

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLV

ВЫП. 9



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966

УДК 59.002 : 591.5 + 591.4

**О РОЛИ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ  
В РАЗВИТИИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ***С. С. ШВАРЦ**Институт биологии Уральского филиала Академии наук СССР (Свердловск)*

Биология переживает один из наиболее интересных этапов развития. Новые методы исследования позволили подойти к изучению проявлений жизни на субклеточном и молекулярном уровне (молекулярная биология), что, в свою очередь, привело к развитию новых идей, позволяющих использовать математический аппарат для решения принципиально важных биологических проблем (энергетика биокомплексов разных рангов, структурные основы жизни, математическое моделирование биологических процессов, биокибернетика). Это вызвало огромный интерес к ряду новых областей биологии, в которых современные идеи и методы нашли наиболее полное применение; классические биологические дисциплины вынуждены были отступить на второй план. Это естественный и закономерный процесс. Вспомним, что и в физике центр кристаллизации новых идей перемещался и перемещается (от классической механики к физике элементарных частиц, физике твердого тела и т. п.). Тем не менее всегда существует опасность известной односторонности в развитии отдельных разделов естествознания и связанная с этим односторонность в решении крупных проблем. Нельзя забывать, что наиболее развитые, классические дисциплины, помимо конкретных теорий (не говоря уже о частных результатах), выводы которых могут быть уточнены или опрокинуты дальнейшим развитием науки, оставляют после себя неизмеримо более важное наследство — общую методологию, имеющую непреходящее значение. Когда речь идет о морфологии, нельзя забывать, что историзм в решении крупнейших биологических проблем — заслуга прежде всего именно этой науки. В лице своих крупнейших представителей, среди которых особое место принадлежит А. Н. Северцову, морфология поставила на материалистическую основу решение таких мировоззренческих по своей сути проблем, как биологический и морфо-физиологический прогресс, темпы и формы эволюционных преобразований и др. Современный исследователь не всегда знает, что как только он переходит к решению общих (в большинстве случаев — наиболее важных и сложных) проблем биологии, он исходит из некоторых основных понятий, разработанных и разрабатываемых морфологией. Общий анализ даже таких далеких от морфологии явлений, как явления биофизические или биохимические, основывается на понятиях идиоадаптации и ароморфоза, конвергенции и параллелизма, моно- и полифилии и т. п. Не случайно начинают получать права гражданства термины: молекулярная мимикрия, молекулярная или биохимическая конвергенция, наконец, молекулярная морфология.

## НОВЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В РАЗВИТИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ

Было бы принципиальной ошибкой сводить роль морфологии в науке сегодняшнего дня к ее прошлым достижениям, хотя бы и работающим на современность. Морфология сохраняет свое значение и как современное орудие исследования биологических явлений. Естественно, однако, что для выполнения этой роли сама морфология должна совершенствоваться, развиваться. Мне представляется, что пути ее развития подсказываются общим направлением современной биологии. Морфология должна найти пути обогащения новыми методами и идеями, возникшими в молодых биологических дисциплинах, прежде всего в генетике, биохимии и популяционной экологии. Ближе других к решению этой задачи находится наиболее молодой раздел морфологии — экологическая морфология.

Главная задача экологической морфологии заключается в исследовании соответствия морфологических особенностей животных их экологическим особенностям (точнее, их образу и условиям жизни). Многочисленные исследования ряда авторов (В. Д. Ильичев, Б. С. Матвеев, Нгуен Нью Хиен, И. Д. Стрельников, Б. К. Штегман, Г. С. Шестакова, К. А. Юдин, С. С. Шварц и многие другие) показали, что освоение животными специфической среды обитания или специфической экологической ниши связано с комплексом морфологических изменений, которые могут быть весьма тонкими и своеобразными. Прогресс техники морфологического исследования (в особенности привлечение физического или электрофизиологического эксперимента в морфо-функциональных исследованиях) позволяет дать экологическую характеристику весьма специфичным морфологическим структурам и, таким образом, конкретизировать наши представления о путях адапциогенеза, следовательно, и о законах эволюционного развития. Так, например, комплексное сравнительное изучение слухового аппарата птиц и млекопитающих позволило установить исключительного значения закономерность: функциональное совершенство даже самых сложных проявлений жизнедеятельности организмов (высшая нервная деятельность) достигается в природе на основе принципиально разных морфологических структур.

