

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVII

ВЫП. 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1958

МЕТОД МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ В ЭКОЛОГИИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

С. С. ШВАРЦ

*Лаборатория зоологии Института биологии Уральского филиала Академии наук СССР
(Свердловск)*

По мере развития экологических исследований специфика экологии как самостоятельной научной дисциплины проявляется все более отчетливо. Становится очевидным, что по существу экология — это изучение популяций. При этом достаточно определенно характеризуется предмет экологического исследования (в центре внимания эколога стоят популяции, 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 неодинаковых условиях внешней среды и разработка методов управления динамикой популяций важнейших видов.

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, взаимоотношения с популяциями других видов животных и растений и т. д. 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. полевые исследования стали дополняться физиологическими экспериментами, целью которых является установление степени соответствия физиологических особенностей отдельных видов и популяций животных их экологическим особенностям.

К этому циклу исследований должно быть прежде всего отнесено изучение различных сторон терморегуляции экологически различных видов и популяций (Стрельников, 1933, 1940; Калабухов, 1939, 1939а, 1944, 1950; Слоним, 1937, 1937а, 1945, 1950, 1951; К. Herter, 1934, 1935, 1936, 1940, 1943, 1952; Слоним и Щербакова, 1935, 1940, и др.), реакций газообмена на изменение внешней среды (Калабухов, 1950; Махинько, 1954; L. Irving, P. F. Scholander, V. Grinnell, 1942; D. M. Hatfield, 1939; G. Kramer, 1934; O. P. Pearson, 1947 и др.), изменений в составе крови и гематологической характеристики различных форм (Калабухов, 1950; J. Foreman, 1956 и др.) и некоторые другие вопросы. Эти и им подобные исследования, физиологические по существу, но имеющие четкую экологическую направленность, обычно именуются «эколого-физиологическими». Основная ценность эколого-физиологических исследований заключается в том, что благодаря им возникает 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 в зависимости от колебаний условий внешней среды и тому подобных вопросов в значительной степени ограничены. При помощи эколого-физиологического — лабораторного — метода исследования невозможно охарактеризовать состояние конкретной популяции и тем более невозможно дать характеристику закономерностей изменений этого состояния. Сила эколого-физиологического метода — в точности характеристики физиологических особенностей животных, его слабость — в невозможности 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. Одним из путей решения этой задачи является изучение морфологических особенностей близких форм животных. Исследования этого типа (Матвеев, 1951, 1954; Клейненберг, 1954; Дондогин, 1950; Зацепина, 1955; Левин, 1955; F. Becher, 1953; S. Engel, 1953; H. A. Freye, 1953—1954; R. J. Harrison, 1955; К. Чопек и Ю. Чопек, 1955 и др.) позволили установить ряд морфологических отличий безусловно адаптивного характера между весьма близкими формами, способствуя тем самым 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 позволили 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 и рассматривается лишь как средство изучения реакций популяций в целом на изменение условий существования, как средство изучения конкретных механизмов реакций 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 условий внешней среды); 3) в своей совокупности создают более или менее полное представление о физиологическом состоянии животных; 4) не требуют для обследования сложного лабораторного оборудования (обследование может быть проведено в природной обстановке); 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 в самом начале XX в. Так, Штроль (J. Strohl, 1910), изучая относительный вес сердца белых куропаток, установил, что горные популяции имеют более высокий индекс сердца, а Гессе (R. Hesse, 1921) показал зависимость величины сердечного индекса позвоночных от ряда факторов внешней среды. Сходные закономерности были получены другими авто-

рами при сравнении размеров некоторых органов (сердце, печень, почки, мозг) у популяций различных видов в неодинаковых условиях среды (Машковцев, 1932; D. P. Quiring, 1946; B. Rensch, 1943, 1948, 1954 и др.). Изучение гематологических показателей животных позволило прийти к выводу, что метод, который мы называем методом морфофизиологических индикаторов, может быть с успехом применен не только для установления межпопуляционных или межвидовых отличий, но и для изучения некоторых вопросов сезонной изменчивости популяций (Калабухов, 1950; Калабухов, Ладыгина и Майзелс, 1950).

Однако, если эколого-физиологический метод исследования, привлекающий к себе внимание как зоологов, так и физиологов, нашел широкое распространение и развитие, то метод морфо-физиологических индикаторов по существу не имеет серьезного значения в экологических исследованиях. Между тем практика показала, что он может быть весьма полезен при решении самых разнообразных экологических проблем.

В настоящей статье мы делаем попытку определить место метода морфо-физиологических индикаторов в комплексе экологических исследований и наметить некоторые пути его дальнейшего развития. При этом мы основываемся преимущественно на 10-летнем опыте работы Лаборатории зоологии Института биологии Уральского филиала Академии наук СССР.

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ

В качестве морфо-физиологических индикаторов в нашей лаборатории 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, количество жировых резервов и йодное число наружного и внутреннего жира, активность амилалитических и протеолитических ферментов поджелудочной железы и слизистой оболочки верхних отделов кишечника.

