

АХБОРОТИ

АКАДЕМИЯИ ФАНҶОИ РСС ТОЦИКИСТОН

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК ТАДЖИКСКОЙ ССР

ШҶЪБАИ ФАНҶОИ БИОЛОГИЯ

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

2 (31)

УДК 591.41/48:599(575.3)

В. Н. БОЛЬШАКОВ, Е. П. ЯКОВЛЕВ

ИНТЕРЬЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПАМИРА

Многочисленные исследования последних лет показали тесную взаимосвязь между особенностями конкретных ландшафтно-климатических условий обитания животных, их экологическими особенностями и развитием важнейших внутренних органов. По характеру и уровню развития ряда внутренних органов можно судить об основных путях приспособления животных к определенным условиям существования («метод морфо-физиологических индикаторов»). В частности, было показано (Hesse, 1921; Машковцев, 1935; Калабухов, 1950; Большаков, 1967, и др.), что обитание млекопитающих в горных районах приводит к увеличению размеров ряда органов и интенсификации их функций. Наряду с этим установлено, что в связи с биологическими особенностями животных зависимость их интерьерных показателей от климатических условий мест обитания может быть различной: «...одним из важнейших различий видов является различный морфо-физиологический приспособительный ответ организма на определенные условия существования, выражающийся, в частности, в различном развитии их важнейших интерьерных признаков (Шварц, 1959, стр. 80)».

Памир — высокогорный район Советского Союза, характеризующийся целым комплексом специфических природных условий, — представляет большой интерес при изучении приспособительных биологических особенностей млекопитающих.

Материал для настоящего сообщения был собран в июле-августе 1967 г. на Памире на высоте 3600—4200 м над ур. м. (пос. Чечекты—перевал Койтезек—окрестности пос. Джилянды).

Методика изучения важнейших интерьерных показателей позвоночных животных подробно описана в ряде работ С. С. Шварца (1958, 1960) и поэтому в статье не приводится.

Результаты исследования сведены нами в табл. 1 и 2. Как видно из таблиц, обследованы основные виды мелких млекопитающих этого района. Сбор полевого материала в короткие сроки и одновременно по всем видам позволяет избежать искажений за счет сезонной изменчивости интерьерных признаков. Анализ полученных данных мы приводим преимущественно по группам взрослых животных; помимо общепринятых показателей для выделения взрослых особей использовалось отсутствие зубной железы (тимуса): размеры тимуса позволяют уточнить возрастную структуру популяций (Оленев, 1964). Из обследованных видов в местах работы фоновыми могут быть названы серебристая полевка (*Alticola argentatus*), серый хомячок (*Cricetulus migratorius*) и памирская полевка (*Microtus juldaschi*). Два первых вида связаны с каменистыми субстратами; они отлавливались нами в нагромождениях камней вдоль русла рек, среди разрушенных скал, в каменных оградах

кошар, защитных стенках вдоль дорог и т. д. Серый хомячок близ пос. Чечекты в значительном количестве заселял берега старых арыков. Распространение памирской полевки более спорадично: на перевале Койтезек она встречается лишь на пониженных участках с мягкой почвой и слабым увлажнением, на сильноувлажненных участках (сазах) памирская полевка отсутствует. Все лесные мыши (*Apodemus sylvaticus*) отловлены в каменных стенках, построенных для укрепления берегов реки в 12 км ниже пос. Джилянды по Памирскому тракту. Вдоль реки в этом районе начинает встречаться кустарниковая растительность, здесь, по-видимому, проходит высотный предел (3400 м) распространения лесной мыши. Близ пос. Джилянды среди камней пойманы и белозубки (*Crocidura suaveolens*). Большеухие пищухи (*Ochotona macrotis*) отстреляны на моренных крупнообломочных каменных осыпях.

Т а б л и ц а 1

Интерьерные особенности млекопитающих Памира (взрослые экземпляры)