Можно было бы привести довольно много примеров, показывающих, что эта закономерность проявляется и при сравнении таксонов более низкого ранга. Более того, именно в последнее время интерес морфологов был направлен на сравнительное изучение филогенетически близких форм (роды, виды, внутривидовые формы). Нет сомнения в том, что в конечном итоге исследования этого направления приведут к существенной конкретизации представлений о механизмах начальных стадий эволюционных преобразований.

В настоящее время это направление безусловно является ведущим в экологической морфологии, но, по нашему мнению, уже в самое ближайшее время следует ожидать несколько иных тенденций в развитии морфологии, связанных с известной трансформацией представлений об основных понятиях экологии, генетики и эволюционного учения.

Современная экология видит свою главную задачу не просто в исследовании различных проявлений взаимосвязи организма со средой (эта задача в значительной степени воспринята смежными дисциплинами, прежде всего физиологией), а в исследовании популяций, в изучении путей приспособления видовых популяций к меняющимся условиям внешней среды. При этом популяция рассматривается как элементарная форма существования вида: вид утверждает себя во внешней среде в форме популяций. С другой стороны, развитие генетики привело современных биологов к убеждению, что популяция является элементарной единицей эволюционного процесса (первый шаг эволюции заключается в генетическом преобразовании популяции). Философы и

историки науки еще не успели осмыслить первостепенного научного значения факт: элементарная единица приспособления вида к среде обитания совпадает с элементарной единицей эволюционного процесса.

Естественно, что изменение в понимании основных задач экологии не может не отразиться на понимании основных задач экологической морфологии. Ее будущее — в исследовании механизмов приспособления и преобразования популяций.

Если в настоящее время главная задача экологической морфологии заключается прежде всего в накоплении материала, характеризующего связи морфологических особенностей животных разной филогенетической близости с их образом и условиями жизни, то в самое ближайшее время можно ожидать изменение этой задачи в соответствии с изменением общей задачи экологии и биологии в целом. Новые задачи экологической морфологии заключаются в исследовании механизмов приобретения популяциями наследственных морфологических различий и оценке приспособления животных к среде обитания не только с функциональных, но и энергетических точек зрения. Другими словами, нам представляется, что в ближайшем будущем главная задача экологической морфологии сведется к решению проблем эволюционной экологии и энергетики популяций.

### **ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ**

Одно из наиболее существенных отличий современной зоологии от зоологии ближайшего прошлого заключается в том, что исследователь перестает удовлетворяться констатацией различий между сравниваемыми формами. Более того, даже познание биологического смысла установленных отличий не делает в глазах современного исследователя работу завершенной.

Еще каких-нибудь 10—15 лет назад констатация факта «северная форма больше южной» представляла самостоятельный интерес. Если же эта констатация сопровождалась анализом, показывающим, что крупные размеры северной формы биологически целесообразны, то это, как правило, обеспечивало работе научное признание. В случаях, когда устанавливались не различия в размерах, а в более сложных и специальных особенностях животных, это воспринималось уже как небольшое событие. Не случайно, конечно, в современной обзорной литературе так часто цитируются работы, показывающие, что близкие формы могут отличаться такими признаками, как гистологическая структура желез внутренней секреции, мозга или глаза, характер кровоснабжения отдельных органов, степень развития вторичнополовых признаков и т. п. Однако за последнее 10-летие подобных данных накопилось уже довольно много (сводку данных см. Шварц 1959; Rensch, 1959), они в значительной степени потеряли элемент новизны и вместе с тем обнаружилась их ограниченность. Прогресс современного эволюционного учения требует не простой констатации наблюдаемых между видами и внутривидовыми формами отличий, а их экологического и генетического анализа.

Естественно, что эта задача относительно просто решается экспериментальным путем, но этот путь столь трудоемок, что о широком его применении в настоящее время не может быть и речи.

Между тем для того чтобы понять пути приобретения популяциями наследственных различий, необходимо иметь материал, по разнообразию соизмеримый с тем, которым оперирует систематик. Должны быть разработаны пути определения генетической природы отличительных особенностей популяций без применения сложных экспериментальных исследований. Как будет показано далее, эта задача может быть вы-

полнена морфологическими средствами, однако именно морфология показала всю ее сложность.

Раньше (буквально лет 10 назад) дело казалось относительно простым: если популяции отличались «стабильными» признаками, их особенности считались наследственными, в противном случае — ненаследственными, фенотипическими. Сейчас положение существенно изменилось. Было показано, что даже такие «стабильные» признаки, как кра ниологические особенности млекопитающих, в определенных условиях подвержены сильнейшей фенотипической изменчивости (Dehnel, 1949 и др.), а изменения пропорций тела и черепа животных (один из любимых признаков таксономистов) могут быть вызваны не менее просто, чем изменение веса резервного жира (пример крайне лабильного показателя).

