

ЭРНЕСТ ВИКТОРОВИЧ ИВАНТЕР

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

Ivanter@petrsu.ru

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сообщение I. Общая характеристика интерьерных признаков

На материалах многолетних исследований рассматриваются морфофизиологические (интерьерные) особенности мелких млекопитающих как целостной и своеобразной экологической группы животных, отличающихся в силу мелких размеров высоким уровнем метаболизма и низкой индивидуальной стойкостью к воздействию неблагоприятных факторов. Это компенсируется приобретением ими высокой групповой (популяционной) стойкости и выработкой эффективных приспособительных реакций. На основе применения выдвинутого С. С. Шварцем метода морфофизиологических индикаторов изучена специфика энергетического обмена, химической терморегуляции и связанных с ними закономерностей изменения морфофизиологических реакций. В итоге выявлены конкретные пути приспособления мелких млекопитающих к жизни на характеризующейся постоянными термическими дефицитами и скудностью кормов северной периферии ареала.

Ключевые слова: популяция, морфофизиологические индикаторы, адаптивные реакции, рост и развитие, внутренние органы

Разработанный академиком С. С. Шварцем (см.: [19], [21], [22]) метод морфофизиологических индикаторов нашел достаточно широкое применение в практике полевой зооэкологии. Не забыт он и сегодня, хотя долгая и достаточно противоречивая история его становления многое расставила по своим местам, убрав присущие ему когда-то и излишнее наукообразие, и псевдомодернистскую привлекательность для молодежи. Вместе с тем его использование связано с рядом серьезных трудностей, главная из которых – адекватная биологическая интерпретация полученных данных. Единственный эффективный путь преодоления этих трудностей – дальнейшее углубленное исследование интерьерных особенностей животных, накопление большого и достоверного фактического материала, особенно по видам, экологическая изученность которых остается недостаточной. Все это в полной мере относится и к предмету нашего рассмотрения – мелким млекопитающим, которые в силу малых размеров и несовершенства терморегуляции характеризуются своеобразными морфофизиологическими адаптациями, не всегда поддающимися прямой расшифровке с экологических и микроэволюционных позиций.

В настоящей статье сделана попытка дополнить, расширить и углубить сведения о морфофизиологических особенностях мелких насекомоядных и грызунов таежного Севера. Такой подход предполагает экологическое освещение интерьерных индексов и анализ морфофизиоло-

гических механизмов адаптаций животных разного пола и возраста (а также различных внутрипопуляционных группировок и популяций в целом) к периодическим изменениям внешних условий, и рассмотрение этих процессов в развитии на протяжении полного жизненного цикла зверька. При этом первое, с чего следует начать, приступая к рассмотрению интерьерных признаков изучаемых видов, это анализ такого важного и информационно емкого морфофизиологического показателя, как вес тела, и, в частности, рассмотрение характера его сезонно-возрастных изменений на протяжении жизненного цикла животного. И поскольку этот процесс в группах насекомоядных и грызунов во многом протекает по-разному, то и рассматривать его придется отдельно. Что касается землероек, то у них это явление изучалось довольно подробно [3], [6], [31], [40]. По данным этих авторов, молодые бурозубки в первые месяцы жизни достигают примерно половины размеров взрослых, после чего наступает период относительной стабилизации, а затем – снижения веса в зимний период. Весной отмечается «прыжок роста», в результате которого вес тела за 2–3 месяца увеличивается вдвое, а к осени происходит новое снижение. Наши материалы, относящиеся к карельской популяции обыкновенной бурозубки, в общем согласуются с данными других исследователей. Все же мы остановимся на них подробнее, так как большинство рассматриваемых ниже интерьерных показателей тесно связано с общими

размерами животных. Кроме того, вес тела и сам по себе является хорошим морфофизиологическим индикатором, чутко реагирующим на внешние и внутренние (популяционные) факторы.

Данные табл. 1 и рис. 1 показывают средние за все годы исследований изменения веса тела самцов и самок в различные месяцы полного жизненного цикла обыкновенной бурозубки. От июня к августу вес молодых землероек изменяется незначительно и находится в состоянии стабилизации на сравнительно невысоком уровне; в сентябре – октябре несколько увеличивается, а в дальнейшем прогрессивно уменьшается, достигая минимума в феврале – марте.

В апреле – мае, то есть в период активного полового созревания, наблюдается чрезвычайно резкое увеличение веса тела, составляющее по отношению к зимнему периоду более 60 %. После «весеннего скачка» вес тела зверьков снова уменьшается и к концу лета – началу осени находится на уровне, близком к среднегодовому. Таким образом, с октября по февраль – март вес тела молодых самцов уменьшается в среднем на 1,5 г (20,6 %), самок – на 2 г (27,4 %), весной увеличение у самцов составляет 3,7 г (63,7 %), у самок – 3,5 г (63,6 %), а падение к следующей осени – соответственно 0,6 г (6,0 %) и 1,4 г (12,5 %).