Вид	Пол	Вес тела г		Индекс сердца, %	Индекс печени, %	Индекс почки, %	Относительная длина кишеч- ника, %	Относительная длина слепого отдела, %
Памирская полевка	Самцы (17)	32,8 ± 2,0	5,63 ± 0,29	46,7 ± 2,8	7,58 ± 0,44	460 ± 20	34 ± 1	
	Самки (10)	31,0 ± 2,2	5,39 ± 0,47	59,7 ± 4,11	7,97 ± 0,32	510 ± 20	36 ± 1	
Серебристая полевка	Самцы (17)	33,0 ± 1,7	5,48 ± 0,16	69,0 ± 3,3	8,30 ± 0,40	530 ± 18	31 ± 2	
	Самки (17)	36,2 ± 2,0	5,36 ± 0,21	77,6 ± 2,1	9,22 ± 0,41	580 ± 23	31 ± 1	
Серый хомячок	Самцы (17)	38,1 ± 2,3	6,63 ± 0,11	61,6 ± 1,4	7,00 ± 0,33	540 ± 22	16 ± 3	
	Самки (8)	47,1 ± 2,1	6,58 ± 0,19	65,0 ± 2,0	6,14 ± 0,26	570 ± 22	16 ± 2	
Лесная мышь	Самцы (9)	22,3 ± 1,9	7,97 ± 0,20	59,6 ± 4,1	8,78 ± 0,43	440 ± 27	15 ± 3	
Большеухая пищуха	Самцы (3)	149,7	3,89	36,3	6,75	980	20	
Красный сурок	Самцы (15)	3833 ± 170,4	4,2 ± 0,5	46,1 ± 2,6	3,4 ± 0,6			
Малая белозубка	Самец (1)	6,5	7,69	92,3	9,23	280		

Примечание. В скобках—количество исследованных животных.

Относительный вес сердца. Анализ табл. 1 показывает, что наибольший сердечный индекс среди грызунов имеют лесная мышь и серый хомячок; памирская и серебристая полевки характеризуются более низкими показателями (различия статистически достоверны). Выше нами указывалось, что обитание животных в условиях высокогорья со своеобразным сочетанием природных факторов (пониженное барометрическое и парциальное давление, высокая инсоляция и т. д.) приводит к определенным изменениям в организме. Особенно значительно, как об этом свидетельствуют многочисленные исследования, главным образом физиологов, в условиях гипоксии происходит компенсаторная перестройка системы кровообращения. В частности, многие животные, обитающие в горах, имеют более крупное сердце по сравнению с животными, обитающими на равнине. В то же время целый ряд

материалов (Калабухов, 1954; Щварц, 1959; Барбашова, 1960; Reupafarje and Marrison, 1962) свидетельствует о том, что приспособления к высокогорью специализированных горных видов и горных популяций широко распространенных видов могут идти принципиально различными путями: приспособления специализированных животных проходят на тканевом уровне и могут не сопровождаться компенсаторным увеличением некоторых внутренних органов, в частности сердца. Накопление новых фактов по этому вопросу очень важно как для решения общебиологических проблем, так и для чисто практических задач, связанных с акклиматизацией.

Т а б л и ц а 2

Интерьерные особенности млекопитающих Памира (молодые экземпляры)

Вид	Пол	Вес тела, г	Индекс сердца, ‰	Индекс печени, ‰	Индекс почки, ‰	Относительная длина кишечника, ‰	Относительная длина слепого отдела, ‰
Памирская полевка	Самцы (12)	9,4 ± 1,8	7,99 ± 0,61	59,0 ± 4,9	10,10 ± 0,50	400 ± 24	34 ± 2
	Самки (7)	15,4 ± 2,3	6,86 ± 0,64	57,0 ± 4,7	10,36 ± 0,45	450 ± 26	35 ± 2
Серебристая полевка	Самцы (39)	24,0 ± 1,3	5,71 ± 0,29	69,2 ± 2,0	9,92 ± 0,28	540 ± 25	28 ± 3
	Самки (9)	19,4 ± 2,6	6,29 ± 0,41	67,6 ± 3,2	11,4 ± 0,30	510 ± 25	31 ± 2
Серый хомячок	Самцы (11)	25,0 ± 1,5	7,00 ± 0,11	65,6 ± 1,6	7,60 ± 0,41	540 ± 21	17 ± 1
	Самки (12)	28,8 ± 1,2	7,01 ± 0,20	70,5 ± 4,2	8,02 ± 0,30	530 ± 29	18 ± 2
Лесная мышь	Самец (1)	15,8	8,24	50,7	6,97	500	16
Большеухая пищуха	Самка (1)	107,0	4,20	47,2	7,1	810	22
Красный сурок	Самцы (10) и самки	584 ± 48,7	6,4 ± 0,3	41,7 ± 3,1	4,7 ± 0,2		