Оценка научных открытий требует определенной исторической перспективы. Однако вряд ли мы сделаем ошибку, если сравним значение этого направления исследований со значением таких открытий в области биологии, как установление закономерностей параллелизма в филогенетическом развитии животных. Ведь открытие Денелем и его последователями сезонной изменчивости формы черепа, которое первоначально было воспринято специалистами как подлинная научная крамола, заставляет совершенно по-новому смотреть на изменчивость животных, вынуждает пересмотреть многие сложившиеся представления. Вряд ли можно подобрать лучший пример, показывающий, что исследование морфологических закономерностей и в наши дни оказывает на развитие теории эволюции не меньшее влияние, чем во времена А. Н. Северцова. Возникла принципиально новая проблема: маскирует ли фенотипическая изменчивость генетическую разнородность популяций или, наоборот, усиливает ее и каковы законы, управляющие соотношением этих типов изменчивости в разных группах животных и в разных условиях среды.

С другой стороны, было показано, что сам процесс фенотипической изменчивости неизмеримо более сложен, чем это представлялось раньше. Укрепилось мнение о вторичном эффекте генетических различий, суть которого заключается в том, что относительно второстепенные генетические различия влекут за собой многообразные и резко выраженные морфо-физиологические следствия, которые не имеют собственной генетической основы. В качестве примера можно привести мутацию frizzled у кур. Непосредственное проявление этой мутации — скручивание перьев; вторичный эффект (связанный с нарушением нормального поддержания теплового баланса): интенсификация метаболизма, гипертрофия желудочков аорты, увеличение общего объема крови, учащение сердцебиения, увеличение размеров кишечника, надпочечников и щитовидной железы (Landauer, 1947).

Особенности frizzled нельзя назвать фенотипическими, так как они связаны с определенной мутацией, но их трудно назвать и генетическими особенностями, так как в разной среде эффект мутации приводит к резко различным морфологическим последствиям. Вновь открытые проявления закономерностей морфо-физиологических корреляций ставят перед зоологами новый круг вопросов, объединяемых общей задачей: не ограничиваться описанием отличий между сравниваемыми формами, а выяснить их приспособительную и генетическую природу. Вряд ли нужно доказывать, что решение этой задачи позволило бы мобилизовать накопленный за многие 10-летия материал, характеризующий морфологическую специфику близких форм различного таксономического ранга для решения современных проблем эволюционного учения. По нашему мнению, это привело бы к принципиальному прогрессу теории эволюции. Практика показывает, что эта задача может быть решена морфологическими средствами исследования.

Воспользуемся конкретным примером. Сравняются две формы полевки-экономки: южная *M. oeopotus* и северная *M. o. chachlovi*. Между ними обнаруживается ряд существенных отличий (это бесспорно «хорошие» подвиды), в том числе и краниологических. Последние наиболее отчетливо проявляются при сравнении межглазничного промежутка и наибольшей ширины черепа. Если подобрать полевок сопоставимого возраста и одинаковых размеров (длина тела 100—120 мм), т. е. выполнить идеальные условия сравнения, не так уж часто выполняемые даже современными систематиками, то обнаруживается следующее. Индекс наибольшей ширины черепа *M. o. oeopotus* — 0,441, *M. o. chachlovi* — 0,478, при  $t=6,6$  (различия статистически абсолютно достоверны). Однако попытаемся провести сравнение по другому принципу, и результаты получатся иными. Сравним животных с одинаковыми размерами черепа, и никаких различий между *M. o. oeopotus* и *M. o. chachlovi* нам обнаружить не удастся: аллометрические кривые, устанавливающие зависимость между длиной и шириной черепа у сравниваемых форм, полностью совпадают (по материалам О. А. Пястоловой, *in litt.*). Мы приходим к выводу, что абсолютно достоверные отличия между ними оказываются мнимыми. Однако и такой вывод преждевременен. Построение аллометрических кривых «длина тела — длина черепа» показывает, что отличия между северными и южными экономками очень велики: в течение всего периода роста и развития животных кондилобазальная длина черепа северной формы достоверно меньше, чем у южной. В анализируемой размерной группе (100—120 мм) кондилобазальная длина черепа *M. o. oeopotus* —  $27,8 \pm 0,186$  мм, *M. o. chachlovi* —  $26,2 \pm 0,225$  мм ( $t=5,5$ ). Так как у грызунов, подобно подавляющему числу других млекопитающих, увеличение размеров тела ведет к относительному уменьшению размеров черепа, то именно потому, что пропорции черепа сравниваемых форм абсолютно одинаковы, они всегда будут отличаться при сравнении южных и северных форм равных размеров. Наш первоначальный вывод существенно уточняется: сравниваемые формы отличаются не пропорциями черепа, а его относительными размерами. Попытаемся уточнить и этот вывод.