Индекс органов вычисляется как отношение веса органа к весу тела. Для исследования могут быть использованы только быстро умерщвленные животные (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 разной степени; при этом у различных видов это выражается по-разному (Павлинин и Шварц, 1951). 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 окружающего 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. Особо тщательно следует взвешивать сердце, а также надпочечник у хищных млекопитающих. При извлечении головного мозга вскрывают крышу черепа и перерезают обонятельные доли мозга, затем череп переворачивают, и мозг выпадает из черепной коробки при незначительном надавливании тупым концом скальпеля. При этом гипофиз остается в турецком седле и также взвешивается. Чем меньше орган, тем более важно производить взвешивание возможно быстрее во избежание потери веса в результате испарения.

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

При определении количества гемоглобина и форменных элементов крови пользуются обычными методами. Для мелких животных желательно употреблять меланжеры с более дробными делениями. 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 недостатка влаги в корме, то определение у него содержания гемоглобина и эритроцитов дает значительно повышенные результаты (Павлинин и Шварц, 1951).

Определение содержания витамина А при помощи общепринятой в лабораторной практике методики в экологических исследованиях непримлемо. Поэтому первоначально мы ограничивались применением качественной пробы на витамин, позволяющей судить о большом или малом содержании его 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 (Шварц, Смирнов, Кротова, 1956).

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. В поле жир собирается в пробирки. В лаборатории жир каждой пробы экстрагируется эфиром, раствор сливается в чашки Петри и испаряется. Йодное число определяется в очищенном таким способом жире, что исключает возможность ошибок вследствие загрязнения материала.

Активность пищеварительных ферментов определялась при помощи методики, примененной П. А. Коржуевым и Х. С. Коштоянцем (1934).

Некоторые другие детали, касающиеся техники и методики проведенных работ, упомянуты ниже, а также описаны в работах сотрудников нашей лаборатории (Шварц, 1948, 1949, 1954, 1954а, 1954б, 1955, 1957; Павлинин, Шварц, 1951, 1955; Шварц, Смирнов, Кротова, 1956; Смирнов и Шварц, 1957; Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957 и др.).

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. 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 используются так называемая 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 только по отношению к животным одинаковых размеров и для сравнения изменчивости одних и тех же признаков. Поэтому мы предпочитаем пользоваться другим показателем — коэффициентом вариации (C), что дает возможность сравнивать изменчивость различных признаков у различных 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			Длина кишечника в % к длине тела	Колич. эритроцитов
	сердца	печени	поджелудочной железы		
Земноводные					
<i>Rana ridibunda</i>	3,2	14,9	—	4,9	—
<i>R. 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.

Таблица 2

Коэффициент вариации различных интерьерных признаков птиц и млекопитающих

№ п/п	Вид	Относительный вес			Длина кишечника в % к длине тела	Колич. эритроцитов
		сердца	печени	поджелудочной железы		
Птицы						
1	<i>Fulica atra</i>	26,8	32,6	—	26,8	—
2	<i>Philomachus pugnax</i>	11,6	21,8	—	—	42,0
3	<i>Tringa stagnatilis</i>	23,4	32,6	—	4,2	—
3a	<i>Vanellus vanellus</i>	—	—	—	—	14,1
4	<i>Calidris minutus</i>	11,3	—	—	22,6	—
5	<i>Phalaropus lobatus</i>	11,3	20,8	35,4	11,1	—
6	<i>Chlidonias nigra</i>	7,4	11,0	26,0	10,6	—
7	<i>C. leucoptera</i>	8,3	9,0	—	6,6	—
8	<i>Larus ridibundus</i>	—	—	—	—	22,0
9	<i>Podiceps nigricollis</i>	19,0	10,6	—	8,2	17,0
10	<i>Chloris chloris</i>	5,5	11,2	—	19,4	—
11	<i>Acanthis flavirostris</i>	8,1	16,6	29,0	14,0	14,7
12	<i>Erythrura erythrura</i>	2,5	3,4	—	7,1	—
13	<i>Emberiza schoeniclus</i>	8,1	5,9	—	10,6	—
14	<i>Melanocorypha leucoptera</i>	10,2	12,6	—	9,7	14,5
15	<i>M. yeltoniensis</i>	16,7	18,7	—	9,5	—
16	<i>Calandrella cinerea</i>	6,7	17,2	23,2	6,0	11,9
17	<i>C. pispoletta</i>	11,5	19,3	36,6	11,6	—
18	<i>Alauda arvensis</i>	13,0	11,8	25,0	10,4	9,7
19	<i>Motacilla alba</i>	16,8	22,4	—	11,7	8,4
20	<i>M. alba</i> (из другого района)	—	—	—	—	18,4
21	<i>Anthus trivialis</i>	10,2	13,8	—	—	14,9
22	<i>A. trivialis</i> (из другого района)	9,2	—	—	—	—
23	<i>Parus cyanus</i>	5,6	17,9	—	13,4	—
24	<i>P. atricapillus</i>	6,9	13,6	—	15,4	—
25	<i>Saxicola torquata</i>	9,3	22,6	—	14,6	—
26	<i>S. rubetra</i>	1,6	11,6	—	8,2	—
27	<i>Oenanthe oenanthe</i>	—	—	—	—	13,8
28	<i>Luscinia svecica</i>	12,7	—	37,0	8,1	—
29	<i>Riparia riparia</i>	16,2	19,5	20,6	11,1	—
30	<i>Cerchneis tinnunculus</i>	—	—	—	—	10,6
Млекопитающие						
1	<i>Citellus pygmaeus</i>	6,7	21,4	46,8	22,6	—
2	<i>Ondatra zibethica</i>	11,0	19,9	—	—	20,6

Коэффициент вариаций 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 величин одного порядка.

