

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

НОВАЯ СЕРИЯ

141-й год издания

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том LXXV, вып. 6

НОЯБРЬ — ДЕКАБРЬ

Выходит 6 раз в год

УДК 591.4

О МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ АВСТРАЛИЙСКИХ ГРЫЗУНОВ

С. С. Шварц

Доктор Кин Мейерс (Ken Myers) — сотрудник Исследовательского центра в Канберре (Commonwealth scientific and industrial research organization, Canberra, Australia) прислал нам серию грызунов Австралии, законсервированных в формалине: *Mus musculus* L.—26 экз., *Leggadina delicatula* Gould — 3, *Conilurus penicillatus* Ogilby — 3, *Mastacomys* Thomas sp. — 1, *Rattus lutreolus* Gray — 2, *R. villocissimus* Waite— 1 экз. У всех животных мы определили пропорции тела и черепа и размеры внутренних органов. Для сравнения использовали наши данные по морфологии грызунов Палеарктики. Для большей точности сравнения серия домашних мышей и пасюков была обработана формалином таким же образом, как грызуны из Австралии. На всех представленных графиках показатели австралийских грызунов сопоставлены с показателями европейских, выдержанных в формалине.

Материал, использованный в настоящей работе, невелик. Но, учитывая, что данные по интерьерным особенностям грызунов Австралии в литературе отсутствуют, а в нашей литературе отсутствуют и данные, характеризующие их внешнюю морфологию, мы надеемся, что проведенная работа представляет известный интерес.

Мы искренне благодарны д-ру Мейерсу за предоставленную возможность обработать уникальный для советских зоологов материал.

Результаты работы

Mus musculus L. Точное время заселения Австралии мышами не установлено. По понятным причинам не установлены также и районы Европы, из которых происходят интродуцированные мыши. Можно полагать, что в Австралию попадали мыши разных подвидов, так как здесь встречаются как крупные, серые мыши, так и зверьки мелкие, желтоватые, а также мыши с совершенно белым брюшком, напоминающие мышей из Китая (Finlayson, 1939 и др.).

Среди полученных нами мышей преобладают особи, укладывающиеся по окраске в диапазон изменчивости *M. musculus musculus* L. Отдельные экземпляры по окраске напоминают *M. m. hortulanus* Nord. Размеры большинства особей мелкие (табл. 1). Пропорциями тела и

Основные экстерьерные и интерьерные показатели домовых мышей Австралии ($n=26$)

Вес тела	Длина тела	Длина хвоста	Индекс хвоста	Длина ступни	Длина уха	Кондилобазальная длина черепа	Длина зубного ряда	Скуловая ширина	Длина лицевой части	Ширина межглазничного пространства	
<i>M</i>	16,19	70,2	70,2	100,0	16,2	10,5	203	34,1	91,8	97,3	36,0
<i>m</i>	0,65	1,2	1,2	1,5	0,24	0,62	1,5	0,64	1,3	1,8	0,56

Высота мозговой части	Длина диастемы	Индекс сердца	Индекс почки	Индекс печени ♂	Индекс печени ♀	Индекс печени (беременные)	Длина кишечника	Индекс длины кишечника	Длина слепого отдела кишечника	Индекс слепого отдела кишечника
<i>M</i>	73,5	52,6	9,48	7,99	55,9	59,8	64,2	303	432	20,8
<i>m</i>	0,54	0,74	0,26	0,22	9,5	2,9	4,2	8,6	11,5	1,1
										3,8

черепа существенно от европейских и азиатских мышей не отличаются. Бросаются лишь в глаза очень длинный хвост и большая кондилобазальная длина черепа. Как видно из табл. 1, средняя длина хвоста австралийских мышей примерно равна длине тела, но у отдельных особей существенно ее превышает. Так, например, молодой самец длиной тела 57,3 мм имел хвост длиной 69,2 мм (121 %). Ни один из европейских подвидов домовой мыши подобной длиной хвоста не обладает. Можно поэтому считать доказанным, что в процессе приспособления мышей к климату Австралии относительная длина их хвоста увеличилась. Это хорошо согласуется с известным правилом Аллена и интересно лишь в том отношении, что говорит о скорости формирования новых морфологических особенностей у акклиматизированных видов.