Известно, что относительная длина черепа определяется не только абсолютными размерами животных, но и скоростью роста. У быстро растущих животных череп относительно меньше. Прямые наблюдения показали, что в рассматриваемом нами примере различия в размерах черепа определяются различиями в скорости роста животных. Северная форма в природных условиях растет быстрее, соответственно с этим относительные размеры черепа ее меньше. Отсюда и все отмечаемые систематиками различия в пропорциях черепа. Таксономическая характеристика сравниваемых форм, которая первоначально не несет никакой экологической нагрузки, наполняется новым содержанием. В соответствии со спецификой условий существования северные формы отличаются более быстрым ростом, а все те отличия, которые фиксирует систематик, — лишь вторичный эффект генетических различий, непосредственно определяющих экологически существенные особенности животных.

Аналогичный анализ был применен в нашей лаборатории В. Н. Большаковым (*in litt.*) при сравнении *Clethrionomys rufocanus* с Южного и Полярного Урала. Мы ограничимся здесь приведением графиков (рис. 1), показывающих, что и в данном случае краниологические отличия между сравниваемыми формами полностью определяются различиями в скорости их роста.

Эти примеры показывают, что тщательный морфологический анализ, основанный на использовании общих морфологических закономерностей, помогает увидеть за бросающимися в глаза сопутствующими особенностями животных их ведущие особенности, имеющие ясный экологиче-

ский смысл и помогающие понять биологический смысл таксономической дифференциации вида.

Нам кажется очевидным, что морфологический анализ уже установленных систематиками различий между громадным числом достаточно хорошо изученных форм наполнил бы новым содержанием современную систематику и сделал бы ее еще более мощным средством развития эволюционного учения.

Итак, один из основных аспектов современного направления морфологических исследований заключается в анализе биологического (приспособительного) смысла фиксированных различий между близкими формами. Другой аспект той же проблемы — изучение их генетической природы.

### ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПРИРОДА МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ РАЗЛИЧИЙ

Исследования последних лет показали, что фенотипически обусловленные особенности отдельных популяций могут быть не менее стабильными, чем признаки, фиксированные наследственностью в очень узких рамках изменчивости (это связано с относительной стабильностью условий среды и стабильностью реакции животных на их изменение). Отсюда следует, что сама по себе стабильность отдельных признаков популяций не может быть использована в качестве критерия их генетической природы. Между тем генетическая оценка межпопуляционных отличий (а в отдельных случаях и отличий между таксономическими единицами) является одной из важнейших предпосылок дальнейшего развития эволюционной теории. Именно поэтому в последнее время внимание исследователей привлекают принципиально новые методы работы, позволяющие с большей определенностью судить о генетических различиях между близкими формами (иммунологические и кариологические методы, электрофорез тканевых белков, биохимия ферментов и жиров, химия нуклеиновых кислот и др.). Однако эти и аналогичные им методы значительно более трудоемки, чем морфологические. На обозримом отрезке времени обследование с их помощью массового материала практически невозможно, что естественно ограничивает их значение. Поэтому нам кажется очень важным постараться показать, что этот вопрос может быть решен морфологическими средствами исследования.

Эти средства можно условно подразделить на частные и общие. Важнейшим частным методом исследования является изучение аллометрических зависимостей, отражающих изменение в пропорциях тела животных в процессе роста и развития разных форм в разных условиях среды. Аллометрия как метод исследования известна уже давно, но в последнее время интерес к ней резко возрос. Не случайно только за последние годы вышла большая серия работ, пытающихся использовать метод

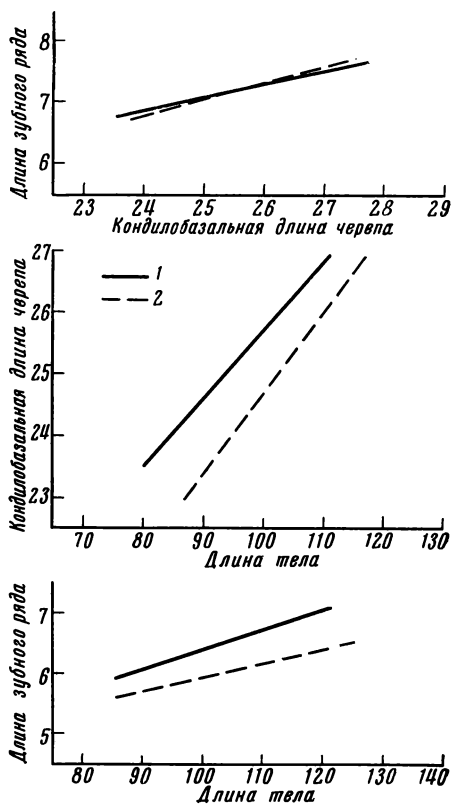


Рис. 1. Краниологические различия между южной (1) и северной (2) популяциями *Clethrionomys rufocanus*