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 и содержания витамина А 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; 60,6; 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 отличия между весенними и позднелисными ондатрами выступают вполне отчетливо.

Аналогичные данные получены нами и для ряда других показателей: развития надпочечников и гипофиза, содержания витаминов в различных

органах, количества эритроцитов и т. п. Они показывают, что представление об исключительно большой индивидуальной изменчивости интерьерных особенностей животных является необоснованным; их привлечение для характеристики особенностей отдельных групп животных кажется поэтому вполне оправданным.

ОСНОВНЫЕ ОБЛАСТИ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ

В данной главе мы имеем ввиду показать, при решении каких экологических вопросов применение метода морфо-физиологических индикаторов оказывается особенно эффективным. Основные положения этой главы иллюстрированы примерами из практики нашей лаборатории. Следует, однако, отметить, что мы рассматриваем их не более как иллюстрации; подробный биологический анализ этих материалов дан в других работах лаборатории — уже опубликованных или находящихся в настоящее время в печати.

Специфика популяций и микропопуляций

До настоящего времени основной областью применения морфо-физиологического метода являлось изучение особенностей видов и географических форм внутри вида. При этом было обнаружено, что в условиях требующих интенсификации обмена веществ (северный или горный климат, повышение активности и т. п.), популяции характеризуются повышенными показателями. Поскольку этому вопросу посвящено большое количество исследований (Машковцев, 1932; Калабухов, 1950; J. Strohl, 1910; R. Hesse, 1921; V. Rensch, 1948, 1954; D. P. Quiring, 1946 и др.) и биологическая расшифровка полученных данных не представляет особых затруднений (большинство изученных интерьерных признаков прямо связано с обменом веществ), мы позволим себе ограничиться лишь напоминанием.

Значительно менее изучены отличия между микропопуляциями — частями популяций, изолированными в определенные сезоны года. Такие микропопуляции часто различаются как морфологическими особенностями своих представителей, так и структурой. Однако не менее часто при помощи обычных методов, применяемых в экологии, отличий между микропопуляциями констатировать не удается. В этих случаях рекомендуемый нами метод может быть весьма эффективным. Констатируемые в отдельных случаях микропопуляционные отличия (например, количество резервного витамина или резервных питательных веществ) легко и естественно объясняются незамеченными отличиями в условиях существования; в других случаях сам факт наличия морфо-физиологических различий между популяциями наталкивает на поиски различий в микроусловиях существования и дает для этих поисков необходимые ориентиры. Насколько значительными могут быть микропопуляционные различия, показывают следующие примеры.

Осенью 1954 г. нами были обследованы ондатры из двух районов: Звериноголовского района Курганской области и Бродоколмакского — Челябинской. Оба района находятся в пределах лесостепной зоны Южного Зауралья. Результаты этого обследования представлены в табл. 3.

Как видно, ондатры из Звериноголовского района отличаются относительно меньшими индексами органов, что указывает на большее накопление резервных питательных веществ (когда вес тела увеличивается, индексы падают); меньшей относительной длиной кишечника, что свидетельствует о большей питательности корма; меньшим весом надпочечников и гипофиза, что указывает на меньшую степень напряженности организма; большим весом придатков, что говорит о большой продолжительности периода половой активности самцов; более высоким содержанием витами-

на А в печени, что уже непосредственно указывает на лучшие кормовые условия.

Все это говорит о том, что в Звериноголовском районе ондатры находятся в лучших условиях существования. Это подтверждается и прямыми наблюдениями — кормовая база здесь более разнообразна. Однако далеко не всегда различия, например кормовой базы, могут быть правильно оценены, зачастую трудно сказать, насколько они существенны. Метод морфо-физиологических индикаторов дает возможность правильно оценить степень соответствия условий среды потребностям животного, существенно дополняя аналогичную оценку по интенсивности размножения

Таблица 3

*Интерьерная характеристика * ондатр (самцов) из Звериноголовского и Бродоколмакского районов*
Осень 1954 г.

