

ДИНАМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИВОТНЫХ

С. С. Шварц, Л. Н. Добринский, Л. Я. Топоркова

DYNAMIC CHARACTERISTICS OF MORPHO-PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF ANIMALS

S. S. Schwarz, L. N. Dobrinsky, L. Ya. Toporkova

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

Статичность огромного большинства характеристик, используемых при описании видов и групп животных, проявляется в том, что они опираются на абсолютные выражения отдельных признаков, а не рассматривают их в динамике. Такой-то вид характеризуется такими-то размерами тела (или черепа, или клюва), таким-то содержанием гемоглобина в крови, таким-то уровнем метаболизма, такими-то размерами органов и т. п. В большинстве случаев подобные характеристики удовлетворительно выполняют свою роль — позволяют с достаточной точностью определить биологическую специфичность изучаемых форм. Однако многие исследования последних лет (преимущественно по экологической физиологии и функциональной морфологии), выполненные в разных странах, ясно показали, что по мере роста и развития животных, а также в процессе их приспособления к изменению условий среды, особенности видов изменяются в различной степени, а нередко и в различном направлении. Это утверждение сейчас кажется почти тривиальным.

Важно, однако, что подобные различия могут быть настолько существенными, что они сами по себе выступают в качестве наиболее важных биологических (в широком понимании этого слова) особенностей видов, даже в тех случаях, когда последние по абсолютным выражениям отдельных признаков между собой существенно не отличаются. Привлечение динамики признака (или комплекса признаков) для характеристики отдельных форм может существенно обогатить наши представления об их биологической специфике и позволит подойти к анализу различий между ними с новых теоретических позиций. Обоснованию этого положения и посвящена настоящая статья.

Из большого количества фактов, которые могли бы быть нами использованы, мы ограничиваемся лишь немногими, наиболее ярко освещающими интересующие нас закономерности. При этом мы опираемся на наилучшие нами изученные и простейшие признаки животных, так как именно в этом случае наиболее отчетливо проявляются те преимущества, которые дает в руки исследователя динамический подход к морфо-физиологической характеристике отдельных форм.

1. Изменение размеров органов и пропорций тела животных при изменении общих размеров тела.

Рядом исследователей, в том числе и авторами настоящей статьи (Шварц, 1954, 1959, 1960; Добринский, 1959, 1962 и др.), было показано, что с изменением размеров тела происходит закономерное изменение размеров органов животных самых различных групп наземных позвоночных. В недавнее время эта закономерность была подтверждена на рыбах (Добринская, 1964). О значении, которое придается этим закономерностям, достаточно красноречиво говорит тот факт, что один из крупнейших исследователей в области изменчивости и микроэволюции — Б. Ренш — в статье, посвященной дарвиновскому юбилею, возводит правила, отражающие упомянутую закономерность, в ранг «законов эволюции» (Rensch, 1961).

У птиц уменьшение размеров тела в большинстве случаев сопровождается относительным увеличением размеров сердца и летательной мускулатуры. Этому вопросу посвящена большая литература (сводку данных см. Шварц, 1960) и, казалось бы, новые исследования мало что могут добавить к уже известным закономерностям. Посмотрим, однако, какие возможности открывает в данном случае динамический подход к проблеме.

На рис. 1 и 2 показана зависимость относительного веса сердца и летательной мускулатуры от размера тела у трех видов тетеревиных. Для тундряной куропатки характерно снижение обоих показателей по мере увеличения размеров птицы. У глухаря относительные размеры изученных органов связаны с общими размерами тела резко выраженной (статистически вполне достоверной) прямой корреляцией. У белой куропатки эта зависимость хотя и наблюдается, но выражена менее резко. Становится очевидным, что наши суждения об относительных размерах сердца и летательной мускулатуры сравниваемых видов будут совершенно различными в зависимости от того, крупными или мелкими экземплярами мы будем пользоваться. При сопоставлении крупных глухарей и тундряных куропаток оказывается, что у первых относительный вес сердца значительно выше; изучая же интерьерные особенности мелких особей обоих видов, мы вынуждены будем прийти к обратному выводу. Для сравнительной характеристики глухаря и тундряной куропатки по двум очень важным признакам пользоваться их абсолютным

выражением оказывается просто невозможно. Истинная картина может быть получена лишь при сравнении развития признаков.