аллометрии для решения таксономических проблем (обзор новейших исследований см. Huckinghaus, 1961).

Наиболее интересные результаты этих исследований заключаются в том, что даже резкий сдвиг в условиях среды, вызывающий очень существенное изменение в развитии животных, не ведет к изменению в соотношениях размеров отдельных частей тела животных. Представленные кривые лучше всяких слов поясняют суть проблемы (рис. 2). Отсюда

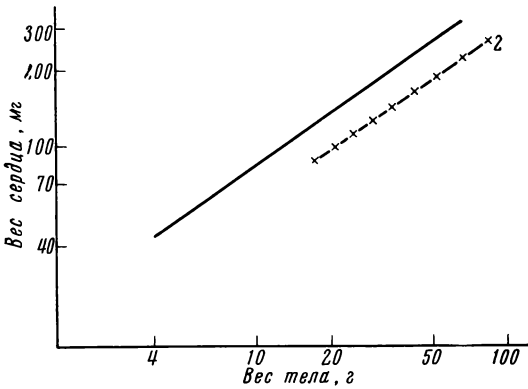


Рис. 2. Изменение размеров сердца *Microtus oeconomus* при содержании в неволе

1 — природная популяция ( $b = 17,06$ ,  $\alpha = 0,685$ ), 2 — лабораторная колония ( $b = 12,43$ ,  $\alpha = 0,680$ )

следует, что если две формы, существенно не отличающиеся скоростью роста, разнятся закономерностями роста отдельных органов или частей тела, то можно с очень большой вероятностью утверждать, что различия между ними наследственны. Подобных частных приемов анализа межпопуляционных различий можно было бы привести много. Важнее уделить внимание общей стороне проблем.

Суждение о генетической природе межпопуляционных различий может быть создано на основе сопоставления характера изменчивости животных на разных стадиях

онтогенеза. Основополагающие теоретические представления, из которых прямо вытекает такая постановка вопроса, были сформулированы А. Н. Северцовым. На них недавно обратил внимание Б. С. Матвеев (1963).

В «Этюдах по теории эволюции» (1912) А. Н. Северцов писал: «Эта борьба и результат ее, истребление определенного числа особей, начинается для каждой особи с появлением особи как таковой на свет, т. е. со стадии оплодотворенного яйца, и продолжается в течение всей жизни особи: неблагоприятные условия этой борьбы, т. е. обстоятельства, угрожающие жизни, как-то враги, конкуренты из-за пищи и места, вредные климатические условия и т. д. в течение различных периодов жизни, а именно периодов морфогенеза, роста и половозрелого состояния (я перечисляю только самые крупные периоды) весьма различны, а следовательно, и способы, которыми животное борется, должны быть различными» и далее: «...в течение индивидуального развития в теле животного имеется целый ряд развивающихся органов, которые не имеют отношения к окружающей среде в данное время (они функционируют у взрослого животного); этих органов борьба за существование в данный период и вытекающие из нее изменения организации непосредственно не касаются» (соч., т. III, стр. 75).

Это положение весьма важно. Из него следует, что характер изменчивости органов должен быть различным в зависимости от того, в какой степени участвует орган в борьбе за существование особи и вида. По понятным причинам особое значение имеет сравнение изменчивости эмбрионов с взрослыми формами. И в этом случае воспользуемся для анализа конкретным примером.

Изучалась изменчивость веса сердца, печени и мозга малой чайки (*Larus minutus*) на Ямале. Получены следующие данные. Коэффициент вариации (С) относительного веса органов у одновозрастных эмбрионов оказался равным: сердце —  $22,2 \pm 2,32\%$ , печень —  $11,2 \pm 1,24\%$ .

