

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLIII

ВЫП. 4

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1964

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАЗЛИЧНЫХ ПУТЯХ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ  
ЖИВОТНЫХ К ИЗМЕНЕНИЮ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ***С. С. ШВАРЦ, В. Н. БОЛЬШАКОВ и О. А. ПЯСТОЛОВА**Институт биологии Уральского филиала Академии наук СССР (Свердловск)*

Серией исследований ряда авторов (Hesse, 1921; Машковцев, 1935; Боголюбский, 1939; Шварц, 1954, 1959 и др.) было установлено, что любые изменения условий среды, требующие повышения уровня метаболизма животных, приводят к увеличению размеров ряда органов и интенсификации их функций. В частности, условия, требующие интенсификации сердечной деятельности, сопровождаются увеличением размеров сердца. Вместе с этим было показано, что в пределах вида эта зависимость выражена значительно более резко, чем при сравнении разных видов, а у специализированных форм вообще не всегда может быть обнаружена. Объяснение этого парадоксального явления мы видим в том, что пути приспособления специализированных видов и отдельных популяций широко распространенных видов различны (Шварц, 1954, 1959 и др.). Таким образом, развитие указанных исследований привело к принципиальным соображениям, касающимся проблемы видообразования<sup>1</sup>. Учитывая ее большое значение, мы продолжили как накопление фактического материала, так и анализ литературных данных, которые в наиболее прямой форме могут содействовать ее успешной разработке.

Исследованиями сотрудника нашей лаборатории Л. Н. Добринского (1962) показано, что на Крайнем Севере у большого числа видов птиц относительный вес сердца оказывается значительно большим, чем у родственных южных форм сопоставимых размеров. Однако наиболее резко гипертрофия сердца проявляется у видов, основной ареал которых лежит за пределами Субарктики, которые осваивают Субарктику с наименьшей степенью полноты (например, кряква и чирок-трескунок из утиных и др.). У типичных полярных видов птиц индекс сердца лишь незначительно превышает соответствующие показатели южных форм. Этот, казалось бы, парадоксальный результат, который подтвержден автором на очень большом материале, с позиции развиваемой нами гипотезы становится хорошо понятным. Типичные полярные виды приобрели комплекс тканевых адаптаций, позволяющих им поддерживать энергетический баланс в условиях Крайнего Севера без резко выраженных морфофункциональных приспособлений.

<sup>1</sup> Заслуживает внимания, что с этими выводами принципиально совпали результаты исследований Б. П. Ушакова и его сотрудников (Ушаков, 1955 и др.), который на основании сравнительных цито-физиологических исследований пришел к выводу, что у видов имеет место адаптивное изменение белковой структуры различных тканей (клеточное приспособление), в то время как приспособление различных форм вида «к новым микроклиматическим условиям достигается не ценой обязательного изменения всех клеток организма, но более «дешевым» для организма способом, с сохранением относительного постоянства физиологических свойств ряда тканей...».

В настоящей статье мы приводим данные, характеризующие изменение размеров сердца млекопитающих при подъеме в горы. Предметом для сравнения явились виды одного рода (*Clethrionomys*), в разной степени приспособленные к обитанию на больших высотах. Полученные данные представлены в таблице. Ее анализ позволяет сделать следующие заключения.

Индекс сердца исследованных видов и популяций грызунов

Виды грызунов	Места сбора материала	Высота над ур. м., м	Индекс сердца, ‰	Доверительные уровни различий между популяциями						
<i>C. rutilus</i>	Средний Урал, гора «Денежкин камень»	Подножье горы	$6,5 \pm 0,12$	99,9%	}	}	}			
		600—800	$7,9 \pm 0,24$							
<i>C. glareolus</i>	» »	Подножье горы	$6,9 \pm 0,08$	95%						
		600—800	$7,4 \pm 0,17$							
<i>C. glareolus</i>	Южный Урал, гора Кукшик	100—150	$5,5 \pm 0,13$	95%						
		500—600	$5,9 \pm 0,11$							
<i>C. rufocanus</i>	То же	800	$6,1 \pm 0,23$	95%				95%	99,9%	99,9%
		800	$4,9 \pm 0,26$							
<i>C. frater</i>	Зайлийское Ала-Тау	2300	$5,7 \pm 0,21$	99,9%						
<i>A. argentatus</i>		То же	2500—3000					$4,9 \pm 0,14$		

У широко распространенных видов (*C. rutilus*, *C. glareolus*) обитание в горах связано со значительным увеличением сердечного индекса. Различия между сравниваемыми популяциями статистически достоверны.

