И ФАУНЫ
УРАЛА

С В Е Р Д Л О В С К

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

**С. С. ШВАРЦ (отв. редактор), Б. П. КОЛЕСНИКОВ,
Н. А. КОНОВАЛОВ, Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ**

С. С. ШВАРЦ

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОБУСЛОВЛЕННОСТИ ИНТЕРЬЕРНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

В В Е Д Е Н И Е

По мере развития экологических исследований, специфика экологии, как самостоятельной научной дисциплины, проявляется все более отчетливо. Становится очевидным, что по существу экология — это биология популяций. При этом достаточно определенно характеризуется предмет экологического исследования (в центре внимания эколога стоит популяция, а не отдельные особи, как это имеет место в физиологии, анатомии, биохимии и т. п.), выкристаллизовываются самостоятельные научные и практические задачи экологии (изучение популяций различных видов в различных условиях внешней среды и разработка методов управления динамикой популяций важнейших форм).

Ведущим методом экологии является метод полевого исследования, позволяющий изучать закономерности изменения численности популяций и их структуры под влиянием различных периодических и непериодических изменений во внешней среде и взаимоотношения с популяциями других видов животных и растений. Однако полевой метод экологических исследований не дает возможности всесторонне оценить ряд существенных деталей в жизни популяций (конкретные механизмы подготовки животных к сезонным изменениям во внешней среде, приспособительные особенности отдельных популяций, биологическая специфика возрастных групп и т. д.). Поэтому уже с начала XX в. полевой метод стал дополняться физиологическим экспериментом, призванным установить степень соответствия физиологических особенностей отдельных видов и популяций животных их особенностям экологическим. К этому циклу исследований должно быть прежде всего отнесено изучение различных сторон терморегуляции экологически различных видов и популяций (И. Д. Стрельников [51, 52], Н. И. Калабухов [14, 15, 16], А. Д. Слоним [43—47], К. Hertel [84—88], А. Д. Слоним и О. П. Щербакова [48, 49] и др.), реакции газообмена на изменение внешней среды (Н. И. Калабухов [16], В. И. Махинько [33], L. Irving, P. Scholander, V. Grinnell [92], B. Hatfield [83], G. Kramer [94], O. F. Pearson [103] и др.), изменений в составе крови и гематологической характеристике различных форм (Н. И. Калабухов [16], J. Foreman [76] и мн. др.) и некоторые другие вопросы. Эти и им подобные исследования — физиологические по существу, но имеющие четкую

экологическую направленность, обычно именуется «эколого-физиологическими». Основная ценность эколого-физиологических исследований заключается в том, что они создают представление об экологической обусловленности физиологических особенностей животных, что в ряде случаев создает предпосылки для биологической расшифровки собственно экологических явлений и процессов. Вместе с тем, нельзя не отметить, что возможности эколого-физиологического метода для изучения физиологической неоднородности популяций, микропопуляционных отличий, закономерностей сезонного изменения состояния животных различных возрастных групп и поколений, соответствующих изменений на различных стадиях полового цикла и в зависимости от различных колебаний условий внешней среды и тому подобных вопросов, в значительной степени ограничены.

Эколого-физиологический (лабораторный) метод исследования не может характеризовать состояние конкретной популяции и тем более не может быть привлечен для характеристики закономерностей изменений этого состояния. Сила эколого-физиологического метода — точность и глубина характеристики физиологических особенностей животных; его слабость — невозможность обследования массового материала непосредственно в природе, в силу чего о популяции получается некое «усредненное» представление. Между тем, познание биологической специфики популяций требует именно массового обследования в природных условиях. Этим требованиям эколого-физиологический метод удовлетворить не может. Сказанное не означает отрицания исключительно большого значения эколого-физиологического метода исследования, но подчеркивает необходимость поисков дальнейшего расширения методических возможностей эколого-физиологической характеристики популяций. Один из путей решения этой задачи — изучение морфологических особенностей близких форм животных. Исследования этого типа (Б. С. Матвеев [30, 31], Е. С. Клейненберг [19], Дондогин [56], Р. А. Зацепина [13], Н. А. Левин [25], F. Becher [67], S. Engel [73], Н. А. Freye [77], R. J. Haggison [82], Г. Чопек и Ю. Чопек [118] и др.) позволили установить ряд морфологических отличий безусловно адаптивного характера между весьма близкими формами, способствуя этим более глубокому познанию экологической обусловленности морфологических особенностей животных.

Признавая, что важнейшей целью экологического исследования является установление закономерностей динамики популяций, следует считать особенно целесообразным применение таких методов, которые позволяли бы оценивать физиологическое состояние конкретных популяций с учетом возрастной, половой, сезонной, микропопуляционной специфики животных, в своей совокупности составляющих популяцию. При этом познание физиологических особенностей популяций не является самоцелью, а рассматривается лишь как средство изучения реакций популяций в целом на изменение условий существования, как средство изучения конкретных механизмов реакции популяции на внешние условия. В качестве индикаторов физиологического состояния животных должны быть привлечены такие их особенности, которые удовлетворяют следующим основным требованиям:

1. Являются жизненно важными для организма.
2. Обладают высокой реактивной способностью (чутко реагируют на изменение во внешней среде).
3. В своей совокупности создают более или менее полное представление о физиологическом состоянии животных.
4. Для своего обследования не требуют сложного лабораторного оборудования (обследование может быть проведено в поле).

5. Допускают обследование массового материала, в силу чего создаются возможности для характеристики популяции в целом.

Изучение популяции по ряду подобного типа показателей мы предлагаем называть методом морфо-физиологических индикаторов: морфо-физиологическая характеристика животных рассматривается в качестве индикатора состояния популяции.

Обследование животных из природных популяций по показателям, отвечающим с той или иной степенью полноты указанным требованиям, было начато почти одновременно с применением эколого-физиологического метода. Так, J. Strohl [114], изучая относительный вес сердца белых куропаток, установил, что горные популяции имеют более высокий индекс сердца, а R. Hesse [89] аналогичными исследованиями на разнообразном материале показал зависимость величины сердечного индекса позвоночных от ряда факторов внешней среды. Сходные закономерности были получены другими авторами при сравнении размеров органов (сердце, печень, почки, мозг) у популяций различных видов в различных условиях среды (А. А. Машковцев [32], D. P. Quiring [104], B. Rensch [107, 108, 109] и др.). Изучение гематологических показателей животных показало, что метод, который мы называем методом морфо-физиологических индикаторов, может быть с успехом применен не только для установления межпопуляционных (или межвидовых) отличий, но и для изучения некоторых вопросов сезонной изменчивости популяций (Н. И. Калабухов [16], Н. И. Калабухов и Н. М. Ладыгина [17]). Однако, если эколого-физиологический метод исследования, привлечший к себе внимание как зоологов, так и физиологов, нашел широкое распространение и развитие, то метод морфо-физиологических индикаторов по-прежнему серьезного значения в экологических исследованиях еще не приобрел. Между тем практика показала, что он может быть весьма полезен при решении самых разнообразных экологических проблем.

Основные положения метода морфо-физиологических индикаторов и основные области его применения были охарактеризованы нами ранее (С. С. Шварц, 1958).

В настоящей статье мы ставим перед собой задачу дать более подробный анализ некоторых важнейших проявлений общих закономерностей экологической обусловленности интерьерных признаков наземных позвоночных животных.

1. НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ

В качестве морфо-физиологических индикаторов в лаборатории зоологии УФАН СССР был использован следующий комплекс признаков животных: относительный вес важнейших внутренних органов (сердце, печень, поджелудочная железа, почка, головной мозг, гипофиз, надпочечник), гематологические показатели (количество эритроцитов и гемоглобина, количество лейкоцитов, лейкоцитарная формула), длина кишечника и его отделов, содержание витамина А в печени и витамина С в почках, количество жировых резервов и йодное число наружного и внутреннего жира, количество гликогена в печени, активность амилолитических и протеолитических ферментов поджелудочной железы и слизистой оболочки верхних отделов кишечника.

Техника обследования животных по указанным показателям достаточно проста и исследование всегда может быть произведено в условиях простейшей полевой лаборатории с необходимой степенью точности. Основные технико-методические положения работы могут быть сведены к следующему.

1. Индекс органов вычисляется как отношение веса органа к весу тела. Для исследования могут быть использованы только животные быстро умерщвленные (отстрелянные, добытые в давилки и т. д.); от использования животных, добытых живоловушками и забитых в лаборатории, лучше отказаться, так как пребывание в ловушке связано с потерей веса, а вес различных органов падает в различной степени; при этом у различных видов это различие различно (В. Н. Павлов и С. С. Шварц [39]). Капканы следует ставить таким образом, чтобы попавшее в них животное погибло в минимальный срок (лучше всего так, чтобы капкан «тонул»). Соблюдение этих условий особенно важно при определении веса печени. Техника извлечения органов из полости тела проста и пояснений не требует. Извлечение поджелудочной железы следует производить до распрямления кишечника. В противном случае ткань железы рвется и полное отделение ее от кружающего слоя жира становится практически невозможным. Почки птиц следует извлекать частями, так как при попытках извлечь их целиком они рвутся, что при определении веса может повлечь к ошибкам. Все органы перед взвешиванием тщательно очищаются от жировой и соединительной ткани и сгустков крови. Особую тщательность следует при этом проявлять при взвешивании сердца, а также надпочечника у хищных млекопитающих. При извлечении головного мозга вскрывается крыша черепа и перерезаются обонятельные доли мозга, череп переворачивают и мозг аккуратно выпадает из черепной коробки при незначительном надавливании тупым концом скальпеля. При этом гипофиз остается в черепе и также взвешивается. Вес тела животных определяется на технических или аптекарских весах, органов — на торсионных. Чем меньше орган, тем более важно производить взвешивание возможно быстрее во избежание потери веса в результате испарения.

2. Длина кишечника и его отделов измеряется при естественном его наполнении; при распрямлении кишечника следует избегать его натягивания.

3. При определении количества гемоглобина и форменных элементов крови пользуются общепризнанными методами. Для мелких животных желателен употреблять меланжеры с более дробными делениями. Это дает возможность определять количество эритроцитов у животных весом около 1 г. Кровь берется непосредственно из сердца. После клинической смерти кровь некоторое время сохраняется без изменений и вполне пригодна для проведения гематологических исследований животных, добытых ружьем или ловушками различных типов. Чем крупнее животное — тем дольше в его трупе кровь сохраняется без изменений. Крупные птицы (от сойки и крупнее), добытые во время экскурсии, всегда пригодны для гематологических исследований через несколько десятков минут после смерти. Взятие крови у них можно отложить до прихода в лабораторию. Кровь мелких птиц следует собирать в смесители непосредственно на экскурсии. Сохранность крови в трупах животных, добытых ловушками, зависит от многих не поддающихся учету причин. Во всяком случае полезно отметить, что дольше всего пригодна для гематологических исследований рассматриваемого типа кровь животных утонувших. Это следует учитывать при выборе способа и места постановки ловушек. С другой стороны, полезно отметить, что потеря организмом воды в ряде случаев ведет к резкой концентрации красной крови. Если животное (в особенности это справедливо в отношении амфибий и рептилий), перенесенное в лабораторию, некоторое время содержится в условиях пониженной влажности воздуха и при недостатке влаги в корме, то определение у него содержания гемо-

глобина и эритроцитов дает значительно повышенные результаты. Так, например, у *Lacerta agilis* среднее количество эритроцитов $840\,000 \pm 4\,600$ в 1 мм^3 крови; у ящериц, длительное время не получавших воды и влажного корма, оно повышается в среднем до $1\,150\,000 \pm 76\,000$ (В. Н. Павлинин и С. С. Шварц [39]). У *Lagurus lagurus* количество эритроцитов колеблется около восьми—девяти миллионов; у одной из пеструшек, не получавшей влажного корма, количество эритроцитов оказалось равным $13\,400\,000$, превышая, таким образом, известный для грызунов максимум (материал Л. Г. Кротовой).

4. Определение содержания витамина А при помощи общепринятой в лабораторной практике методики в экологических исследованиях неприемлемо. Поэтому первоначально мы ограничивались применением качественной пробы на витамин, позволяющей судить о большом или малом содержании витамина в печени обследуемого животного. Позднее В. С. Смирновым был разработан упрощенный метод количественного определения содержания витамина А, дающий вполне достоверные результаты и позволяющий работать в полевой обстановке (С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Г. Кротова [64]).

5. Степень накопления резервов жира определяется взвешиванием жировых запасов и сопоставлением полученной величины с весом тела животного. При этом учитывается, что полностью определить вес жировых запасов практически невозможно. Поэтому в ряде случаев следует считать целесообразным пользоваться взвешиванием жира определенных участков тела. Так, например, В. С. Смирнов с успехом использовал взвешивание жира, окружающего почки в качестве индикатора общих жировых запасов организма. Йодное число жира определяется при помощи метода, основанного на способности содержащихся в жирах ненасыщенных жирных кислот легко присоединять к себе два атома йода.

6. Активность пищеварительных ферментов определялась при помощи методики, применяемой А. П. Коржуевым и Х. С. Коштоянцем [21].

Некоторые другие детали, касающиеся техники и методики проведенных работ, будут упомянуты ниже.

2. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Одной из причин относительно медленного внедрения метода морфо-физиологических индикаторов в экологию является представление об их исключительно большой изменчивости под влиянием не поддающихся учету факторов, в силу чего привлекать их для целей характеристики популяций или других групп животных казалось нецелесообразным. Наш опыт показывает, что это представление основано на недоразумении, связанном с недостаточно продуманным подбором материала для сравнения. Приводимые здесь данные показывают, что при вполне однородном материале диапазон индивидуальной изменчивости животных по ряду морфо-физиологических признаков таков, что вполне допускает его использование для характеристики популяций и других целей.

В качестве меры изменчивости обычно пользуются так называемой сигмой (σ) — средним квадратическим отклонением, являющимся объективным показателем изменчивости. Однако пользование им во многих случаях невозможно, так как сигма прямо пропорциональна абсолютному значению признака, почему и может быть применена по отношению к животным одинаковых размеров и для сравнения изменчивости

одних и тех же признаков. Поэтому мы предпочитаем пользоваться другим показателем — коэффициентом вариации (процентное отношение среднего квадратического отклонения к средней величине $(C = \frac{\sigma_{100\%}}{M})$).

Пользование коэффициентом вариации (С) дает возможность сравнивать изменчивость различных признаков у различных животных.

Для характеристики диапазона изменчивости морфо-физиологических признаков наиболее целесообразно сопоставить ее с изменчивостью признаков, с которыми обычно работают систематики.

Приведем несколько примеров, показывающих порядок величины коэффициента вариации для некоторых из них. В. И. Цалкин [11] приводит ряд С абсолютных размеров черепов взрослых особей кабарги. Из приводимой им таблицы видно, что С для различных краниологических признаков весьма различны: от 1,4% (кондилобазальная длина черепа алтайской кабарги) до 32,7% (длина свободного отростка носовых костей верхоянской кабарги). Основная масса коэффициентов вариации лежит между 2,5—10%. Аналогичные данные получены В. Н. Павлиным для уральского крота [37]. Для таких признаков, как основная длина черепа, длина верхнего зубного ряда, наименьшая ширина между орбитами, высота черепа в области *bulvae osseae*, длина задней ступни и т. д. коэффициент вариации колеблется от 1,8—3,4%. Линейные размеры у птиц редко имеют С больше 10%, в большинстве же случаев значительно меньше. По Д. Лэку [28] С длины крыла колеблется от 1,1 до 2,4%; длины клюва от 4,0 до 7,7%. На *Peromyscus* показано [71], что изменчивость различных органов различна. С_{длины хвоста} = 6,66 ± 0,27%; С_{длины тела} = 4,52 ± 0,21%; С_{длины бедра} = 4,08 ± 0,12%; С_{задней ступни} = 3,06 ± 0,06%; С_{нижней челюсти} = 2,67 ± 0,09%; С_{ширины черепа} = 2,31 ± 0,09%. Данные, подобные приведенным, имеются и для других признаков различных видов, но и этих достаточно, чтобы составить себе представление о размахе изменчивости важнейших систематических признаков у позвоночных животных.

Данные, характеризующие индивидуальную изменчивость интерьерных показателей, представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Коэффициент вариации некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных* (По материалам автора)

Вид	Относительный вес сердца	Относительный вес печени	Относительный вес поджелудочной железы	Длина кишечника, % к длине тела	Количество эритроцитов
Земноводные					
<i>Rana ridibunda</i>	3,2	14,9	—	4,9	—
<i>Rana terrestris</i>	17,5	22,0	—	15,1	—
<i>Bufo viridis</i>	27,2	30,0	—	23,3	—
Пресмыкающиеся					
<i>Lacerta agilis</i>	23,0	25,4	—	35,4	24,0
<i>Emys orbicularis</i>	17,3	20,2	31,0	—	—

* Для биометрической обработки использованы только взрослые самцы, добытые в одном районе.

Коэффициент вариации различных интерьерных признаков птиц и млекопитающих

В и д	Относительный вес сердца	Относительный вес печени	Относительный вес поджелудочн. железы	Длина кишечника	Количество эритроцитов
Птицы					
<i>Fulica arta</i>	26,8	32,6	—	26,8	—
<i>Philomachus pugnax</i> . .	11,6	21,8	—	—	42
<i>Tringa stagnatilis</i> . .	23,4	32,6	—	4,2	—
<i>Vanellus vanellus</i> . .	—	—	—	—	14,1
<i>Calidris minutus</i> . . .	11,3	—	—	22,6	—
<i>Phalaropus lobatus</i> . .	11,3	20,8	35,4	11,1	—
<i>Chlidonias nigra</i> . . .	7,4	11,0	26,0	10,6	—
<i>Ch. leucoptera</i>	8,3	9,0	—	6,6	—
<i>Larus ridibundus</i> . . .	—	—	—	—	22,0
<i>Podiceps nigricollis</i> . .	19,0	10,6	—	8,2	17,0
<i>Chloris chloris</i>	5,5	11,2	—	19,4	—
<i>Acanthis flavirostris</i> .	8,1	16,6	29,0	14,0	14,7
<i>Erythrura erythrura</i> . .	2,5	3,4	—	7,1	—
<i>Emberiza schoeniclus</i> .	8,1	5,9	—	10,6	—
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	10,2	12,6	—	9,7	14,5
<i>M. yeltoniensis</i>	16,7	18,7	—	9,5	—
<i>Calandrella cinerea</i> . .	6,7	17,2	23,2	6,0	11,9
<i>C. pispoletta</i>	11,5	19,3	36,6	11,6	—
<i>Alauda arvensis</i>	13,0	11,8	25,0	10,4	9,7
<i>Motacilla alba</i>	16,8	22,4	—	11,7	8,4
<i>Motacilla alba</i>	—	—	—	—	18,4
<i>Anthus trivialis</i>	10,2	13,8	—	—	14,9
<i>Anthus trivialis</i>	9,2	—	—	—	—
<i>Parus cyanus</i>	5,6	17,9	—	13,4	—
<i>P. atricapillus</i>	6,9	13,6	—	15,4	—
<i>Saxicola torquata</i> . . .	9,3	22,6	—	14,6	—
<i>S. rubetra</i>	1,6	11,6	—	8,2	—
<i>Oenanthe oenanthe</i> . .	—	—	—	—	13,8
<i>Luscinia svecica</i> . . .	12,7	—	37,0	8,1	—
<i>Riparia riparia</i>	16,2	19,5	20,6	11,1	—
<i>Cerchneis tinnunculus</i> .	—	—	—	—	10,6
Млекопитающие					
<i>Citellus pygmaeus</i> . . .	6,7	21,4	46,8	22,6	—
<i>Ondatra zibethica</i> . . .	11,0	19,9	—	—	20,6

Коэффициент вариации изученных нами признаков несколько выше, чем у признаков, которые обычно используются в систематике. Однако для ряда признаков это превышение совершенно не существенно, а для других более значительно, но не выходит за рамки одного порядка величин.

Для некоторых других показателей применение биометрической обработки для определения размаха индивидуальной изменчивости мало пригодно. Однако, большая однородность популяции по отдельным признакам легко усматривается при рассмотрении конкретного материала. Приводим наш материал, характеризующий изменчивость йодного числа жира у ондатры. У ондатр, добытых в лесостепном Зауралье весной, внутренний жир характеризуется следующими йодными числами: 61,1, 61,8; 59,2; 61,8; подкожный — 60,6; 57,3; 62,6; 59,5; 59,5; 59,0; 60,5; 54,2; 62,3. В конце зимы получены такие цифры: для внутреннего жира — 69,2; 74,4; 71,0; 69,8; 59,2; 73,0; 73,2; 72,4; 72,2; 73,2; для подкожного — 95,2; 96,6; 71,6; 76,0; 73,4. Как видно, и в данном случае изменчивость настолько незначительна, что отличия в химизме внутреннего и подкожного жира, а также отличие между весенними и позднезимними ондатрами выступают вполне отчетливо.

Аналогичные данные были получены нами и для ряда других показателей. Здесь, однако, необходимо несколько подробнее проанализировать один из них — общий вес животного. Как это ни странно, о весе диких животных мы имеем едва ли не меньшее представление, чем о каком-либо другом их признаке. В любом руководстве мы найдем точные сведения о линейных размерах отдельных форм, но редко где встретим данные о его весе, а имеющиеся обычно носят отрывочный характер. Положение это не раз отмечалось в нашей литературе. Между тем, общий вес животного является важнейшим его признаком. Не говоря о том, что в большинстве случаев вес дает более точное представление об истинных размерах животного, чем линейные размеры тела, нельзя забывать, что с нарастанием массы тела связан целый ряд изменений в физиологии организма. Для настоящей работы это обстоятельство имеет особое значение, так как большинство изученных показателей непосредственно связано с общим весом животного. Кроме того, кажется вероятным, что если две совокупности животных с примерно одинаковой изменчивостью общих линейных размеров имеют различную изменчивость по весу, то мы вправе утверждать, что степень однородности физиологического состояния животных этих групп различна.