Показатели	Бродоколмакский район		Звериноголовский район	
	Вес ондатры в г			
	500—700	более 800	500—700	более 800
Индекс сердца в ‰	5,8(38)	5,1(40)	5,2(10)	4,6(6)
Индекс печени в ‰	43,0(39)	45,4(39)	42,1(10)	38,0(5)
Индекс почки в ‰	4,9(38)	4,9(39)	4,4(10)	4,1(6)
Индекс мозга в ‰	72,5(25)	59,0(19)	84,0(8)	54,0(3)
Относительная длина кишечника в ‰	195(34)	193(34)	158(11)	145(5)
Относительная длина слепого кишечника в ‰ (по отношению к длине кишечника)	0,128(39)	0,132(38)	0,199(9)	0,192(5)
Относительный вес надпочечника в ‰	0,11(37)	0,25(36)	0,9(11)	0,17(6)
Относительный вес гипофиза в ‰	0,016(20)	0,029(8)	0,011(7)	0,017(3)
Относительный вес придатка семенника в ‰	0,87(17)	1,53(18)	1,76(9)	1,8(5)
Содержание витамина А в печени в мг %	0,5(39)	1,13(21)	0,6(16)	3,9(5)

* Указаны средние величины; в скобках — число обследованных особей.

приросту популяции. (Прирост популяции в значительной степени зависит от давления со стороны хищников, а интенсивность размножения далеко не всегда возможно определить, так как сбор массового материала в период размножения часто бывает невозможен).

Изучая интерьерные особенности птиц равнинного Зауралья и горного Южного Урала (на одной широте), мы обратили внимание на то, что популяции, обитающие на высоте до 600 м над ур. м., по своим интерьерным особенностям существенно не отличаются от равнинных. Между тем птицы, добытые с вышерасположенных территорий (от 600 до 1100 м над ур. м.), отличаются рядом особенностей, из которых наиболее существенная — резко увеличенные размеры печени. Не вдаваясь в причинный анализ этих отличий, который дан в другом месте (Шварц, 1949), на приведенном примере полезно подчеркнуть, что метод морфо-физиологических индикаторов помогает установить «границы» в условиях существования при постепенном изменении условий среды.

Важно отметить и то, что, констатируя отличия между популяциями, мы в ряде случаев получаем суждения о степени их жизнеспособности. Так, например, в весенней популяции грызунов такие признаки, как снижение относительного веса печени, гипертрофия коры надпочечников, инволюция лимфоидной ткани и т. д. (J. J. Christian, 1950), свидетельствуют о пониженной способности популяций мелких грызунов противостоять неблагоприятным условиям существования. У ондатры особо резкое и раннее увеличение размеров надпочечников в осенне-зимнее время говорит о возможном перенапряжении организма со всеми вытекающими отсюда последствиями. Отсутствие резко выраженного увеличения размеров печени у птиц, рептилий и (в меньшей степени) у млекопитающих в период раз-

множения указывает на нарушение кормового режима (Шварц, 1954). Отсутствие характерного для зимнего периода накопления запасов витамина в печени у ондатры позволяет предвидеть истощение запасов витамина у самок в ранне-весеннее время (Шварц, Смирнов, Кротова, 1956).

Несомненно, что развитие метода морфо-физиологических индикаторов позволит существенно расширить возможности оценки жизнеспособности популяций и, соответственно с этим, поможет создать предпосылки для более правильного построения прогнозов динамики их численности.

Биологическая специфика различных возрастных групп

Работами ряда экологов показано, что роль различных возрастных групп в поддержании численности популяции различна. Эта мысль нашла наиболее полное развитие в работах И. Я. Полякова (1949, 1950) и его сотрудников (Поляков и Пегельман, 1950 и др.). Неодинаковая роль животных разного возраста в динамике популяций определяется различной способностью приспособления к периодическим и непериодическим изменениям внешних условий, в силу чего их выживаемость в различных условиях также различна. Надо сказать, что суждение об этом создается преимущественно на основании изменения численности различных возрастных групп после резких изменений во внешней среде (Поляков, 1949, 1950) или в экспериментальных условиях (Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957). Применение метода морфо-физиологических индикаторов создает предпосылки для оценки физиологического состояния животных разных возрастов в различных условиях внешней среды и тем самым — для предвидения возможного изменения их численности.

На водяных крысах нами (Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957) было показано, что не только различные возрастные группы, но и различные поколения (в одинаковом возрасте) обладают неодинаковой способностью приспособления к измененным условиям существования. Различия между поколениями также могут быть изучены путем морфо-физиологического их исследования.

Для примера приведем констатированные нами (Смирнов, Шварц, 1958) различия между различными поколениями у ондатры. В частности, показано, что второе поколение характеризуется (по сравнению с первым, в одинаковом возрасте) значительно более длинным кишечником, более крупными сердцем и печенью, меньшими размерами надпочечников самок и некоторыми другими особенностями, которые дают основание для суждения о степени жизнеспособности животных различных поколений. Биологической специфике поколений до настоящего времени уделялось незначительное внимание. Применение морфо-физиологического метода может быть в этом отношении весьма полезным.