Дело не ограничивается тем, что динамическая характеристика морфо-физиологических особенностей вида позволяет обнаружить между сравниваемыми видами такие отличия, которые ускользают при ином подходе к проблеме. Она создает предпосылки и для анализа причин наблюдаемых различий.

Размеры сердца гомотермного животного определяются двумя факторами, действие которых приводит к противоположным результатам. С одной стороны, с уменьшением размеров тела условия поддержания теплового баланса ухудшаются, обмен веществ повышается, индекс сердца растет. С другой стороны, размеры сердца связаны и с типом

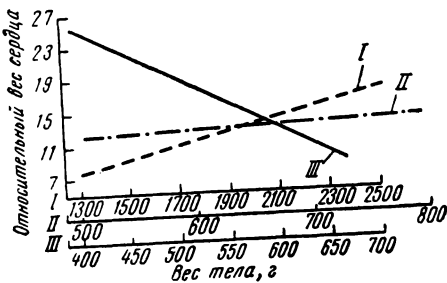


Рис. 1. Зависимость относительного веса сердца (%) от размеров тела у трех видов семейства тетеревиных (взрослые птицы). Сводная диаграмма составлена на основе статистически достоверных данных:

I — глухарь ($r = +0,85 \pm 0,06$); II — белая куропатка ($r = +0,14 \pm 0,18$); III — тундряная куропатка ($r = -0,53 \pm 0,17$)

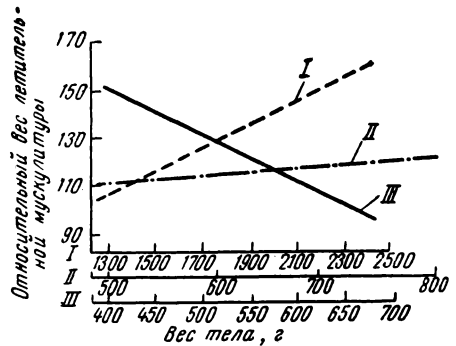


Рис. 2. Зависимость относительного веса летательной мускулатуры (%) от размеров тела у трех видов семейства тетеревиных (взрослые птицы):

I — глухарь ($r = +0,84 \pm 0,06$); II — белая куропатка ($r = +0,19 \pm 0,14$); III — тундряная куропатка ($r = -0,75 \pm 0,14$)

передвижения животного. В тех случаях, когда увеличение размеров тела сопровождается увеличением количества энергии, затрачиваемой для передвижения (это характерно для многих птиц), с повышением веса тела возрастает значение данного индекса. Соотношение этих двух факторов и определяет конкретные размеры сердца птицы.

Так как изменение поверхности крыла происходит пропорционально квадрату, а изменение веса птицы — пропорционально кубу линейных размеров птицы, то птицы геометрически подобные, но разных размеров будут иметь разную нагрузку на крыло (Гладков, 1936); чем больше размеры птицы, тем выше крыловая нагрузка (отношение веса птицы к площади ее крыла). Известно, что у глухарей с возрастом размеры тела значительно увеличиваются. Проекция на плоскость крыльев старых и более молодых птиц этого вида являются подобными фигурами. Так как при сохранении подобия в указанном смысле весовая нагрузка крыла должна изменяться прямо пропорционально изменению линейных размеров птицы (Гладков, 1949), то следует ожидать, что наиболее крупные глухари имеют и самую высокую крыловую нагрузку. Это дает нам право считать относительно более сильно развитую летательную мускулатуру у крупных птиц данного вида приспособлением компенсационного значения. Характерный для глухаря взлет старых (более тяжелых) птиц возможен лишь в том случае, если у них с увеличением веса тела параллельно идет возрастание индекса летательной мускулатуры, что

и имеет место в действительности (рис. 2). В соответствии с увеличением физической нагрузки происходит и увеличение размеров сердца (между весом сердца и развитием летательной мускулатуры у огромного большинства видов птиц обнаруживается отчетливая прямая зависимость).