При обследовании красно-серой полевки (*C. rufocanus*) — вида, чаще встречающегося в верхних поясах гор, получились несколько иные данные. Размеры сердца этого вида значительно меньше, чем у красной и рыжей полевков. Даже учитывая более крупные размеры красно-серой полевки, можно было бы ожидать, что в горах сердечный индекс у нее будет больше. Очевидно, что уже у этого вида, который нельзя с полным правом назвать горным, проявляются какие-то механизмы, которые позволяют ему поддерживать нормальную жизнедеятельность в горах при относительно незначительных размерах сердца. В предельно ясной форме это проявляется у типичного горного вида — тяньшанской полевки (*C. frater*). Сердечный индекс у этого вида оказался ниже, чем у всех обследованных горных популяций красной и рыжей полевков сопоставимых размеров, несмотря на то, что *C. frater* обитает на многие сотни метров выше, чем последние два вида. Более того, таблица показывает, что у тяньшанской полевки, добытой на высоте более 2000 м, сердечный индекс ниже, чем у равнинных популяций красной и рыжей полевков со Среднего Урала. Указанные различия статистически достоверны.

Таким образом, материал по четырем видам одного рода отчетливо показывает, что специализация к жизни в горах связана с относительным снижением сердечного индекса, свидетельствуя в пользу развиваемой нами гипотезы.

Очень низким индексом характеризуется и высокоспециализированный горный вид, относящийся к близкому к *Clethrionomys* роду — горная серебристая полевка (*Alticola argentatus*). Размеры сердца этого вида не превышают размеров сердца равнинных популяций широко распространенных видов полевков. Аналогичные результаты были получены нами и при сравнении двух видов пищух: южного равнинного (*Ochotona pusilla*) из степей Челябинской обл. и северного горного (*O. alpina*) с

Полярного Урала. Сравнимые специализированные виды по размерам сердца не отличаются: у *O. alpina* относительный вес сердца оказался равным  $5,32 \pm 0,09\%$ , у *O. pusilla* —  $5,58 \pm 0,38\%$  (сравнивались животные одинакового возраста и размеров); не отличаются сравниваемые виды и по размерам почек ( $7,85 \pm 0,18$  и  $8,1 \pm 0,45\%$ ).

В связи с этим интересно отметить, что северные популяции зайцев (*Lepus timidus*) отличаются очень крупными размерами сердца. Средний относительный вес сердца добытых нами в лесотундре Ямала зайцев оказался равным  $10,4 \pm 0,46\%$ . Это существенно превышает соответствующий показатель более южных популяций этого вида, в особенности, если учесть исключительно крупные размеры полярных зайцев (вес летних экземпляров — до 5 кг).

Развиваемая гипотеза подтверждается и анализом материалов, полученных другими авторами. Исследования Моррисона с сотрудниками (Morrison and Elsner, 1962), проведенные в горах Южной Америки, показали, что у горных популяций домового мыши относительный вес сердца в среднем превышает соответствующий показатель равнинных популяций того же вида на 53%. Однако индекс сердца типичных горных видов грызунов (*Phyllotis darwini*, *P. osilae*, *P. pictus*, несколько видов *Akodon*), обитающих на высоте 4500 м, лишь на 20% превышает индекс сердца близких видов, обитающих на равнине. Комплексные исследования указанных авторов показали, что характерное для человека, домашних и лабораторных животных увеличение содержания гемоглобина в крови при подъеме в горы у типичных горных видов не обнаруживается. Мы сталкиваемся здесь с принципиально тем же явлением: характер приспособлений специализированных видов к специфической среде обитания не соответствует внутривидовым приспособлениям.

Приведенные факты подтверждают гипотезу, высказанную нами ранее: приспособления специализированных видов и приспособления отдельных популяций широко распространенных видов идут принципиально различными путями.

В приспособлении видов к определенным условиям существования ведущую роль играют глубокие биохимические изменения, которые делают излишними выраженные изменения анатомических особенностей, столь характерные для подвидов. Приспособления анатомо-физиологического порядка имеют в этом случае подчиненное значение (естественно, что здесь речь идет только об анатомических приспособлениях, непосредственно связанных с поддержанием обмена на определенном уровне). Наоборот, последние имеют ведущее значение в процессе адаптаций отдельных особей, популяций и подвидов. Другими словами, основу различий близких видов животных мы видим в их биохимических отличиях, определяющих специфику их взаимосвязи с внешней средой. Изученные нами интерьерные особенности животных являются индикаторами этих различий (Шварц, 1959). Конкретные механизмы адаптаций близких видов на тканевом уровне остаются в большинстве случаев неизученными. Однако некоторые новейшие исследования позволяют подойти к пониманию биохимических процессов интересующего нас явления.