Таблица 1

Сезонно-возрастные изменения веса тела обыкновенной бурозубки (г)

Исследованная группа	Сезон	n	lim	M ± m	α	C _p
Самцы						
Прибылые	Лето	283	4,0–9,0	6,8 ± 0,05	0,9	13,2
	Осень	80	3,9–8,9	7,1 ± 0,1	0,9	12,5
	Зима	48	4,8–8,7	5,9 ± 0,1	0,8	12,7
Зимовавшие	Весна	33	4,8–12,6	7,9 ± 0,1	0,8	10,1
	Лето	127	6,3–10,8	9,6 ± 0,1	1,1	11,4
	Осень	15	7,0–13,0	10,2 ± 0,4	1,5	15,1
Самки						
Прибылые	Лето	255	5,1–9,2	7,1 ± 0,04	0,7	10,4
	Осень	84	5,9–9,3	7,2 ± 0,1	0,7	10,0
	Зима	30	4,5–8,6	5,7 ± 0,2	1,1	21,2
Зимовавшие	Весна	22	4,4–12,2	7,0 ± 0,2	0,9	13,5
	Лето	106	6,2–15,7	10,6 ± 0,2	1,9	17,9
	Осень	20	6,5–11,8	9,1 ± 0,3	1,3	14,0

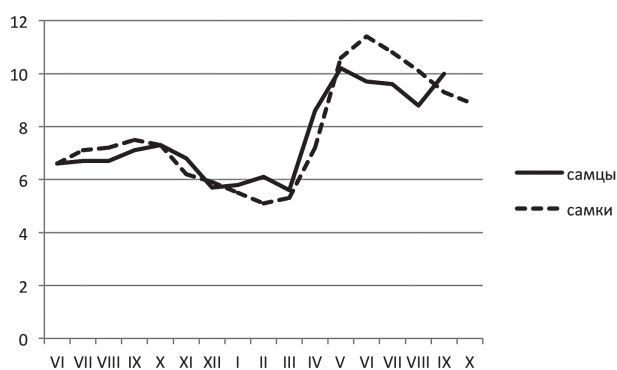


Рис. 1. Изменения веса тела на протяжении жизненного цикла обыкновенной бурозубки. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – вес тела, г

При одинаковом общем направлении сезонных изменений веса у самцов и самок обращают внимание некоторые половые различия. Прежде всего следует отметить большие средние размеры у молодых самок в июне – декабре, что свидетельствует о более быстром темпе их весо-

вого роста по сравнению с самцами. Во второй половине зимы и особенно весной лидирующее положение по весу тела занимают уже самцы. Это связано как с более глубокой зимней весовой депрессией у самок, так и с более поздним их половым созреванием весной. Следовательно, наш материал подтверждает наличие прямой зависимости между скоростью роста и полового созревания у землероек. В мае самки по размерам догоняют, а в июне значительно перегоняют самцов, что следует отнести за счет беременности и лактации. В то же время осеннее падение веса у взрослых самок гораздо существеннее, так что к концу жизни средний вес тела самцов превышает таковой самок на 1,2 г (11,7 %).

Таким образом, на протяжении полного жизненного цикла особи изучаемого вида испытывают закономерные изменения веса тела, заключающиеся в увеличении в осенние месяцы первого календарного года («первый осенний подъем»), последующем снижении в зимний период («зимняя депрессия»), резком подъеме весной («весенний

скачок») и новом падении осенью, к концу жизни. Совершенно очевидно, что в основе этих чередующихся падений и подъемов лежат конкретные физиологические и экологические механизмы. Однако мы далеко не всегда знаем, какие именно. Труднее всего объяснить осеннее увеличение веса тела сеголеток, тем более что даже по поводу его существования исследователи далеко не единодушны. Некоторые из них [41] не только констатируют осенний весовой подъем, но и обсуждают возможные его причины: в частности, связывают их с утолщением кориума во время осенней линьки. Другие [25] сообщают только об осенней регрессии. Наконец, третьи, описывая уменьшение веса тела бурозубок с сентября по октябрь, относят его за счет расхода резервных питательных веществ в процессе осенней линьки [3], [37].

Немногом яснее причины зимней регрессии массы тела. В. А. Межжерин [11] рассматривает ее как наследственно закрепленную реакцию организма, направленную на сокращение потребления пищи в абсолютных показателях, то есть связывает с ухудшением кормовых условий в зимний период. Ближе к этому мнению подходит Михельсен [35], которая обосновывает гипотезу о связи зимней регрессии веса с внешними условиями (низкой температурой и недостатком пищи). Это согласуется с физиологическими исследованиями Нитхаммера [38], показавшего роль температуры в изменении энергетического баланса и веса тела у *Sorex araneus*. По данным Нитхаммера, чем больше различия между летней и зимней температурой, тем выше зимняя потеря веса тела. Денель [26] отвергал гипотезу зимнего голода как абсурдную. Не подтвердили ее и прямые эксперименты, в которых землеройкам давали пищу в избытке, и все же обнаружили снижение веса на 9,2 % [17]. Денель при описании сезонных изменений в длине и весе тела у бурозубок предположил, что механизм зимней депрессии заключается в дегидратации тела землероек зимой. Эта гипотеза, представляющая весьма вероятной в свете работы А. Д. Слонима [17], получила фактическое подтверждение в исследованиях А. Горецкого [28], М. Пуцек [39] и В. А. Межжерина [11]. Вместе с тем, как справедливо указывает Пуцек, можно допустить, что дегидратация тканей землероек зимой обусловлена изменениями в пище. Автор считает, что зимняя депрессия массы тела представляет собой не наследственно закрепленную адаптацию организма, а связана с неблагоприятными условиями существования, которые возникают для популяции в период зимовки (ухудшение условий добычи корма, вынужденное увеличение энергетических затрат на теплопродукцию и т. п.). Мы также склонны рассматривать зимнюю весовую депрессию скорее как следствие ухудшения экологической обстановки, чем как наследственную

адаптацию организма. В этом убеждают опыты по содержанию бурозубок в неволе: уменьшение массы тела зимой не отмечалось [3], [38].