II. Географическая изменчивость

Уже давно было отмечено, что северные популяции птиц отличаются от птиц из умеренных широт более высоким сердечным индексом. В дальнейшем эта закономерность была подтверждена на очень разнообразном материале и в отношении некоторых других органов (Шварц, 1959, 1960; Добринский, 1959, 1962; Большаков, 1962; Береговой и Данилов, 1964). При этом было обнаружено, что специфичность отдельных видов и групп животных с наибольшей отчетливостью проявляется не в абсолютном выражении отдельных признаков, а в характере их географической изменчивости.

Суть вопроса хорошо иллюстрирует следующий пример. В условиях климатических зон (наиболее полные исследования проведены в лесостепном Зауралье) нырковые утки резко отличаются от речных более крупными размерами сердца (Шварц, 1960). Однако при сравнении тех же видов на Крайнем Севере эти различия или не обнаруживаются, или выражены в несравненно меньшей степени (Добринский, 1962), что свидетельствует о совершенно различном характере географической изменчивости у сравниваемых форм (рис. 3).

Применяя динамический критерий к данному случаю, мы можем характеризовать нырковых уток как птиц, у которых (в противоположность речным уткам) сохраняются

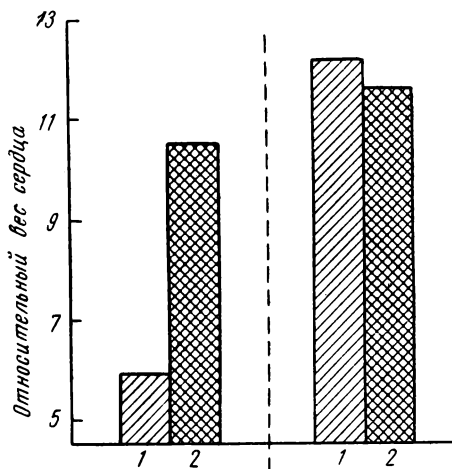


Рис. 3. Географическая изменчивость относительного веса сердца (%) у *Anas penelope* L. (1) и *Nyroca fuligula* L. (2); слева — южное Зауралье, справа — п-ов Ямал

постоянные размеры сердца на всей громадной территории их распространения. Как и в предыдущем примере, причины различий между двумя близкими группами находят естественное объяснение. Специфический образ жизни нырковых уток (ныряние) оказался связанным со значительным увеличением размеров сердца. Поэтому в рассматриваемом отношении они оказываются «преадаптированными» к условиям существования на Крайнем Севере и «добавочного» увеличения размеров сердца там у них не происходит. Подобная характеристика морфологических особенностей вида освещает его биологическую специфику с новой точки зрения.

С целью более полного анализа возможностей динамического подхода к оценке морфо-физиологических особенностей близких видов один из нас (Л. Н. Добринский) в 1963 г. специально изучал географическую изменчивость комплекса показателей двух близких видов — речной и полярной крачек. Рассмотрение полученных материалов указывает на ряд любопытных явлений.

Общее направление изменчивости большинства изученных признаков у обоих видов принципиально совпадает, но его конкретное выражение различно. Подробный анализ полученных данных заслуживает специального рассмотрения (Добринский, 1964), здесь же мы отметим лишь те детали, которые представляют непосредственный интерес в рамках настоящей статьи (рис. 4 и 5).

Как и следовало ожидать, более мелкий вид — полярная крачка — характеризуется относительно более крупными органами, но это становится очевидным лишь в том случае, если сравнение производится с учетом конкретной области распространения каждого из видов: южные