После этих замечаний перейдем к рассмотрению табл. 3—7. Для амфибий мы констатируем относительно незначительную изменчивость по весу у сеголеток, только что закончивших превращение, и значительное ее увеличение у животных старших групп. Особенно отчетливо это является при сравнении изменчивости сеголеток с изменчивостью молодых после первой зимовки (*Bufo viridis*). Проведение соответствующих анализов для амфибий старших возрастов мы не в состоянии были сделать, так как подбор строго одновозрастных групп оказался невозможным. Данные по изменчивости веса рептилий (*Lacerta agilis*) во многом сходны с таковыми для амфибий и весьма поучительны. Сеголетки в возрасте одной—двух недель представляют собой в весовом отношении весьма однородную группу. Коэффициенты их изменчивости по весу и по линейным размерам тела почти равны. (Различие по существу незначительно). Эта однородность исчезает после выхода молодых из спячки: С увеличивается вдвое. В дальнейшем С снова падает и, начиная с третьего года жизни, держится около 9—13%. У птиц изменчивость по весу поразительно низка. (Исключение представляют лишь кулики, но у них она

Таблица 3

Коэффициент вариации у молодых и взрослых земноводных и пресмыкающихся

Вид	Возраст	Длина тела	Общий вес	Относительный вес сердца	Относительный вес печени	Относительный вес поджелудочной железы	Длина кишечника	Количество эритроцитов
<i>Rana ridibunda</i>	Головастики на стадии полного развития задних конечностей	—	16,0	—	—	—	19,8	—
	Сеголетки	6,1	7,8	—	17,2	—	5,1	34
		—	—	3,2	14,9	—	4,9	—
<i>Rana terrestris</i>	Головастики на стадии полного развития задних конечностей, вес, г 0,230	19,1	43,8	—	—	—	14,0	—
	" " 0,270	13,0	34,8	—	—	—	19,7	—
	" " 0,290	14,0	30,6	—	—	—	21,4	—
	Сеголетки	—	—	—	17,4	—	15,9	—
<i>Bufo viridis</i>	Два года	11,2	30,8	16,0	16,0	—	14,4	—
		—	—	17,5	22,0	—	15,1	—
<i>Lacerta agilis</i>	Головастики на стадии полного развития задних конечностей, вес, г 0,150	17,5	42,3	—	—	—	—	—
	" " 0,236	14,0	20,3	—	—	—	33	—
	" " 0,384	9,3	29,0	—	—	—	—	—
	Сеголетки, вес, г 0,330	6,9	16,0	—	—	—	32	—
	" " 0,890	10,0	32,6	—	—	—	—	—
<i>Vipera ursini nardi</i>	Перезимовавшие молодые	9,8	22,4	—	—	—	28	—
	Два года	—	9,9	—	27,2	—	27,4	—
	Три года	—	13,7	35,2	22,2	—	23,0	—
	Старше трех лет	—	—	35,4	45,4	—	12,4	—
<i>Vipera ursini nardi</i>	Эмбрионы	4,2	4,5	17	15,5	—	9,4	—

Коэффициент вариации некоторых признаков у взрослых птиц и слётков,
ведущих самостоятельный образ жизни
(Степной район Актюбинской области)

Вид	Возраст	Общий вес	Относительный вес сердца	Относительный вес печени	Относительный вес поджелудочной железы	Длина кишечника	Количество эритроцитов
<i>Alauda arvensis</i>	subad	—	12,9	24,6	23,0	12,7	9,7
	ad	7,5	13,0	11,8	25,0	10,4	14,5
<i>Melanocorypha yeltonionensis</i>	subad	—	13,5	18,0	16,8	12,0	—
	ad	6,4	16,7	13,7	—	9,5	—
<i>M. leucoptera</i>	subad	11,9	10,0	9,1	7,7	13,5	—
	ad	6,3	10,2	12,6	—	9,7	—
<i>Calandrella piscoletta</i>	subad	13,8	13,4	16,6	—	—	—
	ad	9,3	11,5	19,3	36,6	11,6	—

Таблица 5

Коэффициент вариации некоторых признаков у малого суслика (*Citellus pygmaeus*)
(Степной район Актюбинской области)

Возраст	Общий вес	Относительный вес сердца	Относительный вес печени	Относительный вес поджелудочной железы	Относительная длина кишечника
Молодые, длиной 52—109 мм	—	17	17,4	—	17,2
Молодые, длиной 112—158 мм	—	9,8	15,4	—	10,7
Взрослые самцы	21,8	6,7	21,4	46,8	22,6

Таблица 6

Коэффициент вариации общего веса некоторых млекопитающих из Звериноголовского района Курганской области (самцы)

Вид	Количество обследованных особей	Средний вес	Коэффициент вариации
<i>Sorex araneus</i>	166	8,2	21,6
<i>Neomys fodiens</i>	31	15,05	23,4
<i>Microtus arvalis</i>	14	37,8	10,5
<i>M. oeconomus</i>	161	59,5	15,1
<i>Arvicola terrestris</i>	27	137,0	18,2
<i>Apodemus sylvaticus</i>	43	22,6	15,5

Коэффициент вариации некоторых признаков у малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall) из Актюбинской области в разном возрасте

Возраст и пол	Район обитания	Общий вес	Длина	Относительный вес сердца	Относительный вес поджелудочной железы	Относительный вес правой почки	Относительный вес мозга	Относительная длина кишечника	Количество эритроцитов	Содержание гемоглобина
Subad самцы	Степной район	—	—	14,4	19,2	16,7	15,3	14,1	18,3	—
Ad самцы	Степной	21,8	8,5	6,7	46,8	16,9	—	22,6	—	—
Subad самки	Степной	—	—	22,2	21,6	19,5	42,0	14,9	22,6	18,4
Ad самки	Степной	17,5	7,9	14,6	20,2	12,3	—	14,0	—	—
Subad самки	Новоросийский	—	—	15,4	13,7	12,6	12,0	8,7	16,2	—
Ad самцы	Новоросийский	—	—	19,7	21,0	13,3	22,4	3,5	—	—

соответствует относительно очень большой изменчивости общих размеров). В большинстве случаев изменчивость общего веса птиц немногим превышает изменчивость ценных диагностических признаков.

На этом заключении следует остановиться особо. В литературе обычно подчеркивается обратное: огромная изменчивость веса у птиц одного вида. Это утверждение подкрепляется примерами подобного рода: минимальный зафиксированный вес филина равен 1400 г, максимальный — 4200 г; тетереятника: 620—2034 г. и т. д. Нельзя, однако, забывать о том, что в подобных случаях сравниваются, как правило, особи из различных районов, в различные сезоны, находящиеся в резко различных условиях существования. Нас же здесь интересует вопрос об изменчивости веса животных одной популяции, в пределах небольшого района, обследованных в течение одного сезона.

Полезно отметить, что в отдельных случаях (горная чечетка) изменчивость общего веса не выше, чем изменчивость таких признаков, как длина крыла или длина клюва. Интересно, что у слётков одного возраста и размера изменчивость заметно выше, чем у взрослых особей (малый жаворонок, белокрылый жаворонок). У млекопитающих изменчивость веса больше, чем у птиц, и особенно велика она у обыкновенной бурозубки и у куторы.

Учитывая относительно незначительную индивидуальную изменчивость изученных нами показателей, в том числе и веса тела, мы имеем основание утверждать, что приводимые нами данные могут быть использованы для характеристики обследованных групп животных и популяций. Обратим теперь внимание на некоторые другие стороны рассматриваемого вопроса, имеющие по нашему мнению самостоятельный биологический интерес.

Сопоставление приведенных таблиц показывает, что степень варьирования отдельных показателей различна, и что эти различия носят вполне закономерный характер. С другой стороны, варьирование одного и того же показателя у представителей различных классов также различно. У птиц и у млекопитающих оно значительно меньше, чем у пресмыкающихся и земноводных. При рассмотрении таблиц в целом это положение выявляется вполне отчетливо и не умаляется отдельными исключениями. Наоборот, различие в коэффициенте вариации отдельных показателей у млекопитающих и птиц выражено значительно более отчетливо, чем у пойкилотермных. У большинства видов птиц коэффициент вариации сердечного индекса в полтора—два раза меньше, чем коэффициент вариации относительного веса печени. У пойкилотермных, за исключением *Rana ridibunda*, о которой будет сказано особо, относительный вес сердца варьирует лишь немногим меньше, чем относительный вес печени. То же самое, но в еще более резкой форме можно сказать и о варьировании длины кишечника по сравнению с другими показателями.

Следует также отметить, что особо резкие отклонения от нормы у пойкилотермных встречаются значительно более часто, чем у млекопитающих и птиц. Сказанное, подчеркиваем, выявляется лишь при рассмотрении всего материала в целом; отдельные виды любого класса могут в этом смысле резко уклоняться от правила, что и следовало ожидать, зная, что размах изменчивости обуславливается деталями в экологии вида. Среди представителей различных классов мы имеем виды, резко отличающиеся по своей экологии, поэтому причину отличий в степени варьирования размеров внутренних органов у млекопитающих и птиц, с одной стороны, и у амфибий и рептилий — с другой, мы должны искать в общих отличиях, существующих между этими классами. Мы знаем, что степень варьирования какого-либо признака несомненно свя-

зана со степенью его биологической значимости. Органы, потерявшие или теряющие свое значение, варьируют очень сильно. Это должно быть связано с тем фактом, что при недостатке корма менее важные органы теряют в весе больше, чем органы, от нормальной работы которых зависит судьба организма. Естественно, что чем более однообразно проходит развитие органа у различных особей, тем меньше будет различие в размерах этих органов у взрослых животных данной группы. Развитие органа зависит от его питания во время развития, а для многих, в том числе и обследованных нами органов, в течение всей жизни животного. Чем больше защищен данный орган от недостатка питательных веществ при общем голодании организма, тем более стабильным будет его развитие, тем меньше изменчивость. Перекинув мост между нашими данными по изменчивости различных органов и результатами наших опытов по голоданию (В. Н. Павлинин и С. С. Шварц [38]), мы приходим к важному заключению: у пойкилотермных при голодании не наблюдается столь резких различий в потере веса отдельных органов, как у млекопитающих. То же самое можно сказать и относительно степени их варьирования. С другой стороны, известно, что у млекопитающих и птиц сердце при голодании теряет меньше веса, чем печень и поджелудочная железа. Это полностью согласуется с меньшей вариабильностью относительного веса их сердца по сравнению с другими органами. Чем больше орган защищен от воздействий колебаний внешних условий, в частности, количества и качества поступающих в организм питательных веществ, тем меньше его изменчивость. Так как для различных органов эта «защищенность» различна, так же как и для одних и тех же органов у животных разных классов, то это положение является одной, возможно важнейшей, из причин, обуславливающих отмеченное нами правило, которое мы можем формулировать так: у пойкилотермных диапазон изменчивости интерьерных признаков больше, чем у гомойотермных, но различия в диапазоне изменчивости отдельных показателей менее значительны.

Диапазон изменчивости изученных нами признаков стоит в ясной связи со степенью разнообразия условий существования сравниваемых форм. Это положение хорошо иллюстрируется приведенными таблицами (например, изменчивость различных водных и наземных видов амфибий). Поэтому мы считаем возможным подробно на нем не останавливаться.

Однако, помимо степени однородности условий существования популяций, диапазон изменчивости интерьерных признаков животных находится также в определенной связи с состоянием жизненного цикла животного. Проявление этой закономерности легче всего показать на примере изменчивости размеров печени.

У самок *Lacerta agilis* на начальных стадиях развития яиц относительный вес печени равен $46,5 \pm 3,4\%$. В дальнейшем индекс печени резко возрастает и достигает $71,5 \pm 2,4\%$. Перед кладкой печень возвращается к своим исходным размерам. Интересно, что в период наибольшего развития печени изменчивость ее размеров наименьшая. Коэффициент вариации относительного веса печени вне периода размножения колеблется около 30% ($n=56$), а в период наибольшего развития печени — 16,2%. Нам думается, что причину наблюдаемого следует видеть в том положении, что чем важнее орган, тем меньше его изменчивость. В определенный период значение печени как энергетического депо повышается (о чем мы будем подробнее говорить ниже), и ее изменчивость падает. Это значит, что говоря об изменчивости органа, мы должны учитывать не только видовую, возрастную и половую специфику животного, но и его физиологическое состояние.

Однако в констатируемом факте мы склонны видеть проявление более существенной биологической закономерности. Как известно, в распределении питательных веществ между отдельными органами в период голодания (хотя бы частичного) наблюдается такая зависимость: чем больше биологическое значение органа, тем меньше он теряет при голодании. Нами было показано (В. Н. Павлинин и С. С. Шварц [38]), что в процессе филогенеза позвоночных проявление этой закономерности делается все более четким. Приведенные здесь данные показывают, что характер распределения питательных веществ в организме изменяется и в течение жизненного цикла животного. В период, когда создание в печени резервов питательных веществ особенно необходимо (см. «Половые отличия») изменчивость веса печени падает, значит, содержание в ней запасных питательных веществ у различных особей делается более однородным.

3. ПОЛОВЫЕ ОТЛИЧИЯ

Материалы, характеризующие связь интерьерных показателей с полом животного, разноречивы. Так, например, И. Дюрст [12] утверждает, что коровы обладают более тяжелым сердцем, чем быки, и связывает это с их повышенной физиологической деятельностью во время лактации. С другой стороны, Илли (K. Illy [91]), на основании своих исследований в Будапеште, показал, что наиболее тяжелым сердцем обладают именно быки. Наконец, Шнайдер (F. Schneider [112]) нашел наибольший относительный вес сердца у волов, в то время как другие авторы считают, что как раз волы имеют наименьший сердечный индекс. Этот пример подчеркивает противоречивость имеющихся в литературе данных.

Естественно, что неоднократно высказывался взгляд, что различия в размерах внутренних органов самцов и самок объясняются различиями в их общих размерах. Возможно, что частично это и имеет место, но во всяком случае не может служить универсальным объяснением всех наблюдающихся случаев. Это видно хотя бы из того, что у таких птиц, как сизая чайка, домашняя утка, серая цапля, зяблик и многие другие, у которых самцы и самки не отличаются по размерам, самцы имеют более крупное сердце; с другой стороны, самки таких видов, как домовый сыч, стриж, грач не мельче самцов, а индекс сердца у них выше. Самка сапсана, превышающая по размерам самца, отличается более высоким сердечным индексом, а уступающие по размерам самцам самки чомги, большого крохотала и аиста обладают относительно меньшим сердцем.

Еще меньше сколько-нибудь определенных данных имеется в отношении размеров других показателей, в особенности, если учесть, что размеры многих органов самок находятся в определенной зависимости от стадии полового цикла. Относительно рептилий и амфибий точные данные по интересующему нас здесь вопросу отсутствуют. Несколько более определенные данные имеются по половым различиям в гематологических показателях. Для некоторых домашних животных выяснено, что самцы имеют в большинстве случаев более высокие показатели, чем самки (крупный рогатый скот, лошади, ослы, куры). Слабее эта особенность выражена у овец (Г. А. Алиев [1]). Чем резче выражены вторично-половые признаки, тем больше различие между самцами и самками и по гематологическим показателям (M. W. Gardner [78]). Очевидно, что это положение согласуется с данными ряда исследователей (X. Ф. Кушнер и Н. П. Кондратюк [23]), указавших на связь гематологических показателей с качеством самцов домашних животных, как производителей. У человека половые различия по гематологическим показателям наблюдаются, но достигают значительной величины лишь после достижения половой зрелости.

сти и к старости сходят на нет. На живых животных показано, что кастрация самцов выравнивает различие в количестве эритроцитов и гемоглобина.

Относительно половых отличий в размерах эритроцитов также получены интересные сведения, говорящие о специфичности в этом отношении отдельных форм. Так, по данным Е. Масленниковой [29], у петухов размеры эритроцитов больше чем у кур. У лошадей величина эритроцитов не является вторичнополовым признаком, причем меринки не отличаются по этому признаку от кобыл и жеребцов (К. С. Косяков [22]). Наконец, у овец (Г. А. Алиев [1], и черноморских бычков (К. С. Косяков [22]) размеры эритроцитов у самцов больше, чем у самок.

Все эти и им подобные факты не оставляют сомнений в том, что у млекопитающих и птиц величина гематологических показателей стоит в определенной связи с полом животного. Однако, эти различия нельзя рассматривать просто как вторично-половые признаки, ибо они определяются не столько эндокринными факторами, сколько различиями в интенсивности обмена самцов и самок, различиями в требованиях их тканей к кислороду. То же самое справедливо и по отношению к другим обследованным показателям.

Наш материал позволяет внести некоторые уточнения в рассматриваемый вопрос. Его анализ мы проводим путем рассмотрения табл. 8.

У амфибий явственного различия в размерах сердца у самцов и самок нет. У *R. terrestris* самцы и самки не отличаются и по размерам печени, но у самок *R. ridibunda* относительный вес печени значительно больше, чем у самцов. По длине кишечника самцы и самки у обоих видов не отличаются. Эритроцитов у самцов обычно несколько больше. Все сказанное в равной степени относится и к рептилиям, насколько мы можем судить об этом на основании обследования *L. agilis*.

У птиц отношения сложнее. Для сравнения мы подбирали особей равных размеров. При этом условии у шести видов из четырнадцати самцы и самки не отличаются по размерам сердца (горная чечётка, полевой жаворонок, малый жаворонок, белая трясогузка, зяблик, плавунчик), у чеглока и варакушки самцы имеют больший сердечный индекс, чем самки, а у остальных (турухтан, белокрылая крачка, обыкновенная чайка, обыкновенная пустельга, болотный лушь и лесной конек) — меньший. Что касается печени, то лишь у плавунчика и у полевого жаворонка самки обладают более крупной печенью. Это значит, что вне периода размножения у птиц самцы и самки не обладают заметными отличиями в размерах печени. То же самое можно сказать и относительно размеров поджелудочной железы. Длина кишечника у самцов обычно больше, чем у самок, но различие это невелико. Наши сравнительные данные по количеству эритроцитов говорят о том, что значительных половых отличий у птиц по этому признаку нет.

У самок малого сулика все показатели выше, чем у самцов, и различия эти, за исключением длины кишечника, достоверны. Мы имели возможность провести сравнение не только среди взрослых особей, но и среди июльских молодых весом от 70 до 200 г. В последнем случае, как показывает таблица, половые отличия по рассматриваемым показателям или отсутствуют (сердечный индекс, относительный вес печени, относительная длина кишечника, количество эритроцитов), или выражены значительно слабее, чем у взрослых (поджелудочная железа). Приведенные данные характеризуют половые отличия по нашим показателям вне периода размножения.

Во время периода размножения наблюдается иная картина: самки отличаются от самцов значительно более крупной печенью. Для амфибий это положение может быть проиллюстрировано следующими примерами.

Интерьерные различия между самцами и
(Сравниваемые особи подобраны примерно одинаковых

В и д	Относительный вес сердца, ‰		Относительный вес печени, ‰	
	самцы	самки	самцы	самки
<i>Rana ridibunda</i> . . .	3,4±0,1	3,0±0,1	28,1±0,8	25,8±1,3
<i>Rana terrestris</i> . . .	3,1±0,2	3,1±0,15	41,5±3,4	55,0±3,1
<i>Lacerta agilis</i>	3,4±0,4	3,4±0,21	45,0±1,8	48,7±2,1
<i>Phalaropus lobatus</i> . .	17,3±0,47	17,5	45,3±2,3	38,0
<i>Philomachus pugnax</i> .	13,0	15,1	—	—
<i>Chlidonias leucoptera</i> .	10,8±0,26	11,3	40,5±1,04	38,0
<i>Larus ridibundus</i> . . .	8,5	9,5	35,4	37,0
<i>Cerchneis tinnunculus</i> .	8,0	10,0	—	—
<i>Circus aeruginosus</i> . .	6,3	7,2	25,0	25,8
<i>Hypoptriorchis subbuteo</i>	15,7	8,4	30,2	31,2
<i>Acantis flavirostris</i> . .	17,2±0,84	17,1	31,5±3,2	31,0
<i>Alauda arvensis</i> . . .	12,6±0,2	12,9	32,0±0,32	44,6
<i>Calandrella pispoletta</i> .	13,1±0,31	13,3	41,0±1,6	38,4
<i>Anthus trivialis</i> . . .	14,5	15,9	—	—
<i>Motacilla alba</i>	14,0	13,9	—	—
<i>Luscinia svecica</i> . . .	13,5	12,5	—	—
<i>Fringilla coelebs</i> . . .	13,7	13,6	—	—
<i>Citellus pygmaeus</i> . . .	3,22±0,05	3,85±0,15	44±2,3	52,5±3,1
(Степной район)				
То же, молодые	4,16±0,10	4,17±0,14	46,6±1,4	49,1±1,2
<i>C. pygmaeus</i>	4,8±0,3	4,8±0,16	52,4±1,5	52,3±0,14
(Новороссийский район)				

самками вне периода размножения
общих размеров и взяты из одних и тех же мест обитания)

Относительный вес поджелудочной железы, ‰		Относительная длина кишечника, %		Количество эритроцитов, тыс.	
самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
—	1,8±0,1	298±2,8	292±19	350	280
—	2,5±0,13	200±13,0	206±11,8	400±31	380±29
—	—	127±2,8	130±6,5	840±410	730.000
7,0±0,7	5,2	24,6±0,76	22,6	2.500	2.900
—	—	—	—	—	—
5,8	5,4	35,0±0,7	32,4	1660	2.000
5,6	6,3	64,5	52,5	2120	1.800
—	—	—	—	—	—
1,8	2,0	185	150	1640	1.850
—	—	—	—	—	—
4,5±0,8	4,0	27,2±0,67	22,0	2770±117	3.300
4,6	4,0	—	—	2600	2.860
4,1±0,34	4,2	15,9±0,4	16,2	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
2,2±0,3	3,3±0,2	635±85	665±25,8	4000	4500
3,4±0,2	3,7±0,12	719±14,1	710±15,0	3300±160	2880±120
2,9±0,2	3,2±0,10	752±8,4	715±13,7	—	—

Самки озерной лягушки имеют в Степном районе в мае средний относительный вес печени, равный $33,2 \pm 0,5\%$, а в июле $25,8 \pm 1,3\%$, то есть после периода размножения относительный вес печени у самок этого вида падает на 22%. Еще более интересные изменения этого показателя наблюдаются у самок прыткой ящерицы. Всех самок этого вида, добытых в мае в Степном районе, мы разбиваем на три группы: а) самки с неразвитыми фолликулами, б) самки с диаметром яиц не больше 5 мм и в) самки с вполне сформировавшимися яйцами — перед яйцекладкой. Для первой группы средний относительный вес печени равен $46,5 \pm 3,4\%$ ($n=25$), для второй — $71,5 \pm 2,4\%$ ($n=25$), для третьей — $39,5 \pm 3,9\%$ ($n=21$). Так как все особи были отловлены в одно и то же время, то мы имеем основание утверждать, что увеличение печени самок не связано с временем года, то есть не является сезонным изменением, а связано с состоянием полового цикла. Как видно, максимальное развитие печени у самок прыткой ящерицы приходится на тот период, когда небольшая группа яиц начинает резко увеличиваться в размерах и часть из них продолжает рост и поступает в яйцевод. (Как известно, на этот период падает акт спаривания).

К сожалению, наш материал по птицам не позволяет сделать аналогичного анализа для представителей этого класса, однако отдельные факты свидетельствуют о том, что хотя у самок в период размножения печень в среднем больше, чем вне его, но это связано с увеличением печени именно в определенный период созревания яиц. Приведем некоторые примеры. Самка черношейной поганки, убитая 8 мая в Степном районе из общей стаи отдыхающих пролетных особей, имела относительный вес печени 47%, что не превышает соответствующего показателя для самцов. Самка зяблика, убитая в том же районе 19 мая и еще не приступившая к размножению, имела относительный вес печени 30,0%. У трех самок желтой трясогузки, убитых 12 мая на пролете, печеночный индекс равнялся соответственно: 36,0; 36,8; 33,0%; самки каменки, убитой 8 мая, 37,2%. Самка бормотушки, убитая 16 мая, имела относительный вес печени 40,5%, две самки варакушки, убитых 15 мая буквально через несколько дней после прилета, 39,6 и 37,8%, самка перепела, убитая в день прилета (10 мая) — 20,2%.

Эти примеры показывают, что у самок птиц, еще не приступивших к размножению, с еще неразвитыми яичниками относительный вес печени не больше, чем у самцов. То же самое можно сказать и относительно самок, уже отложивших яйца. Это доказывается прежде всего тем, что уже в июне—июле преобладающее количество самок почти у всех птиц не отличается по размерам печени от самцов. Только что отложившие яйца самки уже обладают печенью нормальных размеров. У самки обыкновенной пустельги (14 мая), уже отложившей два яйца, при вскрытии было обнаружено еще одно яйцо со скорлупой и два очень крупных без нее. Печеночный индекс у этой самки равнялся 32,6%. У самок, имеющих птенцов, печеночный индекс не больше, чем у самцов.

На основании сказанного мы приходим к выводу, что до начала размножения и после откладки яиц печень самок заметно не увеличена. Следовательно, увеличение печени приходится на период образования яиц и их интенсивного увеличения в размерах. Поэтому понятно, что весной мы встречаемся с большим количеством самок с увеличенной печенью, но это не есть сезонное изменение, а изменение, связанное с определенными физиологическими особенностями самки в период размножения. Резкое увеличение размеров печени самок млекопитающих и рептилий птиц в период вынашивания потомства или яиц, а также у млекопитающих в период лактации представляет самостоятельный интерес.