Весеннее «скачкообразное» увеличение веса тела связано, как уже говорилось, с процессами полового созревания и размножения. Кроме того, определенную роль играет улучшение кормовых и температурных условий. Сокращение веса тела во второй половине лета и осенью обусловлено, очевидно, процессами старения.

Биотопических отличий по весу тела, о которых пишет С. В. Пучковский [16], мы не обнаружили, несмотря на значительный по объему материал [6]. Во всех случаях попарного сравнения различия в размерах землероек из разных биотопов оказались статистически недостоверными (как по критерию Стьюдента, так и Фишера). Следовательно, по крайней мере в отношении веса тела наши данные не подтверждают наличия достаточно четких биотопических группировок. Впрочем, это не удивительно, если учесть весьма значительную подвижность зверьков, препятствующую концентрации их на каких бы то ни было участках и обеспечивающую интенсивное перемешивание особей в процессе сезонных перемещений.

Иначе обстоит дело с годовыми изменениями веса тела. Средние показатели для зверьков, отловленных в одни и те же месяцы (июль – август) разных лет, заметны и статистически достоверно отличаются. Например, молодые зверьки с наибольшим весом тела ловились, как правило, в 1969 и 1970 годах, с наименьшим – в 1968 и 1971 годах. Вес тела самцов в июле – августе 1970 года была на 0,6 г (9 %), а самок на 0,7 г (10,2 %) больше, чем за тот же период 1971 года. Изменяется по годам и вес тела зимовавших бурозубок, однако эти изменения не синхронны с таковыми сеголеток. Наиболее крупные взрослые землеройки ловились обычно на следующий год после отлова молодых особей наибольшего размера. Нетрудно видеть, что в данном случае мы имеем дело с животными одной и той же генерации и что вес их тела, следовательно, определяется условиями существования в год рождения. Тот факт, что наибольшим средним весом тела характеризовались именно генерации 1969 и 1970 годов, подтверждает эту точку зрения, ибо названные годы, действительно, отличались наилучшей экологической обстановкой и высокой численностью зверьков.

Индивидуальная изменчивость веса тела у землероек Карелии как по средним показателям, так и по амплитуде оказалась близкой к соответствующим величинам, приведенным другими исследователями [38]. В среднем коэффициенты изменчивости у прибылых самцов летом составляли 13,2 %, самок – 10,4 %, осенью – 12,5 и 10,0, зимой – 12,7 и 21,2, весной – 10,1 и 13,5,

летом у зимовавших – 11,4 и 18 % соответственно. Таким образом, у неполовозрелых особей большей изменчивостью веса тела отличаются самцы, а у половозрелых – самки. Максимальный коэффициент вариации имели взрослые самки в августе (19,7 %), минимальный – самцы и самки в зимний период (6,9–8,1 %). Сравнительно слабый разброс значений коэффициентов вариации свидетельствует о небольшом диапазоне индивидуальной изменчивости бурозубок по весу тела. Подробнее этот вопрос обсуждается нами в сообщении II.

Сезонно-возрастные изменения массы тела у рыжей полевки имеют закономерный характер и зависят от времени рождения зверьков (рис. 2, табл. 2). Полевки майских и июньских выводков (ранние генерации) растут очень быстро, особенно в первые три месяца жизни. Наоборот, животные летне-осеннего рождения отличаются низким темпом весового роста. К концу осени они имеют минимальные размеры, перезимовывают в таком состоянии и лишь весной следующего года, образуя группу зимовавших, резко увеличивают скорость роста («весенний скачок»).

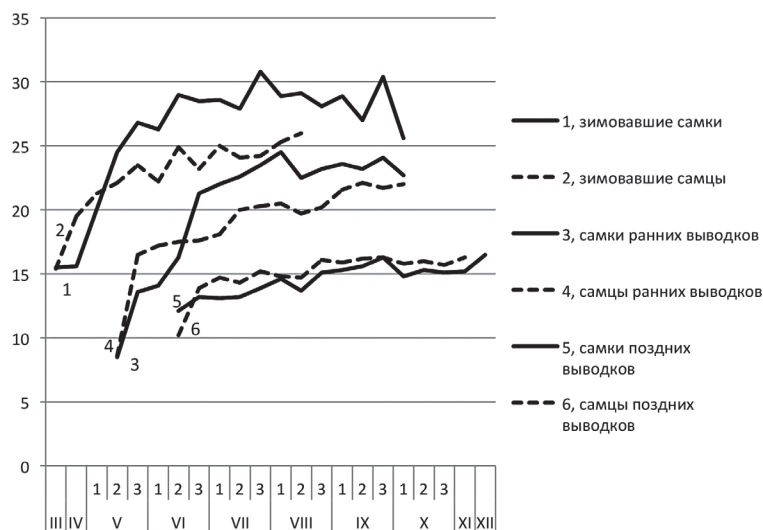


Рис. 2. Весовой рост зимовавших и приплодных рыжих полевок разного времени рождения. По оси абсцисс – месяцы и декады; по оси ординат – вес тела, г