Один из путей тканевой адаптации специализированных к обитанию в горах видов может заключаться в повышении содержания миоглобина в тканях (Reynafarje and Morrison, 1962). У типичных горных форм (различные *Phyllotis*, *Akodon*, *Hesperomys*, *Chinchillula*, *Coneratus rex*, альпака, викунья и др.) содержание миоглобина в тканях очень высоко (у викуньи до 8 мг/г), что в условиях пониженного парциального давления кислорода имеет явно приспособительное значение. Увеличение содержания миоглобина в тканях происходит и в процессе акклиматизации в горах равнинных видов. Специфика горных видов заключается в том, что у них высокое содержание миоглобина в тканях сохраняется и при воспитании на равнине. Может быть, именно поэтому ни у одного

из обследованных горных видов перенос даже на очень большие высоты и обратно не вызывает изменений частоты сердцебиения и частоты дыхательных движений. Биохимические исследования показали также, что ткани горных видов отличаются высокой активностью цитохром-С-редуктазы; повышение ферментативной активности тканей имеет особое значение при усилении работы отдельных органов.

Подкрепление развиваемой нами гипотезы новыми фактами дает, нам кажется, основание высказать некоторые соображения, касающиеся ее значения для разработки общей теории видообразования и специализации животных.

При переходе животных в новую среду обитания, требующую интенсификации определенной функции, происходит акклиматизация животных. В основе акклиматизационного процесса лежат специфические реакции животных данного вида на изменение условий среды. Параллельно этому происходит естественный отбор особей с более совершенной морфо-физиологической реакцией, и популяция приобретает наследственно закрепленные морфо-физиологические особенности. Однако это не самый совершенный путь освоения новой среды, требующий интенсификации обмена веществ организма; он энергетически невыгоден, так как увеличение размеров органа или интенсификация его функции требует повышенных затрат энергии для поддержания его собственной жизнедеятельности, не говоря уже о возможном нарушении координации функций между отдельными системами органов<sup>2</sup>. Поэтому результат естественного отбора определяется конкретными механизмами приспособительных реакций животных. Происходит отбор особей, способных поддерживать энергетический баланс без резко выраженных морфо-функциональных приспособлений. Этот процесс, видимо, облегчается тем, что морфо-функциональные изменения органа нередко сопровождаются и изменениями биохимическими (увеличение размеров сердца, например, всегда сопровождается повышением содержания миоглобина в сердечной мышце). В результате происходит замещение морфо-функциональных приспособлений тканевыми, неизбежно сопровождающееся изменением химизма внутренней среды организма. Последнее, как известно, является одной из основных причин нескрещиваемости различных видов (тканевая несовместимость). Поэтому высокоспециализированные группы популяций определенного вида становятся в репродуктивном отношении изолированными — возникает новый вид<sup>3</sup>.

Экспериментальное воспроизведение этого процесса по ряду причин представляет значительные трудности (попытки в этом направлении делаются сейчас в нашей лаборатории), но сопоставление приведенных выше фактов, а также фактов, приведенных нами в большом количестве ранее (Шварц, 1959), заставляет думать, что они играют весьма важную роль во многих случаях видообразования.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Боголюбский С. Н., 1939. Опыт анализа комплекции разводимых зверей сем. *Canidae*, Тр. Ин-та морфол. АН СССР, т. 3.  
Добринский Л. Н., 1962. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири, Автореф. канд. дис., Ин-т биол. Уральск. филиала АН СССР, Свердловск.  
Машковцев А. А., 1935. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих, Тр. лабор. эволюционной морфологии АН СССР, т. II, № 3.

<sup>2</sup> Весьма вероятно, что другие причины преимущества тканевых адаптаций по сравнению с морфо-функциональными остаются в настоящее время неизвестными.

<sup>3</sup> Репродуктивная изоляция специализированных популяций может возникнуть и в силу того, что они приобретают способность заселять такие места обитания или географические районы, которые для других форм того же вида оказываются недоступными.

- Ушаков Б. П., 1955. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 3.
- Шварц С. С., 1954. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 3.—1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 11.
- Hesse R., 1921. Das Herzgewicht der Wirbeltiere, Zool. Jahrb. Allg., Bd. 38, H. 3.
- Morrison P. and Elsner R., 1962. Influence of Altitude on Heart and Breathing Rates in Some Peruvian Rodents, J. Appl. Physiol., 17, No. 3.
- Reynafarje B. and Morrison P., 1962. Myoglobin Levels in Some Tissues from wild Peruvian Rodents Native to High Altitude, J. Biol. Chem., vol. 237, No. 9.
- 

## NEW DATA ON VARIOUS PATHWAYS OF THE ADAPTATION OF ANIMALS TO THE CHANGES OF ENVIRONMENT

S. S. SCHWARZ, V. N. BOLSHAKOV and O. A. PYASCOLOVA

*Institute of Biology, Ural Division of the Academy  
of Sciences of USSR (Sverdlovsk)*

### Summary

Mountain populations of the widespread species (*Clethrionomys rutilus*, *C. glareolus*) are characterized by the relative increase of the heart weight. The specialized mountain species (*C. frater*; *Ochotona alpina*) do not differ essentially from the plain ones by heart dimensions. Adaptation to the conditions of life which requires the intensification of metabolism in specialized species and in some populations of widespread species occurs by different ways: in the former case the tissue biochemical adaptation plays the most important role, and in the latter one — the morpho-functional adaptation.

---