Второе существенное отличие австралийских мышей от любого евразийского подвида заключается в большей кондилобазальной длине черепа. Для сравнения мы воспользовались данными, приведенными в работе Диновского (Dunowski, 1963), где имеется таблица, составленная на основании литературных и рукописных работ разных авторов, характеризующая морфологические особенности 9 подвидов мышей из различных районов Европы. Средняя длина тела этих мышей колеблется от 78,3 до 89,1 мм, средняя кондилобазальная длина черепа — от 18,9 до 20,6 мм. Несмотря на то что средняя длина тела обследованных нами австралийских мышей значительно меньше, чем у сравниваемых европейских популяций, их средняя кондилобазальная длина черепа оказалась значительно большей. Это проявляется особенно отчетливо при сравнении отдельных популяций. Популяция из Дании имеет среднюю кондилобазальную длину черепа примерно такую же, как обследованные нами мыши (20,6 мм), но средняя длина их тела значительно больше (81,7 мм). К аналогичному результату приводит сравнение австралийских мышей с мышами других евразийских популяций.

Размеры черепа определяются скоростью роста животных: чем быстрее растет грызун, тем относительно меньше кондилобазальная длина его черепа (Шварц, 1961). Это дает основание полагать, что скорость роста домовых мышей Австралии меньше, чем у мышей европейских популяций.

Таким образом, уже изучение внешних особенностей австралийских *Mus musculus* показывает, что акклиматизация к новой среде вызвала

у них появление некоторых интересных отличительных черт¹. Следует также отметить, что у австралийских мышей хвост не только длиннее, но и значительно толще. Это их отличие хорошо заметно на глаз, но,

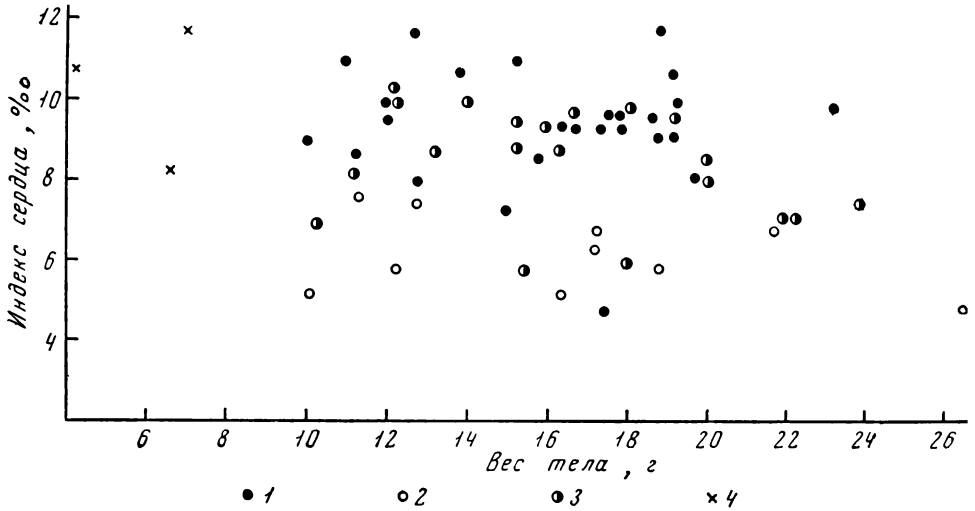


Рис. 1. Относительный вес сердца — *Mus musculus* (1 — Австралия, 2 — СССР, 3 — СССР, высокогорье) и *Leggadina delicatula* (4)

к сожалению, мы не имеем возможности дать ему объективную оценку. Возможно, что увеличение толщины хвоста увеличивает его поверхность и таким образом способствует более эффективной теплоотдаче.