Таблица 2

Сезонно-возрастные изменения веса тела рыжей полевки (г)

Исследованная группа		Сезон	n	lim	M ± m	α	C _p
Самцы							
Прибылые	ранние	Лето	249	8,5–35,1	18,6 ± 0,2	3,6	19,2
		Осень	4	12,6–17,7	15,9 ± 1,1	2,3	14,5
	поздние	Лето	227	6,4–24,1	15,6 ± 0,2	3,0	19,0
		Осень	118	10,0–23,9	15,9 ± 0,2	2,3	14,2
		Зима	5	14,4–16,3	15,3 ± 0,2	0,5	3,3
Зимовавшие		Весна	12	13,8–27,3	21,9 ± 0,8	2,9	13,2
		Лето	135	18,6–33,7	24,9 ± 0,3	3,1	12,3
		Осень	3	21,5–23,3	22,9	–	–
Самки							
Прибылые	ранние	Лето	153	9,0–39,0	20,7 ± 0,4	5,5	26,8
		Осень	26	11,1–26,4	20,8 ± 0,8	4,1	19,7
	поздние	Лето	118	8,6–26,9	14,8 ± 0,3	3,1	21,1
		Осень	71	11,1–24,3	16,1 ± 0,3	2,5	15,6
		Зима	10	13,6–18,5	15,6 ± 0,2	0,8	5,1
Зимовавшие		Весна	10	15,2–30,2	21,2 ± 1,4	4,4	20,7
		Лето	66	20,1–42,7	29,4 ± 0,6	5,2	17,6
		Осень	1	27,0	27,0	–	–

Связь полового созревания молодых полевок разного времени рождения со скоростью их роста, помимо представленных рисунков, иллюстрируют следующие цифры. По многолетним данным, средние размеры тела у зверьков ранних выводков в первый месяц их появления в уловах (в июне) составили 13,2 г, а у сеголеток поздних выводков (в июле) – 13,0. Следовательно, скорость роста в гнезде у них приблизительно одинаковая. Но в дальнейшем они все более различаются. На втором месяце жизни (в июле) прибылые раннего рождения имеют средний вес тела 19,3 г, тогда как сеголетки поздних выводков в том же возрасте (в августе) – только 14,4 г. На третьем месяце жизни у прибылых ранних выводков – 22,2 г, поздних – 15,3. Если самцы и самки ранних генераций за первый месяц самостоятельной жизни по отношению к исходным показателям прибавляют 6,3 г (46,2 %), то прибылые поздних выводков – только 1,4 г (10,7). Привес за второй месяц у ранних прибылых равен 2,9 г (15 %), у поздних – 1,1 г (7,6). К третьему месяцу жизни вес тела прибылых ранних выводков составил по отношению к размерам при выходе из гнезда 168 % (прирост –

9 г), а у прибылых поздних рождений – 116 % (2,3 г).

Непосредственной причиной различий в темпах роста и развития зверьков разных генераций может быть прямое воздействие среды. У полевок, родившихся весной, период роста падает на наиболее благоприятное время, отсюда и высокий темп их роста и созревания. Полевки же из поздних выводков развиваются на фоне менее благоприятных условий (низкие температуры, ненастье, дефицит корма), поэтому рост их замедлен. Косвенным подтверждением этого служит тот факт, что при изменении экологических условий (например, в ситуациях высокой и низкой численности) интенсивность роста и развития сеголеток меняется. В годы депрессии численности она минимальна, а в годы пика максимальна. К тому же и упитанность (а не только темпы роста и развития) оказывается у зверьков осенней генерации заметно ниже, чем у зимовавших и прибылых ранних выводков (табл. 3). С другой стороны, нельзя совершенно исключить роль генетических факторов, поскольку ранние и поздние генерации имеют разное происхождение и неодинаковый генофонд.

Таблица 3

Упитанность (отношение веса к длине тела) у самцов рыжей полевки разного возраста

Месяц	Зимовавшие	Прибылые ранних выводков	Прибылые поздних выводков
Май	0,238	–	–
Июнь	0,247	0,183	–
Июль	0,248	0,210	0,174
Август	0,252	0,224	0,170
Сентябрь	–	0,218	0,195
Октябрь	–	0,233	0,195

В последние годы в зоологической литературе появился ряд сообщений о наличии у мелких грызунов явления зимней регрессии веса тела [14], [26], [27], [31]. Однако, в отличие от эффекта Денеля, описанного у землероек, у грызунов зимняя регрессия затрагивает лишь общие размеры (массу) тела и к тому же проявляется не столь глубоко, как у бурозубок.