Сезонные изменения состояния животных

Сезонный ритм жизни животных имеет следствием сезонное изменение их физиологических и морфологических особенностей. Чем более глубоко мы изучаем биологию отдельных видов, тем более полно можем охарактеризовать особенности животных на различных стадиях сезонного цикла и в период подготовки к ним (подготовка к спячке, зимовке, перелету, кочевкам, размножению и т. п.). Отдельные вопросы, относящиеся к этой проблеме, изучены в настоящее время очень полно (например, различия в характере накопления резервных веществ в различные сезоны года, сезонная смена покрова и т. п.), другие находятся только в стадии накопления материала, но в целом принципиальная сторона проблемы может считаться решенной. Способность животных к изменению морфо-физиологических особенностей в различные сезоны года — важнейшая предпосылка сохранения их численности, поэтому она является ведущим эколо-

гическим приспособлением. При оценке состояния популяций с этой точки зрения особое значение имеет изучение хода накопления резервного жира и изменения его химического состава, изменение относительного веса печени, изменение веса надпочечников, количество резервного витамина А в печени. Конкретные пути применения этих показателей для изучения сезонной цикличности жизнедеятельности животных и популяций могут быть проиллюстрированы следующими примерами.

Наши исследования, проведенные на ондатре, показали, что ряд показателей претерпевает в течение года существенные изменения. Йодное число жира в зимнее время больше, чем весной и летом, что хорошо объясняется известной связью, существующей между этим показателем и внешними условиями, в частности температурными (G. Vauk, 1951). Количество витамина А у молодых ондатр остается в течение всего лета на очень низком уровне, повышается к осени, а в течение зимнего времени происходит интенсивное его накопление; весной, в связи с резким увеличением потребностей организма животного в витамине, происходит резкое уменьшение его содержания в печени. В течение всего лета содержание витамина в печени кормящих самок ничтожно, у самцов несколько выше, но также никогда не достигает значительных величин (Шварц, Смирнов, Кротова, 1956).

Одним из важных физиологических изменений, происходящих в организме ондатр с наступлением зимы, является значительное увеличение веса надпочечника, что хорошо согласуется с известными представлениями о роли кортикостероидов в тепловом обмене животного (Юдаев, 1956). У самок в этот период вес надпочечников, наоборот, падает в связи с окончанием периода лактации, но удерживается, несмотря на это, на более высоком уровне, чем у самцов. Весной вес надпочечников самцов снова падает, а у самок возрастает в связи с наступлением периода размножения.

Аналогичные изменения наблюдаются и в развитии ряда других признаков. Однако и рассмотренных примеров достаточно, чтобы проиллюстрировать интересующее нас положение. Общий ход изменения показателей в разных популяциях один, но конкретное проявление закономерностей, которые этими изменениями управляют, различно не только в различных популяциях, но и в разные годы. Эти различия позволяют весьма значительно углубить наши представления о сезонной динамике морфо-физиологического состояния животных.

Направление ведущего приспособления к специфическим условиям существования

Изучение особенностей популяций позволяет правильно понять ведущее направление, по которому идет приспособление популяции, и оценить значение отдельных элементов специфического природного комплекса, исходя из биологических особенностей определенного вида.

При изучении птиц горной части Южного Урала нами было отмечено, что одним из наиболее выраженных отличий от равнинных популяций Зауралья является резкое увеличение индекса печени (Шварц, 1949, 1954), которое по ряду соображений нельзя было приписать влиянию температурных различий мест их обитания; причину констатированного явления мы склонны были видеть в том, что особенности южноуральского климата (частые дожди, туманы, резкие падения температуры) вызывают у птиц частые перерывы в кормлении, периодические и непродолжительные голодовки, чем и обуславливаются увеличенные размеры печени. Это предположение позднее нашло себе подтверждение в работах чехословацких физиологов (P. Fabry, 1955; Z. Hruza a. P. Fabry, 1955; P. Fabry a. Z. Hruza, 1956), показавших в условиях эксперимента, что периодические голодовки вызывают у животных способность к повышенному и ускоренному

накоплению гликогена, в соответствии с чем вес их печени увеличивается. Таким образом, проведенное исследование дает возможность утверждать, что одной из важнейших особенностей существования птиц в условиях Южного Урала являются постоянные краткосрочные голодовки, вызываемые частыми дождями и туманами, мешающими нормальной кормежке.

Весьма неожиданно к аналогичному выводу привело нас изучение особенностей широко распространенных видов полевок и насекомоядных в условиях Приполярья. Оказалось, что единственным бесспорным отличием полярных популяций ряда видов (*Clethrionomys rutilus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus oeconomus*, *Sorex arcticus*) являются увеличенные размеры печени (Шварц, 1957).

К аналогичным выводам пришел в нашей лаборатории и К. И. Копеин при изучении интерьера полярного подвида узкочерепной полевки *Microtus gregalis major* (Копеин, 1957). Так как изменение температуры среды неизбежно влечет за собой изменение индексов ряда органов, то отсутствие этих изменений у полярных полевок говорит о том, что их продвижение на север сопровождалось не приспособлением к пониженной температуре, свойственной данному климату, а в приобретении поведенческих реакций, позволяющих им выбирать соответствующие их природным особенностям (выработанным значительно южнее) микроклиматические условия. Однако при этом типичный ритм кормления оказывается нарушенным, в связи с чем и наблюдаются резко увеличенные размеры печени у полярных полевок.