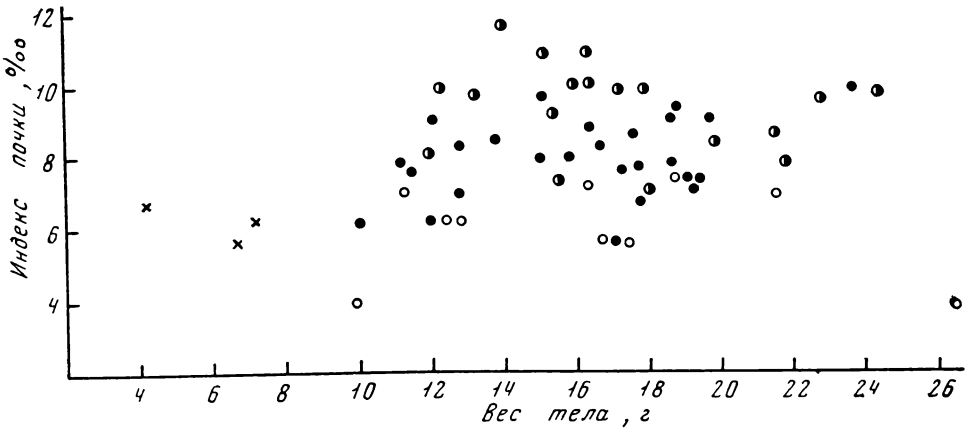


Рис. 2. Относительный вес почек *Mus musculus* и *Leggadina delicatula*. Обозначения те же, что и на рис. 1

Интерьерные особенности австралийских мышей характеризуются данными, представленными в табл. 1. Обратим прежде всего внимание

¹ В пропорциях черепа намечаются и некоторые другие особенности австралийских мышей, но выражены они нечетко. Поэтому мы не считаем возможным вдаваться в их анализ до получения дополнительного материала и ограничиваемся приведением фактических данных (табл. 1).

на крупные размеры сердца изученных животных. Так как размеры сердца связаны с общими размерами животных, то в дополнение к табл. 1 мы приводим диаграмму (рис. 1), которая ясно показывает, что относительный вес сердца *M. musculus* из Австралии не только больше, чем у мышей со Среднего Урала, но и у мышей горных популяций. Этот результат поистине парадоксален. Уменьшение относительного веса сердца у животных в теплом климате — одно из наиболее строго обоснованных зоогеографических правил (сводку данных см. Rensch, 1959; Шварц, 1960). Однако, как показывает табл. 1 и рис. 2, не только сердце, но и почки австралийских мышей больше, чем у животных этого вида, обитающих в северных широтах. Для удобства анализа нам приходится забежать вперед и отметить, что у аборигена Австралии *L. delicatula* почки значительно меньше, чем у австралийских *M. musculus*, а индекс сердца примерно такой же (несмотря на их более мелкие размеры).

Снижение относительного веса сердца и почек при снижении уровня метаболизма — это правило, по существу, без исключения (сводку данных см. Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Поэтому увеличение индекса сердца и почек у мышей Австралии может служить достаточно веским указанием на то, что, несмотря на обитание в более теплом климате, животные вынуждены тратить добавочную энергию для поддержания нормальной жизнедеятельности. Наблюдения последних лет показали, что домовым мышам свойственна частая смена мест обитания и миграции (Newsome, 1969). Увеличение двигательной активности ведет к интенсификации метаболизма и соответствующим изменениям конституции. Так как совершенствование приспособлений животных к условиям их жизни связано с экономным обменом веществ, то представленные данные свидетельствуют о еще не завершившемся процессе адаптации домовых мышей к новой среде. Возможно, что этот процесс