Проведенное нами изучение сезонных колебаний веса тела у рыжих полевок Карелии выявило два сезонных минимума, соответствующих критическим периодам в жизни прибылых зверьков. Первый – осенний (вторая половина октября), когда снежный покров еще не установился, плохо защищает животных и энергетические траты их вследствие холодной погоды возрастают, и второй – среднезимний (в декабре – январе), связанный с наступлением сильных и длительных холодов, но менее выраженный, очевидно, из-за хорошей снежной защиты и завершения перестройки терморегуляции зверьков на зимний ва-

риант. Как известно, наиболее распространенным объяснением предзимнего и зимнего снижения веса тела у млекопитающих является «энергетическая» гипотеза. По В. А. Межжерину, уменьшение размеров тела к зиме и зимой, которое отмечается у ряда видов птиц и млекопитающих, можно рассматривать как движение системы к ее энергетическому оптимуму, что в условиях недостатка пищи и низких температур следует признавать целесообразным [11: 109]. С этой точки зрения мелкие размеры и связанная с ними незрелость, очевидно, способствуют более успешной перезимовке зверьков, так как потребности у них меньше, а устойчивость к неблагоприятным воздействиям выше. На адаптивный характер явления зимней регрессии веса тела указывают, в частности, закономерные географические изменения ее величины и выраженности. По данным Яна Зейды [42], в Центральной Европе рыжие полевки наиболее приспособлены к перенесению неблагоприятных условий зимы при массе

20 г, в Польше – 18 г, в Швеции – 16 г. Если присовокупить к этому наши данные по Карелии (15–16 г) и данные В. Г. Оленева [14] (14–17 г), то налицо четкая географическая закономерность, согласно которой по направлению к северу вес, благоприятный для зимовки, постепенно снижается. Аналогичный феномен мы обнаружили и у землероек: выраженность и амплитуда предзимнего и зимнего падения веса, сокращения длины тела и уплощения черепной коробки, то есть всего, что составляет явление Денеля, также увеличивается с юга на север.

На рис. 2 показаны годовые изменения веса тела у рыжих полевок разного возраста в летний период (июль – август). Сопоставление этих данных с уровнем численности популяции подтверждает связь размеров тела зверьков с фазами популяционного цикла. В период спада численности и депрессии (1967–1968, 1971–1972 годы) средний вес тела грызунов был достоверно ниже, чем при нарастании плотности и максимальной численности (1966, 1969–1970, 1973 годы). Это прослеживается по всем возрастным и половым группам, но в разной степени. У зимовавших и, особенно, прибылых ранних генераций увеличение темпов весового роста в годы подъема численности полевок и соответствующее снижение весовых показателей в фазе депрессии проявляются наиболее четко. В то же время у полевок поздних рождений эта связь выражена слабее.

Коэффициенты вариации веса тела свидетельствуют о наличии годовой, сезонно-возрастной и половой индивидуальной изменчивости данного показателя. Наиболее вариабельны размеры тела в годы подъема численности зверьков. У самцов диапазон индивидуальной изменчивости ниже, чем у самок (коэффициенты вариации в среднем по всем возрастным группам составляют соответственно 16,5 и 21,8 %), а у зимовавших – ниже, чем у молодых (14,9 против 19,2 %). В общем изменчивость размеров тела колеблется у рыжей полевки от 4–6 (у поздних прибылых зимой) до 21–27 % (сеголетки ранних выводков летом). Это говорит о сравнительно небольшом диапазоне индивидуальной изменчивости рыжих полевок по весу тела и противоречит традиционным представлениям о крайней вариабельности этого показателя, препятствующей его использованию в качестве одного из морфофизиологических индикаторов. Что же касается весовых индексов органов, то к настоящему времени вполне можно считать твердо установленным правило обратной зависимости относительной величины органов от размеров тела. Обычно это связывают с законом поверхности Рубнера, трактуя закономерное уменьшение основного обмена с возрастанием веса тела и соответствующим сокращением его поверхности. «Правило величины» (называемое также «правилом рядов Гессе») подтверждается многочисленными ис-

следованиями (сводку данных см.: [1], [37]), и, хотя, как мы видели выше, оно проявляется и при внутривидовом сравнении (например, у зверьков разного возраста, пола, в разные годы, из разных биотопов), все же наиболее четкое воплощение находит в межвидовых различиях.

Вместе с тем следует иметь в виду и ряд исключений из этого правила. Прежде всего оно часто «не срабатывает» при сопоставлении видов из разных семейств и особенно отрядов. По образному выражению Л. Н. Добринского [4], при рассмотрении видов из разных отрядов «исключения из “правила рядов” сами становятся “правилом”». Однако даже в пределах рода или семейства относительные размеры внутренних органов связаны с весом тела непропорциональной зависимостью. В результате характерная для данного вида конкретная величина того или иного интерьерного показателя определяется не абсолютными размерами животных, а их положением по размерам в данной систематической группе [22]. Наконец, и это самое главное, многочисленные исключения из «правила рядов» указывают на характерные морфофизиологические перестройки, не связанные с «законом поверхности», а обусловленные корректирующим действием экологических факторов и самими адаптивными реакциями животных. С этих позиций анализ подобных «исключений» дает ценнейший материал для изучения морфофизиологических механизмов приспособления и адаптивных преобразований популяций и видов, способствует выявлению их экологической специфики и представляет поэтому особый интерес.

Размеры сердца считаются хорошим показателем активности животных, определяющим степень их энергетических затрат, и прежде всего на движение [1], [2], [19], [21], [29], [30], [39]. Более активные, подвижные, способные переносить большие физические нагрузки и длительное мышечное напряжение виды отличаются увеличенным сердечным индексом. В ряде исследований показано, что изменение условий среды или образа жизни животных, требующее повышения уровня их метаболизма (энергетических затрат), как и вызывающие его биологические особенности, в том числе уменьшение размеров тела (влекущее за собой увеличение площади теплоотдачи), возрастание общей двигательной активности, понижение температуры среды, рост, размножение и др., приводит к увеличению размеров сердца и интенсификации его функции [10], [22], [30].