Для родителей соответствующие показатели равны: сердце —  $8,45 \pm 0,08\%$ , печень —  $15,22 \pm 1,94\%$ . Сопоставление этих цифр приводит к весьма интересным выводам. Резкое снижение изменчивости веса сердца у взрослых птиц (по сравнению с эмбрионами) свидетельствует о том, что в процессе активной жизни птиц нивелируются различия между генетически различными животными или животными, у которых процесс органогенеза отклоняется от нормы. Не лишено вероятности, что какая-то часть особей, наиболее резко отклоняющихся от нормы, была элиминирована до достижения возраста взрослой птицы. Для того чтобы проверить эти предположения, был вычислен коэффициент вариации для эмбрионов в пределах отдельных кладок<sup>1</sup>. В этом случае сравнение проводилось в пределах близкородственной группы животных (родные братья и сестры), поэтому изменчивость рассматриваемого показателя значительно снизилась ( $C = 11,2 \pm 1,2\%$ ). Однако значительно важнее, что изменчивость взрослых птиц оказалась ниже изменчивости эмбрионов, даже если последние представлены неизмеримо более однородной в генетическом отношении группой животных. Это значит, что в конкретных природных популяциях фенотипическая изменчивость не усиливает, а маскирует генетическую разнородность популяции в отношении такого важнейшего признака, как размеры сердца.

Совершенно иной результат дает рассмотрение изменчивости относительного веса печени. Печень эмбрионов варьирует меньше, чем у взрослых. Если сравнивать, как в предыдущем случае, изменчивость генетически однородной группы эмбрионов ( $C = 8,82 \pm 1,18$ ), то наблюдаемое различие почти двукратное. Становится ясным, что в данном случае фенотипическая изменчивость усиливает генетическую разнородность популяции. Вполне аналогичный результат был получен нами и при сравнении животных разного возраста, но уже перешедших к самостоятельному образу жизни.

Эти примеры показывают, что получение данных, характеризующих изменчивость разных признаков животных на разных этапах онтогенеза, создает предпосылки для определения генетической природы особенностей отдельных популяций.

Эти же данные подсказывают пути исследования генетической природы межпопуляционных различий. Если различия между популяциями на ранних стадиях развития животных значительны, с возрастом резко снижаются, но остаются существенными, то мы с большой долей вероятности можем утверждать, что различия между популяциями детерминированы генетически. О генетической природе различий мы имеем право говорить и в том случае, если различия между животными на ранних стадиях развития незначительны, но с возрастом не только не усиливаются, а уменьшаются. Если при той же исходной ситуации различия с возрастом усиливаются, то можно почти с полной уверенностью утверждать, что различия между популяциями в основном фенотипически обусловлены. Если же исходные различия между популяциями велики, с возрастом не сглаживаются или усиливаются, то у нас создается уверенность, что генетические различия между популяциями резко усилены фенотипической изменчивостью.

Все сказанное — не более, чем общая схема путей использования данных по изменчивости морфологических признаков животных для определения генетической природы различий между популяциями. Эта схема показывает, однако, что определение генетической природы различий между разными внутривидовыми группами морфологическими средствами принципиально возможно.

---

<sup>1</sup> Для этого был применен специальный прием математической обработки материала, на котором нам нет нужды здесь останавливаться.

Третий круг вопросов, который подводит экологическую морфологию к наиболее интересной и в буквальном смысле слова злободневной проблематике,— это исследование энергетики биологических макросистем (популяций, биогеоценозов).

Одна из важнейших проблем современной биологии — исследование законов, определяющих биологическую продуктивность природных комплексов и, в конечном итоге, биосферы Земли в целом. Конкретное решение этой поистине грандиозной задачи заключается в определении роли отдельных видов в круговороте вещества и энергии на различных участках арены жизни. Естественно, что роль вида в энергетике экосистемы определяется прежде всего его численностью, но вряд ли многим меньшее значение имеет интенсивность обмена веществ слагающих популяцию особей.

Прямое определение уровня энергетического обмена животных в естественной среде обитания в большинстве случаев связано с большими, нередко непреодолимыми, трудностями. Это увеличивает роль косвенных методов, сущность которых сводится к определению уровня метаболизма на основе тех особенностей животных, которые коррелированы с ним в наибольшей степени. Роль морфологии в решении этого вопроса исключительно велика, так как конституциональные особенности животных с поразительной точностью отражают условия поддержания энергетического баланса.