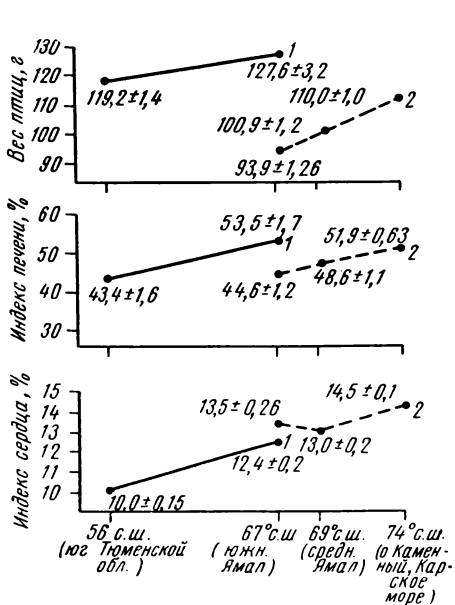


Рис. 4. Географическая изменчивость общего веса тела, индексов печени и сердца у *Sterna hirundo* L. (1) и *Sterna paradisaea* Pontopp. (2) (самцы, взрослые птицы)

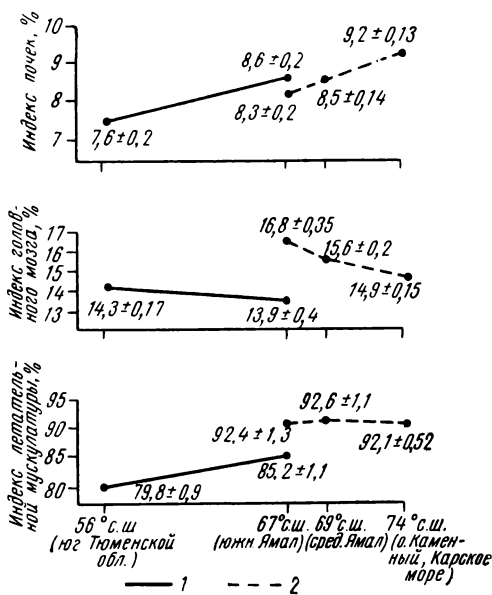


Рис. 5. Географическая изменчивость индексов почек, головного мозга и летательной мускулатуры у *Sterna hirundo* L. (1) и *Sterna paradisaea* Pontopp. (2) (самцы, взрослые птицы)

популяции полярной крачки сравниваются с южными популяциями речной и т. д. Если же пользоваться материалом из одного географического района (казалось бы, самый естественный подход к проблеме!), то картина представляется искаженной: у полярной крачки индекс почки оказывается меньшим, чем у речной. На первый взгляд то же самое наблюдается и при анализе материалов по географической изменчивости относительного веса печени сопоставляемых видов (на стыке ареалов речной и полярной крачек последняя имеет более низкий индекс печени). Однако в данном случае значительно больше по размерам речные крачки южной популяции (56° с. ш.) практически не отличаются от полярных крачек с южного Ямала по величине индекса печени, а речные крачки с 67° с. ш. имеют даже несколько повышенный индекс рассматриваемого органа по сравнению с полярными крачками с острова Каменный (74° с. ш.). Иначе говоря, в нашем примере у речной и полярной крачек изменение относительного веса печени при продвижении на север начинается с одинакового уровня развития этого органа. Еще более отчетливо проявляются преимущества динамической

характеристики сравниваемых форм при анализе другого признака — летательной мускулатуры. Несмотря на то что к северу размеры тела (вес) полярных крачек закономерно и существенно увеличиваются, индекс летательной мускулатуры остается постоянным. Это означает, что у этого вида (в отличие от речной крачки) географической изменчивости подвержены не только общие размеры тела и размеры отдельных органов, но и коррелятивные зависимости в размерах разных частей тела. Ниже мы еще раз вернемся к этому интересному вопросу.