Печень является, как известно, депо не только углеводов, но и белков (H. N. Munro [101], Taddis, L. Poo, Q. Lew [66]). Резкое увеличение размеров печени самок в период размножения указывает на филогенетически закрепленное повышение их способности создавать резервы основных питательных веществ в организме в наиболее быстро мобилизуемой форме. Биологическое значение этой особенности понятно: оно создает предпосылки для бесперебойного снабжения эмбриона питательными веществами даже при временных перебоях в кормах, которые в природных условиях могут быть вызваны простым ухудшением погодных условий¹.

То, что указанная закономерность обнаружена нами у представителей по крайней мере трех классов наземных позвоночных, указывает на чрезвычайно широко ее распространение.

Ранее (С. С. Шварц, [63]) нами было показано, что резервы гликогена создаются и в печени эмбрионов млекопитающих на последних стадиях развития². Аналогия с только что сказанным полная. Она свидетельствует о том, что одним из важных законов развития позвоночных является создание в организме матери и плода резервов на случай временной нехватки питательных веществ. Физиолог Дж. Баркрофт [3] писал: «Сочетание постоянства внутренней среды и отсутствие непрерывного снабжения организма нужными веществами делает необходимым существование особых депо, из которых внутренняя среда может пополняться необходимыми ингредиентами». Наши исследования зоолога показывают, что в наиболее ответственный период — период роста эмбрионов — способность создавать резервы увеличивается. Очень важно здесь еще раз подчеркнуть отмеченную нами выше закономерность: именно в этот период изменчивость относительного веса печени самок — наименьшая.

Косвенным подтверждением нашего объяснения увеличения веса печени самок в период размножения и уменьшения изменчивости этого показателя могут служить исследования, показывающие, что печень самок пресмыкающихся имеет наибольшее содержание протеинов именно в период откладки яиц (H. Dessauer [72]).

Наш материал показывает, что для заключений о межвидовых различиях можно пользоваться лишь сравнением особей одного пола, так как особи другого могут обладать иным выражением признака, а предугадать половые отличия у данного вида заранее не всегда представляется возможным. С другой стороны, нельзя не отметить, что различия между самцами и самками по большинству показателей у пойклотермных выражены значительно слабее, чем у гомойотермных. К этому следует добавить, что резче всего они, по-видимому, выражены у млекопитающих и притом за счет увеличения показателей самок, а у птиц, хотя это различие и выражено менее резко, все же и у них самки чаще обладают более высокими показателями даже в том случае, когда они по общим размерам превосходят самцов.

Весь этот материал может быть истолкован следующим образом. Развитие яиц и эмбрионов сопровождается интенсификацией обмена веществ. Это связано с увеличением наших показателей у самок, в осо-

¹ Безыинтересно отметить, что уже после того, как настоящая работа была завершена, была опубликована статья, основной тезис которой сводится к тому, что величина яйцекладки птиц определяется наличием запасов резервных питательных веществ (Wagner H. O. Variation in clutch size at different latitudes. The Auk, v. 74, № 2, 1957).

² Наше толкование полученных фактов нашло себе интересное подтверждение в работах чехословацких физиологов (P. Fabry [74], P. Fabry a. Z. Hruza [75]), показавших, что в ранний постнатальный период млекопитающие из всех возможных резервов питательных веществ способны использовать только гликоген.

бенности млекопитающих, у которых обмен веществ особенно резко возрастает во время лактации. В этом свете делается понятным, почему у пойкилотермных различия между полами выражены очень слабо. С другой стороны, у целого ряда животных самцы обладают более интенсивным обменом веществ, чем самки. В соответствии с этим и рассматриваемые показатели у них выше, чем у самок. Половой диморфизм по рассматриваемым показателям является следствием полового диморфизма в интенсивности обмена веществ, какими бы причинами он ни вызывался. Однако при этом нельзя пользоваться материалом, иллюстрирующим уровень обмена у животных в состоянии покоя. В данном случае рабочий принцип «равенство условий» совершенно неприменим, так как у большинства видов степень общей активности самца и самки различна, а это значит, что различие в обмене у животных в естественных условиях могут быть диаметрально противоположны тем, которые наблюдаются в условиях опыта.

Противоречивость как литературных, так и наших данных, полученных в результате обследования различных видов, кажется нам естественной, так как объясняется природой обследуемого явления. Особенности в биологии самца и самки у отдельных форм различны, отсюда и различны специфические черты анатомических и физиологических признаков самцов и самок у различных видов.

4. ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИВОТНЫХ ОТ КЛИМАТА

О зависимости интерьерных особенностей животных от климатических условий области их распространения мы имели возможность говорить в ряде предыдущих статей (С. С. Шварц [58, 59, 60, 63]), поэтому мы считаем полезным коснуться лишь некоторых сторон этой большой проблемы.

С тех пор, как J. Strohl [114] установил, что горные *Lagopus mutus* обладают значительно более высоким сердечным индексом, чем равнинные *Lagopus lagopus*, в литературе накопился разнообразный материал, показывающий, что близкие формы, обитающие в условиях высоких широт или в горных местностях, обладают рядом интерьерных особенностей, свидетельствующих о более интенсивном обмене веществ (С. Н. Боголюбский [7], А. А. Машковцев [32], Н. И. Калабухов [16], R. Hesse [89], V. Rensch [105, 106, 108, 109], H. Stieve [113], D. P. Quiring [104] и др.). Это положение, вероятно, с наибольшей полнотой формулировано Реншем (V. Rensch [109]) в одной из его последних работ: «У тропических теплокровных по сравнению с родственными расами или видами из умеренных зон относительный вес сердца, желудка, поджелудочной железы, печени и почек, также как относительная длина кишечника, меньше». В ряде наших работ нам представлялась возможность подтвердить справедливость этого и ему подобных правил в их самой общей форме. Вместе с тем, мы считали необходимым подчеркнуть их ограниченность. Было показано, что связь интерьерных особенностей животных с климатом областей их распространения (также как и связь с размерами тела) устанавливается весьма отчетливо при сравнении различных форм внутри вида, но весьма часто нарушается при сопоставлении различных видов рода и по существу отсутствует в тех случаях, когда предметом для сравнения являются менее родственные друг другу формы. Этому вопросу была нами посвящена специальная статья (С. С. Шварц [60]), в которой мы стремились показать, что исключения из указанных правил определяются экологической, физиологической и биохимической спецификой

видов, которая, в свою очередь, определяет их различную реакцию на изменения во внешней среде.

Полезно отметить, что в ряде случаев характер влияния особенностей климата на интерьер животных зависит от биологических особенностей не отдельных видов, а определенных таксономических групп. Для развития этого положения воспользуемся конкретным примером.

Сравнение интерьерных особенностей различных видов уток из лесостепных и субарктических районов, проведенное нами совместно с Л. Н. Добринским (Л. Н. Добринский, 1959; С. С. Шварц и Л. Н. Добринский, 1959) показало, что у всех благородных уток (*Anatinae*) индекс сердца в Заполярье значительно выше, чем в лесостепи. Для *Anas platyrhynchos*, *A. acuta*, *Querquedula querquedula*, *Q. crecca* это превышение колеблется около 50%, а в отдельных случаях достигает 100. Напротив, у нырковых уток (*Fuligulinae*) индекс сердца на севере и юге примерно совпадает.

Это различие между сравниваемыми группами выражено очень отчетливо и проявляется без исключений. *Fuligulinae* — ныряющие формы, поэтому понятно, что в умеренных широтах они обладают по сравнению с *Anatinae* значительно большим сердцем (С. С. Шварц, 1954). Условия севера (более низкая температура, дальность перелетов и т. п.) требуют интенсификации сердечной деятельности, в соответствии с чем у всех *Anatinae* индекс сердца увеличивается. Однако, у *Fuligulinae*, в связи с образом их жизни, увеличение размеров сердца имеет место и в умеренных широтах. Их сердечно-сосудистая система оказывается достаточно приспособленной к условиям существования на севере и увеличения сердца не происходит. В Субарктике благородные и нырковые утки размерами сердца не отличаются.

Этот пример показывает, что в связи с биологическими особенностями сравниваемых групп животных, зависимость их интерьерных особенностей от климата может быть различной.

С другой стороны, климатические условия местообитания не всегда действуют на интерьер животных непосредственно, а часто косвенно, через изменение образа их жизни. Эту закономерность удобно проследить анализом особенностей некоторых млекопитающих в условиях Крайнего Севера.

Нами были изучены три вида полевок, один вид землероек и один вид лягушек на крайнем северном пределе их распространения. Полученные данные представлены в табл. 9, в которой они сопоставлены с соответствующими показателями тех же (или ближайших) видов из лесостепных районов Зауралья (материал автора).

Анализ таблицы показывает, что единственное вполне достоверное отличие представителей всех северных популяций от южных заключается в резко увеличенных размерах печени. Результаты проведенных сравнений настолько однозначны, что в реальности полученных данных сомневаться не приходится.

Поскольку все обследованные виды северных популяций имеют значительно больший индекс печени, мы вправе видеть в основе констатируемых отличий общую причину. Одной из таких возможных причин могли бы быть отличия в интенсивности обмена веществ. Ведь именно в повышенной интенсивности метаболизма большинство авторов видит причину повышения интерьерных показателей (в том числе и веса печени) у северных форм. Однако при этом остается непонятным, почему это совершенно не сказывается на других показателях, реагирующих не менее чутко на изменение интенсивности обмена веществ. Не лишне особо отметить, что такой чрезвычайно чутко реагирующий на измене-

Некоторые интерьерные особенности полевок, землероек и земноводных на северном пределе их распространения (низовье Оби)

Показатели	<i>Arvicola terrestris</i>		<i>Microtus oeconomus</i>		<i>Clethrionomys rutilus</i>		<i>Sorex arcticus</i>		<i>Sorex macro-pygmaeus</i>		<i>Rana terrestris</i>	
	Северные популяции	Южные популяции*	Северные популяции	Южные популяции*	Северные популяции	Южные популяции*	Субарктика	Лесостепь	Северные популяции	Южные популяции*		
Относительный вес сердца ‰	4,5	4,2	4,2	4,7	7,7	6,7	12,2	13,8	3,1	5,5	—	—
Относительный вес печени ‰	48,4	36,7	74	53,1	66,1	58,1	63,0	44,5	53,2	33,7	—	—
Относительный вес почки ‰	5,0	6,0	7,4	7,2	6,4	7,8	8,9	10,2	2,9	3,2	—	—
Относительная длина кишечника к длине тела, %	437	643	500	480	740	874	393	342	174	—	—	—
Относительная длина слепой кишки, %	31 (25—43)	20 (15—26)	31,1 (23—39)	30 (25—37)	—	—	—	—	—	—	—	—

Средние показатели самцов

* Лесостепное Зауралье.

ние интенсивности обмена веществ признак, как относительный вес почек (С. С. Шварц [59—61]), у большинства обследованных видов оказался выше у представителей южных, а не северных популяций. С другой стороны, низкие средние температуры могут иметь следствием интенсификацию обмена у млекопитающих, но не у амфибий, у которых снижение температуры ведет к снижению обмена веществ. (В соответствии с этим индексы сердца и почек у северной популяции *R. terrestris* меньше, чем у южной).

Исходя из сказанного, мы вынуждены искать объяснения исключительно резкому увеличению размеров печени северных форм в иных особенностях их биологии.

Точными физиологическими экспериментами показано, что в условиях, вызывающих частые перерывы нормального кормления у животных, резко повышается способность накапливать в печени гликоген (P. Fabry [74], P. Fabry and Z. Hruza [75]), в соответствии с чем вес их печени, естественно, повышается. Нетрудно видеть, что на Крайнем Севере для мелких млекопитающих и амфибий именно такие условия и создаются. Частые и очень резкие смены температур, нередко сопровождающиеся обильным выпадением осадков в теплые сезоны года, несомненно препятствуют нормальному кормлению мелких млекопитающих и пойкилотермных. Поэтому предположение, что большие размеры печени животных на крайнем северном пределе их распространения определяются повышенной их способностью накапливать гликоген, кажется нам достаточно обоснованным и позволяющим подойти к некоторым выводам более общего порядка. Они заставляют думать, что продвижение обследованных видов млекопитающих на север сопровождалось таким изменением их поведенческих реакций, которые в значительной степени сглаживают общеклиматические различия областей их распространения. Другими словами, микроклиматические особенности существования северных популяций настолько несущественно отличаются от южных, что не вызывают у них заметных интерьерных отличий. Однако на севере это ведет к изменению нормального ритма кормления, следствием чего и является увеличение размеров печени.

Если наше объяснение правильно, то и в других случаях, когда условия существования ведут к особо частому нарушению нормальной ритмики кормления, мы должны наблюдать резкое увеличение размеров печени. Именно это мы и наблюдали в горах Южного Урала при обследовании птиц. Климатические особенности горной части Южного Урала — частые дожди и туманы — вызывают перерывы в кормлении птиц, особенно мелких воробьиных. Было показано (С. С. Шварц [57]), что птицы Южного Урала отличаются заметно повышенным индексом печени. Полное принципиальное совпадение данных, полученных при обследовании интерьерных особенностей птиц горного Урала и млекопитающих на Крайнем Севере, свидетельствует в пользу развиваемых здесь взглядов.

Общие климатические особенности области распространения не всегда сказываются на физиологических и морфологических признаках непосредственно. Вероятно, не менее обычный путь — их опосредованное изменением поведенческих или иных реакций влияние. При этом может случиться, что ведущим элементом условий существования может оказаться новый фактор, вытекающий из изменения поведения животных, а общие климатические особенности области распространения оказывают лишь косвенное воздействие, выступая в скрытом виде. В соответствии с этим и их влияние на интерьерные особенности животных будет не прямым, а косвенным и далеко не всегда будет вести к измене-

ниям, аналогичным тем, которые были бы вызваны непосредственным воздействием.

Таким образом мы приходим к выводу, что зависимость интерьерных особенностей животных от климатических условий области их распространения определяется не только спецификой вида (как это было отмечено нами ранее), но и теми биологическими особенностями популяций, которые являются первичной реакцией вида на изменение климатических условий существования.

С другой стороны, нельзя не отметить, что морфо-физиологические особенности популяций, часто являясь их вторичной реакцией на изменения в условиях существования, создают предпосылки для понимания «первичных реакций» в указанном здесь смысле. Это подчеркивает большое значение метода морфо-физиологических индикаторов для решения одной из центральных проблем биологии — изучения влияния условий среды на организм.

5. ИНТЕРЬЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ, СВЯЗАННЫЕ С ИХ ПИТАНИЕМ

Хорошо известно, что кормовая специализация отражается на целом комплексе морфологических и морфо-физиологических особенностей животных. Как и следует ожидать, с особой отчетливостью эта закономерность проявляется при изучении морфологии органов пищеварения (М. А. Величко [8], М. А. Величко и Г. М. Мокеева [9], А. И. Лихачев [26, 27], А. Д. Обухова [36], Г. В. Сахарова [42], В. Н. Никулин [35], Ф. Халилов [53, 54], В. Я. Михеичев [34], J. Riboisiere [110], A. Magnon [100], J. Beer [68] и др.).

В этой главе мы воспользуемся нашим материалом для освещения некоторых аспектов этой большой проблемы, в наименьшей степени затронутых исследованиями других авторов.

а. Активность пищеварительных ферментов

Хорошо известно, что одни виды животных используют в качестве корма ограниченный круг животных или растительных организмов (стенофаги), в то время как другие питаются самыми разнообразными кормами. В качестве примера крайней степени «всеядности» можно привести кабана, который использует любые корма животного и растительного происхождения, включая и такие труднопереваримые, как грибы, мхи и лишайники.

Большая или меньшая степень кормовой специализации является важнейшей биологической характеристикой животного. Не случайно поэтому, что явление кормовой специализации неоднократно подвергалось разностороннему изучению. Было установлено, в частности, что кормовая специализация связана со специфическим набором пищеварительных ферментов.

У беспозвоночных, использующих животные корма (турбеллярии, кишечнополостные, ракообразные (*Stomatopoda*), головоногие моллюски) протеолитические ферменты очень активны, а амилолитические очень слабы. Интересные примеры этого рода приведены М. Флоркенем [55]. Он указывает, что *Madreporaria* не способны переваривать крахмал, а в пищеварительном канале *Stomatopoda* не обнаруживается ни амилаза, ни инвертаза. Наоборот, у растительоядных беспозвоночных (дву-

створчатые моллюски, травоядные брюхоногие, усоногие раки, оболочники) малой активностью обладают протеазы. Особенно отчетливо сказывается влияние кормовой специализации на набор ферментов у насекомых. Кровососущие формы (например, *Glossina*) имеют исключительно активные протеазы и очень слабую амилазу. Исследование И. В. Кожанчикова [20] показало, что высокая специализация ферментов наблюдается и при сравнении различных форм внутри вида. Так, например, у отдельных популяций вредной черепашки, привязанных к различным кормовым растениям; была обнаружена отчетливая специализация ферментов: насекомые быстрее переваривали крахмал своего кормового растения, чем любой другой.

Аналогичные примеры еще могли бы быть приведены в большом числе, но и приведенных достаточно, чтобы утверждать, что у беспозвоночных наблюдается отчетливая корреляция между набором пищеварительных ферментов и их активностью и характером питания животных.

Этот вывод подтверждается и исследованиями на рыбах. У щуки, например, преобладают протеолитические ферменты, у карпа — амилолитические (Н. Vonk [115]).

Эти данные хорошо согласуются с известными наблюдениями, констатирующими адаптацию пищеварительных желез к потребляемой пище у наземных позвоночных животных. С другой стороны, было установлено, что ряд видов хищных млекопитающих обладает весьма ограниченной способностью к перевариванию растительных белков. Так, Е. А. Соколовым [50] было установлено, что показатель переваримости растительных белков енотовидной собакой равен 70%, лисицей — 49%, а соболь и норка растительный белок не переваривают совершенно.

Все эти факты привели к представлению о строгом соответствии набора пищеварительных ферментов и их активности кормовой специализации вида. Поэтому, когда Фонк (Н. Vonk [116]) обнаружил сильное амилолитическое действие поджелудочного сока лягушки — животного плотоядного — он счел это просто «удивительным» исключением из хорошо понятного биологического правила.

Между тем, есть основания полагать, что обнаруженный Фонком факт отнюдь не является исключением, а отражает глубокие закономерности кормовой специализации позвоночных животных.

Мы знаем, что типичные хищники способны при известных условиях питаться растительной пищей. С другой стороны, очень многие растительноядные виды, в особенности птицы, в большом количестве поедают насекомых и других животных. Это заставило нас предпринять систематические исследования, ставящие себе задачей установить, обладают ли пищеварительные соки растительноядных видов способностью переваривать животные корма, а пищеварительные соки видов, питающихся животными, переваривать корма растительного происхождения.

Материалом для исследования послужили представители всех классов наземных позвоночных животных.

В нашу задачу входило изучение активности пищеварительных ферментов у возможно большого числа видов и особей. Это обстоятельство в значительной мере обусловило и выбор методики. Она, при достаточной точности, должна была быть предельно простой, позволяющей работать в экспедиционных условиях.

Мы выбрали методику, применяемую в работе А. П. Коржуева и Х. С. Коштоянца [21]. Испытывалась активность протеолитических и амилолитических ферментов поджелудочной железы и слизистой верхнего отдела кишечника. Ферменты экстрагировались глицерином (1:16). Активность протеолитических ферментов испытывалась по Гроссу

(переваримый белок — казеин), амилолитических — по Вольгемуту (углевод—крахмал). Экстракты разводились в 12 пробирках. Пробирка номер первый — контроль, во второй экстракт разведен в два раза, в третьей — в четыре и т. д. В двадцатой пробирке экстракт разведен в 2084 раза. В приведенных табл. 10—13 отмечается пробирка, в которой переваривания уже не происходит. Следовательно, активность фермента определяется максимальным его разведением, при котором он еще переваривает определенную навеску белка или углевода в условиях, предусмотренных указанными методами.

Примененная методика по точности безусловно уступает многим другим, но дает вполне достоверные результаты и позволяет обследовать массовый материал в экспедиционных условиях.

Материалом для анализов служили животные, взятые из их естественной среды обитания. Таким образом исключалась возможность искажения результатов вследствие необычного кормового режима подопытных животных, что всегда может иметь место в том случае, когда для исследования используются животные, содержащиеся в неволе.

В табл. 10 и 11 представлены наши данные, которые дают возможность сравнить активность амилолитических ферментов животных,

Таблица 10

Активность амилолитических ферментов плотоядных видов
(Температура—40°, экспозиция — 40 минут)

В и д	Поджелудочная железа			Слизистая кишечника		
	<i>n</i>	<i>max</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>max</i>	<i>M</i>
Земноводные						
<i>Rana terrestris</i>	2	3	3	2	3	3
<i>R. ridibunda</i>	3	3	3	8	4	3
<i>Pelobates fuscus</i>	4	4	4	1	4	4
<i>Bufo viridis</i>	4	3	2—3	—	—	—
Пресмыкающиеся						
<i>Lacerta agilis</i>	3	6	4—6	6	6	3—5
<i>Vipera ursini</i>	3	4	4	1	4	4
Птицы						
<i>Circus aeruginosus</i>	7	12	8—9	2	5	4—5
<i>Milvus korschun</i>	2	3—4	3—4	—	—	—
<i>Aquila rapax</i>	2	5	3—5	—	—	—
<i>Accipiter nisus</i>	3	5	3—5	1	5	5
<i>Cerchneis tinnunculus</i>	1	5	5	1	5	5
<i>Hirundo ratica</i>	1	4	4	3	3	2—3
Млекопитающие						
<i>Putorius evermanni</i>	12	11	6—8	1	4	4

n — Количество обследованных особей, *max* — наибольшая активность фермента у отдельных особей. *M* — средняя активность фермента (указывается пробирка, в которой уже не происходит переваривания у преобладающего числа особей).

Активность амилолитических ферментов растительноядных и всеядных видов

В и д	Поджелудочная железа			Слизистая кишечника		
	<i>n</i>	тах	<i>M</i>	<i>n</i>	тах	<i>M</i>
Пресмыкающиеся						
<i>Emys orbicularis</i>	8	6	5	7	7	4—6
Птицы						
<i>Anas platyrhyncha</i>	3	8	5—6	—	—	—
<i>Anas strepera</i>	2	6	—	2	3	3
<i>Nyroca fuligula</i>	2	5	5	—	—	—
<i>Corvus cornix</i>	3	11	5—11	1	6	6
<i>Acanthis flavirostris</i>	8	6	6	4	5	4
<i>Erythrina erythrina</i>	1	4	4	1	3	3
<i>Alauda arvensis</i>	8	6	4—5	6	6	4
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	2	5	4—5	—	—	—
Млекопитающие						
<i>Marmota bobak</i>	18	8	5—7	—	7	4—5
<i>Citellus pygmaeus</i>	7	11	7—8	—	—	—
<i>Citellus major</i>	2	5	3—5	7	5	3—4
<i>Sicista subtilis</i>	3	4	3—4	—	—	—
<i>Arvicola terrestris</i>	1	10	10	—	—	—

питающихся почти исключительно животными кормами, с активностью амилолитических ферментов растительноядных и «всеядных» видов. Нетрудно заметить, что, как и следовало ожидать, активность амилолитических ферментов у плотоядных форм несколько ниже, чем у растительноядных. В этом несомненно сказывается физиологическая приспособленность животных к характерным для них кормам.