Этот пример показывает, что морфо-физиологическое исследование популяций может служить важным подспорьем при определении путей их приспособления к данным условиям существования.

Другая сторона той же проблемы заключается в том, что морфо-физиологический метод позволяет обнаружить влияние на популяцию таких факторов внешней среды, которые другими путями могут быть обнаружены со значительно большим трудом и с меньшей степенью достоверности. К числу таких факторов прежде всего относятся геохимические особенности территории, населенной данной популяцией, влияние которых на диких животных до сих пор почти не подвергалось изучению. Между тем морфо-физиологическое обследование одной из геохимических ландшафтных провинций показало, например, что повышенное содержание в почве и воде меди или никеля вполне отчетливо отражается на интерьерных особенностях некоторых животных, в первую очередь земноводных (Шварц, 1954).

Биологическая оценка анатомических особенностей животных

Морфо-физиологическое исследование разнообразных как по систематическому положению, так и по экологическим особенностям животных позволяет правильно оценить связь между определенными анатомическими особенностями животных и их особенностями биологическими.

Так, например, было отмечено, что животные, питающиеся животной пищей, имеют более крупную печень, чем растительоядные. Однако привлечение к изучению этого вопроса более разнообразного материала показало, что в разных группах эта зависимость имеет различную направленность. У млекопитающих хищники имеют наибольшую печень, у птиц — наименьшую; среди воробьиных наибольшую печень имеют насекомоядные виды, но в то же время питающиеся насекомыми дятлы и кукушки обладают наименьшей по сравнению с другими птицами печенью. Эти наблюдения создают основу для анализа, показывающего, что размеры печени определяются в первую очередь не особенностями кормового режима, а теми особенностями физиологии и экологии, которые определяют стойкость животных по отношению к голоданию.

Ряд авторов пришел к заключению, что относительная длина кишечника связана с размерами тела животных прямой корреляцией (B. Rensch,

1943). Более разнообразный материал показывает, однако, что это правило не имеет всеобщего значения. У землероек, например, длина кишечника связана с размерами тела отрицательной корреляцией (Шварц, 1956), у полярных полевок (данные К. И. Копейна) при увеличении размеров тела относительная длина кишечника остается практически неизменной и т. п. Эти данные показывают, что длина кишечника определяется общим уровнем интенсивности обмена веществ, связь же ее с размерами тела животного — лишь косвенная и поэтому выражение этой связи в различных группах животных различно.

Таким образом, метод морфо-физиологических индикаторов позволяет дать биологическую оценку анатомическим особенностям животных.

Особенности роста и развития молодых животных

Изучение морфо-физиологических особенностей животных позволяет установить экологическую обусловленность в характере развития близких форм и, таким образом, углубить их экологическую характеристику. Так, например, у всех изученных видов амфибий рост тела животного сопровождается уменьшением индекса сердца, за исключением *Bufo viridis*. У этого вида, в соответствии с большей подвижностью взрослых особей, рост сопровождается увеличением относительных размеров сердца. Аналогичные различия отмечены между отдельными видами птиц, грызунов, насекомоядных и т. д. (Шварц, 1955, 1956). Интерьерные различия между близкими видами часто проявляются не в особенностях взрослых особей, а в ходе развития определенного комплекса признаков. Это дает возможность установить типичную для данного вида картину возрастного развития таких признаков, которые особенно чутко реагируют на изменение внешних условий. Нарушение этой типичной картины их возрастной изменчивости сигнализирует о неблагоприятных воздействиях внешних условий и дает основание для предвидения определенного хода динамики популяций. Так, например, более резкое по сравнению с нормой снижение веса печени растущих животных указывает на явное нарушение нормального режима кормления. Необычно раннее увеличение надпочечников осенью, позднее и медленное накопление жира или витамина, особо резкое изменение относительного веса сердца при смене сезонов года и т. д. говорят о том, что специфические погодные условия определенного, года вызывают существенное отклонение в динамике физиологических особенностей организма. Конкретные причины этих отклонений почти всегда находят себе естественное объяснение.

Следует отметить, что суждение о нарушениях в ходе развития молодых животных может быть составлено не только на основе изучения собственно возрастных признаков, но и тех особенностей, которые связаны с возрастом. Например, в период интенсивного роста грызунов резервов витамина А у них почти не образуется. Начало накопления витамина у молодых особей падает на осенний период. По тому, в какое время и с какой интенсивностью идет накопление витамина, можно судить о витаминной обеспеченности животных различных популяций.

В итоге мы считаем, что метод морфо-физиологических индикаторов значительно расширяет возможности изучения экологических особенностей животных. Поэтому его развитие и более широкое применение в практике экологических исследований кажутся весьма желательными.