В серии работ как отечественных, так и зарубежных лабораторий было показано, что, используя в качестве показателей конституциональные особенности животных (размеры и пропорции тела и черепа, абсолютные и относительные размеры важнейших органов, развитие желез внутренней секреции и т. п.), можно получить достаточно точное представление об энергетике отдельных индивидов, внутрипопуляционных групп и, в конечном итоге, популяции в целом. Перспективы подобного подхода к решению рассматриваемого вопроса были подробно описаны нами ранее (Шварц, 1958). Здесь же нам кажется особо важным подчеркнуть, что исследование конституциональных особенностей популяций является сильным средством анализа как межпопуляционных различий, так и реакций отдельных популяций на изменение условий среды. Не удивительно поэтому, что экологическая морфология во все большей степени становится морфологией популяционной. При этом наибольшее значение приобретают исследования самых тонких отличий между популяциями, которые способны точнее всего характеризовать их специфические особенности.

Конституциональные особенности животных дают возможность оценить не только текущие условия существования животных, но и условия, в которых проходило развитие популяции в ближайшем прошлом. В качестве иллюстрации можно указать на возможности определения скорости роста животных в предшествующий период их развития.

Мы уже упоминали о том, что с изменением скорости роста закономерно изменяются пропорции тела животных. Зная конкретное проявление этой зависимости у разных видов, по серии добытых животных можно определить, с какой скоростью росли животные в ближайшем прошлом и, соответственно с этим, определить вероятный уровень интенсивности их метаболизма (Шварц, 1962).

Конституциональные особенности животных могут быть использованы для определения специфических особенностей обмена веществ отдельных групп животных, а также для оценки генетической природы констатируемых межпопуляционных различий.

В качестве простейших показателей могут быть использованы размеры почек и надпочечника. Повышение веса этих органов в громадном

большинстве случаев прямо свидетельствует об интенсификации метаболизма.

Нередко конституциональные особенности популяций, отражающие особенности их обмена веществ, наследственно закреплены. Так, например, в нашей лаборатории было установлено, что многие субарктические популяции ряда видов обладают наследственно обусловленным снижением уровня метаболизма. Соответственно с этим в одинаковых условиях среды северные популяции отличаются пониженным весом почек. Насколько существенными могут быть эти отличия, показывают следующие данные: у разводимых в течение многих поколений в неволе северных полевок-экономок относительный вес почек выражается аллометрическим уравнением:  $y = 10 \cdot 66 x^{0,747}$ , у южных —  $y = 6 \cdot 13 x^{0,939}$ .

Насколько чуткими могут быть указанные показатели, показывает следующий конкретный пример. В период беременности способность самок к аккумуляции гликогена повышается, повышается и вес их печени. Повышенный вес печени — одна из наиболее бросающихся в глаза конституциональных особенностей беременных (а также кормящих) самок. По той же причине изменчивость веса печени самок во время беременности существенно снижается. Поэтому увеличение коэффициента вариации веса печени самок во время беременности можно рассматривать в качестве беспорного указания на повышение напряженности энергетического баланса в популяции.

Наше представление о напряженности энергетического баланса популяции может быть еще более уточнено. В тех случаях, когда популяция полностью удовлетворяет все свои энергетические потребности (ситуация, встречающаяся в природе значительно реже, чем это обычно представляется), не только самки, но и самцы полностью реализуют свою способность к накоплению гликогена в печени: различия в размерах этого органа между самцами и самками (в том числе и беременными) сглаживаются, исчезают и различия в степени варьирования веса печени. В подобных популяциях реальная энергетика животных полностью совпадает с теоретической.

Кроме того, изменение размеров органов является нередко прямой причиной изменения уровня метаболизма животных. Эти изменения могут быть определены, так как интенсивность тканевого обмена различных органов известна. Поправка на конституционные особенности животных сама по себе может быть весьма значительной и вносит существенные изменения в расчет энергетики популяции. Эта поправка будет тем существеннее, чем полнее учитываются корреляции в развитии разных органов. Показано, например, что существует четкая зависимость между весом скелетной мускулатуры и весом сердца (с этой точки зрения только в нашей лаборатории изучено несколько десятков видов животных). Поэтому только на основании изменения веса сердца можно с большой точностью указать на общее изменение уровня метаболизма животных. Увеличение размеров сердца на 20—30% (такое изменение довольно часто наблюдается в природных популяциях) соответствует увеличению потребности в кормах примерно в два раза. Это значит, что, используя лишь один морфологический показатель — размеры сердца, можно избежать громадной ошибки в определении энергетики обследуемой популяции. Используя другие показатели, сообщающие нам, какова степень удовлетворения потребностей животных, мы приближаем наши расчеты к желательной точности, а в отдельных случаях можем определить и детали в расходовании животными энергии. Так, например, в нашей лаборатории накопился значительный материал, показывающий, что если гипертрофия сердечной мышцы сопровождается увеличением размеров почек, то это свидетельствует о систематическом повышении уровня обмена. Обратный случай говорит о кратковременных повышениях двигательной активности, которым сопутствует изменение метабо-

лизма. Число подобных примеров могло бы быть многократно умножено, но и приведенных достаточно, чтобы показать возможности использования конституциональных особенностей животных для оценки энергетики популяций.