Подчеркивая это положение, нельзя однако не отметить, что и у всех без исключения обследованных нами плотоядных видов активность амилолитических ферментов поджелудочной железы и слизистой кишечника оказалась высокой. Это в равной мере относится к представителям всех классов наземных позвоночных. Особо следует отметить относительно высокую активность амилолитических ферментов земноводных и пресмыкающихся, использующих в качестве пищи почти исключительно корма животного происхождения. С другой стороны, у ряда видов хищных и насекомоядных млекопитающих и птиц (степной хорек, болотный лушь, сорокопут-жулан и др.) как поджелудочный, так и кишечный сок обладает не меньшей амилолитической активностью, чем у типичных растительноядных форм.

Сопоставление табл. 12 и 13 приводит к заключению, что хотя протеолитические ферменты более активны у тех видов, которые питаются животной пищей, их активность очень высока и у растительноядных форм. В табл. 13 мы включаем только млекопитающих, так как среди других классов нами не обследовались виды, которые в той или иной степени не использовали бы животных кормов в качестве одного из основных компонентов естественного рациона.

Таблица 12

Активность протеолитических ферментов растительных видов

В и д	Поджелудочная железа			Слизистая кишечника		
	<i>n</i>	тах	<i>M</i>	<i>n</i>	тах	<i>M</i>
<i>Marmota bobak</i>	11	9	6	7	7	6
<i>Citellus pygmaeus</i>	9	11	6	—	—	—
<i>Citellus major</i>	3	6	5—6	—	—	—
<i>Microtus arvalis</i>	2	11	9—11	7	7	7
<i>Cricetus cricetus</i>	4	7	4—5	—	—	—

Таблица 13

Активность протеолитических ферментов плотоядных и всеядных видов

В и д	Поджелудочная железа			Слизистая кишечника		
	<i>n</i>	тах	<i>M</i>	<i>n</i>	тах	<i>M</i>
Земноводные						
<i>Rana terrestris</i>	4	11	7—9	3	8	5—6
<i>Rana ridibunda</i>	4	7	6—7	4	6	4—5
<i>Bufo viridis</i>	4	8	7—8	7	12	7—9
Пресмыкающиеся						
<i>Lacerta agilis</i>	9	9	6—8	7	8	6—8
<i>Vipera ursini</i>	2	6	5—6	—	—	—
Птицы						
<i>Asio flammeus</i>	1	6	6	1	6	6
<i>Cerchneis naumanni</i>	2	12	8—12	—	—	—
<i>Cerchneis tinnunculus</i>	—	—	—	1	5	5
<i>Corvis cornix</i>	4	9	7	1	8	8
<i>Calandrella pispoletta</i>	1	6	6	2	4	4
<i>Calandrella cinerea</i>	3	12	6—12	1	6	6
<i>Melanocorypha yeltonienis</i>	2	8	7—8	1	9	9
<i>Alauda arvensis</i>	3	6	5—6	2	6	6
<i>Muscicapa striata</i>	2	6	6	—	—	—
Млекопитающие						
<i>Putorius evermanni</i>	12	9	6—8	1	5	5

Рассмотрение приведенных данных показывает, что виды, использующие животные корма, характеризуются большей активностью протеолитических ферментов, а растительные формы, наоборот, характеризуются более активными амилолитическими ферментами.

Это биологически хорошо понятное правило находит себе, в частности, подтверждение и в том, что земноводные и пресмыкающиеся, использующие почти исключительно животные корма, имеют особенно активные протеазы.

С другой стороны, наш материал свидетельствует о том, что вне зависимости от узкой кормовой специализации отдельных видов как растительноядные, так и насекомоядные и хищные позвоночные обладают большой активностью и амилаолитических и протеолитических ферментов. Подчеркнем хотя бы такие примеры: амилазы хорька, болотного луня, прыткой ящерицы — в естественных рационах которых растительные корма почти отсутствуют — не менее активны, чем амилазы типичных фитофагов, а активность протеаз горлицы, байбака, сусликов, обыкновенной полевки не меньшая, чем у типичных энтомофагов и хищников.

Становится очевидным, что активность протеаз любого вида позвоночных — фитофагов — достаточна для успешного переваривания животных белков, и, наоборот, амилазы плотоядных видов обладают достаточной активностью для переваривания растительных углеводов¹.

Следовательно, любой вид позвоночного животного в той или иной степени способен использовать как растительный, так и животный корм. На основании этого мы приходим к выводу о «потенциальной всеядности» позвоночных. Это не следует, конечно, понимать в том смысле, что любое животное способно эффективно использовать любой корм для нормального поддержания своей жизнедеятельности. Резкое нарушение естественного кормового рациона неизбежно отразится на состоянии животного (прежде всего на состоянии его воспроизводительной системы), а длительное нарушение режима питания рано или поздно приведет к гибели животного.

«Потенциальная всеядность» рассматривается нами как возможность использования необычных кормов для поддержания жизнеспособности в течение определенного (обычно непродолжительного) периода. Однако, и в таком понимании «потенциальная всеядность» имеет очень большое биологическое значение и свойственна, по-видимому, всем наземным позвоночным.

Мы склонны видеть в этом глубокий биологический смысл. Как бы ни был хорошо приспособлен тот или иной вид животного к окружающим условиям, он постоянно находится под угрозой критических периодов — периодов острой нехватки кормов. Естественно, что в этом случае потенциальная всеядность оказывается исключительно полезной. Это убедительно говорит о том, что кажущееся отсутствие корреляции между характером питания вида и набором его пищеварительных ферментов и их активностью биологически оправдано. Высшие животные не способны переносить голодание столь длительное время, как беспозвоночные, и поэтому для них расширение экологической пластичности имеет исключительное значение. То, что эта высокая экологическая пластичность действительно используется животными, доказывается многочисленными наблюдениями. Известно, что все растительноядные виды позвоночных в той или иной степени используют животные корма. Это относится не только к птицам, среди которых преобладающее число зерноядных форм выкармливает птенцов насекомыми, но и к млекопитающим: многие грызуны регулярно поедают насекомых и мелких позвоночных (серая крыса и хомяк местами ведут себя как настоящие хищники), северный олень поедает леммингов и т. п.

С другой стороны, типичные плотоядные животные также используют растительные корма. В желудках волков закономерно обнаружи-

¹ Этот вывод был подтвержден нами изучением активности пищеварительных ферментов и других видов позвоночных (всего обследовано четыре вида земноводных, четыре пресмыкающихся, 64 — птиц и 10 — млекопитающих), обследованных в единичных особях и поэтому в таблицы не включенных.

ваются ягоды и грибы. В Московской области в отдельные годы встречаемость растительных кормов в желудках лисиц превышает 50% (Т. Н. Барановская и А. М. Колосов [2]). Известно, что тигр нередко поедает ягоды, плоды, орехи. Землеройки используют в качестве важного источника корма семена сосны.

Подобные примеры легко могли бы быть умножены. Они свидетельствуют о том, что в естественных условиях плотоядные регулярно используют корма растительного происхождения, а фитофаги — животные корма. Делается очевидным, что у позвоночных отсутствует та крайняя степень кормовой специализации, которая характерна для очень многих видов беспозвоночных. В соответствии с этой общей биологической особенностью наземных позвоночных стоит и отсутствие у них узкой специализации в наборе амилаз и протеаз и их активности, что легко констатируется при проведении сравнительных исследований.

Способность позвоночных использовать необычный для вида корм усиливается благодаря способности пищеварительных желез адаптироваться к потребляемой организмом пище.

С другой стороны, есть основания полагать, что биологическое значение отсутствия узкой специализации в наборе пищеварительных ферментов позвоночных животных не только в том, что оно облегчает животным возможность существования в период недостатка основных кормов, но и в том, что оно позволяет им использовать неспецифические виды корма в качестве добавочных источников питания, обладающих большой биологической ценностью. Включение в рацион молодняка кормов животного происхождения благоприятно сказывается на его росте и развитии. Это полностью относится и к растительноядным видам. С другой стороны, доказано, что включение в рацион хищников (лисица, песец, норка) растительных кормов необходимо для поддержания их нормальной жизнедеятельности.

Потенциальная всеядность позвоночных должна быть учтена не только при составлении рационов для животных, разводимых в неволе, но и при разработке мер борьбы с вредителями.

Потенциальная всеядность при ближайшем рассмотрении вырисовывается как приспособление, связанное с важнейшей биологической характеристикой позвоночных — значительно меньшей, по сравнению с беспозвоночными, способностью переносить периоды голодания и потребностью к разнообразным кормам.

Таким образом, подразделение позвоночных на хищников, фитофагов, энтомофагов и тому подобное может быть проведено только условно.

6. Характер питания и развитие внутренних органов

Длина кишечника и его отделов. Связь общей длины кишечника и относительной длины его отделов с характером питания отдельных видов установлена многими авторами (С. Н. Боголюбский [4, 6, 7], М. А. Величко [8], М. А. Величко и Г. М. Мокиева [9], А. Д. Обухова [36], А. Г. Сахарова [42], Е. А. Соколов [50], Ф. Халилов [53, 54] и др.). Это позволяет нам ограничиться указанием, что и на нашем материале подтверждается правило об относительно более мощном развитии кишечника у растительноядных форм по сравнению с плотоядными. Конкретное проявление этой зависимости легко усматривается из приведенных таблиц.

Следует однако отметить, что в очень большом числе случаев указанная зависимость маскируется другими факторами (размеры тела, микроклиматические условия местообитания, специфики определенной систематической группы и т. д.).

Подчеркнем, что в ряде случаев отличия в морфологии кишечника проявляются очень отчетливо. В этом смысле могут представлять определенный интерес отличия в длине кишечника и его отделов у различных видов мышей и полевок (табл. 14 и 15).

Таблица 14

Относительная длина кишечника мышей

В и д	Количество особей, относительная длина кишечника, %								
	300—400	400—450	450—500	500—550	550—600	600—650	650—700	700—750	750—800
<i>M. musculus</i>	—	—	—	—	—	4	3	1	1
<i>A. sylvaticus</i>	—	—	1	4	1	—	—	—	—
<i>A. agrarius</i>	1	1	1	1	—	—	—	—	—

Таблица 15

Относительная длина различных отделов кишечника мышей и полевок из лесостепного Зауралья, % к его общей длине

В и д	Тонкий кишечник	Толстый кишечник	Слепой кишечник
<i>Arvicola terrestris</i>	57 (52—62)	43 (39—48)	20 (15—26)
<i>Microtus oeconomus</i>	50	50	30 (25—37)
<i>Microtus arvalis</i>	—	—	23 (23—23)
<i>Ellobius talpinus</i>	—	—	23
<i>Mus musculus</i>	77	23	6,1 (5,7—7,2)
<i>Apodemus sylvaticus</i>	—	—	8,9 (7,4—11,0)
<i>Apodemus agrarius</i>	69	31	11,0 (8,3—19,0)
<i>Cricetus cricetus</i>	—	—	8,7 (6,1—12,0)
<i>Marmota bobak</i>	74	26	21

В рационе полевой мыши малоконцентрированные корма занимают значительно большее место, чем в рационе домовый мыши. Это экологическое различие сопровождается резко выраженным отличием в анатомии: у полевой мыши относительно сильнее развиты толстый и слепой отделы кишечника. Лесная мышь по характеру питания занимает как бы промежуточное положение между этими видами, что достаточно отчетливо отражается и на анатомии ее кишечника. Аналогичный анализ мы можем привести и на полевках. В рационе полевки-экономки концентрированные корма занимают наименьшее место, так как помимо травянистых частей растений, она в большом количестве поедает и кору деревьев. В соответствии с этим наблюдается исключительно сильное развитие у этого вида толстого и слепого отделов кишечника.

Из приведенного ясно, что и относительно незначительные изменения в характере питания близких видов сопровождаются соответствующими отличиями в анатомии кишечника.

Представление об относительной длине кишечника других обследованных нами видов млекопитающих дает табл. 16. Ее дополнительный анализ будет нами дан при обсуждении некоторых других вопросов.

Относительная длина кишечника млекопитающих

В и д	n	Длина тела, мм	Длина кишеч- ника, см	Вес тела, г	Относительная длина кишеч- ника, % к длине тела	Относитель- ная длина кишечника к $\sqrt[3]{P^{**}}$
<i>Citellus pygmaeus</i> , ad	17	230±4,8	145,0	6,5	635±3,5	222
<i>Citellus</i> , subad .	34	150(119—188)	108,0	4,7	719±14,1	230
<i>C. major</i> , ad	1	230	113,0	6,7	490	170
<i>C. major</i> , subad	8	210(158—260)	142,0	6,4	675(560—970)	220
<i>Marmota, bobak</i> , ad	1	460	362,0	15,4	790	234
<i>Marmota</i> , subad .	5	322(288—360)	250	10,5	760(630—840)	238
<i>Sicista subtilis</i> .	10	51(45—59)	31,0	1,9	600(510—685)	163
<i>Microtus arvalis</i> .	19	98(97—118)	64,0	3,1	655(530—780)	206
<i>Clethrionomys ruti- lus</i> *	10	84,4(74—91)	74,0	2,5	874,3(785—1080)	296
<i>Microtus oecono- mus</i>	24	124(115—136)	60,0	3,7	480(360—560)	162
<i>Ellobius talpinus</i> .	7	39(9,0—11,0)	51,5	3,3	520(490—560)	154
<i>Arvicola terrestris</i>	28	155,0	109,0	5,0	730(625—800)	214
<i>Mus musculus</i> . .	9	79(67—83)	54,5	2,5	690(640—805)	216
<i>Apodemus sylvati- cus</i>	15	86(76—98)	44,5	2,6	520(460—550)	170
<i>Apodemus agrarius</i>	14	94(84—101)	42,6	2,8	454(370—510)	152
<i>Cricetus cricetus</i> .	13	212(197—225)	127	6,1	590(540—640)	208
<i>Allocricetulus eversmanni</i> * .	1	123,7	53,0	3,7	430	143
<i>Ochotona pusilla</i> .	7	147(140—180)	148(141— —183)	3,7	1040(890—1180)	400
<i>Sorex araneus</i> * .	39	69±1,3	24,3± ±0,7	—	352±6,25 (219—560)	102
<i>Sorex minutus</i> * .	4	56,5	16,5	—	290(292—340)	—
<i>Neomys fodiens</i> * .	19	90,5±2,1	36,0± ±1,2	—	398±11,8 (236—515)	147
<i>Erinaceus euro- paeus rumanicus</i>	1	210	126,0	10,6	600	118
<i>Mustela nivalis</i> .	1	13,8	45,0	—	326	—
<i>Mustela erminea</i> .	5	240(230—245)	93,0	5,7	388(370—422)	168
<i>Putorius eversman- ni</i>	3	386(380—396)	158,0	9,2	410(390—425)	172

* Виды из Звериноголовского района (остальные — из Стелного).

** P — общий вес тела.

Относительная длина кишечника птиц (самцы) по отношению к весу тела
(Южное Зауралье)

В и д	п	$\sqrt[3]{P}$	Относительная длина кишечника
<i>Streptopelia turtur</i>	1	5,3	5200
<i>Fulica atra</i>	40	9,7	1450
<i>Gallinula chloropus</i>	1	7,3	1250
<i>Rallus aquaticus</i>	1	5,0	1060
<i>Porzana porzana</i>	1	4,4	1230
<i>Porzana pusilla</i>	7	3,7	810
<i>Glarzola nordmanni</i>	14	4,5	580
<i>Charadrius dubius</i>	3	3,3	730
<i>Charadrius asiaticus</i>	3	4,1	680
<i>Vanellus vanellus</i>	4	6,05	890
<i>Limosa limosa</i>	16	6,1	940
<i>Tringa glareola</i>	3	4,05	740
<i>Tringa stagnatilis</i>	29	3,89	1030
<i>Phylomachus pugnax</i>	8	4,8	990
<i>Calidris minutus</i>	25	2,78	810
<i>Calidris alpina</i>	3	3,6	865
<i>Capella gallinago</i>	2	4,64	1220
<i>Phalaropus lobatus</i>	37	3,08	800
<i>Larus ridihundus</i>	5	6,85	930
<i>Chlidonias nigra</i>	20	3,86	820
<i>Chlidonias leucoptera</i>	22	3,96	850
<i>Podiceps griseigena</i>	2	9,15	1140
		7,45	1250
<i>Podiceps auritus</i>	1	6,85	1170
<i>Podiceps nigricollis</i>	11	6,30	1490
<i>Anser anser</i>	1	13,3	1480
<i>Querquedula querquedula</i>	12	7,0	3000
<i>Querquedula crecca</i>	4	6,8	1800
<i>Anas clypeata</i>	11	9,4	2060
<i>Anas platyrhyncha</i>	12	11,3	1500
<i>Anas strepera</i>	16	10,0	1900
<i>Anas penelope</i>	13	9,3	1440
<i>Nyroca ferina</i>	11	9,6	1600
<i>Accipiter nisus</i>	1	6,10	790
<i>Circus macrourus</i>	12	6,95	790
<i>Circus aeruginosus</i>	3	9,1	2030
<i>Milvus korschun</i>	2	9,5	1420
<i>Aquila nipalensis</i>	1	14,8	950
<i>Buteo buteo</i>	2	8,42	1070
<i>Buteo ferox</i>	2	11,2	960, 720
<i>Aesolon columbarius</i>	1	5,85	1070
<i>Cerhneis tinnunculus</i>	12	6,50	1070
<i>Cerhneis naumanni</i>	5	5,4	1110
<i>Asio flammeus</i>	3	6,7	780
<i>Cuculus canorus</i>	3	4,6	670
<i>Upupa epops</i>	1	3,62	430
<i>Yynx torquilla</i>	1	3,44	645
<i>Corvus cornix</i>	12	7,36	1090
<i>G. frugilegus</i>	2	7,90	1000
<i>Cractes infaustes</i>	2	4,40	1100
<i>Chloris chloris</i>	26	2,82	810
<i>Acanthis flavivrostris kirghizorum</i>	28	2,4	1130
<i>Erythrina erythrina</i>	9	2,74	1010
<i>Fringilla coelebs</i>	1	2,74	600
<i>Fringilla montifringilla</i>	14	2,79	820
<i>Passer domesticus</i>	4	2,84	690
<i>Emberiza citrinella</i>	2	3,30	735, 500

В и д	n	$\sqrt[3]{P}$	Относительная длина кишечника
<i>Emberiza bruniceps</i>	1	3,0	405
<i>Emberiza hortulana</i>	1	2,8	510
<i>Emberiza schoeniclus</i>	6	2,7	740
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	11	3,54	700
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	12	3,88	700
<i>Calandrella cinerea</i>	20	2,74	600
<i>Calandrella pispoleta</i>	25	2,71	590
<i>Alauda arvensis</i>	28	3,28	615
<i>Eromophila alpestris</i>	2	3,2	510, 620
<i>Motacilla citreola</i>	14	2,62	565
<i>Motacilla flava</i>	8	2,52	535
<i>Motacilla cinerea</i>	4	2,50	670
<i>Anthus campestris</i>	18	2,87	470
<i>Lanius collurio</i>	1	3,17	617
<i>Muscicapa striata</i>	2	2,52	575
<i>Phylloscopus collybitus</i>	16	1,96	515
<i>Phylloscopus trochilus</i>	10	2,16	450
<i>Acrocephalus palustris</i>	2	2,34	585
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	1	2,28	615
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	1	2,32	550
<i>Hippolais caligata</i>	14	2,08	610
<i>Sylvia nisoria</i>	1	2,72	465
<i>Sylvia borin</i>	1	2,90	520
<i>Sylvia communis</i>	1	2,40	630
<i>Parus major</i>	3	2,62	575
<i>Parus cyanus</i>	17	2,41	450
<i>Parus atricapillus</i>	10	2,20	595
<i>Turdus musicus</i>	1	3,90	820
<i>Turdus pilaris</i>	3	2,58	790
<i>Oenanthe oenanthe</i>	12	2,82	610
<i>Saxicola torquata</i>	9	2,36	570
<i>Saxicola rubetra</i>	10	2,42	580
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1	2,52	550
<i>Luscinia svecica</i>	32	2,50	670
<i>Hirundo rustica</i>	2	2,80	545
<i>Riparia riparia</i>	12	2,40	530

Зависимость длины кишечника от кормового режима легко усматривается и при анализе нашего материала по птицам, представленного в табл. 17. Обращаем особое внимание на исключительно длинный кишечник таких растительноядных форм, как горлица, все виды пастушковых, некоторые утки, и очень короткий — у мелких насекомоядных воробьиных (например, *Phylloscopus trochilus*, *Anthus campestris*), удода и некоторых других.

Длина кишечника различных земноводных и пресмыкающихся, по видимому, полностью определяется их размерами и интенсивностью обмена веществ; особенности питания отдельных видов на длине их кишечника существенно не сказываются (табл. 18)¹.

Таблица 18

Относительная длина кишечника амфибий и рептилий (самцы)
(Степной район, Актюбинская область)

Вид	n	Длина тела, см	Длина кишечника, см	Относительная длина кишечника, % к длине тела	Вес тела, г	Относительная длина кишечника к $\sqrt[3]{P}$
<i>Rana ridibunda</i> . . .	37	8,0	24,0	298 ± 2,8	3,6	6,7
<i>Rana terrestris</i> . .	46	5,2	7,3	140 ± 5,5	2,2	3,3
<i>Pelobates fuscus</i> . .	11	3,7	6,6	178 ± 6,9	1,9	3,5
<i>Bufo viridis</i>	37	6,7	14,9	222 (174—272)	3,0	5,0
<i>Rana temporaria</i> * . .	21	—	21,8	—	3,32	6,4
<i>Lacerta agilis</i> * . . .	43	8,3	12,2	115 ± 10,8 147 ± 5,1	2,4	5,1
<i>Vipera ursini renardi</i>	9	49,5	34,0	61,5 (41—89)	4,3	8,0

*) Материал с хребта Зигальга (670 м)

Поджелудочная железа. Работами ряда авторов установлено, что поджелудочная железа имеет резко выраженную сезонную периодичность деятельности, в соответствии с чем наблюдаются и сезонные

¹ Относительную длину кишечника мы вычисляем двояким способом: по отношению к длине тела и по отношению к весу тела. Вычисление относительной длины кишечника по отношению к массе тела необходимо, прежде всего, потому, что это является единственным способом выражения относительной длины кишечника у птиц, длина которых совершенно не отражает их размеров. Для того, чтобы можно было сравнивать данные по птицам с данными по другим позвоночным, казалось целесообразным относить длину кишечника не только к длине тела, но и к весу тела у амфибий, рептилий и млекопитающих. С другой стороны, отношение длины кишечника к весу тела имеет самостоятельный интерес. Во-первых, вес тела в большинстве случаев точнее отражает истинные размеры животного, чем его длина. Во-вторых, взвешивание является, бесспорно, самым точным методом учета размеров и роста животных. В-третьих, потребность в питательных веществах растет пропорционально массе, а не длине тела. Поэтому нам казалось важным учитывать размеры кишечника не только по отношению к длине тела, но и по отношению к его весу. Относительная длина кишечника по отношению к длине тела выражается в процентах. Для вычисления длины кишечника по отношению к весу животного последний выражается в линейных величинах. Условной единицей, выражающей вес тела в линейных величинах, является кубический корень из веса животного ($L = \sqrt[3]{P}$). Длина кишечника в сантиметрах, деленная на эту условную величину, говорит об относительной длине кишечника по отношению к весу тела.

изменения ее веса. Особенно убедительны в этом отношении данные Е. А. Кирста [18] для рогатого скота и Ф. М. Лазаренко и О. П. Ржевущкой [24] для мышей.

С другой стороны, выше мы подчеркивали, что индивидуальная изменчивость относительного веса поджелудочной железы выражена сильнее, чем других изученных нами признаков. Это в значительной степени затрудняет проведение межвидовых сравнений. Тем не менее, зависимость относительных размеров поджелудочной железы от характера питания сравниваемых видов в ряде случаев выражена вполне отчетливо. Проиллюстрирована она может быть, естественно, только на птицах и млекопитающих.