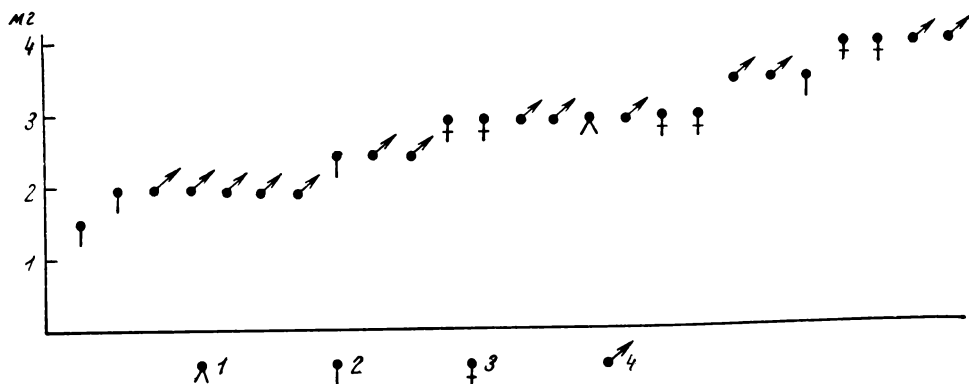


Рис. 3. Вес надпочечника австралийских мышей разного генеративного состояния: 1 — с пятнами (рожавшие); 2 — тонкая матка; 3 — беременные; 4 — половозрелые

тормозится постоянным притоком новых особей, снижающих приспособленность популяций. Этот вопрос мы попытаемся проанализировать в заключении с более широких позиций.

Другая резко бросающаяся в глаза особенность австралийских мышей — относительно короткий кишечник. В средних широтах Евразии длина кишечника превышает длину тела мышей в 6—8 раз (Шварц,

Основные экстерьерные и интерьерные

	Вес тела	Длина тела	Длина хвоста	Индекс хвоста	Длина ступни
<i>M</i>	5,9	48,6	31,7	68,05	14,8
<i>lim</i>	4,1—7,1	43,0—50,5	31,0—32,4	64,1—72,0	13,0—16,5

	Ширина межглазничного пространства	Высота мозговой части	Длина диастемы	Индекс сердца	Индекс почки	Индекс печени ♂
<i>M</i>	32,7	65,7	42,7	10,4	6,3	37,0
<i>lim</i>	32—33	65—66	40—43	8,41—11,8	5,72—6,84	27,8—46,3

1960). Средняя длина кишечника австралийских мышей (табл. 1) значительно уступает минимальной длине кишечника мышей северных популяций (пределы ее изменчивости — 276—576%). Эти данные ясно указывают на то, что в рационе австралийских мышей преобладают высококалорийные корма, в том числе и животного происхождения.

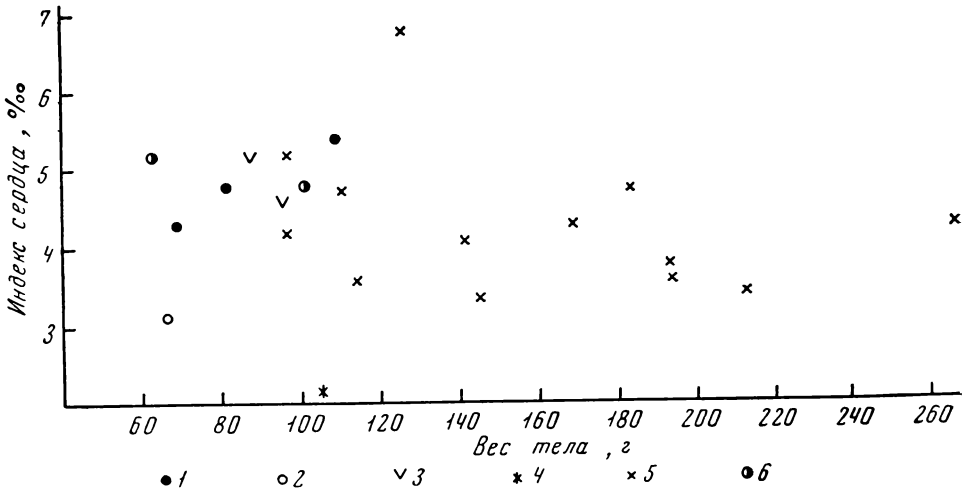


Рис. 4. Относительный вес сердца:

1 — *Conilurus*; 2 — *Mastomys*; 3 — *Rattus lutreolus*; 4 — *R. villocissimus*; 5 — *R. norvegicus*; 6 — *R. turkestanicus*

Индекс печени австралийских мышей примерно соответствует этому показателю у грызунов средних и северных широт, и, так же как у них, беременные самки отличаются более крупной печенью. Увеличение печени во время беременности и лактации, по-видимому, является общей особенностью всех млекопитающих в условиях, хотя бы незначительно отличающихся от оптимальных (Шварц, 1960). В противоположность этому, закономерности изменений веса надпочечника у австралийских мышей существенно отличаются от тех, которые характерны для грызунов северных широт. Представленная огиба (рис. 3) ясно показывает, что у обследованных нами мышей беременные и кормящие самки не отличаются от самцов и яловых самок. С этим нам еще ни разу не при-

показатели леггадины ($n=3$)

Длина уха	Кондилобазальная длина черепа	Длина зубного ряда	Скуловая ширина	Длина лицевой части
8,2 6,5—9,2	181,3 177—187	32,3 28—35	77,5 75—80	86 75—95
Индекс печени ♀	Длина кишеч- ника	Индекс длины кишечника	Длина слепого отдела кишечника	Индекс слепого отдела кишечника
35,2 —	180 130—220	363 303—415	12,5 8,0—17,0	69,3 61,5—77,2

ходилось сталкиваться при обследовании многих тысяч грызунов самых различных видов². Очень важно, что отсутствие гипертрофии надпочечников самок в период размножения не может быть объяснено снижением плодовитости. У беременных самок австралийских мышей оказалось довольно высокое число эмбрионов (9, 7, 7, 4, 8, 7).

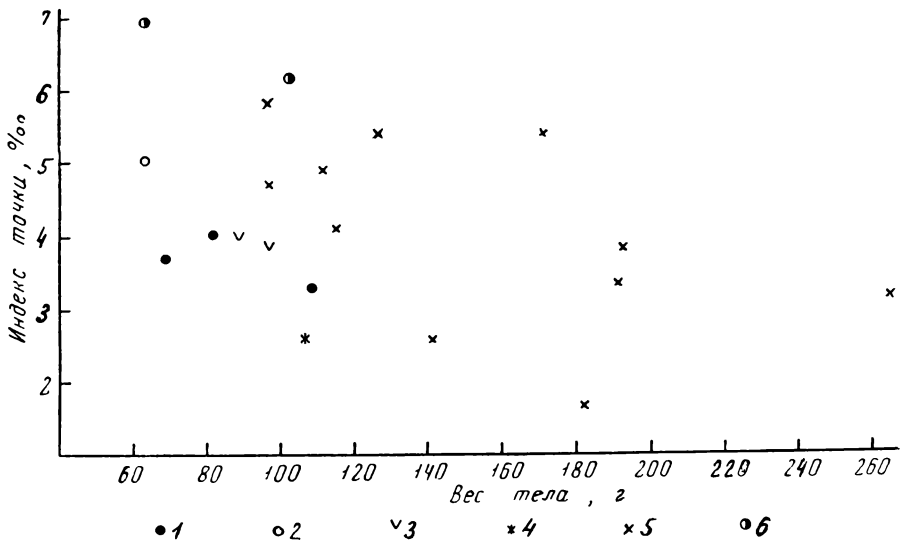


Рис. 5. Относительный вес почек. Обозначения те же, что и на рис. 4

Leggadina delicatula Gould — один из наиболее мелких грызунов Австралии. По внешнему виду напоминает мышь-малютку. Распространение широкое. Обычна на Севере, до полуострова Кейп-Йорк. В нашем распоряжении имеется два экземпляра (самец и самка). Их вес и основные показатели указаны в табл. 2 и на рис. 2. Хвост значительно короче, чем у австралийских домовых мышей, ступня крупнее. Несмотря на незначительный материал, представленные данные ясно показывают, что интересными показателями леггадина резко отличается от домовых мышей Австралии. Сердце у нее крупное, но, учитывая мел-

² Исключение представляют лишь самки лемминга (Шварц, 1963).