Другая сторона вопроса заключается в использовании морфологических методов для оценки степени существенности отличий в образе и условиях жизни животных. Не трудно было бы показать, что эта оценка не может быть проведена на основе чисто теоретических соображений. При обследовании довольно большого числа нырковых уток обнаружилось, например, что изменение географической среды обитания (от теплых озер лесостепи до ледяных вод Арктики) никак не отражается на развитии их сердечно-сосудистой системы, но, казалось бы, незначительное увеличение продолжительности пребывания под водой (совершенство ныряния) влечет за собой очень существенное изменение в конституции птиц. Другой пример, пожалуй, еще более показателен. Лесные виды тетеревиных птиц часто вынуждены передвигаться по рыхлому снегу. Поэтому у них индекс мускулатуры ног весьма высок и колеблется у разных видов от 34 до 40%. Однако указанная группа птиц включает в себя экологически весьма различные виды (глухарь, рябчик, тетерев, белая куропатка), которых объединяет, собственно, лишь то, что все они передвигаются по рыхлому снегу (белая куропатка — среди кустарников), но, конечно, проводят на земле различное время. Тем не менее — столь удивительное сходство в развитии мускулатуры ног! Тундряная куропатка передвигается по твердому грунту — снежный покров тундры выдерживает и более крупных животных. Оказалось, что тундряная куропатка резко выделяется среди своих сородичей исключительно низким индексом мускулатуры ног (25,4%). Эти данные показывают, что исследование конституции животных дает возможность понять, что важно, а что второстепенно в экологических различиях между близкими видами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологическая морфология на наших глазах приобретает характер популяционной экологии, обладающей специфическим объектом исследования (популяция) и своеобразным методом. Для популяционной морфологии характерен динамический подход к анализу морфологических различий между близкими формами и к анализу морфологических закономерностей.

Используя при сравнении разных видов и популяций данные, характеризующие изменения отдельных признаков или их комплекса (конституциональные особенности) в процессе роста и развития животных или при изменении условий их существования, экологическая морфология открывает новые пути не только для всесторонней характеристики форм разных таксономических рангов, но и для решения некоторых принципиальных вопросов биологии. Важнейшие из них — вопросы эволюционной экологии и энергетики популяций.

## ЛИТЕРАТУРА

- Матвеев Б. С., 1963. Роль работ А. Н. Северцова в развитии эволюционной морфологии в СССР за последние 25 лет (1936—1961), Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 38.
- Северцов А. Н., 1945. Этюды по теории эволюции. Соч., т. III, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Шварц С. С., 1958. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных, Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 2.— 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 11.— 1962. Изучение корреляции морфологических особен-

- ностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми особенностями внутривидовой систематики, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 29.
- Dehnel A., 1949. *Badania nad rodzajem Sorex L.*, Ann. Univ. Lublin-Polonia, vol. IV. No. 2, Sec. C.
- Hückinghaus F., 1961. Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia, Z. Säugetierkunde, Bd. 26, Nr. 3.
- Landauer W., 1946. Form and Functions in Frizzled Fowl, Biol. Symposia, No. 6.
- Rensch B., 1959. Evolution above the Species Level, London.

---

## ON THE ROLE OF ECOLOGICAL MORPHOLOGY IN THE DEVELOPMENT OF MODERN BIOLOGY

S. S. SCHWARTZ

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

### Summary

Prospects of the development of ecologico-morphological investigations are outlined. General regularities of the evolution (progress and regress, parallelism and convergence, aromorphosis and idioadaptations, etc) revealed by morphology are shown to be used by modern biology for the development of new lines (molecular biology, biophysics etc). For the time being one of the most promising branches of morphology is ecological morphology. Its tasks are not brought to only an establishment of the relationship between ecological and morphological peculiarities of animals; the main attention should be focused on an analysis of concrete mechanisms of intraspecific differentiation, revelation of the genetic nature of interpopulational differences and on the estimation of adaptation from the aspect of energy and not only from that of the function. It is shown on concrete examples that the problems mentioned can be successfully solved by morphological methods. This bears witness to the fact that morphological investigations maintain their actuality, playing the leading role in the evolution of such important problems of recent science as ecological mechanisms of the evolution process and the energetics of biological macrosystems.