ЛИТЕРАТУРА

- Гептнер В. Г. и Цалкин В. И., 1947. Олени СССР, Изд. МОИП.
Дондогин Ц., 1950. Сравнительный эколого-морфологический анализ организации пищевых Монголии, канд. дисс., МГУ.
Зацепина Р. А., 1955. Очерки по экологической остеологии грызунов в Татарской АССР, Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 115, кн. 8.
Калабухов Н. И., 1939. Особенности реакции лесных и желтогорлых мышей и малого крапчатого суслика на градиент температуры, Зоол. журн., т. 18, вып. 5.—

- 1939а. Соотношение термотактического оптимума и критической температуры у млекопитающих, Усп. совр. биол., т. 10, № 3.—1944. О зависимости темпа дыхания млекопитающих от температуры, ДАН СССР, т. XIII.—1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды, Изд. Харьковск. гос. ун-та.—1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных, Изд-во «Сов. наука», М.
- Калабухов Н. И., Ладыгина Н. М. и Майзелис М. О., 1950. Сезонные изменения в организме некоторых видов мышей и хомячков, Тезисы докл. II экол. конф., ч. 3, Киев.
- Клейнберг Е. С., 1954. Экологический анализ морфологических и физиологических показателей у некоторых водных животных, III экол. конф., ч. 2, Киев.
- Коржув П. А. и Костоянц Х. О., 1934. Материалы к сравнительной физиологии пищеварительных ферментов, Зоол. журн., т. XIII, вып. 3.
- Левин Н. А., 1955. Зависимость анатомического строения костного лабиринта птиц от образа их жизни, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 3.
- Лэк Д., 1949. Дарвиновы вьюрки, ИЛ.
- Матвеев Б. С., Биоморфология головного мозга, Тр. V Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов в 1949 г., М., 1954. Роль морфологии в разрешении очердных проблем биологии, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 4.
- Махинько В. И., 1954. Методика исследования газообмена птичьих яиц и мелких животных, Уч. зап. Харьковск. гос. ун-та, т. 53.
- Машковцев А. А., 1932. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих, Тр. лабор. эвол. морфол., т. 2, № 3.
- Павлинин В. Н., 1950. Биологические основы промысла крота на Урале, канд. дисс., Свердловск.
- Павлинин В. Н. и Шварц С. С., 1951. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных, Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.—1955. О поддержании жизнеспособности млекопитающих в естественных условиях, Журн. общ. биол., т. 16, № 4.
- Поляков И. Я., 1949. Теоретическая сущность учения о периодичности массовых размножений полевых и мышей, Журн. общ. биол., т. 10, № 3.—1950. Теория и практика прогнозов численности мышевидных грызунов, II экол. конф., ч. 2, Киев.
- Поляков И. Я. и Пегельман С. Г., 1950. Некоторые возрастные особенности требований общественной полевки к температурным условиям, II экол. конф., ч. 2, Киев.
- Слоним А. Д., 1937. К эволюции регуляции тепла в животном организме, Усп. совр. биол. № 6.—1937а. К физиологии терморегуляции у некоторых тропических и горных животных, Физиол. журн. СССР, т. 22, № 1.—1945. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.—1950. Физиологические основы изучения экологических особенностей млекопитающих, II экол. конф., ч. 2, Киев.—1951. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих, Изд-во АН СССР, М.
- Слоним А. Д. и Щербакова О. П., 1935. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции, Сообщ. 3. Терморегуляция у хищников, Булл. ВИЭМ, № 11-12.—1940. Физиология терморегуляции у низших обезьян, Архив биол. наук., т. 55.
- Стрельников И. Д., 1933. Физиологические основы экологии грызунов, значение теплового обмена в экологии роющих грызунов, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.—1940. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов, там же.
- Чопек К. и Чопек Ю., 1955. Сосудистая система дыхательных поверхностей желтобрюхой жерлянки (*Vombina variegata*), Булл. Польск. АН, отд. 2, 3, № 8.
- Шварц С. С., 1948. О значении постоянной температуры тела животных для скорости переваривания, Природа, № 6.—1949. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 4.—1954. Опыт экологического анализа некоторых морфо-физиологических признаков наземных позвоночных, докт. дисс., МГУ.—1954а. К вопросу о специфике вида у позвоночных, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 3.—1954б. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля, Тр. биогеохимическ. лабор., т. X.—1955. Биология землероек лесостепного Зауралья, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 3.—1956. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных, Зоол. журн., т. XXXV, вып. 6.
- Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М., 1957. Теоретические основы построения прогноза численности мышевидных грызунов в условиях лесостепного Зауралья, Тр. Ин-та биол. УФАИ, № 8 («Грызуны Урала»).
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. 1956. Закономерности накопления аксерофтола у ондатры, ДАН СССР, т. 109, № 1.
- Юдаев Н. А., 1956. Биохимия стероидных гормонов коры надпочечников, Медгиз.
- Becher F., 1953. Untersuchungen an Spechten, zur Frage der funktionellen Anpassung an die mechanische Belastung, Zschr. Naturwiss., Bd. 8, Nr. 4.
- Christian J. J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals, J. Mammal., vol. 31, No. 3.
- Clark F. H., 1941. Correlations and body proportions by adult mice, genus *Peromyscus*. Genetics, No. 26.
- Engel S., 1953. Respiratory tissue of the large whales, Nature, vol. 173, No. 4394.