Полученные нами материалы говорят в пользу этого положения. Из исследованных видов именно специализированные горные виды грызунов — памирская полевка и серебристая полевка имеют сердечный индекс, вполне сопоставимый с показателями у равнинных видов. Для сравнения укажем, что индекс сердца у обитающих в сухих степях Казахстана других представителей родов *Microtus* и *Alticola* — обыкновенной полевки (*M. arvalis*) и плоскочерепной полевки (*A. strelzovi*) составляет соответственно $6,0 \pm 0,2\%$ и $5,2 \pm 0,1\%$. Очень небольшим относительным весом сердца характеризуются также красный сурок и большеухая пищуха. У близкородственных равнинных форм индекс сердца выражается сходными цифрами: по материалам из Казахстана у сурка-байбака (*Marmota bobac*) он составляет $4,7 \pm 0,2\%$, у степной пищухи (*Ochotona pusilla*) — $4,1 \pm 0,3\%$.

Из исследованных нами грызунов лесная мышь и серый хомячок — виды, обитающие на равнине и в горах. Так, серый хомячок встречается в равнинных районах лесостепи, полупустынной и пустынной зонах и идет на Памире до высот около 4000 м над ур. м. (Громов, 1963). У обоих грызунов в горах по сравнению с другими районами ареала индекс сердца значительно увеличился: у лесных мышей в Зауралье ин-

декс сердца равен $6,4 \pm 0,03\%$, у серых хомячков из равнинных частей Казахстана — $5,9 \pm 0,1\%$. Из приведенных цифр видно, что обитание в горах «равнинных видов» приводит к увеличению сердца. В этом отношении сравнение серебристой полевки и серого хомячка особенно интересно. В местах нашей работы на Памире оба вида занимают сходные места обитания. Они отлавливались вместе. В то же время они четко отличаются по индексу сердца, а также по содержанию гемоглобина в крови: серебристая полевка — $14,6\%$, серый хомячок — $16,0\%$. Материалы по последнему показателю, имеющиеся в нашем распоряжении, недостаточны для статистической обработки, поэтому мы приводим только средние данные, однако и они говорят о значительных различиях. Здесь уместно отметить, что, по-видимому, и механизм поддержания оптимальной плотности у этих двух видов различен: наши сборы показывают, что интенсивность размножения серого хомячка на Памире значительно более высокая, чем серебристой полевки. Так, на 1 беременную самку в июле—августе у первого вида приходилось в среднем 8,6 эмбриона (колебания 6—11), у второго — лишь 4,5 эмбриона (колебания 4—6). На большую интенсивность размножения серого хомячка в Северном Таджикистане указывает и Г. С. Давыдов (1964): на 1 беременную самку у этого вида приходится 7,1 эмбриона (4—9), у серебристой полевки — 4,8 (3—7) эмбриона.

Относительный вес печени. В печени происходит накопление гликогена и жиров — энергетических резервов организма животного. Особое значение, по-видимому, имеют запасы гликогена: так, у крыс они достигают $7,6$ — $10,8\%$ от сырого веса печени, у северных полевок — $14,5$ — $18,2\%$ (Оленев, 1964). Имеются данные (Пястолова, Добринский, Овчинникова, 1966), свидетельствующие о том, что при наступлении неблагоприятных условий в первую очередь расходуются именно гликоген, затем жиры. В печени депонируется до 35% общего количества углеводов организма (Топарская, 1962). Даже кратковременное голодание животного значительно снижает содержание гликогена в печени, что хорошо улавливается обычным взвешиванием органа. С. С. Шварцем (1960) было показано, что у позвоночных животных в условиях, вызывающих частые перерывы нормального кормления (север, горы), как правило, наблюдаются крупные размеры печени, что, несомненно, является приспособительным признаком. В горах наиболее крупной печенью характеризуются млекопитающие — обитатели каменистых субстратов (Большаков, 1966). Это хорошо видно и на нашем материале с Памира: наибольший относительный вес печени у обитателей каменистых россыпей — серебристой полевки и серого хомячка. У памирской полевки — вида, ведущего в значительной степени роющий образ жизни и имеющего более стабильную кормовую базу, — относительный вес печени небольшой. Обращает на себя внимание очень высокий индекс печени у белозубки. Изучение интерьерных особенностей насекомых, в частности землероек, показало, что для этой группы крупная печень — характерный признак. Это может быть объяснено очень высоким уровнем метаболизма у землероек: из всех млекопитающих эта группа обладает наивысшим обменом веществ и в связи с этим крайне высокой чувствительностью к голоданию.

Следует остановиться и на половых различиях в относительном весе печени, наблюдающихся у всех изученных нами видов. Как видно из табл. 1, взрослые самки отличаются более крупной печенью, чем самцы. В. Г. Оленев (1964) отметил, что более крупные размеры печени у самок, связанные с большей способностью накапливать запасные питательные вещества, являются их физиологической особенностью.