Наши данные в общих чертах подтверждают это: более подвижные, отличающиеся более интенсивным обменом веществ и способные к быстрому повышению энергетики землеройки имеют сердечный индекс в 1,5–2 раза выше, чем близкие им по размерам грызуны (табл. 4, рис. 3). Внутри групп насекомоядных и грызунов эта

закономерность тоже сохраняется, за исключением куторы, большой сердечный индекс которой является результатом полуводного образа жизни, а не более высокого уровня обмена [1]. Выделяется по относительной величине сердца и лесная мышовка, но у нее это связано с высокой

двигательной активностью и общей сложностью движений, свойственной данному виду как представителю надсемейства тушканчиковых. Наконец, высокий индекс сердца у крота – следствие адаптации к подземному образу жизни и интенсивному рытью почвы.

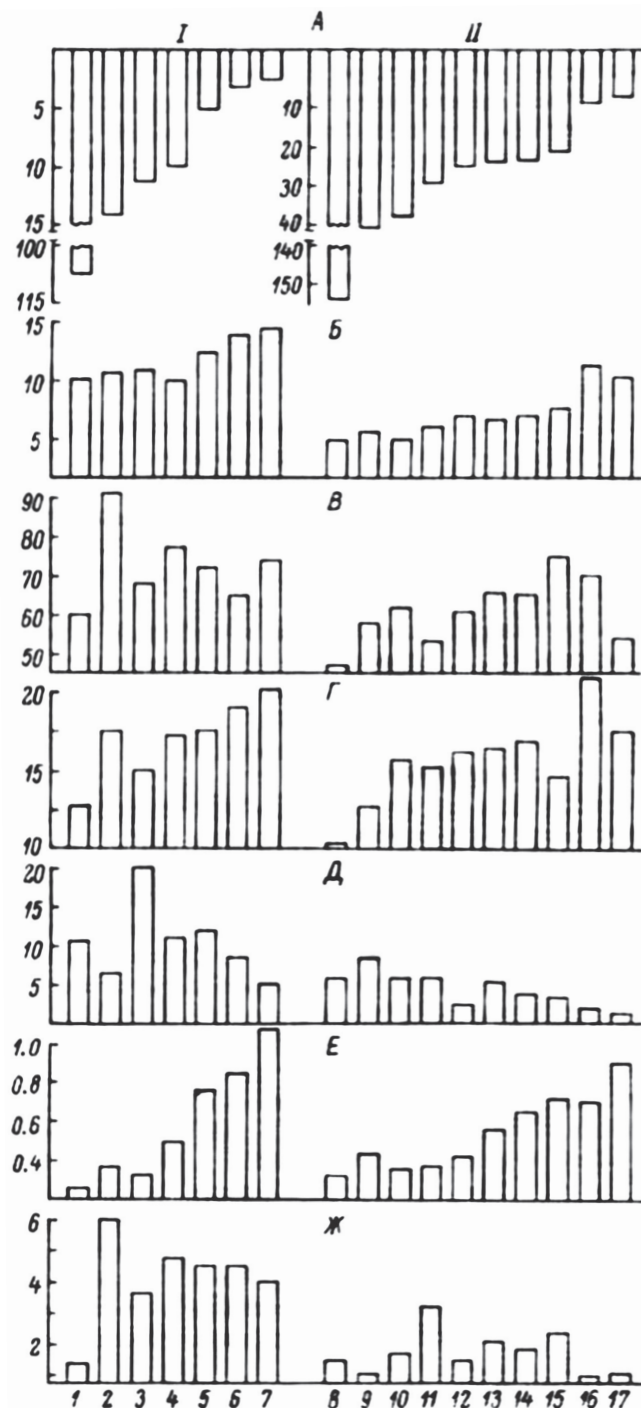


Рис. 3. Зависимость относительных размеров внутренних органов от веса тела (г) у различных видов насекомоядных (I) и грызунов (II). А – вес тела; Б – сердце; В – печень; Г – почки; Д – селезенка; Е – надпочечники; Ж – тимус. I – крот; 2 – кутора; 3 – равнозубая бурозубка; 4 – обыкновенная бурозубка; 5 – средняя бурозубка; 6 – малая бурозубка; 7 – крошечная бурозубка; 8 – водяная полевка; 9 – полевка-экономка; 10 – темная полевка; 11 – обыкновенная полевка; 12 – полевая мышь; 13 – рыжая полевка; 14 – красная полевка; 15 – лесной лемминг; 16 – лесная мышовка; 17 – мышь-малютка. По оси ординат – индекс органа, мг %

Таблица 4

Относительные размеры (мг%) внутренних органов мелких млекопитающих Карелии
(для вполне зрелых особей в летний период)