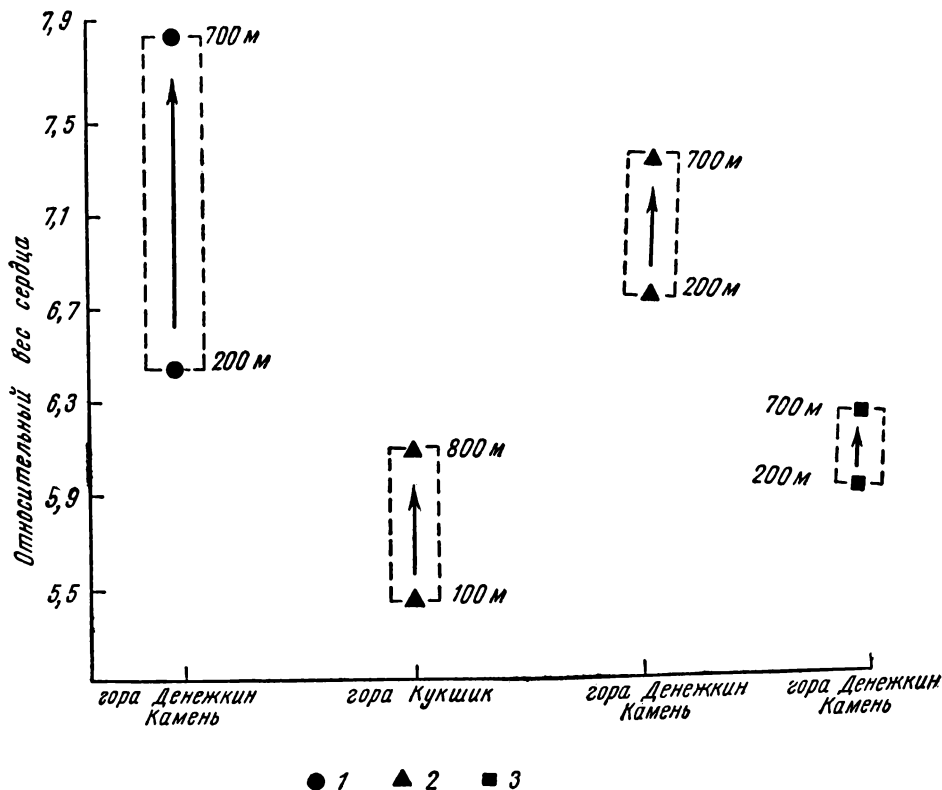


Рис. 6. Изменение относительного веса сердца (%) трех видов полевков в горных условиях (по Большакову, 1962):
1 — красная полевка; 2 — рыжая полевка; 3 — красно-серая полевка

Аналогичный подход к интересующему нас вопросу оказывается эффективным и в том случае, когда исследуется не географическая, а иные формы внутривидовой изменчивости. Недавно это было показано нами (Шварц, Большаков, Пястолова, 1964) на примере изменения относительных размеров сердца разных видов полевков при продвижении в горы. Здесь мы позволим себе привести лишь схему (рис. 6), ясно показывающую, что не абсолютное выражение признака, а его изменение при изменении среды обитания отражает специфичность сравниваемых форм.

III. Различия между популяциями

Когда мы говорим о специфике географической изменчивости двух или нескольких видов, мы применяем динамический подход на видовом уровне, но продолжаем пользоваться статистическими характеристика-

ми отдельных популяций, характеризуем их средними показателями отдельных признаков, а не их динамикой. Это также в известной мере ведет к обеднению материала.

Воспользуемся для иллюстрации уже приведенными данными. Популяции полярной крачки среднего и южного Ямала по относительным размерам сердца практически не отличаются. Однако за кажущейся одинаковостью скрываются существенные различия. На южном Ямале изменение размеров тела крачек не связано с относительными размерами сердца обратной корреляцией; наблюдается даже незначительная (статистически недостоверная) прямая корреляция ($r = +0,14 \pm 0,15$, аллометрический коэффициент $\alpha = 1,104$). В среднеямальской популяции крачек птицы меньших размеров характеризуются значительно более крупным сердцем; $r = -0,42 \pm 0,15$, $\alpha = 0,216$. Не вдаваясь в физиологическую интерпретацию обнаруженных между популяциями различий, достаточно отметить, что они несравненно более существенны, чем различия в средних величинах (а в данном случае даже эти различия не обнаруживаются), так как они свидетельствуют об изменении характера корреляционных связей в развитии отдельных органов.