У птиц различия в размерах поджелудочной железы между отдельными отрядами выявляются отчетливо (табл. 19). Наибольшую поджелудочную железу имеют пастушковые (от 5,5 до 8,0‰), чайковые (от 5,6 до 8,4‰) и кулики (от 4,1 до 9,7‰); наименьшую — хищники (от 1,3 до 5,0‰). В последнем отряде наименьшую поджелудочную железу имеют виды, питающиеся позвоночными: перепелятник, болотный лунь, канюк-курганник, коршун. Энтомофаги имеют относительно большую поджелудочную железу, в особенности мелкий вид — степная пустельга.

Внутри отряда воробьиных отдельные семейства характеризуются различными размерами рассматриваемого органа, что и понятно, если учесть их экологическую дифференцировку. Однако, расшифровать отдельные отличия между семействами или видами мы не всегда в состоянии, несмотря на то, что отличия эти в большинстве случаев несомненно вполне реальны и не затушевываются большой индивидуальной изменчивостью. Для иллюстрации приведем несколько сравнений между близкими и малоотличающимися по своей экологии видами, добытыми в одной и той же точке в одно и то же время (табл. 20).

Внимательное рассмотрение табл. 19 наталкивает нас на неожиданное, на первый взгляд, заключение. Связь размеров поджелудочной железы с характером питания птицы совершенно очевидна, она подтверждается прежде всего тем, что среди воробьиных наименьший ее относительный вес имеют типичные насекомоядные птицы (семейства *Motacillidae* и *Sylvidae*) и другими аналогичными примерами.

Однако, чем объяснить исключительно высокий относительный вес поджелудочной железы у крачек и куликов? Чем объяснить, что среди куликов он, несомненно, выше всего среди наиболее мелких форм. Наконец, как следует толковать очень высокий для энтомофагов индекс поджелудочной железы ласточек? Сопоставляя все эти вопросы, мы невольно приходим к убеждению, что и размеры поджелудочной железы, подобно размерам других органов, стоят в определенной зависимости от активности птицы, от интенсивности ее обмена. Особенно показательным кажется нам пример с чайковыми, у которых большие размеры поджелудочной железы совпадают с огромной активностью пищеварительных ферментов.

Учитывая большую индивидуальную изменчивость млекопитающих по индексу поджелудочной железы, мы не считаем возможным ориентироваться на средние величины и представляем наш материал в форме вариационного ряда (табл. 21).

Из приведенного материала обращает на себя внимание исключительно большой относительный вес поджелудочной железы у куторы и у мышовки. Это подкрепляет наш вывод, сделанный при анализе материала по птицам: размеры поджелудочной железы стоят в прямой зависимости от интенсивности обмена веществ.

Относительный вес поджелудочной железы птиц
(Степной район, июнь, июль 1948 г.)

В и д	n	Вес тела, г	Средний относительный вес поджелудочной железы, ‰
1. <i>Streptopelia turtur</i>	1	161,3	3,0
2. <i>Crex crex</i>	1	145,8	3,44
3. <i>Fulica atra</i>	8	900	8,0
4. <i>Rallus aquaticus</i>	1	128	5,5
5. <i>Porzana porzana</i>	1	86,0	6,4
6. <i>Porzana pusilla</i>	1	49,4	5,5
7. <i>Glareola nordmanni</i>	14	92,0	4,4 (3,5—5,3)
8. <i>Charadrius dubius</i>	13	35,0	6,0 (5,5—6,5)
9. <i>Charadrius asiaticus</i>	13	71,5	5,8 (5,7—5,9)
10. <i>Vanellus vanellus</i>	2	180	4,5; 4,7
11. <i>Limosa limosa</i>	16	200	4,7 (2,9—6,9)
12. <i>Limosa lapponica</i>	4	259	4,63 (4,5—4,75)
13. <i>Tringa stagnatilis</i>	19	59,0 ± 3,5	6,3 (4,9—7,6)
14. <i>Calidris minutus</i>	29	21,9 ± 0,85	7,78 ± 0,35
15. <i>Capella gallinago</i>	1	94,0	9,7
16. <i>Tringa nebularia</i>	1	129,0	5,9
17. <i>Phalaropus lobatus</i>	17	30	6,9 ± 0,68
18. <i>Larus canus</i>	4	382	7,3
19. <i>Larus ridibundus</i>	5	320	5,6 (4,6—6,8)
20. <i>Larus minutus</i>	2	98,2; 114,6	6,62; 6,99
21. <i>Chlidonias nigra</i>	19	60,0	8,4 ± 0,7
22. <i>Chlidonias leucoptera</i>	17	62,5	5,8 (2,7—7,0)
23. <i>Podiceps nigricollis</i>	11	252	5,5 (5,0—8,3)
24. <i>Anser anser</i>	1	2400	3,8
25. <i>Mergellus albellus</i>	1	595	3,36
26. <i>Querquedula crecca</i>	4	279—400	4,3 (3,0—5,6)
27. <i>Anas clypeata</i>	1	840	4,2
28. <i>Anas platyrhyncha</i>	2	1200	3,7; 5,3
29. <i>Anas penelope</i>	1	800	4,5
30. <i>Nyroca fuligula</i>	1	550	6,5
31. <i>Nyroca ferina</i>	3	860—1050	4,3 (3,8—4,7)
32. <i>Aquila clanga</i>	2	2200	1,36; 1,40
33. <i>Accipiter nisus</i>	1	225	1,3
34. <i>Circus pygargus</i>	1	290	1,03
35. <i>Circus macrourus</i>	2	336	2,7 (2,1—3,4)
36. <i>Circus aeruginosus</i>	5	760	1,8 (1,5—2,2)
37. <i>Milvus korschun</i>	2	850	2,0; 2,8
38. <i>Buteo ferox</i>	2	1500	0,7; 1,7

В и д	n	Вес тела, г	Средний относительный вес поджелудочной железы, ‰
39. <i>Aesolon columbarius</i>	1	200	3,6
40. <i>Cerchneis tinnunculus</i>	2	278	2,76 (2,6—2,9)
41. <i>Cerchneis naumanni</i>	5	158	5,0 (4,8—5,7)
42. <i>Falco cherrug</i>	1	620	1,73
43. <i>Asio flammeus</i>	1	300	2,14
44. <i>Cuculus canorus</i>	3	98	1,7 (1,4—2,0)
45. <i>Upupa epops</i>	1	48,9	2,1
46. <i>Corvus cornix</i>	2	400	4,3; 5,7
47. <i>Corvus frugilegus</i>	2	490	3,8; 5,4
48. <i>Corvus corax</i>	3	950—1080	3,5 (3,4—4,1)
49. <i>Garullus glandarius</i>	1	125,9	3,34
50. <i>Acanthis flavirostris kirghisorum</i>	28	14,0	4,5 ± 0,8 (1,9—7,3)
51. <i>Erythrina erythrina</i>	2	20,0	3,8
52. <i>Passer domesticus</i>	6	21—30	6,5 (4,7—8,3)
53. <i>Passer montanus</i>	2	25,0	2,4; 4,7
54. <i>Emberiza bruniceps</i>	1	27,0	3,0
55. <i>Emberiza hortulana</i>	3	22,0	4,4 (2,2—6,3)
56. <i>Melanocorypha leucoptera</i> . . .	17	44	6,2 (3,1—10,0)
57. <i>Melanocorypha yeltoniensis</i> . .	22	58,5 ± 1,08	3,9 (1,8—4,4)
58. <i>Calandrella cinerea</i>	21	20,7 ± 0,17	4,2 ± 2,2 (2,7—5,9)
59. <i>Calandrella pispoletta</i>	25	20,0 ± 1,4	4,1 ± 0,3 (2,1—12,1)
60. <i>Alauda arvensis</i>	28	35,7 ± 0,5	4,6 ± 0,25 (2,7—7,8)
61. <i>Eremophila alpestris</i>	1	34,7	3,5
62. <i>Motacilla citreola</i>	5	16,0	6,3 (4,7—7,9)
63. <i>Motacilla flava</i>	8	16,1	3,5 (1,3—4,7)
64. <i>Anthus campestris</i>	10	21	2,4 (1,6—3,7)
65. <i>Lanius collurio</i>	1	32,1	3,1
66. <i>Muscicapa striata</i>	1	17,0	6,0
67. <i>Phylloscopus trochilus</i>	1	10,1	3,0
68. <i>Acrocephalus dumetorum</i>	1	11,9	4,2
69. <i>Hippolais caligata</i>	6	9,5	1,8 (1,0—2,3)
70. <i>Sylvia communis</i>	1	17,2	3,5
71. <i>Oenanthe oenanthe</i>	10	22,6	4,9 (1,6—8,9)
72. <i>Saxicola rubetra</i>	2	14,1	3,9; 3,9
73. <i>Luscinia svecica</i>	19	15,0	3,74 ± 0,47
74. <i>Hirundo rustica</i>	2	22, 2; 20, 1	4,0; 4,2
75. <i>Riparia riparia</i>	22	13,7	6,8 ± 9,45 (5,1—9,3)
76. <i>Ardea cinerea</i>	2	1488, 1800	1,50; 1,07

Относительный вес поджелудочной железы птиц

В и д	Количество особей							
	Относительный вес органа, ‰							
	2,1—3,0	3,1—4,0	4,1—5,0	5,1—6,0	6,1—7,0	7,1—8,0	8,1—9,0	9,1—10,0
<i>Motacilla citreola</i> . . .	—	—	1	1	1	2	—	—
<i>Motacilla flava</i> . . .	1	3	3	—	—	—	—	—
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	—	1	1	3	1	—	1	1
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	1	1	4	3	—	—	—	—

Таблица 21

Относительный вес поджелудочной железы млекопитающих

В и д	Количество особей									
	Относительный вес органа, ‰									
	Меньше 2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	Больше 9	M
<i>Marmota bobak</i> .	1	3	—	—	—	—	—	—	—	2,25
<i>Citellus major</i> , subad.	—	1	5	1	—	—	—	—	—	3,6
<i>C. pygmaeus</i> , subad	4	5	19	5	1	—	—	—	—	3,44
<i>C. pygmaeus</i> , ad .	7	5	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sicista subtilis</i> .	—	—	—	1	—	2	1	1	1	9,2
<i>Microtus arvalis</i> .	—	—	2	4	1	1	—	—	—	4,6
<i>Ellobius talpinus</i> .	—	1	2	—	—	—	—	—	—	3,0
<i>Ochotona pusilla</i> .	—	3	2	3	—	—	—	—	—	3,4
<i>Putorius eversmani</i>	—	2	1	—	—	—	—	—	—	3,1
<i>Neomys fodiens</i> .	—	—	—	—	—	—	—	1	2	9,0
<i>Erinaceus europaeus rumanicus</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	3,4

Если встать на эту точку зрения, то небольшой относительный вес этого органа у пойкилотермных может быть связан с их относительно вялым обменом веществ. Этот вывод подтверждается и большим развитием поджелудочной железы птиц по сравнению с млекопитающими. Исключение представляют насекомоядные, но это исключение лишь подтверждает правило.

Следовательно, сопоставляя данные по отдельным классам с такими для отдельных групп внутри каждого из них, мы убеждаемся, что и размеры поджелудочной железы находятся в связи с уровнем обмена веществ. Косвенным подтверждением этого взгляда является тот факт, что между весом сердца и весом поджелудочной железы существует, как это показал Латимер (H. Latimer [96]), высокий и, безусловно, досто-

верный коэффициент корреляции. Так как наличия прямой связи между размерами этих органов мы ожидать не можем, то естественно видеть в ней выражение сходства реакции обоих органов на уровень обмена веществ животного.

Все сказанное не снимает, конечно, большого значения характера питания, как фактора, определяющего относительный вес поджелудочной железы.

Печень. Мы уже упоминали, что размер печени стоит в отчетливой зависимости от интенсивности обмена веществ животного, какими бы причинами это не было вызвано. Это правило выражено очень отчетливо и в ряде случаев маскирует зависимость размеров печени от характера питания сравниваемых видов.

Тем не менее, связь размеров печени с кормовым режимом животного очевидна и неоднократно подчеркивалась в литературе. Согласно Рибуазьеру (J. Riboisiere [110]), обследовавшему 156 видов птиц, наибольшую печень имеют энтомо- и ихтиофаги (35,0‰), наименьшую — хищники (17,0‰); промежуточное положение занимают зерноядные виды (20,0‰). Эти данные в общей форме были впоследствии подтверждены другими исследователями (N. Magnon [97—99], F. Groebles [81], V. Rensch [107] и др.), работавшими не только с птицами, но и с млекопитающими (у последних наибольший вес печени имеют хищники, наименьший — растительноядные виды).

Анализ нашего материала позволяет внести в эти известные правила определенные уточнения, помогающие лучше понять их биологическую сущность. Во-первых, связь индекса печени с характером питания устанавливается только в том случае, если учитывается тесная зависимость этого показателя от интенсивности обмена веществ сравниваемых форм. Это нетрудно доказать уже сравнением средних показателей отдельных отрядов, существенно отличающихся по характеру питания (табл. 22). (Из таблицы не трудно видеть, что ряд групп птиц с одинаковым кормовым режимом имеют резко различные размеры печени. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить *Piciformes* и насекомоядных *Passeres* и *Limicolae* и крупных *Lariformes* и т. д).

Таблица 22

Относительный вес печени птиц различных отрядов
(Лесостепное Зауралье)

О т р я д	Общие размеры	Характер питания	Индекс печени, %
<i>Columbiformes</i>	Средние	Зерноядный	20—22
<i>Limicolae</i>	Мелкие и средние	Насекомые и другие беспозвоночные	30—50
<i>Lari</i>	Средние и крупные	То же и мелкие позвоночные	40
<i>Anseres</i>	Средние и крупные	Смешанный	30
<i>Accipitres</i>	Крупные и очень крупные	Насекомые и позвоночные	25—30
<i>Piciformes</i>	Средние и мелкие	Насекомые и их личинки	12—20
<i>Passeres</i>	Мелкие и очень мелкие	Зерноядные	35,0
<i>Passeres</i>	Мелкие и очень мелкие	Насекомоядные	35—40
<i>Passeres</i>	Средние	Смешанный	25—30

Однако резкие различия между отрядами, которые иногда указываются в литературе, обусловлены тем, что некоторые авторы эти отличия улавливали на небольшом материале и иллюстрировали их выборочными примерами.

На основе анализа нашего материала (табл. 23) и на основании литературных данных, мы приходим к выводу, что различия в относительных размерах печени у различных отрядов, существенно различающихся по питанию, во всяком случае менее значительны, чем это принято думать. Это означает, что в общем комплексе факторов, определяющих размеры печени, характер питания не является ведущим.

С другой стороны, нельзя, казалось бы, не обратить внимания на тот бросающийся в глаза факт, что в разных группах наблюдается диаметрально противоположный характер связи между размерами печени и кормовым рационом. Достаточно указать (табл. 24), что у млекопитающих плотоядные формы обладают наибольшей печенью, а у птиц наименьшей. Другой аналогичный пример можно привести на основании сравнения размеров печени различных групп птиц. Если бы питание насекомыми было бы определяющей и прямой причиной резкого развития печени у насекомоядных птиц, как на этом настаивают все авторы, работающие над этим вопросом, то естественно, что энтомофаги из любого отряда имели бы всегда большую печень, чем виды, питающиеся другой пищей. В действительности это не так. Согласно нашим данным, виды уток, питающиеся в большой степени беспозвоночными (широконоска, свиязь и др.), не отличаются по размерам печени от таких видов, как кряква или серая утка. Чеглок и красная пустельга, добытые в одной и той же местности, имеют одинаковый индекс печени, несмотря на то, что чеглок — типичный орнитофаг, а пустельга питается, главным образом, насекомыми. У дятлов и *Cuculiformes* — типичных энтомофагов — печень очень мала (см. табл. 23). Аналогичные примеры могли бы быть приведены и из других отрядов. Они показывают, что питание насекомыми не всегда сопровождается большими размерами печени. Однако, у воробьиных наблюдается иное, у них энтомофаги всегда (или, во всяком случае, почти всегда) отличаются крупной печенью. Предположить, что питание насекомыми по-разному отражается на представителях различных отрядов, весьма трудно. Если же исходить из того, что размеры печени прежде всего определяются ее ролью энергетического депо, то наблюдающиеся отличия по данному признаку между воробьиными и другими отрядами птиц становятся понятными. Мелкие воробьиные птицы, как известно, не способны к сколько-нибудь длительному голоданию, а насекомоядные виды краткосрочные периоды голода переносят гораздо чаще, чем зерноядные. Большие размеры печени являются в этом случае биологически крайне целесообразными. Птицы из других отрядов, не обладающие такой интенсивностью обмена, как воробьиные, значительно менее чувствительны к голоданию, поэтому у них мы не отмечаем столь резких различий в размерах печени между энтомофагами и птицами, питающимися другой пищей. Это же объясняет нам, почему среди птиц наименьшими размерами печени обладают плотоядные виды — это формы, обладающие наивысшей способностью к голоданию (уменьшение же размеров печени полезно, так как облегчает вес тела, что имеет особенное значение именно для птиц).

На основании сопоставления приведенных данных, мы приходим к выводу, что ведущим фактором, определяющим размеры печени позвоночных, является интенсивность их обмена веществ и вытекающие отсюда различия в способности поддерживать нормальную жизнедеятельность в период недостатка корма.

Относительный вес печени птиц

(Южное Зауралье; главным образом по материалам из Степного района)

В и д	n	Средний вес, г	Средний относительный вес печени, ‰
<i>Streptopelia turtur</i>	1	161,3	21,8
<i>Fulica atra</i>	13	900 (840—1000)	44,3±0,85
<i>Gallinula chloropus</i>	1	399	38,6
<i>Rallus aquaticus</i>	1	128	42,0
<i>Porzana porzana</i>	2	86,0	33,8
<i>Porzana pusilla</i>	4	49,4	35,0
<i>Crex crex</i>	1	145,0	33,8
<i>Glareola nordmanni</i>	14	91,0 (80,2—108,5)	34,4 (25,0—40,5)
<i>Charadrius dubius</i>	3	31,0 (27,5—40,0)	36,0 (34,2—36,2)
<i>Charadrius asiaticus</i>	13	71,5 (56,2—80,9)	41,5 (32,0—49,0)
<i>Vanellus vanellus</i>	12	198 (146—221)	38,0 (26,6—39,0)
<i>Limosa limosa</i>	16	230 (188—299)	45,5 (34,6—51,0)
<i>Limosa lapponica</i>	4	259,0	26,3 (23,3—28,9)
<i>Actilia hypoleucos</i>	4	39,5	40,0 (34,0—47,0)
<i>Tringa glareola</i>	1	56,0	32,0
<i>T. stagnatilis</i>	29	59,0±3,5	52,2±5,6
<i>Philomachus pugnax</i>	18	104 (95—113)	46,5±2,9
<i>Calidris minutus</i>	29	21,95±8,5	39,8 (34,0—55,0)
<i>Calidris alpina</i>	3	47,0 (42,2—51,4)	36,2 (32,0—38,6)
<i>Capella gallinago</i>	2	100,0	23,2
<i>Phalaropus lobatus</i>	27	29,12±0,57	45,3±2,3
<i>Larus ridibundus</i>	16	320,0 (304—317)	35,4 (31,8—40,0)
<i>Larus minutus</i>	2	98,2; 114,6	34,6—60,2
<i>Chlidonias nigra</i>	19	57,8±1,4	45,5±1,6
<i>Ch. leucoptera</i>	22	62,5±1,7	40,5±1,04
<i>Podiceps griseigena</i>	2	417; 717	46,2
<i>Podiceps auritus</i>	1	320	42,5
<i>P. nigricollis</i>	31	252,0 (226—282)	43,0±1,14
<i>P. cristatus</i>	1	1247	41,0
<i>Anser anser</i>	1	2400	29,3
<i>Anas platyrhynchos</i>	2	1200; 1300	28,4; 31,0
<i>Anas stepera</i>	16	1000 (850—1200)	29,6 (29,6—40,0)
<i>Anas clypeata</i>	1	840	28,0
<i>A. penelope</i>	1	800	17,1
<i>Querquedula crecca</i>	15	302 (279—400)	32,2 (21,4—40,0)
<i>Querquedula querquedula</i>	1	345	34,5
<i>Nyroca fuligula</i>	1	550	39,0
<i>Mergellus albellus</i>	1	595	42,8
<i>Aquila clanga</i>	1	2500	19,2
<i>A. rapax</i>	1	3270	12,7
<i>Astur gentilis</i>	1	1100	24,4
<i>Accipiter nisus</i>	1	225	19,0
<i>Circus pygargus</i>	1	290	28,0
<i>Circus macrourus</i>	11	320—360	26,0 (21,2—29,7)
<i>Circus aeruginosus</i>	13	760 (734—784)	25,0 (17,4—32,0)
<i>Milvus korschun</i>	2	850; 883	27,2; 26,6
<i>Buteo ferax</i>	2	1300; 1520	13,9; 15,7
<i>Falco cherrug</i>	1	620	30,8
<i>Hipotriorchis subbuteo</i>	8	157—208	36,9 (32,0—57,0)
<i>Aesolon columbarius</i>	1	200	23,8
<i>Cerchneis tinnunculus</i>	6	27,8	32,6 (29,0—35,0)
<i>Cerchneis naumanni</i>	5	136—158	35,4 (30,2—38,0)
<i>Asio flammeus</i>	2	325	25,0; 27,0
<i>Cuculus canorus</i>	3	98,0	19,7 (18,4—20,8)
<i>Upupa epops</i>	1	48,9	33,8
<i>Dryobates major</i>	4	—	19,3 (18,5—21,9)

В и д	п	Средний вес, г	Средний относительный вес печени, %/пн
<i>Leuconotopicus minor</i>	1	24,4	26,6
<i>Corvus cornix</i>	2	370, 440	23,4—44,0
<i>C. frugilegus</i>	12	492 (481—503)	34,0 (31,2—39,6)
<i>Pica pica</i>	16	224 (187—300)	32,0 (29,3—36,7)
<i>Garullus glandarius</i>	1	126	26,5
<i>Sturnus vulgaris</i>	26	—	44,1±4,4
<i>Acanthis flavirostris kirghisorum</i>	28	15,8±0,18	31,5±3,2
<i>Passer montanus</i>	2	25,0	28,1; 38,1
<i>Emberiza citrinella</i>	1	27,0	46,0
<i>Emberiza bruniceps</i>	1	27,0	28,4
<i>Emberiza hortulana</i>	11	22,0 (20,9—23,7)	40,0 (25,3—67,0)
<i>Emberiza schoeniclus</i>	36	19,7±1,9	37,0±0,9
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	21	44,0±0,85	35,8±1,4
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	32	58,5±1,08	27,6±1,5
<i>Calandrella cinerea</i>	41	20,75±0,17	43,9±1,6
<i>Calandrella pispoletta</i>	35	20,0±0,11	41,0±1,57
<i>Alauda arvensis</i>	28	35,7±0,50	33,15±0,71
<i>Eremophila alpestris</i>	2	33,0	24,5; 28,6
<i>Motacilla alba</i>	42	—	37,4±2,1
<i>Motacilla citreola</i>	24	18,0±0,9	39,6±1,3
<i>Motacilla flava</i>	13	16,1 (13,5—18,6)	33,2±1,01
<i>Anthus trivialis</i>	34	18—25	35,6±0,9
<i>Anthus campestris</i>	34	21,4±0,8	30,0±1,4
<i>Parus major</i>	3	18,0	39,0
<i>Parus cyanus</i>	17	14,0 (13,4—14,8)	36,1±2,8
<i>Lanius collurio</i>	1	32,1	30,8
<i>Muscicapa striata</i>	2	16,0	34,8; 42,5
<i>Phylloscopus collybitus</i>	16	7,7 (6,8—8,8)	46,0 (39,0—56,8)
<i>Phylloscopus trochilus</i>	1	10,1	57,3
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	1	12,5	41,6
<i>Hippolais caligata</i>	24	9,0 (8,4—9,8)	47,9±2,4
<i>Sylvia nisoria</i>	1	20,2	31,0
<i>Sylvia communis</i>	2	12,8; 17,2	33,2; 36,8
<i>Sylvia borin</i>	1	24,5	36,7
<i>Saxicola rubetra</i>	14	14,9 (12,1—18,4)	41,0 (38,0—46,7)
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1	16,2	49,5
<i>Luscinia svecica</i>	34	14,45±0,30	34,3±0,24
<i>Hirundo rustica</i>	4	16,2—22,2	32,6—46,0
<i>Riparia riparia</i>	22	13,7 (12,8—15,0)	34,3±0,24
<i>Ardea cinerea</i>	2	1468; 1800	31,8; 45,0