- Fabry P., 1955. Studies on the adaptation of metabolism. 1. On the glycogen reserves in the liver of rats, accustomed to interrupted starvation, *Physiol. Rohemoslovenika*, 4.
- Fabry P. a. Hruza Z., 1956. Studies on the adaptation of metabolism, 4. Adaptation of glyconeogenesis in animals accustomed to intermittent starvation, *Physiol. Bohemoslovenica*, vol. V, fasc. 2.
- Foreman J., 1956. Notes and blood data on some mammals of Durham country, N. Carolina, *J. Mammal*, vol. 37, No. 3.
- Freye H. A., 1953—1954. Beiträge zur funktionellen Anatomie des Bibers, *Wissensch. Zschr. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg, Math-naturwiss. Reihe*, Nr. 5.
- Harrison R. J., 1955. Adaptations in diving mammals, *Sci. News*, vol. 35.
- Hatfield D. M., 1939. Rate of metabolism in *Microtus* and *Peromyscus*, *J. Mammal*, vol. 21, No. 3.
- Herter K., 1934. Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetieren, *Biol. Zbl.*, Nr. 59.—1935. Die Höhe des thermostatischen Optimum als Art- und Rassenmerkmal bei Nagetieren, *Zool. Anzeiger. Suppl. Bd. 8*.—1936. Das thermotaktische Optimum bei Nagetieren, *Zschr. vergl. Physiol.*, Bd. 23, Hft. 4.—1940. Über Vorzugstemperaturen von Reptilien, *Zschr. vergl. Physiol.*, Bd. 28, Hft. 2.—1943. Die Beziehungen zwischen d. Ökologie u. d. Thermotaxis d. Tiere, *Biologia generalis*. Bd. XVII, Hft. 1-2.—1952. Der Temperatursinn der Säugetiere, Leipzig.
- Hesse R., 1921. Das Herzgewicht der Wirbeltiere, *Zool. Jb.*, Abt. Allg. Zool., Bd. 38, Hft. 3.
- Hruza Z., Fabry P., 1955. Studies in the adaptation of metabolism. 2. Adaptation of protein metabolism under varying conditions of nutrition, *Physiol. Bohemoslovenica*, 4.
- Irving L., 1939. Respiration in diving mammals, *Physiol. Rev.*, 19.
- Irving L., Scholander P. F., Grinnell V., 1942. Respiration of sloth, *J. Cell. a. Comp. physiol.*, 20.
- Kramer G., 1934. Der Ruheumsatz von Eidechsen und seine quantitative Beziehung zur Individuengröße, *Zschr. vergl. Physiol.*, Bd. 20, Nr. 5.
- Pearson O. P., 1947. Metabolism of small mammals, *Ecology*, vol. 28, No. 2.
- Quiring D. P., 1946. Brain, heart, thyroid, adrenals and habitat, *Growth*, 10.
- Rensch B., 1943. Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung. *Biol. generalis*, Bd. XVII, Hft. 1-2.—1948. Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren, *Zool. Jb.*, Abt. allg. Zool., Bd. 61, Hft. 4.—1948a. Histological changes in consequence of evolutionary of body size, *Evolution*, No. 2.—1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre, Die transspezifische Evolution, Stuttgart.
- Robinson D., 1939. The muscle hemoglobin of seals as an oxygen store in diving, *Science*, No. 90.
- Strohl J., 1910. Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge, *Zool. Jb.*, Allg. Zool. 30, Bd., Hft., 1-2.
- Vauk G. 1951. Über den Einfluss der Domestikation auf die Körpertemperatur und deren Beziehungen zur Jodzahl des Fettes, *Zool. Anzeiger*, Bd. 147.
- Wilber Ch. G. a. Musacchia K. J. 1950. Fat metabolism in the arctic ground squirrel, *J. Mammal*, vol. 31, No. 3.

METHOD OF MORPHO-PHYSIOLOGICAL INDICES IN THE BIONOMICS OF TERRESTRIAL VERTEBRATES

S. S. SCHWARTZ

Laboratory of Zoology, Institute of Biology, Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR (Sverdlovsk)

Summary

The study of the complex of morpho-physiological peculiarities in animals under natural conditions may be successfully applied to the development of certain ecological and general biological problems. In the works of the Laboratory of Zoology of the Institute of Biology (Acad. Sci. USSR) the size of heart, liver, kidneys, pancreas, intestine and its sections, hypophysis and adrenal gland, the content of erythrocytes and hemoglobine, activity of certain digestive enzymes, vitamin A content in liver and some other anatomical and physiological characters of animals were used as the principal indices.

This method is named by the author "the method of morpho-physiological indices". The principal fields of the application of the method recommended are pointed out, the main of which are the following ones: the study of biological specificity of populations, micropopulations and age groups of animals; the study of seasonal changes in the status of animals; biological evaluation of anatomical peculiarities; study of the regularities of growth and development of animals; the study of principal directions of animal adaptations to specific environmental conditions etc.