Особенно резко эти различия проявляются в период размножения. Наши материалы показывают, что у молодых животных, не приступивших к размножению, эти различия или сглажены, или очень незначительны (табл. 2).

У большеухой пищухи и красного сурка относительный вес печени низок. Это объясняется, во-первых, более крупными размерами обоих видов, а, во-вторых очевидно, меньшей выборочностью кормов, а в связи с этим и более стабильной кормовой базой.

Относительный вес почки. Из табл. 1 видно, что исследованные виды по индексу почки значительных отличий не имеют (исключение составляет красный сурок). Для всех животных характерен высокий относительный вес почки. Для сравнения укажем, что этот показатель у мелких грызунов, обитающих, например, в суровых условиях Якутии, в целом более низкий и колеблется от $7,11 \pm 0,25\%$ у красной полевки до $4,89 \pm 0,16\%$ у лесного лемминга (Кривошеев и Красильникова, 1966).

Большой относительный вес почки мелких млекопитающих Памира свидетельствует об высоком уровне процессов метаболизма у этих животных: обитание в условиях, требующих интенсификации обмена, всегда сопровождается увеличением размеров почек (Шварц, 1959). У сурков в период накопления жировых запасов в летний период интенсивность обмена невысока, относительный вес почки сурков небольшой. Так, у сурка-байбака индекс почки составляет лишь $3,4\%$ (Шварц, 1960).

Относительная длина кишечника и слепой кишки. В отличие от изменчивости перечисленных выше интерьерных признаков, в значительной степени связанной с общеклиматическими условиями существования видов, изменчивость пищеварительного тракта и его отделов тесно связана с пищевой специализацией животных. Зависимость длины кишечника и его отделов от характера питания установлена многими авторами (Боголюбский, 1936; Обухова, 1948; Халилов, 1953). Задний отдел кишечника играет особенно большую роль в питании грызунов-зеленоядов, так как в нем происходит разложение клетчатки (Величко и Мокеева, 1949). Увеличение размеров кишечника, большая продолжительность прохождения корма через кишечник, значительное развитие слепого отдела свидетельствуют о приспособлении к перевариванию грубых, малокалорийных кормов. У 4 видов грызунов — памирской полевки, серебристой полевки, серого хомячка и лесной мыши относительная длина кишечника выражается сходными цифрами. Существенные отличия наблюдаются в развитии слепого отдела кишечника: серый хомячок и лесная мышь имеют значительно более короткую слепую кишку, чем серебристая и памирская полевки. В питании лесной мыши в горах Средней Азии преобладают семена — высококалорийный корм (Петров, 1961; Зими́на, 1964; Давыдов, 1964). Серый хомячок может быть отнесен к группе всеядных грызунов (Зими́на, 1964); мы на Памире постоянно находили в защечных мешках хомячков семена, а в желудке и кишечнике — остатки насекомых. У памирской полевки, наоборот, в 100% желудков обнаружена зелень — это типичный зеленоядный грызун. Наиболее близка к группе зеленоядных грызунов и серебристая полевка, хотя в ее питании большое значение имеют также цветы и семена (Зими́на, 1964; Давыдов, 1964).

Таким образом, связь между характером питания и развитием слепого отдела кишечника на нашем материале у грызунов Памира прослеживается хорошо. Для большеухой пищухи характерен очень длинный кишечник с относительно слабо развитым слепым отделом. Такая

особенность имеет место и у других видов пищух: так, у красной пищухи *Ochotona rutila* относительная длина кишечника составляет 780%, слепого отдела—21% (материал из Заилийского Ала-Тау), у степной пищухи *O. pusilla* — соответственно 1010% и 25% (материал из Казахстана). В питании большеухой пищухи также значительное место занимают зеленые корма (Абдусаламов, 1962). Белозубки, питающиеся исключительно животной пищей, имеют короткий кишечник.

Необходимо отметить следующий очень интересный факт: из таблиц видно, что относительная длина кишечника и слепой кишки у взрослых особей и молодых животных памирской полевки и серого хомячка (материал по лесной мыши и большеухой пищухе недостаточен для суждений) почти не отличается, т. е. с ростом животного значение этого признака практически не меняется. Эта особенность характерна для млекопитающих — обитателей севера: у более крупных особей на единицу массы животного приходится относительно большая поверхность кишечника (Rensch, 1948). У абсолютного большинства «равнинных» южных полевок увеличение размеров тела сопровождается уменьшением относительной длины кишечника. Наши материалы говорят об известном параллелизме в особенностях изменчивости кишечного тракта у животных севера и изученных грызунов высокогорий Памира.