Основные экстерьерные и интерьерные

Вид	Вес тела	Длина тела	Длина хвоста	Индекс хвоста	Длина ступни	Индекс ступни
<i>Rattus lutreolus</i> M (n=2)	92,3	125	95	76,0	24,7	19,7
lim	88,0—96,7	120—130	88—102	73,5—78,5	24,5—25	19,2—20,2
<i>Rattus villosissimus</i> (n=1)	106,7	145	130	89,5	29,0	20,1
<i>Mastocomys</i> sp.	63,7	110	95	86,5	29,0	26,4
<i>Conilurus penicillatus</i> M	86,2	123,6	161,6	13,1	39,6	32,0
lim	69,3—108,7	118—130	160—165	12,3—14,0	37,3—42	31,6—32,3

Вид	Длина лицевой части	Индекс лицевой части	Ширина межглазничного пространства	Индекс ширины межглазничного пространства	Высота мозговой части	Индекс высоты	Длина диастемы
<i>Rattus lutreolus</i> M (n=2)	205	0,568	47,0	0,134	115	0,329	98
lim	204—207	0,566—0,571	51—52	0,142—0,143	117—120	0,325—0,331	103—108
<i>Rattus villosissimus</i> (n=1)	209	0,538	47,0	0,121	157	0,404	109
<i>Mastocomys</i> sp.	200	0,599	42,0	0,126	110	0,329	88
<i>Conilurus penicillatus</i> M	190	0,531	55,7	0,156	132	0,369	94,3
lim	188—192	0,529—0,534	54—58	0,152—0,162	128—136	0,356—0,382	93—96

кие размеры тела, относительно меньше, чем у австралийских домовых мышей, и меньше, чем у мыши-малютки. Размеры почек леггадины неизмеримо меньше, чем у грызунов северных широт сопоставимых размеров, и значительно меньше, чем у австралийских мышей. Средний относительный вес почек мыши-малютки — 8,8 (среднее по большому числу животных), у леггадины — 6,0. Относительно крупное сердце и маленькие почки — такое сочетание наблюдается лишь у животных, отличающихся относительно низким уровнем метаболизма покоя (resting metabolism), но способных к высокой двигательной активности в отдельные периоды своей жизнедеятельности (лучший из известных нам примеров — тушканчики; относительно крупные размеры тела связаны с относительно низким уровнем обмена, но сердце у тушканчиков крупное — в соответствии с высокой нагрузкой при передвижении прыжками). Так как тип локомоции леггадины явно не требует столь высоких затрат энергии, как у тушканчиков, можно заключить, что высокий индекс сердца — следствие ее образа жизни (перемещения и миграции). Но, в противоположность тому, что наблюдается у австралийских домовых мышей, это не связано с общим повышением метаболизма покоя. К анализу этих различий мы вернемся после обсуждения материала по австралийским крысам.

Австралийские крысы. В Австралии, как известно, распространено большое число аборигенных родов и видов крыс, которые ведут свое начало от азиатских предков (Simpson, 1945; Finlayson, 1933; Tate, 1951 и др.). В нашем материале представлены 4 вида.

Rattus lutreolus Gray — представитель эндемичной австралийской надвидовой группы. Предки этих крыс проникли в Австралию из Азии в

показатели крыс Австралии

Длина уха	Индекс уха	Кондилоба- зальная длина черепа	Длина зубного ряда	Индекс зубного ряда	Скуловая ширина	Индекс ску- ловой ширины
15,0	11,9	361,5	77	0,208	184,5	0,510
14,0—15,8	12,2—11,6	360—363	76—78	0,201—0,215	183—186	0,509—0,512
17,0	11,7	389,0	78	0,201	190	0,489
17,5	15,9	334,0	97	0,291	160	0,479
17,7	14,3	358	75	0,209	178,3	0,498
16,0—19,4	16,0—17,7	356—360	73—77	0,205—0,215	176—181	0,492—0,503