Вид	n	Сердце	Печень	Почки	Селезенка	Надпочечники	Тимус
Обыкновенный крот	11	10,5 ± 0,2	59,7 ± 2,9	12,8 ± 0,2	10,3 ± 0,5	0,26 ± 0,03	1,4 ± 0,3
Равнозубая бурозубка	18	10,9 ± 0,3	67,8 ± 1,8	15,0 ± 0,6	20,1 ± 4,4	0,33 ± 0,04	3,6 ± 0,8
Обыкновенная бурозубка	102	10,0 ± 0,2	76,9 ± 1,5	17,2 ± 0,3	11,0 ± 0,3	0,49 ± 0,02	4,7 ± 0,2
Средняя бурозубка	54	12,4 ± 0,4	72,2 ± 1,6	17,4 ± 0,5	12,0 ± 0,8	0,77 ± 0,05	4,5 ± 0,2
Малая бурозубка	71	13,8 ± 0,2	65,1 ± 1,1	19,0 ± 0,2	8,6 ± 0,6	0,85 ± 0,04	4,5 ± 0,2
Крошечная бурозубка	12	14,5 ± 0,3	73,8 ± 2,3	20,3 ± 0,3	5,1 ± 0,5	1,08 ± 0,08	4,0 ± 0,9
Обыкновенная кутора	9	10,7 ± 0,2	91,0 ± 3,1	17,5 ± 0,3	6,5 ± 0,9	0,37 ± 0,05	6,0 ± 1,1
Лесная мышовка	72	11,2 ± 0,2	70,5 ± 1,2	21,1 ± 0,2	2,1 ± 0,2	0,70 ± 0,02	1,0 ± 0,1
Мышь-малютка	5	10,4 ± 0,9	54,1 ± 6,5	17,4 ± 1,3	1,4 ± 0,2	0,90 ± 0,02	1,1 ± 0,2
Полевая мышь	6	7,1 ± 0,7	61,1 ± 3,9	16,1 ± 0,4	2,6 ± 0,2	0,42 ± 0,04	1,5 ± 0,2
Лесной лемминг	20	7,5 ± 0,2	74,8 ± 2,5	14,6 ± 0,6	3,7 ± 0,5	0,72 ± 0,04	2,3 ± 0,2
Рыжая полевка	311	6,6 ± 0,1	65,7 ± 0,6	16,2 ± 0,2	5,6 ± 0,2	0,56 ± 0,01	2,1 ± 0,1
Красная полевка	51	7,0 ± 0,2	65,2 ± 1,5	16,7 ± 0,4	4,1 ± 0,4	0,65 ± 0,06	1,9 ± 0,1
Обыкновенная полевка	10	5,8 ± 0,4	53,3 ± 4,0	15,2 ± 0,7	6,3 ± 1,1	0,37 ± 0,03	3,2 ± 0,6
Темная полевка	98	5,0 ± 0,1	62,1 ± 1,0	15,8 ± 0,3	6,2 ± 0,4	0,31 ± 0,02	1,8 ± 0,2
Полевка-экономка	18	5,6 ± 0,5	58,1 ± 4,0	12,8 ± 1,0	8,4 ± 1,2	0,44 ± 0,02	1,1 ± 0,2
Водяная полевка	5	4,9 ± 0,6	47,0 ± 2,7	10,3 ± 0,7	6,0 ± 4,8	0,33 ± 0,01	1,5 ± 0,1

Использование размеров печени в качестве одного из главных морфофизиологических индикаторов основывается на ее специфической роли как энергетического (углеводного и жирового) и пластического (белкового) депо организма [18], [19], [22], [39]. Изменение печени преимущественно за счет накопления или расходования углеводов и отчасти жиров и белков [9], [18], [28], [29] позволяет судить о напряженности обменного баланса. Изменение величины печени отражает способность животных к накоплению резервных питательных веществ в конкретных условиях среды и в зависимости от физиологического состояния. При наступлении кратковременных неблагоприятных условий расходуется прежде всего резервный гликоген, а при длительном воздействии или частых повторениях – жировые запасы [14], [19]. По С. С. Шварцу, ведущим фактором, определяющим размеры печени позвоночных, является интенсивность их обмена веществ и вытекающие отсюда различия в способности поддерживать нормальную жизнедеятельность в периоды недостатка корма. Все это делает индекс печени хорошим показателем степени соответствия окружающих условий потребностям исследуемых животных [22].

Особенно большое значение депонирование питательных веществ должно иметь для животных с высоким уровнем метаболизма или испытывающих в силу неблагоприятных условий частые перебои в питании. Именно поэтому крупные размеры печени, связанные с большим количеством депонируемого гликогена, характер-

ны для землероек, высокая интенсивность обмена которых ставит их перед необходимостью накапливать значительные энергетические резервы (см. табл. 4, рис. 3). Вместе с тем при сравнении видов одного отряда «правило величины» может нарушаться. Это особенно четко выявляется при анализе данных по насекомоядным, где вместо строгой корреляции между относительными размерами печени и величиной тела на первый план выступают экологические зависимости. Так, водяная кутора в 4 раза крупнее малой бурозубки, однако индекс у нее не меньше, а почти в 1,5 раза больше. Выпадает из анализируемой закономерности и обыкновенная бурозубка, относительные размеры печени которой выше, чем у других, в том числе и более мелких представителей рода *Sorex*.