Другой подход к проблеме заключается в изучении индивидуальной изменчивости отдельных признаков в пределах сравниваемых популяций. Таблица показывает, что по всем без исключения признакам изменчивость в северных популяциях крачек существенно меньше, чем в южных (достоверность на уровне 99%!). Налицо характерное для

Варьирование общего веса тела и индексов внутренних органов у самцов полярной крачки

Пункты сбора материала	n	Коэффициенты вариации (С)					
		общий вес птиц	индексы				
			сердце	печень	почка	головной мозг	детальная мускулатура
Остров Каменный 74° с. ш. (Карское море) .	53	6,5	9,1	8,7	9,4	7,0	6,0
ф. Хадыта 67° с. ш. (Южный Ямал) .	44	9,0	12,0	17,0	14,0	13,0	9,0

периферийных популяций сужение диапазона изменчивости в результате более жесткого естественного отбора.

Разобранные примеры мы считаем особо показательными. Они свидетельствуют о том, что динамический подход к оценке межпопуляционных различий помогает обнаружить очень существенные отличия между популяциями даже в тех случаях, когда при ином подходе к проблеме они вообще не могут быть выявлены.

Наиболее общим приемом выявления различий между популяциями (а также видами и таксонами более высокого ранга) в подобных случаях является сравнение животных не по абсолютному развитию отдельных органов или частей тела, а по аллометрическому коэффициенту, отражающему изменение размеров органов при изменении размеров тела (наиболее обычный случай) или зависимость в развитии двух различных органов (по формуле $y = bx^a$, где a — коэффициент, отражающий зависимость размеров органа от размеров тела; b — фак-

тор, определяющий размеры органа вне связи с размерами тела; x — размеры тела; y — размеры органа). Применению аллометрических зависимостей в таксономических исследованиях в последнее время уделяется большое внимание (сводку данных см. Röhrs, 1959), что отражает по существу стремление исследователей заменить статические характеристики — динамическими. Однако от внимания исследователей очень часто ускользает важнейшая закономерность, суть которой за-

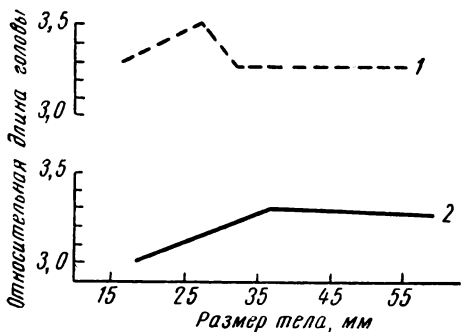


Рис. 7. Возрастные изменения относительной длины головы в двух популяциях *Rana terrestris*: 1 — 58,5 с. ш. Свердловская обл.; 2 — 53° с. ш. Кустанайская обл.

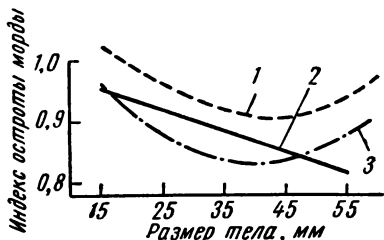


Рис. 8. Возрастная изменчивость относительной остроты морды в трех популяциях *Rana terrestris*: 1 — 53° с. ш. Кустанайская обл.; 2 — 57° с. ш. Свердловская обл.; 3 — 52° с. ш. Залаир

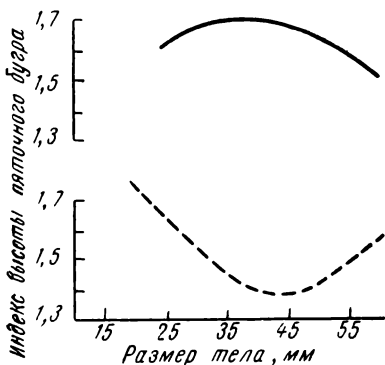


Рис. 9. Возрастные изменения относительной высоты внутреннего пяточного бугра в двух популяциях *Rana terrestris*: 1 — 57° с. ш. Свердловская обл.; 2 — 53° с. ш. Кустанайская обл.

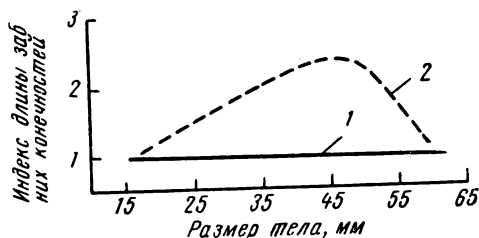


Рис. 10. Возрастная изменчивость индекса длины задних конечностей в двух популяциях *Rana terrestris*: 1 — 67° с. ш. полуостров Ямал; 2 — 53° с. ш. Кустанайская обл.