Дополнение

(Птицы, добытые на Южном Урале—хребет Зигальга)

<i>Dendrodromas leucotos</i>	2	—	12,2
<i>Yynx torquilla</i>	1	37,5	42,0
<i>Chloris chloris</i>	26	23,2	32,6±1,5
<i>Erythrura erythrura</i>	17	20,6	32,5±5,4
<i>Fringilla coelebs</i>	13	20,1±1,0	36,0±3,1
<i>Fringilla montifringilla</i>	14	21,8±0,9	36,9±1,7
<i>Motacilla alba</i>	21	18—24	40,1±3,5
<i>Motacilla cinerea</i>	17	16,0	45,7±2,6
<i>Anthus trivialis</i>	69	18—27	37,8±1,8
<i>Parus atricapillus</i>	21	10,7	40,0±2,4
<i>Sylvia communis</i>	4	16,6	39,0
<i>Turdus musicus</i>	1	59,4	38,8
<i>Turdus pilaris</i>	13	96,0	33,2 (21,0—39,0)
<i>Oenanthe oenanthe</i>	1	21,6	35,8
<i>Saxicola torquata</i>	19	13,2±0,4	37,0±3,5

Относительный вес печени млекопитающих
(Южное Зауралье)

В и д	Средний вес в граммах	Средний относитель- ный вес печени, ‰		То же, subad	
	M	n	M	n	M
<i>Neomys fodiens</i>	16—22	21	56,0±1,5	—	—
<i>Sorex araneus</i>	8—12	34	60,3±1,12	—	—
<i>Sorex minutus</i>	3—4	1	73,0	—	—
<i>Erinaceus europaeus ru- manicus</i>	1206	1	29,2	—	—
<i>Marmota bobak</i>	3400	1	25,4	5	35,0
<i>Citellus major</i>	288	1	48,5	7	43,0
<i>Citellus pygmaeus</i> . . .	280—344	17	44±2,33	34	46,6±1,4
<i>Sicista subtilis</i>	6,4	5	48,0(32,5—63,5)	—	—
<i>Sicista betulina</i>	6,8(6,4—4,4)	5	54,8(47,2—58,0)	—	—
<i>Allactaga jaculus</i> . . .	351	1	27,2	—	—
<i>Micromys minutus</i> . . .	6,42(4,8—6,5)	4	41,0(30,8—48,5)	—	—
<i>Mus musculus</i>	16—25	2	26,6; 31,2	—	—
<i>Apodemus agrarius</i> . . .	20,0—23,0	4	53,0(47,0—56,5)	—	—
<i>Apodemus sylvaticus</i> . .	15,5—21,2	4	53,5(50,5—64,0)	—	—
<i>Ellobius talpinus</i>	30,6—41,6	6	61,0(65,0—65,5)	—	—
<i>Microtus arvalis</i>	31,0	4	48,0	—	—
<i>Microtus oeconomus</i> . . .	52,0(41,5—51,0)	18	53,0±1,21	—	—
<i>Clethrionomys rutilus</i> . .	—	20	58,0±1,16	—	—
<i>Arvicola terrestris</i> . . .	126	25	36,7±0,91	—	—
<i>Ondatra zibethica</i>	580—1160	4	39,2(28,8—47,5)	—	—
<i>Cricetus cricetus</i>	220—310	11	51,0 (48—61)	—	—
<i>Allocrietulus eversman- ni</i>	58,5	1	39,2	—	—
<i>Ochotona pusilla</i>	64,0	5	48,0(32,5—65,5)	—	—
<i>Putorius eversmanni</i> . . .	78,0	3	52,0(44,0—67,5)	—	—
<i>Mustela erminea</i>	180	4	53,0(45,0—61,5)	—	—
<i>Myotis dasycneme</i>	—	—	79,5	—	—

Что касается размеров почек, то уловить определенную связь их размеров с характером питания животных нам не удалось. Так как, исходя из теоретических соображений, такую связь можно было бы ожидать, следует считать, что она маскируется более тесной зависимостью размеров почек из общих размеров животного и его активности.

6. ИНТЕРЬЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ, СВЯЗАННЫЕ СО СТЕПЕНЬЮ ИХ ОБЩЕЙ АКТИВНОСТИ

Уже в конце XIX — начале XX вв. стали появляться работы, устанавливающие вполне определенную связь ряда интерьерных особенностей животных с их активностью, определяющей степень их энергетических затрат. Особенно много подобных наблюдений было получено при изучении сердечного индекса и некоторых гематологических показателей у птиц и млекопитающих (С. Bergmann [69], А. Parrot [102], J. Grober [79, 80], А. Magnon [99, 100] и др.).

В частности, было установлено, что из птиц наибольший относительный вес сердца имеют виды, полет которых требует больших энергетических затрат. В этом плане интересны работы А. Magnon [100], показавшего, что относительный вес сердца птиц пропорционален относительному весу *musculus pectoralis major*. Вместе с тем отмечалось, что увеличение сердечного индекса не является единственным ответом сердечно-сосудистой системы животного на повышение активности. Его дополняют, в частности, увеличение числа анастомозов коронарных сосудов и увеличение диаметра нижней полой вены у птиц. Центральным исследованием этого цикла работ является исследование Гессе (R. Hesse [89]), обследовавшего обширный и разнообразный материал, включавший представителей всех классов позвоночных и некоторых беспозвоночных животных.

Выводы Гессе нашли себе в дальнейшем подтверждение в исследованиях ряда других авторов (С. Н. Боголюбовский [7], Г. В. Сахарова [41], D. P. Quiring [104], В. Rensch [106—108] и многие другие) без каких-либо принципиальных дополнений и уточнений.

На млекопитающих и птицах было также показано, что более активные виды имеют более высокие гематологические показатели.

Следует однако отметить, что большинство исследований по гематологии диких птиц носили более или менее отрывочный характер и редко связывались с экологией изучаемых видов с достаточной полнотой. Заключение делались на основании сопоставления материалов различных авторов, работавших в различных географических точках, что не дает возможности связать их с общими биологическими теориями с достаточной достоверностью.

Кровь рептилий обследовалась реже, и материала для соответствующих обобщений мало. В сравнительном разрезе дыхательную функцию крови рептилий изучала Н. А. Вержбинская [10]. Свои данные автор сопоставляет с материалом ряда других исследований в таблице, согласно которой количество эритроцитов и гемоглобина стоит в прямой зависимости к степени общей активности животного: более подвижные формы имеют повышенные показатели. Весьма интересно указание автора, что сродство гемоглобина к кислороду у различных форм различно. Так, у амфибий и у черепах гемоглобина мало, но его сродство к кислороду очень велико. Это безусловно связано с их полуводным образом жизни, являясь, таким образом, отражением экологии сравниваемых видов. Кровь амфибий исследовалась многочисленными работниками, но, к сожалению, под исследование почти всегда брались лабораторные живот-

ные. Так как известно, что показатели крови теснейшим образом связаны с условиями существования обследуемых особей, то ясно, что переносить полученные таким образом данные на животных в их естественных условиях, по меньшей мере, рискованно. Зависимость других интерьерных показателей от экологических особенностей отдельных форм привлекла к себе внимание значительно меньшего числа исследователей, материал по этому вопросу незначителен и не позволяет делать далеко идущих выводов.

Анализ имеющегося в нашем распоряжении материала позволяет дать общую картину экологической обусловленности комплекса интерьерных признаков у наземных позвоночных.

В противоположность утверждениям Гессе, наш материал свидетельствует об очень четко выраженной взаимосвязи интерьерных особенностей земноводных со степенью общей активности отдельных видов.

Из рассмотрения табл. 25 делается очевидным, что *Bufo viridis*, образ жизни которой требует значительно больших энергетических затрат, чем у сравниваемых форм, отличаются наивысшим индексом сердца, печени и почек, наибольшим количеством эритроцитов и наивысшим содержанием гемоглобина. Следует особо подчеркнуть, что содержание гемоглобина в крови *B. viridis* соответствует уровню, характерному для млекопитающих. По степени развития интерьерных признаков, связанных с поддержанием определенной интенсивности обмена веществ, изученные виды располагаются в следующем порядке: *Pelobates fuscus*, *Rana terrestris*, *Rana ridibunda*. Не трудно заметить, что если бы мы расположили указанные виды по их активности, то порядок расположения сохранился бы тот же. *Rana ridibunda*, всю свою жизнь проводящая в воде, отличается исключительно низкими интерьерными показателями.

Отдельные популяции, различающиеся такими экологическими особенностями, которые связаны с различиями в энергетических затратах, резко отличаются и интерьерными особенностями. Эта закономерность может быть проиллюстрирована следующим примером.

Поскольку исключительное для амфибий развитие сердца у *Bufo viridis* может быть объяснено только большими тратами энергии при кочевке и других перемещениях по суше, то естественно ожидать, что популяции, для которых характерны более частые и длительные миграции, будут отличаться большим сердечным индексом. В Степном районе Актюбинской области *B. viridis* откладывают икру в изолированные, часто временные, водоемчики, расположенные в сухой степи. Разбросанность водоемов приводит к резко выраженным миграциям рассматриваемого вида. В Сибайском районе Башк. АССР водоемы расположены рядом, причины к подобным миграциям отсутствуют, в соответствии с чем и активность вида много меньше, чем у особей из Степного района. Различия между нашими двумя популяциями проявляются уже в очень молодом возрасте и отчетливо улавливаются, несмотря на значительную индивидуальную изменчивость. У сеголеток из Сибайского района относительный вес сердца колеблется от 2,1—7,1‰, при среднем $4,2 \pm 0,42\%$, а из Степного — от 4,5 до 11,6‰, при среднем 9,3‰. Коль скоро различие между популяциями выявляется еще до того, как могут сказаться различия в активности (до начала расселения), то мы можем сделать вывод, что эти отличия закреплены наследственно. Необходимо отметить, что четкой связи относительных размеров сердца с количеством эритроцитов в данном случае нам обнаружить не удалось.

В высшей степени показательно, что у остромордой лягушки из обоих районов отличий в размерах сердца нет. В экологии этого вида отсутствует именно та черта, которая делает особенно ощутимым различие

Характеристика амфибий и рептилий по комплексу показателей (самцы)

В и д	Относительный вес сердца, ‰	Относительный вес печени, ‰	Относительный вес поджелудочной железы, ‰	Относительный вес почек, ‰	Относительная длина кишечника, ‰ длины тела	То же, % к $\sqrt[3]{P^*}$	Количество Hb	Количество эритроцитов, тыс.
<i>Rana ridibunda</i> .	3,5±0,1	28,1±0,8	1,8±0,1	2,20±0,11	256±2,7	6,7	53,5±5,3	350(170—590)
<i>Rana terrestris</i> .	5,5±0,2	33,7±1,7	2,5±0,13	3,2±0,15	140±5,5	3,3	47,4(40—54)	400±31
<i>Bufo viridis</i> . .	9,9±0,96	40,0±1,6	1,5±0,1	6,1(4,6—8,0)	222(174—272)	5,0	81,0±6,8	790±29,4
<i>Pelobates fuscus</i> .	—	42,0±2,1	—	—	178±6,9	3,5	—	725,3±44,0
<i>Lacerta agilis</i> . .	3,5±0,4	42,6±2,1	1,7±0,14	3,4(2,9—4,0)	147±5,1	5,1	45±1,8	840±49
<i>Vipera ursini nardi</i>	5,2(3,3—5,7)	68,0	5,0±2,4	8,9(6,0—11,5)	61,5(41—89)	8,0	51,5(50—53)	690(620—840)
<i>Emys orbicularis</i> .	2,9±0,16	—	—	—	—	—	34,0(28—40)	260±31

* P — общий вес тела.

в условиях сравниваемых районов. Далеких миграций остромордая лягушка не совершает: будучи привязанной к постоянным водоемам, она не предпринимает тех кочевков, которые столь характерны для зеленой жабы, а следовательно, она не ведет в Степном районе более активный образ жизни, чем в Сибайском. Это с предельной отчетливостью сказывается и на размерах сердца этих двух популяций. Сердечный индекс лягушек из Степного района равен $3,1 \pm 0,6\%$, из Сибайского — $3,2 \pm 0,2\%$.

Анализ имеющегося у нас материала по рептилиям (табл. 25) иллюстрирует важную закономерность, согласно которой животные, передвижение которых требует больших затрат энергии, имеют относительно большее сердце. Сравнение ящериц со змеями показывает, что «змееобразное» движение, несомненно связанное с большими энергетическими затратами, оказывается связанным с большим развитием комплекса изученных показателей. Этот пример стоит отметить, так как до настоящего времени зависимость между типом передвижения животных и их интерьерными показателями иллюстрировались почти исключительно на птицах.

Низкий сердечный индекс черепахи находит себе естественное объяснение в малоактивном водном образе жизни изученного вида.

Как уже указывалось, наиболее эффектный материал для иллюстрации зависимости интерьерных особенностей животного от его активности дают различные группы и виды птиц. Выводы ряда авторов (R. Hesse, [89], F. Groebles [81], B. Rensch [107] и др.), показавших зависимость сердечного индекса и некоторых других морфо-физиологических особенностей птиц от их «активности», определяющей степень энергетических затрат, полностью подтверждается и на нашем материале. Ввиду достаточно полной разработанности этого вопроса мы позволяем себе сослаться на приведенные таблицы (см. табл. 10—13, 17, 19, 23, 26), характеризующие развитие изученных нами показателей у различных видов и иллюстрирующие указанную закономерность при более разностороннем, чем это делалось цитированными авторами, обследовании животных. В большинстве случаев более активные виды характеризуются повышенными интерьерными показателями (отметим хотя бы исключительно высокие показатели *Calidris minutus*, *Capello gallinago*, *Phalaropus lobatus*, *Calandrella cinerea* и некоторых других видов).

Следует, однако, особо подчеркнуть, что указанная закономерность отнюдь не проявляется с той определенностью, которую ей приписывали Р. Гессе, Б. Ренш и ряд других авторов. Она может быть сформулирована лишь следующим образом: *Более активные виды птиц как правило имеют более высокие интерьерные показатели.* С другой стороны, совершенно необходимо отметить, что проявляется эта закономерность только в том случае, когда сравнение проводится в пределах рода или семейства. Сравнить между собой виды из различных отрядов — недопустимо. При таком подходе можно подобрать любое количество примеров, как подтверждающих указанное правило, так и опровергающих его.

При сравнении не видов, а, например, семейств (по средним показателям обследованных видов) обнаруживается, что различие между ними явно не соответствует отличиям в степени энергетических затрат, определяющихся их общей активностью, образом жизни и типом полета. Сравним для иллюстрации сердечный индекс 27 семейств птиц, представители которых были обследованы нами в Южном Зауралье. (Последнее обстоятельство исключает возможность влияния различной среды обитания на развитие сердечного индекса сравниваемых групп).

Анализ табл. 27 показывает, что сердечный индекс сравниваемых нами семейств не всегда соответствует их экологическим особенностям.

Видовая характеристика птиц по относительному весу сердца
и гематологическим показателям*

(Южное Зауралье)

В и д	Относительный вес сердца	Количество Hb	Количество эритроцитов, тыс.	Размер эритроцитов, μ
RALLIDAE				
<i>Fulica atra</i>	5,4	70,0	1530	7,5×12
<i>Gallinula chloropus</i>	7,4	75,2	2040	—
<i>Porzana porzana</i>	8,5	—	—	—
<i>Porzana pusilla</i>	8,5	—	2920	6,9×13,4
<i>Rallus aquaticus</i>	9,2	65	1490	7,7×12,4
LARIDAE				
<i>Larus ridibundus</i>	8,5	67	1900±110	7,4×13,4
STERNIDAE				
<i>Chelidonias leucoptera</i>	10,5±0,26	—	1730	—
<i>Chelidonias nigra</i>	10,6±0,25	65	1850	7,2×12,7
ACCIPITRIDAE				
<i>Aquila rapax</i>	6,7	—	1900	7,9×14,8
<i>Buteo ferox</i>	6,9	90	2040	—
<i>Astur gentilis</i>	9,7	—	—	—
<i>Accipiter nisus</i>	8,0	69	1740	—
<i>Milvus korschun</i>	8,1	76	2740	—
<i>Circus aeruginosus</i>	6,3	60±3,7	1770±92	9,0×13,0
<i>Circus macrourus</i>	7,9	73	2080	7,5×12
FALCONIDAE				
<i>Gerchneis tinnunculus</i>	7,7	61,0±2,9	1650±77	8,0×12,0
<i>Gerchneis naumanni</i>	10,2	63,0	2020	—
<i>Aesalon columbarius</i>	13,7	67,0	1660	—
<i>Hypotriorchis subbuteo</i>	10,7	72,5	1800	10×12
STRIGES				
<i>Asio flammeus</i>	—	—	1480	7,5×15
LIMICOLAE				
<i>Vanellus vanellus</i>	13,7	78±5,7	2082±147	7,5×12,0
<i>Charadrius dubius</i>	15,0	44	2940	6,2×12,7
<i>Charadrius asiaticus</i>	13,0	69	2900	6,9×12,7
<i>Calidris alpina</i>	9,7±1,3	88,5	3100	6,5×12,0
<i>Calidris minutus</i>	19,1±1,72	62,5	3300	6,2×10,8
<i>Glareola nordmanni</i>	11,6	48	1930	—
<i>Philomachus pugnax</i>	12,3±0,5	70,0±5,6	2345±275	7,5×12,0
<i>Capella gallinago</i>	16,1	—	3300	—
<i>Tringa glareola</i>	15,1	—	—	—
<i>Tringa nebularia</i>	—	71	2380	6,7×11,8
<i>Tringa stagnatilis</i>	12,8	84	2640	6,9×12,2
<i>Actitis hypoleucos</i>	9,7	—	—	—
<i>Limosa limosa</i>	10,2	35	1170	7,5×12,2
<i>Phalaropus lobatus</i>	17,25±0,47	76	2500	6,7×12,5
COLYMBIFORMES				
<i>Podiceps griseigena</i>	8,5	—	—	—
<i>Podiceps auritus</i>	—	65	1270	8,8×16,1
<i>Podiceps nigricollis</i>	8,7±0,5	76	1340±79	8,4×14
ANSERES				
<i>Anser anser</i>	8,6	55	1630	—
<i>Anas platyrhyncha</i>	10,5	—	—	—
<i>Anas strepera</i>	8,4	53,0	1500	7,5×12

* Данные по самцам. Приведены средние величины.

В и д	Относительный вес сердца,	Количество Нб	Количество эритроцитов, тыс.	Размер эритроцитов, μ
<i>Anas clypeata</i>	6,3	—	—	—
<i>Mareca penelope</i>	5,8	—	—	—
<i>Querquedula querquedula</i>	9,4	65	1670	7,4×12,7
<i>Querquedula crecca</i>	7,6	74	2120	7,2×12,0
<i>Nyroca ferina</i>	9,4	86	1570	—
<i>Nyroca fuligula</i>	10,3	86	1320	—
PASSERES				
CORVIDAE				
<i>Corvus frugilegus</i>	3,0	78	2420	7,5×12
<i>Corvus cornix</i>	8,1	62	2540	—
<i>Pica pica</i>	8,0	—	1400	—
<i>Cractes infaustes</i>	8,15	—	—	—
ORIOOLIDAE				
<i>Oriolus oriolus</i>	13,8	—	—	—
STURNIDAE				
<i>Sturnus vulgaris</i>	13,6	70	2860	—
ALAUDIDAE				
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	14,3±0,85	70	2800±250	11,3×6,9
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	12,0±0,37	64	2520±122	6,5×12,0
<i>Alauda arvensis</i>	14,9±0,37	71	2600±60	6,7×11,3
<i>Eremophila alpestris</i>	15,8	—	2800	6,9×12,9
<i>Calandrella cinerea</i>	12,8±0,18	68	3300±130	6,2×11,0
<i>Calandrella pispoletta</i>	13,1±0,31	63	2560	6,9×12,0
MOTACILLIDAE				
<i>Motacilla alba</i>	15,2	76,5	3020±30	7,5×12,5
<i>Motacilla citreola</i>	14,5	—	—	—
<i>Motacilla flava</i>	17,3	—	—	—
<i>Anthus trivialis</i>	10,0±0,32	71	2770±130	7,5×12,0
<i>Anthus cervinus (на пролете)</i>	—	—	3600	—
<i>Anthus campestris</i>	17,9±0,46	83	2720	6,4×12,9
FRINGILLIDAE				
<i>Erythrina erythrina</i>	—	—	—	—
<i>Acanthis flavirostris kirghizorum</i>	17,2±0,84	57	2770±117	6,2×11,7
PLOCEIDAE				
<i>Passer domesticus</i>	16,3	—	—	—
<i>Passer montanus</i>	10,4	—	3270	8,1×13,9
EMBERIZIDAE				
<i>Emberiza hortulana</i>	14,0	—	4160	6,5×11,7
<i>Emberiza bruniceps</i>	—	—	370	—
<i>Emberiza schoeniclus</i>	—	—	1660	—
SYLVIIDAE				
<i>Sylvia communis</i>	12,3	—	—	—
<i>Sylvia nisoria</i>	—	—	—	—
<i>Hippolais coligata</i>	12,5±0,6	65	2740	6,5×12,0
<i>Phylloscopus collybitus</i>	14,6±0,66	—	—	—
<i>Muscicapa striata</i>	—	—	2690	—
PARIDAE				
<i>Parus cyanus</i>	18,5±1,0	—	—	—
TURDIDAE				
<i>Oenanthe oenanthe</i>	—	—	2960	7,9×12,9
<i>Saxicola rubetra</i>	12,4	62	2680	6,0×10,8
<i>Luscinia svecica</i>	—	—	2740	5,75×12,7
HIRUNDINIDAE				
<i>Riparia riparia</i>	—	95	180	6,2×11,8
<i>Hirundo rustica</i>	—	57	3420	—

Сердечный индекс различных семейств птиц
(Объяснения в тексте)

Семейство	Индекс сердца	Семейство	Индекс сердца
<i>Rallidae</i>	7,4—9,2	<i>Glareolidae</i>	11,6
<i>Charadriidae</i>	13,0—15,0	<i>Scolopacidae</i>	10,2—19,1
<i>Laridae</i>	8,5—10,8	<i>Colymbidae</i>	8,2—12,0
<i>Anatidae</i>	7,6—11,8	<i>Nyrocinidae</i>	9,1—10,3
<i>Falconidae</i>	9,5—13,7	<i>Accipitridae</i>	6,3—9,1
<i>Strigidae</i>	9,3—9,7	<i>Cuculidae</i>	10,2—11,5
<i>Upupidae</i>	82	<i>Picidae</i>	10,5—13,6
<i>Corvidae</i>	5,8—10,2	<i>Strurnidae</i>	13,6
<i>Oriolidae</i>	13,8	<i>Fringillidae</i>	13,7—17,2
<i>Ploceidae</i>	16,3	<i>Emberizidae</i>	10,5—15,6
<i>Alaudidae</i>	12,0—15,0	<i>Motacillidae</i>	13,4—17,0
<i>Paridae</i>	15,9—19,4	<i>Muscicapidae</i>	15,0
<i>Sylviidae</i>	11,5—15,1	<i>Turdidae</i>	12,2—15,8
<i>Hirundidae</i>	14,5—16,0		

Так, например, чайковые (среди которых учитываются и мелкие крачки), тип полета которых требует относительно малых затрат энергии, характеризуются сердечным индексом, примерно равным сердечному индексу утиных, полет которых стремительный и мало экономный требует колоссальных затрат энергии (о чем свидетельствует и более сильное развитие *musculus pectoralis major*). Следовательно бы ожидать более значительных различий в сердечном индексе у относительно медлительных *Accipitridae*, по сравнению с мелкими, быстрыми *Falconidae*. Сердечный индекс мелких, находящихся почти в непрерывном полете, отличающихся исключительной быстротой *Hirundidae*, примерно совпадает с сердечным индексом *Fringillidae*, образ жизни которых безусловно не связан с большими затратами энергии.