Таким образом, своеобразные условия Памира обусловили у мелких млекопитающих выработку целого ряда интерьерных особенностей, имеющих приспособительное значение. При их анализе, даже на сравнительно небольшом материале, хорошо заметна видоспецифичность в изменчивости внутренних органов. Нет сомнения, что дальнейшее изучение биологических особенностей млекопитающих Памира позволит глубже понять процесс адаптации животных к специфическим условиям среды.

Институт экологии растений и животных
УФАН СССР

Таджикская противочумная станция

Поступило 1 X 1967

ЛИТЕРАТУРА

- Абдусаламов И. А. Некоторые материалы по экологии и морфологии большеухой пищухи на Памире. Изв. Отд. биол. наук АН Тадж. ССР, 1962, вып. 2(9).
- Барбашова З. И. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологические механизмы. М.—Л., 1960.
- Боголюбский С. Н. Эволюционная морфология домашних животных. Изв. АН СССР, сер. биол. № 2—3, 1936.
- Большаков В. Н. О некоторых биологических особенностях лемминговидной полевки. Зоол. ж., 1966, т. 15, вып. 1.
- Большаков В. Н. К вопросу об адаптации млекопитающих к горным условиям. Ж. общей биол., 1967, т. 28, вып. 3.
- Величко М. А. и Мокеева Т. М. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов Тр. ВИЗР, вып. 2. Л., 1949.
- Громов И. М. Раздел «грызунов». В кн.: «Млекопитающие фауны СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Давыдов Г. С. Грызуны Северного Таджикистана. Душанбе, Изд-во АН Тадж. ССР, 1964.
- Зимина Р. П. Закономерности вертикального распространения млекопитающих. М., Изд-во «Наука», 1964.
- Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, Изд-во Харьк. ун-та, 1950.
- Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности географических «форм существования вида» и близких видов животных. Бюлл. МОИП, т. 9, вып. 1, 1954.
- Кривошеев В. Г. и Красильникова И. Н. Об интерьерных особенностях мышевидных грызунов Якутии. Зоол. ж., 1966, т. 15, вып. 7.

Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. Тр. лаборатории эволюционной морфологии АН СССР т. 2, № 3. Изд-во АН СССР, 1935.

Обухова А. Д. Взаимосвязи типа питания и структуры пищеварительного тракта у различных видов животных. «Вестник животноводства», 1948, № 2.

Оленев В. Г. Сезонные изменения морфо-физиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964.

Петров Б. М. Экология грызунов западной части Чаткальского хребта и их значение на высокогорных пастбищах. Автореф. канд. дисс. Ташкент, 1961.

Пястолова О. А., Добринский Л. Н., Овчинникова Н. А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных популяциях и в условиях эксперимента. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 51. Свердловск, 1966.

Топарская В. Н. Физиология и патология углеводного, липоидного и белкового обмена. М., Медгиз, 1962.

Халилов Ф. К. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания. Зоол. ж., 1955, т. 34, № 2.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 11. Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 14. Свердловск, 1960.

Hesse R. Das Herzgewicht der wierbeltiere. Zool. Jahrb. Abt. Physiol. 38, 1921.

Rensch B. Organproportionen und Körpergrösse bei vögeln und Säugetieren. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Bd. 61, k. 4, 1948.

Reynaforie B and Morrison P. Myoglobin Zevels in Some Iissnes from wild Peruvian. Rodents Native to High Altitude. J. Biol. Chem. vol. 237, № 9, 1962.

В. Н БОЛЫШАКОВ, Е. П. ЯКОВЛЕВ

ХУСУСИЯТҲОИ СОХТИ ДАРУНИ ҲАЙВОНҲОИ ХУРДИ ШИРХҶҶРИ ПОМИР

Дар мақола онд ба хусусиятҳои сохти даруни баъзе навъҳои ҳайвонҳои ширхӯр маълумотҳо оварда мешаванд, ки ин хусусиятҳо аз қобилияти ба муҳит мутобиқ шудани онҳо шаҳодат медиҳанд. Таҳлили фактҳо гувоҳи он аст, ки дар шароити баландкӯхҳои Помир тағйироти органҳои дарунии ҳайвонҳо хусусиятҳои хос дорад.