ключается в том, что изучение аллометрических зависимостей позволяет вскрыть не только чисто количественные различия между сравниваемыми формами (обычно подчеркивается именно это обстоятельство!), но и качественные, не менее резкие, чем те, которым придается ведущее значение при статическом подходе к проблеме. В наших исследованиях это положение неоднократно находило разнообразное подтверждение. Иллюстрируем его на некоторых признаках, имеющих важное таксономическое значение.

Сравнивались две популяции остромордой лягушки (Топоркова, 1964): северная (58°30' с. ш.) и южная (53° с. ш.). Оказалось, что по важнейшему таксономическому признаку — относительной длине головы — эти популяции практически не отличаются. Показатели взрослых особей равны соответственно: 3,22—3,36 и 3,20—3,32. Однако рис. 7 ясно показывает, что изменение этого признака в процессе роста животного в сравниваемых популяциях кардинально различно. Сравнимые кривые отличаются настолько существенно, что комментировать их мы считаем излишним.

Эта же закономерность хорошо выявляется и при анализе рис. 8, 9 и 10, где популяции изученного вида сравниваются по другим важнейшим признакам — острота морды, высота пяточного бугра, индекс длины задних конечностей.

Совершенно очевидно, что сравниваемые популяции генетически различны, что эти различия отражаются на их морфологических особенностях, но последние могут быть обнаружены лишь при изучении развития признака.

IV. Изменение признака при изменении условий среды

При оценке различий между формами особое значение имеет правильное представление о степени генетической закрепленности конкретного выражения отдельных признаков (Шварц, 1963). В большинстве случаев исследование этого вопроса требует экспериментального подхода и выпадает из круга тех вопросов, которые обсуждаются в этой статье. Однако нередко динамическая характеристика морфо-физиологических особенностей вида дает достаточный материал для суждения о том, является ли тот или иной признак строго фиксированным наследственно или изменяется при изменении условий среды в широких пределах. Как и в предыдущих случаях, воспользуемся анализом конкретного примера.

Северные формы полевки-экономки отличаются от южных относительно меньшей длиной хвоста и задней ступни. Как известно, этим признакам придается в таксономии грызунов исключительно важное значение.

При обследовании природных популяций различия между северными и южными формами экономки обнаруживаются очень отчетливо. Однако специально поставленные эксперименты показали, что короткий хвост северных экономок — это не наследственный, а фенотипически обусловленный признак. Очень важно, что этот вывод вытекает не только из экспериментальных данных, но и из анализа материала, характеризующего природные популяции. Динамический подход к анализу вопроса в данном случае заключается в изучении изменчивости интересующего нас признака во времени. Можно полагать, что в тех случаях, когда различия между сравниваемыми формами непосредственно связаны с различиями в климате областей их распространения, они будут проявляться в наиболее резкой степени в определенное время года, так как климатические различия между любыми географическими районами в разные сезоны проявляются в разной степени. Специальное исследование (оно было проведено в нашей лаборатории Н. А. Овчинниковой) полностью подтвердило это предположение. Оказалось, что у грызунов, родившихся в марте и мае, различия по относительной длине хвоста между северными и южными экономками едва намечены, а у животных, родившихся в апреле, выражены очень резко (относительная длина хвоста северного подвида = $37,4 \pm 1,82$, южного — $46,0 \pm 0,40$). Исследо-

вания, проведенные в экспериментальных условиях, показали, что реактивность сравниваемых форм различна. Поэтому при изменении условий существования степень морфологических различий между ними изменяется. Естественно, что если бы исследовались животные, развивающиеся в разных условиях, то различия между ними были бы еще более резко выражены. Аналогичные результаты были получены и при сравнении относительной длины задней ступни указанных форм.

Для того чтобы покончить с этим примером, следует указать, что у других видов (например, у узкочерепной полевки) совершенно аналогичные различия оказываются наследственно закрепленными и отчетливо проявляются при сравнении животных любых сроков рождения.