Индекс диастанемы	Индекс сердца	Индекс почки	Индекс печени	Длина кишечника	Индекс длины кишечника	Длина слепого отдела	Индекс слепого отдела
0,281	4,91	3,86	3,81	685	560	37,5	59,1
0,286—0,298	4,65—5,17	3,72—4,04	30,7—45,5	590—680	454—566	35,40	58,8—59,4
0,432	2,45	2,65	17,5	547	378	20,0	36,6
0,264	3,2	4,99	31,4 (♀)	600	546	—	—
0,264	4,82	3,7	37,8	450	362	35,0	71,5
0,260—0,269	4,32—5,39	3,3—4,02	37,8—43,2	410—490	333—410	—	—

среднем плейстоцене и дали ряд специализированных форм. *R. lutreolus* распространена преимущественно на юге и юго-западе Австралии и населяет, в частности, холодные болота Нового Южного Уэльса. Крысы среднего размера (табл. 3). В соответствии с распространением в относительно холодном климате их мех гуще, чем у других видов австралийских крыс. Когти удлиненные, хвост короткий (у нашего экземпляра — 76% от длины тела).

Rattus vilocissimus Waite. Обитатели более сухих районов Австралии. Окраска серая, волосы очень длинные и тонкие. Во время массового размножения (в дождливые годы) становится одним из главных вредителей сельского хозяйства. Хвост значительно длиннее, чем у предыдущего вида (табл. IV).

Conilurus penicillatus Ogilby. Крысы средних размеров, известные под характерным названием rabbitrats (кроликовые крысы). Распространение широкое, многочисленна на п-ве Кейп-Йорк, в районах р. Виктории и Арнхемленда. Задние конечности полупрыгающего типа, резко удлиненные. Уши длинные. На кончике хвоста кисточка редких, длинных волос.

Крысы рода *Mastacomys* Thomas представлены в Австралии двумя трудно различимыми видами — *M. fuscus* и *M. mordinus*. Видовую принадлежность нашего экземпляра установить не удалось. Размеры относительно мелкие, хвост около 80% к длине тела. Общим обликом напоминает крупных полевок (*M. fuscus* сравнивают с *Arvicola terrestris*).

Как видно, внешние морфологические особенности сравниваемых видов отражают условия их жизни. В условиях жарких открытых пространств крысы приобретают облик тушканчика (*Conilurus*), обитание в болотах оказалось связанным с относительным уменьшением длины

хвоста и уха и т. п. Подобные проявления адаптивной радиации близких форм многократно описывались.

Представление о размерах сердца и почек австралийских крыс по сравнению с евразийскими дают рис. 4 и 5. Индекс почек у всех австралийских видов меньше, чем у пасюка и туркестанской крысы. Несмотря на небольшой материал, эта закономерность выявляется вполне отчетливо и естественно объясняется климатом области распространения сравниваемых форм. В противоположность недавно акклиматизированному виду — *M. musculus* морфо-физиологические особенности аборигенов Австралии вполне соответствуют жаркому климату области их распространения, и их приспособления к разному образу жизни проявляются на фоне относительно низкого уровня обмена покая.

По размерам сердца выделяются *Conilurus* и *R. lutreolus*. Полуводный образ жизни и передвижение прыжками, как и у хорошо изученных нами евразийских видов, связано с увеличением сердечного индекса. Однако по размерам почек они от других видов австралийских крыс не отличаются.

Несколько слов о длине кишечника. У австралийских крыс он явно короче, чем у пасюка. Особенно коротким кишечником отличается *S. penicillatus*, а индекс слепого отдела его кишечника характерен для видов, питающихся концентрированными, в значительной степени животными кормами (7,15%).

Заключение

Как указывалось во введении, главная цель этой статьи — информационная. Нам казалось интересным привести конкретные данные, характеризующие некоторые экстерьерные и интерьерные особенности грызунов Австралии. Однако результаты работы дают основание для некоторых размышлений.