Эти факты свидетельствуют о физиологической специфичности отдельных семейств и потребуют особого разбора в заключительной части статьи.

Говоря о межвидовых различиях, не следует забывать, что конкретные различия между сравниваемыми формами только отчасти определяются их наследственными особенностями. Хорошо известно, что под влиянием усиленной физической нагрузки у всех животных наблюдается увеличение ряда органов и функций. Следовательно, различия между двумя видами в какой-то мере определяются различиями в «тренированности» сравниваемых конкретных особей.

Мы считали необходимым провести небольшой эксперимент, направленный к уточнению этого вопроса. 28 мая 1958 г. на р. Куагач нами были взяты насиженные яйца кряквы, из которых на следующий день вылупились птенцы. Трое из них воспитывались в шеволе в закрытом помещении и были забиты 1 октября того же года; их сердечный индекс оказался равным 7,7; 7,5; 7,8. В этот же день было отстрелено несколько селезней кряквы примерно того же возраста. Ни у одного из них сердечный индекс не был меньше 10%. Резкое снижение сердечного индекса

в условиях неволи совершенно очевидно. Однако мы привели это наблюдение для того, чтобы показать, что у наших уток, воспитанных в условиях, допускающих значительно меньшую подвижность, чем те, в которых воспитываются домашние утки, сердечный индекс все же оказался значительно большим, чем у домашних, у которых он не превышает 6,5‰. Эти данные показывают, что констатируемые нами конституциональные отличия между видами наследственно закреплены, а с другой стороны, они свидетельствуют о том, что установленные рядом авторов (В. Klatt [93], R. Hesse [89], С. Н. Боголюбский [7]) отличия домашних форм от их диких предков не являются следствием менее активного образа жизни.

У млекопитающих активные виды обладают более высокими интерьерными показателями, что прекрасно иллюстрируется, например, работой С. Н. Боголюбского [5, 6], установившего следующие величины сердечного индекса для различных видов куницевых в условиях неволи: куница — $7,41 \pm 0,17$ ‰, соболь — $7,40 \pm 0,23$ ‰, норка — $6,38 \pm 0,26$ ‰, скунс — $4,6$ ‰.

Изучение влияния подвижности животных на морфо-физиологические его особенности представляет известные трудности, так как более подвижные (активные) виды оказываются обычно и более мелкими. Тем не менее, внимательное рассмотрение нашего материала, приведенного в табл. 28, показывает, что, во-первых, в ряде случаев удается с несомненностью установить интерьерные различия между видами, определяющиеся именно различием в степени подвижности сравниваемых форм (ср., например, показатели *Erinaceus europaeus* с бурозубками, мышей — с полевками), а во-вторых, дает основание для установления некоторых отличий в характере влияния на интерьер животных, его размеров, подвижности и степени затраты энергии в зависимости от типа передвижения.

Анализируя табл. 28, легко прийти к выводу, что при сравнении форм, отличающихся размерами или климатическими условиями местообитания, отличия между ними захватывают большинство изученных нами признаков. Так, например, *Sicista subtilis*, интерьерные особенности которой безусловно связаны с ее размерами, отличается исключительно высокими индексами сердца, почек, поджелудочной железы и т. д. То же самое справедливо и в отношении землероек, мыши-малютки, ласки.

У видов, интерьерные особенности которых определяются большими энергетическими затратами при движении, резко увеличенным оказывается только сердце. Прекрасным примером этого порядка может служить *Allactaga jaculus*. У этого вида относительный вес сердца почти вдвое выше, чем у других грызунов примерно равного размера, что хорошо объясняется типом его передвижения: вряд ли можно сомневаться, что прыжки требуют больших дополнительных затрат энергии. Однако относительный вес всех других органов у него меньше, чем у равных по размерам грызунов. Причины этого понятны — тип передвижения *A. jaculus* требует максимального уменьшения веса. Между тем, есть все основания думать (хотя экспериментально это проверено не было), что основной обмен этого вида существенно не отличается от других грызунов, следовательно потребность в увеличении других органов отсутствует. В противоположность этому, уменьшение общих размеров тела ведет к интенсификации обмена не только в определенные (обычно кратковременные) моменты жизни животного, но и к увеличению основного обмена. При этом увеличение всех изученных нами органов является биологически целесообразным и, как видно из приводимых таблиц, действительно наблюдается в преобладающем числе случаев. То же самое

Характеристика отдельных видов млекопитающих по комплексу показателей*
(Южное Зауралье, Степной район)

Вид	Относительный вес, ‰				Относительная длина кишечника, см		Количество гемоглобина	Количество эритроцитов, тыс.
	сердца	печени	поджелудочной железы	почки	к длине ла	к весу ла		
<i>Insectivora</i>								
<i>Sorex araneus</i> . . .	9,65	60,3	—	11,0	352	102	97	13.950
<i>Neomys fodiens</i> . . .	9,80	56,0	—	14,5	398	147	91	7.670
<i>Erinaceus europaeus</i>	—	29,2	3,4	3,68	600	118	—	—
<i>Rodentia</i>								
<i>Sciuridae</i>								
<i>Marmota bobak</i> . . .	4,7	25,4	2,25	3,4	790	234	—	—
<i>Citellus pygmaeus</i> . . .	3,22	44,0	3,44	5,76	635	222	74	4.000
<i>Citellus major</i> . . .	6,1	48,5	3,6	5,3	490	170	66,5	3.460
<i>Muridae</i>								
<i>Mus musculus</i> . . .	5,3	—	—	6,5	690	216	56	6.350
<i>Apodemus agrarius</i> . . .	8,9	53,0	—	9,2	454	152	100	5850
<i>Apodemus sylvaticus</i> . . .	8,5	53,5	—	7,0	520	170	—	7150
<i>Cricetidae</i>								
<i>Microtus arvalis</i> . . .	5,4	48,0	4,6	6,6	655	206	66,0	4800
<i>Microtus oeconomus</i>	4,7	53,0	—	7,2	480	162	80,0	6950
<i>Ellobius talpinus</i> . . .	4,9	61,0	3,0	5,2	520	154	74,0	4800
<i>Arvicola terrestris</i> . . .	4,23	36,7	—	—	730	214	88,8	4950
<i>Cricetus cricetus</i> . . .	5,0	59,0	—	4,6	590	208	84	3900
<i>Allocricetulus eversmanni</i>	7,2	39,2	—	6,0	430	143	90	6060
<i>Ochotonidae</i>								
<i>Ochotona pusilla</i> . . .	4,1	48,0	3,4	—	1040	400	65	3400
<i>Dipodidae</i>								
<i>Sicistinae</i>								
<i>Sicista subtilis</i> . . .	—	48,0	9,2	15,8	600	163	78	5400
<i>Allactaginae</i>								
<i>Allactaga jaculus</i> . . .	10,2	27,2	2,28	2,70	225	—	—	—
<i>Carnivora</i>								
<i>Mustelidae</i>								
<i>Putorius eversmanni</i> . . .	8,9	52,0	—	3,8	410	172	95,5	5150
<i>Mustela erminea</i> . . .	10,3	53,0	—	5,8	388	168	88	6200
<i>Mustela nivalis</i> . . .	—	—	—	6,75	—	—	110	7120
<i>Chiroptera</i>								
<i>Myotis dasycneme</i> . . .	12,4	79,5	—	6,75	—	—	110	7120

*) Данные по самцам.

в некоторых случаях имеет место и при изменении микроклиматических условий местообитания. Последняя закономерность очень отчетливо может быть проиллюстрирована на примере *Mus musculus*, которая по своим анатомическим особенностям довольно существенно отличается от дикожирующих видов мышей. Тот факт, что домовая мышь отличается от лесной и полевой не только значительно меньшими размерами сердца, но и других органов, говорит о том, что морфо-физиологические особенности этого вида определяются прежде всего более мягкими условиями местообитания (жилье человека), а не уменьшением активности. Стоит отметить, что особо резко образ жизни домовой мыши сказывается на содержании гемоглобина — оно более чем в полтора раза уступает соответствующему показателю *Apodemus sylvaticus*.

Помимо сердца, очень отзывчивым показателем в рассматриваемом здесь смысле является относительный вес мозга (табл. 29). Индекс мозга

Т а б л и ц а 29

Относительный вес мозга млекопитающих, %

В и д	n	M	lim
<i>Marmota bobak</i> , juv	1	7,25	—
<i>Citellus major</i> , ad	1	10,4	—
<i>Citellus major</i> , juv	3	14,5	11,4—19,0
<i>Citellus major</i> , juv	12	12,4	8,9—15,6
<i>Citellus pygmaeus</i> , ad	4	44,5	33,6—61,0
<i>Citellus</i> , <i>pygmaeus</i> , ad	1	47,0	—
<i>Citellus</i> , juv	1	55,2	—
<i>Citellus</i> , juv	2	62,1	53,5—71,0
<i>Mus musculus</i> , ad	1	24,8	—
<i>Mus musculus</i> , ad	7	24,1	23,6—24,5
<i>Arodemus agrarius</i> , ad	1	31,2	—
<i>Arodemus sylvaticus</i> , subad	2	42,8	40,2—45,5
<i>Ellobius talpinus</i> , ad	3	25,0	22,8—27,2
<i>Ellobius talpinus</i> , ad	3	19,8	16,9—22,6
<i>Microtus arvalis</i> , ad	3	14,5	14,3—15,0
<i>Microtus arvalis</i> , ad	2	17,5	14,2—20,8
<i>Microtus arvalis</i> , juv	1	32,6	—
<i>Arvicola terrestris</i> , ad	4	11,2	9,9—12,4
<i>Arvicola terrestris</i> , juv	3	24,0	18,7—33,4
<i>Arvicola terrestris</i> , juv	3	19,2	17,0—22,9
<i>Cricetus cricetus</i> , ad	2	10,3	10,0—10,6
<i>Allocricetulus eversmanni</i> , ad	1	17,5	—
<i>Ochotona pusilla</i> , juv	2	18,0	17,3—18,7
<i>Ochotona pusilla</i> , juv	3	16,0	13,6—17,8
<i>Putorius eversmanni</i> , ad	3	12,9	11,7—13,6
<i>Putorius eversmanni</i> , juv	1	18,7	—
<i>Mustela erminea</i> , ad	2	29,8	29,7—29,8
<i>Mustela nivalis</i> , ad	1	45,4	—
<i>Neomys fodiens</i> , ad	11	20,9	15,7—27,7
<i>Sorex araneus</i>	13	34,1	29,0—39,4

Примечание. Животные одного вида, но обследованные в разных местах, показаны отдельной строкой.

находится в очень отчетливой связи с размерами животного и микроклиматом его местообитания. Поэтому выделить значение «активности» вида в нашем понимании этого слова оказывается возможным относительно редко. Однако отдельные примеры весьма показательны. Из всех полевок наибольшим относительным весом мозга обладает слепушонка, что естественно объясняется ее роющим, требующим больших энергетических затрат, образом жизни. Более подвижный, склонный к относительно далеким миграциям *Cricetus cricetus* имеет, несмотря на большую величину, больший индекс мозга, чем полевки. Различия в индексе мозга рыжеватого и малого сусликов также, очевидно, объясняются различиями в активности этих форм.

Заканчивая эту главу, следует отметить, что изучение влияния активности на морфо-физиологические особенности позвоночных осложняется тем обстоятельством, что более активные формы оказываются обычно и более мелкими, или в их экологии имеются другие черты, ведущие к интенсификации обмена веществ. Тем не менее, в ряде случаев удается показать, что активные формы обладают повышенными интерьерными показателями, как этого и следовало ожидать, исходя из известной связи конституции животных от интенсивности их обмена веществ.

7. ИНТЕРЬЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ОБЩИЕ РАЗМЕРЫ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ

Зависимость интерьерных особенностей животных от общих размеров животного — вероятно одна из наиболее изученных эколого-морфологических закономерностей. Работами многих исследователей показано, что относительные размеры важнейших внутренних органов (печень, сердце, мозг, легкие, почки), концентрация красной крови и некоторые другие морфо-физиологические показатели достигают у мелких животных большего развития, чем у более крупных (С. Н. Боголюбский [4—6], Г. В. Сахарова [41], С. С. Шварц [58, 59, 62], R. Hesse [89, 90], В. Rensch [107, 108], D. P. Quiring [104] и др.). Это правило в самой общей его форме подтверждается и на нашем материале, что легко усматривается из приведенных в этой статье табл. 16—19, 22—24, 26—29.

Анализ материала привел нас к известным уточнениям правила об обратной зависимости интерьерных показателей к общим размерам животного. Наиболее существенные из них сводятся к следующему.

а. Указанное правило — правило рядов (R. Hesse, [89]) — проявляется вполне отчетливо лишь при рассмотрении форм одного вида; при проведении межвидовых сравнений исключения из правила встречаются весьма часто и определяются биологической и физиологической спецификой сравниваемых видов (С. С. Шварц, [59]).

б. Непосредственной причиной правила рядов является более интенсивный обмен веществ у мелких животных. Так как связь размеров животных с интенсивностью их обмена у различных видов и в различных группах выражена в различной степени, то и конкретное проявление правила рядов в различных группах различно (С. С. Шварц, [60]).

в. Правило рядов в одинаковой степени справедливо по отношению как к гомойотермным, так и пойкилотермным животным (С. С. Шварц [63]).

г. Правило рядов проявляется лишь в том случае, когда в должной степени учитывается образ и условия жизни сравниваемых форм (С. С. Шварц, [58—60, 62]).

Поскольку эти положения нашли себе обоснование в указанных работах автора, мы ограничимся здесь лишь некоторыми дополнениями.

Экологические особенности животного, или изменения размеров тела, связанные с интенсификацией обмена, ведут к увеличению комплекса интерьерных показателей. Это правило, как и любое другое, может иметь исключения, но в большинстве случаев проявляется достаточно отчетливо. Иллюстрацией ему могут служить интерьерные отличия между обследованными нами видами земноводных (см. табл. 25). Не трудно, однако, заметить, что различные показатели в различных группах изменяются при этом в различной степени: связь различных морфо-физиологических показателей с теми особенностями животных, которые определяют интенсивность обмена веществ, выражена в различной степени. Это обстоятельство настолько очевидно, что не требует дополнительных обсуждений. Здесь нам кажется целесообразным отметить особо тесную зависимость от общих размеров животных, размеров почек.

Размеры почек различных видов изучались в несравненно меньшей степени, чем размеры других органов; вероятно, поэтому это любопытное положение не нашло до настоящего времени отражения в литературе. Наш материал представлен в табл. 30. Ее анализ показывает, что

Таблица 30

Относительный вес почек млекопитающих
(Лесостепное Зауралье)

Вид	Количество особей										M
	Относительный вес органа, %										
	Меньше 2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	Больше 10	
<i>Sorex araneus</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,6
<i>Neomys fodiens</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,3
<i>Sciurus vulgaris</i> . . .	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	3,5
<i>Marmota bobak</i> . . .	—	1	5	—	—	—	—	—	—	—	3,4
<i>Citellus major</i> . . .	—	—	1	3	1	1	—	—	—	—	5,3
<i>C. pygmaeus</i> . . .	—	—	—	5	13	9	1	1	—	—	5,76 ±0,17
<i>Sicista subtilis</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	15,8
<i>Sicista betulina</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	12,6
<i>Ellobius talpinus</i> . . .	—	—	—	3	3	—	—	—	—	—	5,2
<i>Ondatra zibethica</i> . . .	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	3,5
<i>Microtus oeconomus</i> . . .	—	—	—	—	—	3	1	1	—	—	7,2
<i>Microtus arvalis</i> . . .	—	—	—	—	—	—	2	3	2	—	8,6
<i>Clethrionomys rutilus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,8 ±0,17
<i>Microtus minutus</i> . . .	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	8,8
<i>Mus musculus</i> . . .	—	—	—	—	2	4	2	—	1	—	6,5
<i>Apodemus agrarius</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	1	5	1	9,2
<i>Apodemus sylvaticus</i>	—	—	—	1	1	2	1	—	—	1	7,0
<i>Ochotona pusilla</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	3	4	2	12,1
<i>Cricetus cricetus</i> . . .	—	—	1	4	—	—	—	—	—	—	4,6
<i>Allocrietulus eversmanni</i> . . .	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	6,0
<i>Putorius eversmanni</i> . . .	—	—	3	2	—	—	—	—	—	—	3,8
<i>Mustela erminea</i> . . .	—	—	—	—	3	1	—	—	—	—	5,8
<i>Mustela nivalis</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	11,3

у млекопитающих размеры почек стоят в обратной зависимости к размерам тела. Корреляция эта выражена более четко, чем для какого-либо другого органа, но проявляется лишь при проведении сравнений внутри отряда. Этот вывод хорошо подтверждается анализом различий между животными одного вида различных размеров (табл. 31).

Таблица 31

Относительный вес почек птиц различных размеров

Вид и размер	Количество особей с относительным весом органа, %/nn								M
	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	
<i>Anthus trivialis</i> (Южный Урал)									
18—21 г	—	—	—	2	1	2	2	—	7,6
21—23 г	—	—	—	4	4	1	1	—	6,9
<i>Fringilla coelebs</i> (Южный Урал)									
18—21 г	—	—	—	—	—	—	3	1	8,7
20—22 г	—	—	1	1	3	—	2	1	7,1
<i>Philomachus pugnax</i> (Лесостепное Зауралье)									
95—113 г	—	—	5	3	—	—	—	—	5,3
160—190 г	1	1	3	—	—	—	—	—	4,3

Из приведенных данных можно сделать вывод, что даже незначительное различие в общих размерах влечет за собой отчетливые различия в относительном весе почек. Однако не следует забывать, что эту картину мы будем наблюдать лишь в том случае, если различия в размерах вызывают заметную интенсификацию обмена.

Горные популяции одного и того же вида обладают относительно более крупными почками, чем равнинные. Так, *Motacilla alba dukhunensis* из Карабалыкского района Кустанайской области имеет относительный вес почки $6,76 \pm 0,41\%$, а добытые на Южном Урале — $7,30 \pm 0,84\%$.

У рептилий обращает на себя внимание исключительно большой относительный вес почек у змей. У прыткой ящерицы из Степного района относительный вес правой почки колеблется от 2,9 до 4,0%, при $M = 3,4\%$. У степной гадюки из того же района средний относительный вес правой почки равен 8,9%, колеблясь от 6,0 до 11,5%. Возможно, что на относительном весе почек сказывается та же причина, которая обуславливает большой вес их сердца — большая трата энергии при движении.

У всех амфибий характер питания более или менее одинаков, поэтому различия в размерах почек у различных видов мы можем приписать влиянию различий в уровне обмена веществ. Наш материал полностью это предположение подтверждает. В Степном районе различные виды амфибий характеризуются следующими размерами почек: *Rana ridibunda* — $2,20 \pm 0,11\%$, *R. terrestris* — $3,2 \pm 0,15\%$, *B. viridis* — 6,1% от 4,6% до 8,0%. Более отчетливой связи размеров органа со степенью активности различных видов трудно было бы и ожидать.

Несмотря на то, что по относительному весу почек наш материал беднее, чем по другим показателям, он с несомненностью показывает, что

именно почки являются наиболее чувствительным органом по отношению к тем изменениям в экологии животного и его размерах, которые влекут за собой изменения в интенсивности метаболизма. Различия в размерах почек полнее отражают различия в экологии и размерах сравниваемых видов, чем различия в размерах любого другого органа. Это положение может оказаться полезным при анализе интерьерных отличий между различными формами. Его теоретическая интерпретация была нами дана в другом месте (С. С. Шварц, [59]).

Другое обстоятельство, на котором мы считаем необходимым здесь остановиться, заключается в следующем. Из приведенного нами материала хорошо видно, что размеры изученных показателей определяются не абсолютными размерами животных, а их положением по размерам в данной систематической группе. Это утверждение не трудно обосновать большим количеством примеров. Укажем на совершенно исключительно высокие показатели мышовки или мыши-малютки (см. табл. 29) и на интерьерную характеристику некоторых птиц. Кулик-воробей значительно крупнее пеночек, но индекс сердца у него значительно больше. Эта же закономерность проявляется при сравнении мелких *Fringillidae* с *Sylviidae* (см. табл. 27). Мышовки имеют значительно больший индекс почек, чем землеройки, несмотря на то, что уровень обмена у последних более высокий (см. табл. 31). Индекс почек степной пищухи значительно превосходит соответствующий показатель у более мелких мышевидных грызунов: и в данном случае размеры органа отражают не абсолютные размеры животного, а его относительные размеры в данной систематической группе (пищуха — самый мелкий представитель группы *Lagomorpha*). Совершенно очевидно, что исключительно высокие показатели ласки связаны не с ее абсолютными, а относительными размерами (самый мелкий представитель своей группы).

Связь интерьерных показателей не с абсолютными, а с относительными размерами животных 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 их существования. При этом «фоновые» физиологические особенности отдельных групп отвечают основным ее биологическим особенностям (в том числе и средним размерам, и «средней» активности). Нельзя отрицать, что такие общие особенности отдельных групп существуют, несмотря на хорошо известную экологическую дифференцировку их представителей. Чайки объединяют более крупных и менее «активных» птиц, чем, например, кулики; семейство ястребиных более крупных и менее «активных» птиц, чем семейство соколиных. Эти общие биологические (в широком смысле слова) особенности отдельных групп определяют известные общие их физиологические и биохимические особенности. Эти особенности создают возможность для приспособления отдельных видов к различным условиям существования путем изменения относительно второстепенных их морфо-физиологических особенностей, которые происходят на фоне основных физиолого-биохимических особенностей группы. Поэтому правило рядов может проявляться только в пределах одной систематической группы. Если бы оно проявлялось даже в пределах отряда, то привело бы к совершенно немислимым явлениям или к значительному сужению возможности его биологической дифференцировки. Если бы, например, размеры сердца в пределах отряда хищных определялись едиными закономерностями (как на этом вольно или невольно настаивают авторы, считающие возможным распространять правило рядов на большие систематические группы) от

белого медведя до ласки, то или у медведи индекс сердца должен был бы быть менее 1%, или у ласки более 100%; нет необходимости доказывать, что и тот, и другой случай одинаково невозможен. Это рассуждение одинаково применимо к любому отряду позвоночных.

Сказанное, с одной стороны, теоретически обосновывает допустимые пределы применения правила рядов, а с другой, показывает, что основные систематические группы не только являются естественными с точки зрения их филогенеза, но и объединяются общими основными физиологическими особенностями, определяющими характер морфо-физиологических приспособлений к конкретным условиям их существования, образа жизни и поддержания энергетического баланса. Таким образом метод морфо-физиологических индикаторов может найти себе применение и при решении вопросов эволюции различных филогенетических групп.

8. СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ, СВЯЗАННЫЕ С ДЛИТЕЛЬНЫМ ПРЕБЫВАНИЕМ ПОД ВОДОЙ (НЫРЯЮЩИЕ ЖИВОТНЫЕ)

В литературе отмечалось, что те виды животных, чей образ жизни требует частого и длительного пребывания под водой (ныряние) имеют повышенное содержание тканевого гемоглобина (миоглобина), являющегося депо кислорода. Конечно, не случайно, что наибольшее количество миоглобина обнаруживается у тюленей (D. Robinson, [111]). Однако и гемоглобин крови является депо кислорода. Следует поэтому ожидать, что у ныряющих форм содержание гемоглобина крови будет повышено. С другой стороны, задержка дыхания предъясняет и дополнительные требования к сердцу (после задержки дыхания потребность тканей в кислороде естественно резко повышается).

Сравнение нырковых уток с благородными (табл. 32) показывает, что между ними наблюдаются очень существенные отличия как в размерах сердца, так и по содержанию гемоглобина. Однако, как ясно из той же таблицы, у поганок — типичных «нырцов» — размеры сердца и количество гемоглобина лишь незначительно превышает соответствующие показатели благородных уток.

Таблица 32
Относительный вес сердца и количество гемоглобина у ныряющих птиц

В и д	Относительный вес сердца, %/100	Количество гемоглобина (по Сали)	В и д	Относительный вес сердца, %/100	Количество гемоглобина (по Сали)
<i>Podiceps griseigena</i>	8,5	70	<i>Querquedula crecca</i>	7,6	74
<i>P. nigricollis</i>	8,7	76	<i>Nyroca ferina</i>	9,4	86
<i>Anas strepera</i>	8,4	53	<i>N. fuligula</i>	10,3	85

Различие в морфо-физиологической реакции *Fuligulinae* и *Podicipidae* на сходные особенности образа жизни мы объясняем физиолого-биохимическими особенностями этих групп и видим в указанном факте подтверждения наших предположений о ведущем значении основных физиологических особенностей отдельных групп для конкретного проявления морфо-физиологических адаптаций отдельных видов (см. предыдущую главу). Более подробное обсуждение этого вопроса было нами дано ранее (С. С. Шварц [59]).

По-видимому, у млекопитающих, ведущих полуводный образ жизни концентрация красной крови повышена. Об этом свидетельствуют данные Л. В. Панышевой [40], показавшей, что у норок число эритроцитов равно 10 555 000, что весьма существенно превышает соответствующий показатель хорьков (согласно нашим данным — 5 400 000, С. С. Шварц [63]).

Наши данные по сравнительному изучению содержания гемоглобина в крови полевок (табл. 33) показывают, что переход к полуводному образу жизни (*Arvicola terrestris*) связан с заметным повышением содержа-

Таблица 33
Содержание гемоглобина у полевок
(Лесостепное Зауралье)

В и д	n	M	lim
<i>Microtus arvalis</i> . . .	1	66	—
<i>M. oeconomus</i>	3	80	43—107
<i>Ellohius talpinus</i> . . .	4	74,0	61,5—86,0
<i>Arvicola terrestris</i> . .	26	88±4,4	61,0—111
<i>Ondatra zibethica</i> . .	60	128,1	70—168

ния гемоглобина, а типично водный вид (*Ondatra zibethica*) характеризуется исключительно высоким содержанием гемоглобина в крови. Так как содержание гемоглобина в крови ондатры значительно превышает соответствующий показатель не только северных видов, но и летучих мышей, характеризующихся, кажется, наивысшим процентом гемоглобина среди млекопитающих¹, то следует считать, что это не связано с большим охлаждением животного, а является приспособлением к длительной задержке дыхания во время пребывания под водой. Стоит отметить, что из 60 обследованных ондатр из популяции, послужившей нам предметом для сравнения с другими видами полевок, — 52 имели процент содержания гемоглобина больше 100, а 14 — больше 140.

ВЫВОДЫ

1. Метод морфо-физиологических индикаторов способствует познанию экологических особенностей отдельных популяций, видов и групп животных. Полученные данные могут быть использованы при разработке теоретических основ ряда практических мероприятий (акклиматизация, прогнозы численности, планирование промысла и др.).

2. Изменчивость морфо-физиологических признаков выше, чем признаков, обычно используемых в систематике, но, как правило, коэффициенты их вариации не превышают 10—20%. Это делает сравнение популяций и видов по их интерьерным особенностям вполне надежным.

3. Изменчивость интерьерных признаков в различных классах подчиняется следующему правилу: у пойкилотермных диапазон изменчивости интерьерных признаков больше, чем у гомойотермных, но различия в диапазоне изменчивости отдельных показателей менее значительны. В основе этого правила лежит различная реакция животных этих двух групп на

¹ Согласно нашим данным в среднем 110%, при колебаниях от 93 до 113%.

изменения в характере питания. Четкое распределение питательных веществ по органам в зависимости от их физиологической значимости, которое характерно для млекопитающих и птиц, у пойкилотермных еще не получило полного развития.

4. Интерьерные особенности самцов и самок в разных группах и даже у близких видов могут быть различными. Эти различия определяются различиями в размерах и общей активности животных различного пола.

5. Характер зависимости интерьерных особенностей животных от климата области их распространения определяется биологическими особенностями сравниваемых групп и видов. В силу этого близкие формы с одинаковым распространением могут характеризоваться принципиально различными закономерностями географической изменчивости интерьерных признаков.

6. Общие климатические особенности области распространения вида воздействуют на организм животных не непосредственно, а опосредованно изменением его поведенческих и некоторых иных реакций. Поэтому обычны случаи, когда интерьерные особенности животных не соответствуют климату обследованных районов.

7. Кормовой режим животных отражается на развитии и строении ряда органов (печень, кишечник, поджелудочная железа) и активности пищеварительных ферментов. Однако, в противоположность беспозвоночным, у позвоночных животных узкая специализация в наборе пищеварительных ферментов и их активности отсутствует. Это позволяет автору выдвинуть положение о потенциальной всеядности всех наземных позвоночных.

8. Конкретное проявление зависимости интерьерных особенностей животных от их размеров и степени активности в различных группах различно и выражено тем отчетливее, чем ближе в систематическом отношении сравниваемые виды. Анализ этого положения приводит автора к выводу о физиологической и биохимической специфичности отдельных групп (родов, семейств), проявлением которой являются их морфо-физиологические особенности. Это позволяет дать теоретическое обоснование допустимых пределов применения различных правил, определяющих развитие интерьерных признаков животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алиев Г. А. Показатели красной крови овец в связи с полом, возрастом и воспроизводительной деятельностью. ДАН СССР, 1947, 17, № 3.

2. Барановская Т. Н. и Колосов А. М. Питание лисицы. Зоол. журн., 1935, 14, № 3.

3. Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.—Л., Биомедгиз, 1937.

4. Боголюбский С. Н. Эволюционная морфология домашних животных. Изв. АН СССР, серия биол., 1936, № 2—3.

5. Боголюбский С. Н. О сравнительной комплекции домашних и диких овец. ДАН СССР, 1939, 25, № 3.

6. Боголюбский С. Н. Опыт анализа комплекции разводимых зверей сем. *Mustelidae*. Труды Ин-та эвол. морфологии, 3, 1939.

7. Боголюбский С. Н. Соотношение массы органов и размеров тела у разводимых *Canidae*. Труды Моск. зоотехн. ин-та, 1, М., 1941.

8. Величко М. А. Кишечник грызунов (*Rodentia*). Уч. зап. ф-та естествознания Лен. гос. пед. ин-та, вып. 2, 1939.

9. Величко М. А. и Макеева Г. М. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов. Труды ВИЗР, вып. 2, 1940.

10. Вержбинская Н. А. Сравнительная характеристика дыхательной функции крови рептилий. Изв. АН СССР, серия биол., 1944, № 3.

11. Гептнер В. Г. и Цалкин В. И. Олени СССР. Изд. МОИП, 1947.

12. Дюрст И. Основы разведения крупного рогатого скота. Сельхозгиз, 1936.

13. Зацепина Р. А. Очерки по экологической остеологии грызунов в Татарской АССР. Уч. зап. Казанского гос. ун-та, 115, № 8, 1955.
14. Калабухов Н. И. Особенности реакции лесных и желтогорлых мышей и малого крапчатого суслика на градиент температуры. Зоол. журн., 1939, 18, вып. 5.
15. Калабухов Н. И. О зависимости темпа дыхания млекопитающих от температуры. ДАН СССР, 1944, 13, № 9.
16. Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков. Изд. Харьковского гос. ун-та, 1950.
17. Калабухов Н. И., Ладыгина Н. М. Возникновение эколого-физиологических особенностей у млекопитающих под воздействием внешней среды. Зоол. журн., 1953, 32, вып. 2.
18. Кирст Е. А. Сезонность деятельности эндокринной системы. «Природа», 1948, № 12.
19. Клейненберг Е. С. Экологический анализ морфологических и физиологических показателей у некоторых водных животных. Труды III экол. конф., ч. II, Киев, 1954.
20. Кожанчиков И. В. О физиологических условиях пищевой специализации черепахи. Зоол. журн., 1936, 13, № 1.
21. Коржув А. П. и Коштоянц Х. С. Материалы к сравнительной физиологии пищеварительных ферментов. Зоол. журн., 1934, 13, № 1.
22. Косяков К. С. Размеры эритроцитов как вторичный половой признак и его изменчивость. Труды по динамике развития, VII, 1933.
23. Кушнер Х. Ф. и Кондратьев Н. П. Картина крови и оплодотворяющая способность петухов производителей. ДАН СССР, 1946, 54, № 7.
24. Лазаренко Ф. М. и Ржевувцкая О. П. Об изменениях размеров инсулин-выделяющей железы в зависимости от внешних факторов. Труды Оренбургского с.-х. ин-та, 1, № 1, 1941.
25. Левин Н. А. Зависимость анатомического строения костного лабиринта птиц от образа их жизни. Зоол. журн., 1955, 34, № 3.
26. Лихачев А. И. Материалы к изучению системы органов пищеварения у оленей. Труды Новосибирского с.-х. ин-та, 1, 1946.
27. Лихачев А. И. Корма и органы пищеварения лосей. Труды Совещания по проблеме индивидуального разв. с.-х. животных, Киев, 1956.
28. Лэк Д. Дарвиновы вьюрки. М., Изд-во И. Л., 1949.
29. Масленникова В. Половой диморфизм в величине клеток (эритроцитов) у птиц. Труды лаб. эксперим. зоол. Моск. зоопарка, V, 1929.
30. Матвеев Б. С. Биоморфология головного мозга. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов в 1949 г., М., 1951.
31. Матвеев Б. С. Роль морфологии в очередных проблемах биологии. Зоол. журн., 1954, 32, № 4.
32. Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. Труды лаб. эвол. морфологии, 2, № 3, Изд-во АН СССР, 1932.
33. Махинько В. И. Методика исследования газообмена птичьих яиц и мелких животных. Уч. зап. Харьковского гос. ун-та, 53, 1954.
34. Михеичев В. Я. Сравнительно-анатомические исследования кишечника разводимых пушных зверей. Автореферат канд. диссертации. М., Моск. вет. академия, 1955.
35. Никулин В. Н. О возрастных особенностях желудочно-кишечного тракта речного бобра. Труды Воронежского заповед., вып. V, 1954.
36. Обухова А. Д. Взаимосвязи типа питания и структуры пищеварительного тракта у различных видов животных. «Вестник животноводства», 1948, № 2.
37. Павлинин В. Н. Биологические основы промысла кролика на Урале. Рукопись, кандидатская диссертация, Свердловск, 1950.
38. Павлинин В. Н. и Шварц С. С. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных. Зоол. журн., 1951, № 6.
39. Павлинин В. Н. и Шварц С. С. О поддержании жизнеспособности млекопитающих в природных условиях. Журн. общ. биол., 1955, № 4.
40. Панышева Л. В. Влияние фенотризина на картину крови норок. «Каракулеводство и звероводство», 1949, № 1.
41. Сахарова Г. В. К вопросу о сердечном индексе птиц. Труды Моск. зоопарка, III, 1946.
42. Сахарова Г. В. К изучению пищеварительного тракта копытных и хищных млекопитающих. Труды Моск. зоопарка, IV, 1949.
43. Слоним А. Д. К эволюции регуляции тепла в животном организме. «Усп. совр. биол.», 1937, № 6.
44. Слоним А. Д. К физиологии терморегуляции у некоторых тропических и горных животных. Физиол. журн. СССР, 1937, 22, № 1.
45. Слоним А. Д. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 3, 1945.

46. Слоним А. Д. Физиологические основы изучения экологических особенностей млекопитающих. Труды II экол. конф., II, Киев, 1950.
47. Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М., Изд-во АН СССР, 1951.
48. Слоним А. Д. и Щербак ова О. П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. III. Бюлл. ВИЭМ, 1935, № 11—12.
49. Слоним А. Д. и Щербак ова О. П. Физиология терморегуляции у низших обезьян. Архив биол. наук, 1940.
50. Соколов Е. А. Корма и питание промысловых зверей и птиц. М., Заготиздат, 1949.
51. Стрельников И. Д. Физиологические основы экологии грызунов. Сб. ВИЗР, № 7, Л., 1938.
52. Стрельников И. Д. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР, сер. биол., 1940, № 3.
53. Халилов Ф. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания. Автореферат кандидатской диссертации, Казанский гос. ун-т. Алма-Ата, 1953.
54. Халилов Ф. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания. Зоол. журн., 1955, 34, № 2.
55. Флоркен М. Биохимическая эволюция. М., Изд-во И. Л., 1944.
56. Цыцембет Дондогин. Сравнительный эколого-морфологический анализ организации пищевых Монголии. Рукопись, кандидатская диссертация, МГУ, 1950.
57. Шварц С. С. О значении постоянной температуры тела животных для скорости переваривания. «Природа», 1948, № 6.
58. Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц. Зоол. журн., 1949, 28, № 4.
59. Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфо-физиологических признаков наземных позвоночных. Рукопись, докторская диссертация, МГУ, 1954.
60. Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных. Зоол. журн., 1954, 33, № 3.
61. Шварц С. С. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля. Труды биогеохим. лаб., 1954, X.
62. Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья, Зоол. журн., 1955, 34, № 3.
63. Шварц С. С. К вопросу о развитии интрьерных признаков у позвоночных животных. Зоол. журн., 1956, 35, № 6.
64. Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Закономерности накопления аксерофтола у ондатры, ДАН СССР, 1956, 109, № 1.
65. Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в условиях лесостепного Зауралья. Сб. «Грызуны Урала». Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 8, Свердловск, 1956.
66. Addis T., Poole L., Lew Q. Quantities of protein lost by the various organs and tissues of the body during a fast. J. Biol. Chem., 1936, 115, № 2.
67. Becker F. Untersuchungen an Spechten zur Frage der funktionellen Anpassung an die mechanische Belastung. Z. Natur., 1953, 8, № 4.
68. Beer J. K. Some gross morphology of the grouse digestive tract. Murrelet, 1955, 36, № 2.
69. Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere. Göttingen, 1884.
70. Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. J. Mammal., 1950, 31, № 3.
71. Clark F. H. Correlations and body proportions by adult mice genus *Peromyscus*. «Genetics», 1941, № 26.
72. Dessauer H. Seasonal changes in the gross organ composition of the lizard. *Analisis carolinensis*. J. Exp. Zool., 1955, 128, № 1.
73. Engel S. Respiratory tissue of the large whales. «Nature», 1953, 173, № 4394.
74. Fabry P. Studies on the adaptation of metabolism I. On the glycogen reserves in the liver of rats accustomed to interrupted starvation, «Physiol. Bohemosl.», 1955, 4.
75. Fabry P. and Z. Hruza. Studies on the adaptation of metabolism 4. Adaptation of glyconeogenesis in animals, accustomed to intermittent starvation, «Physiologia Bohemosl.», 1956, V, fasc. 2.
76. Foreman J. Notes and blood data on some mammals of Durham county, N. Carolina. J. Mamm., 1956, 37, № 3.
77. Freye H. A. Beiträge zur funktionellen Anatomie des Bibers, Wissensch. Zschr: Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg. Math-naturwiss. Reihe, № 5, 1953—1954.
78. Gardner M. W. The blood-picture of normal lab. animals. A review of literature 1936—1946, J. Fran. Inst., 245.

79. Grober J. Die Massenverhältnisse des Vogelherzens. «Arch. ges. Physiologie», 1908, 125.
80. Grober J. Herzmasse und Körperarbeit. Naturwiss. Wochenschrift, N. F., 1913, 12, № 13—15.
81. Groebles F. Der Vogel, 1, 1932.
82. Harrison R. J. Adaptations in mammals. «Sci. News», 1955, 35.
83. Hatfield B. Rate of metabolism in *Microtus* and *Peromyscus*, J. Mammal., 1939, 21, № 3.
84. Herter K. Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insecten und Säugetiere «Biol. Zbl.», 1934, H. 59.
85. Herter K. Die Höhe des thermotaktischen Optimum als Art- und Rassenmerkmal bei Nagetieren. Zool. Anz., 1935, Supplbd. 8.
86. Herter K. Das thermotaktische Optimum bei Nagetieren «Zschr. vergl. Physiol.», 1936, 23, H. 4.
87. Herter K. Die Beziehung zwischen d. Ökologie u. d. Thermotaxis der Tiere. «Biologia generalis», 1943, 17, H. 1—2.
88. Herter K. Der Temperatursinn der Säugetiere. Leipzig, 1952.
89. Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 1921, 38.
90. Hesse R. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage. Jena, Gustav Fischer Verlag, 1924.
91. Jilly K. Maß u. Gewicht des Herzens v. Rind u. Schwein. Diss Budapest., 1929.
92. Irving L., Scholander P. F., Grinnell V. Respiration of sloth, J. Cell. and comp. Physiol., 1942, 20.
93. Klatt B. Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. «Biol. Zbl.», 1919, 39, H. 3.
94. Kramer G. Der Ruheumsatz von Eidechsen und seine quantitative Beziehung zur Individengröße. Zschr. vergl. Physiol., 1934, 20, H. 5.
95. Latimer H. R. Prenatal Growth of the body system of the single-comb white Leghorn Chickens. J. of agricult. research, 1924, 29.
96. Latimer H. R. Correlations of organ weight with body length a. with other organ weights in an adult cat. «Growth», 1947, 11, № 1.
97. Magnon A. La tube digestive et le régime alimentaire des oiseaux. Collection de morphologie dynamique. 111, Paris, 1911.
98. Magnon A. Association française par l'Avancement des Sciences, 41. Cession Nimes, 1912.
99. Magnon A. Gewicht des Herzens. Jena, 1912.
100. Magnon A. Le poids des muscles pectoraux et le poids du coeur chez les oiseaux. C. R. Assoc. franc. sess., 1913, 41.
101. Munro H. N. The influence of the protein and energy content of the diet on the liver. «Froc. Nutr. Soc.», 1954, 13, N 2.
102. Parrot A. Über die Größenverhältnisse des Herzens bei Vögeln. Zool. Jahrb. Aht. f. Syst., 1894, 7, H. 3.
103. Pearson O. F. Metabolism of small mammals. «Zoology», 1947, 23, № 2.
104. Quiring D. P. Brain, heart, thyroid, adrenals and habitat. «Growth», 1946, № 10.
105. Rensch B. Eine biologische Reise nach den kleinen Sunda-Inseln. Berlin, 1930.
106. Rensch B. Der Einfluß des Tropenklimas auf den Vogel. Proc. 7 Int. Ornithol. Congress, Amsterdam, 1930.
107. Rensch B. Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung. «Biol. generalis», 1943, 27, H. II.
108. Rensch B. Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jahrbücher, Abt. Physiol. 61, 1943.
109. Rensch B. und Relative J. Organmasse bei tropischen Warmblütern. Zool. Anzeiger, 1956, 156, H. 5—6.
110. Riboisiere J. Recherches organometrique en fonction du regime alimentaire sur les oiseaux. Coll. de Morphol. dynamique, 11, Paris, 1910.
111. Robinson D. The muscle haemoglobin of seals in diving. «Science», № 90.
112. Schneider F. Gewicht von Herz, Lunge, Niere u. Milz des Rindes. Zeitschr. Fleisch. u. Milchyg., 1904, 14.
113. Stieve H. Untersuchungen an Wirbeltieren, I. Der Einfluß des Aufenthalts in hohen Lagen auf die Herzgröße einiger Vogelarten. «Zool. Anzeiger», 1933, 110, H. 5.
114. Strohl J. Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge I. Ein Vergleich zwischen Alpen- und Moorschneehühnern. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., 1910, 30, H. 1.
115. Vonk H. J. Die Verdauung bei den Fischen. Zschr. vergl. Physiol., 1927, 5.
116. Vonk H. J. Die Verdauung bei den niederen Vertebraten. «Advances in enzymology», 1941, № 1.
117. Scholander P. F., Hock R., Walters V., Johnson F., Irving L. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. «Biol. Bull.», 1950, 99, № 2.

**Работы автора и его сотрудников, опубликованные после подготовки
настоящей статьи к печати**

Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Зоол. журнал, т. XXXVII, вып. 2, 1958.

Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки (*Sorex arcticus* Kerr). Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, 1959.

Шварц С. С. О путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micro-mammalia*) к условиям существования в Субарктике. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, 1959.

Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, Сборник «Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале», Свердловск, 1959.

Шварц С. С. и Добринский Л. Н. Некоторые интерьерные особенности птиц Заполярья. Вторая Всесоюзная орнитологическая конференция, Тезисы докладов. М., Изд-во МГУ, 1959.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 11, Свердловск, 1959.

Добринский Л. Н. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, 1959.

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Стр.	Строка		Напечатано	Следует читать
	св.	сн.		
3	5		возникновению	возникновению,
9	19		на	еще на
26	18		происходит	проходит
33	3		675,0	674,2
36	21		anntinum	apnotinum
37	4—5		aceiosella	acetosella
55		6	, П. В. Луговых [15].	(П. В. Луговых [15]).
65		1	1939.	1959.
70		2—1	glanca,	glausa,
70		7	Sphagnum	Sphagnum
71	3		Аауснии,	Ауснии,
72	25		robustum	Russowii
72	27		irrigna ₂ ,	irrigua ₂ ,
72		17	Melamyrum	Melampyrum
77		9	Chamaedophue	Chamaedaphne
77		10	Polygou Bistorta,	Polygonum bistorta,
93	10		S. V. Golzmujeri	S. v. golzmajeri
123	Табл. 7 заголовков		Pali)	Pail.)
138	Табл. 10 1-я графа, 3 сн.		Hirundo ratica	Hurindo rustica
144	Табл. 16 заголовок 5-й графы		Вес тела, <i>g</i>	$\sqrt[3]{P^{**}}$
144	Табл. 16 7-я графа		Все цифры в 7-й графе	таблицы увеличить на 10
145	Табл. 17 заголовков 4-й графы		кишечника	кишечника, %
145	Табл. 17 1-я графа 9 сн.		G. fluqilegus	C. frugilegus
147	Табл. 18 заголовков 6-й графы		Вес тела, <i>g</i>	$\sqrt[3]{P}$
154	Табл. 23 1-я графа 14 св.		Actitia	Actitis

Стр.	Строка		Напечатано	Следует читать
	св.	сн.		
154	Табл. 23 1-я графа 10 сн.		ferax	ferox
157	5		из	от
159	Табл. 25 заголовок 7-й графы		То же, % к	То же, к
161	Табл. 26 1-я графа 10—11 св.		Chelidonias	Chlidonias
162	Табл. 26 1-я графа 28 св.		trifalis	trivialis
162	Табл. 26 1-я графа 21 сн.		domesticug	domesticus
166	Табл. 29 1-я графа 11—12 св.		Arodemus	Apodemus