Изучение изменчивости отдельных признаков во времени (по сезонам, годам) может оказаться очень эффективным при исследовании самых различных групп признаков как используемых в практике систематиков, так и важных для познания экологических особенностей животных. Важно отметить, что подобный подход к проблеме не связан по существу с дополнительными затратами труда. Полученный в процессе полевых исследований материал достаточно подвергнуть дифференцированному анализу, чтобы получить исходные данные, необходимые для обоснования динамической характеристики морфо-физиологических свойств вида.

Изучение динамики отдельных признаков во времени приобретает особый интерес именно в последние годы в связи с интенсивным изучением клинальной и биотопической изменчивости, а также разработкой некоторых теоретических проблем систематики и экологии.

Заключение

Приведенные соображения, которые мы сознательно иллюстрировали на представителях различных групп животных и на различных признаках, показывают, что, используя при сравнении разных видов и популяций данные, характеризующие изменение отдельных признаков в процессе роста и развития животных или при изменении условий их существования, мы получаем дополнительные возможности для всесторонней биологической характеристики форм разных таксономических рангов. Использование этих возможностей основано на динамическом подходе к составлению характеристик морфо-физиологических особенностей вида. Естественно, что степень разработанности подобных характеристик в каждом отдельном случае будет различной, но любой элемент «динамичности» обогащает морфо-физиологическую характеристику вида, помогает составить более ясное представление о его биологической специфике и содействует тем самым разработке принципиальных вопросов экологии и систематики.

Summary

Changes in the dimensions of organs and in body proportions of the representatives of different animal groups (mammals, birds, amphibians) in the geographical aspect, in different populations and under environmental changes are analyzed. When using for a comparison of different species and populations the characteristics of changes in individual features during the growth and development of animals or under a change in the conditions of their existence, additional possibilities could be obtained for a manifold biological characteristic of the forms of various taxonomic value.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н. 1962. Географическая изменчивость важнейших интерьерных признаков трех видов лесных полевок. «Мат-лы второго совещ. зоол. Сибири». Горно-Алтайск.

Береговой В. Е., Данилов Н. Н. 1964. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография. «Тез. докл. совещ. по внутривидовой изменчивости и микроэволюции». Свердловск.

Гладков Н. А. 1936. О связи величины птицы с характером ее полета. «Зоол. журн.», т. 15, вып. 3.

Гладков Н. А. 1949. Биологические основы полета птиц. Изд. МОИП.

Добринский Л. Н. 1959. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики. «Тр. Салехардск. стац. УФАН СССР», вып. 1. Тюмень.

Добринский Л. Н. 1962. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дис. Свердловск.

Добринский Л. Н. 1964. Географическая изменчивость морфологических признаков двух близких видов крачек (*Sterna hirundo* L. и *Sterna paradisaea* Pontopp.). «Тез. докл. совещ. по внутривидовой изменчивости и микроэволюции». Свердловск.

Добринская Л. А. 1964. Об отличиях в изменчивости интерьерных признаков рыб и наземных позвоночных. «Тез. докл. совещ. по внутривидовой изменчивости и микроэволюции». Свердловск.

Топоркова Л. Я. 1964. Географическая изменчивость аллометрического роста у двух видов рода *Rana*. «Тез. докл. совещ. по внутривидовой изменчивости и микроэволюции». Свердловск.

Шварц С. С. 1954. К вопросу о специфике вида у позвоночных. «Зоол. журн.», т. 33, вып. 3.

Шварц С. С. 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. «Тр. Ин-та биол. УФАН СССР», вып. II. Свердловск.

Шварц С. С. 1960. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. «Тр. Ин-та биол. УФАН СССР», вып. 4. Свердловск.

Шварц С. С. 1964. Экспериментальные методы исследования в теоретической систематике. «Тез. докл. совещ. по внутривидовой изменчивости и микроэволюции». Свердловск.

Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. 1964. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания. «Зоол. журн.», т. 43, вып. 4.

Röhrs M. Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. «Zt. Wiss. Zool.», Bd. 162.

Rensch B. 1961. The laws of evolution. Evolution after Darwin, vol. 1. Univ. Chicago Press.