Морфо-физиологические особенности грызунов — аборигенов Австралии совершенно недвусмысленно указывают на относительно (по сравнению с родственными видами из умеренных климатических зон) низкий уровень метаболизма покая. На этой основе происходило и происходит приспособление отдельных видов к изменению уровня энергетического обмена в связи с конкретными условиями и образом их жизни. Это естественно объясняется общими климатическими особенностями Австралии и может рассматриваться не более, чем любопытная иллюстрация хорошо известных эколого-географических правил³.

Однако сопоставление интерьерных особенностей аборигенов Австралии с акклиматизированным видом — домовою мышью — приводит к неожиданным результатам. Ее морфо-физиологические особенности указывают на очень существенное повышение уровня метаболизма. Условиями жизни это можно объяснить лишь с большими натяжками. Это оправдывает нашу попытку прибегнуть к анализу полученных данных, основываясь на недавно сформулированном нами принципе оптимального фенотипа (Шварц, 1968). Сущность этого принципа сводится к следующему. Определенному генотипу животного соответствует определенный канал развития, реализующийся в определенный фенотип. В этом случае процесс развития осуществляется энергетически наиболее экономным путем. Отклонения от оптимального фенотипа, вызван-

³ Возможно, что и незначительная длина кишечника австралийских грызунов отражает снижение уровня метаболизма (уменьшение потребности в кормах).

ные изменением условий среды, требуют добавочной энергии на осуществление морфогенетических реакций. Было показано, что это имеет место и в тех случаях, когда условия среды допускают поддержание нормальной жизнедеятельности с меньшими затратами энергии. Нам кажется, что развиваемые взгляды позволяют объяснить парадоксальные морфо-физиологические особенности австралийских мышей. Генетические особенности австралийских популяций еще не пришли в соответствие с климатическими особенностями их новой родины. В этих условиях фенотипическим приспособительным реакциям принадлежит ведущая роль, отклонения от оптимального фенотипа неизбежны. Это вызывает повышение уровня обмена покоя и соответственно повышение морфо-физиологических показателей.

ЛИТЕРАТУРА

- Шварц С. С. 1960. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. «Тр. Ин-та биологии УФАН», вып. 14. Свердловск.
- Шварц С. С. 1961. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики. Сб. «Вопр. внутривид. изменчивости млекопитающих». Свердловск.
- Шварц С. С. 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. «Тр. Ин-та биологии УФАН», вып. 33. Свердловск.
- Шварц С. С. 1968. Принцип оптимального фенотипа. «Журн. общей биологии», т. XXIX, № 1.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. 1968. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. «Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН», вып. 58. Свердловск.
- Dunowski Y. 1963. Morphological variability in the Bialowieza population of *Mus musculus* Linnaeus, 1758. «Acta theriologica», vol. VII, No. 5.
- Finlayson H. H. 1933. On *Mastacomys fuscus* (Thomas). «Trans. Roy. Soc., South Austr.», vol. 56.
- Finlayson H. H. 1939. Records and descriptions of Muridae, South Australia. «Trans. Roy. Soc., South Austr.», vol. 63.
- Newsome A. E. 1969. A population study of housemice temporarily inhabiting a South Australian wheatfield. «I. Animal Ecol.», vol. 38, No. 2.
- Rensch B. 1959. Evolution above the species level. London.
- Simpson G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. «Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.», vol. 85.
- Tate G. H. 1951. The rodents of Australia and New Guinea. «Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.», vol. 97, No. 4.

ON THE MORPHOPHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF AUSTRALIAN RODENTS

S. S. Shwartz

Summary

Body and skull proportions and some interior indices were studied in two species of mice and four species of rats. It is shown that the morphophysiological peculiarities of aborigenes are conform to the habits and life conditions of concrete species. The house mice introduced into Australia differ from all Eurasian subspecies by a long and thick tail, larger size of heart and kidneys, shorter intestine, greater relative condylobasal length of skull. The possible causes of these differences are discussed.