Среди грызунов правило величины проявляется более отчетливо, но и здесь имеется ряд характерных исключений, связанных с особенностями питания или другими экологическими факторами. В группе серых полевок обращает внимание непропорционально маленькая печень у обыкновенной полевки, а среди остальных грызунов наиболее низкий индекс имеет самый мелкий представитель отряда – мышь-малютка. Казалось бы, подтверждается отмеченная Н. В. Башениной [1] тенденция увеличения индекса печени от форм, потребляющих преимущественно углеводный корм, к формам, имеющим смешанный тип питания, и особенно с увеличением доли животных кормов. Однако безоговорочно принять ее мешает очень

высокая относительная величина печени у лесного лемминга. По этому показателю названный вид, питающийся в основном грубыми кормами (зеленые мхи и др.), приближается к формам, потребляющим преимущественно животный корм (например, землеройки), и заметно превосходит зеленоядных полевок. Легче связать с типом питания крупные размеры печени лесной мышовки. Для нее как животного с высоким уровнем метаболизма, в значительной мере насекомоядного и, кроме того, испытывающего из-за резких изменений погодных условий частые перебои в питании, повышенное содержание гликогена в печени, а следовательно, и увеличение ее размеров, служит важной адаптацией к успешному существованию у северных границ ареала.

Многочисленными исследованиями установлено, что почки более, чем какие-либо другие внутренние органы, чувствительны к изменению обмена веществ, и все условия, вызывающие интенсификацию метаболизма (в том числе уменьшение общих размеров тела, усиление активности и т. д.), сопровождаются увеличением индекса почек, поэтому данный показатель можно рассматривать в качестве масштаба обмена веществ и использовать как своеобразный индикатор уровня популяционной напряженности метаболических процессов [4], [12], [13], [19], [20], [21], [22], [39]. Справедливость такого подхода косвенно подтверждается тем, что относительные размеры почек изученных нами видов млекопитающих находятся в обратной зависимости от величины тела, что соответствует различиям в уровне обмена веществ. Особенно ясно проявляется данная закономерность в группе насекомоядных, где имеется лишь одно исключение (равнозубая бурозубка), да и то представляющее, скорее всего, артефакт, обусловленный небольшим объемом анализируемого материала. Среди грызунов наблюдается гораздо больший разбой, но и здесь, во всяком случае по крайним вариантам, правило величины находит достаточно четкое подтверждение: максимальный индекс имеют наиболее мелкие и подвижные зверьки – мышовка и мышь-малютка, а минимальный – самые крупные, с относительно невысоким уровнем обмена веществ: водяная полевка и экономка.

Значение селезенки как специфического индикатора физиологического состояния организма определяется участием в кровообразовании (эритропоэзе), ряде биохимических процессов (связанных с обменом жирных кислот и частично аминокислот), а также тем, что она выполняет защитную роль и является депо крови – регулирует кровообращение в соответствии с изменениями условий среды. Вместе с тем использование величины селезенки в качестве одного из морфофизиологических показателей весьма затруднительно из-за чрезвычайно высокой индивидуальной изменчивости и слишком большой чувствитель-

ности органа к самым разнообразным воздействиям, часто не поддающимся никакому учету. По данным многих авторов [18], [23], [29], [33], [39], коэффициенты вариации размеров селезенки значительно превосходят таковые любых других внутренних органов. Это подтвердили и наши исследования.

Однако из факта огромной индивидуальной изменчивости размеров селезенки вовсе не следует малая биологическая значимость ее, и известное положение, согласно которому органы, потерявшие или теряющие свое значение, варьируют особенно сильно [37], в данном случае не оправдывается. Высокая степень вариабельности массы селезенки вытекает из самой специфической функции этого органа как депо эритроцитов, принимающего участие в адаптивных процессах и регулировании через кровотоки и дыхательную систему уровня газообмена животного. Прямая зависимость индекса селезенки от интенсивности обмена веществ подтверждается характером различий между землеройками и грызунами (см. табл. 4, рис. 3). Относительные размеры селезенки у всех насекомоядных значительно превышают таковые у грызунов и, следовательно, демонстрируют обратную зависимость от величины (веса) тела. В то же время внутри этих групп правило величины не подтверждается.

На многих видах млекопитающих и птиц установлено, что между размерами надпочечников и интенсивностью их гормональной деятельности имеется прямая связь [7], [9], [12], [14], [19], [20], [21], [22], [24], [33], [34], [38], [41] и др. Любые условия, требующие резкой интенсификации обмена в ответ на самые различные раздражители (стресс-факторы), вызывают гиперфункцию надпочечников – повышенное выделение кортикостероидов (это в конце концов может привести к адаптивному синдрому – гормональному истощению и гибели животного), что связано с соответствующими гистологическими изменениями (увеличением и структурной перестройкой коры надпочечников) и гипертрофией всего органа. Поэтому величину надпочечников как один из показателей активности железы можно использовать в качестве индикатора степени напряженности организма, вызванного как социальными факторами и плотностью популяции, так и иными условиями среды. Что же касается видовых особенностей (см. табл. 4, рис. 3), то они в общем отвечают «правилу порядков»: наибольший индекс надпочечников имеют мелкие виды с относительно высоким уровнем обмена веществ, наименьший – более крупные с менее интенсивным метаболизмом. При этом данная закономерность прослеживается и при сравнении наиболее крупных таксонов (например, отрядов насекомоядных и грызунов), и внутри одного семейства или рода. То, что размеры надпочечников теснее любых других интерьерных признаков

связаны с общей величиной животного, характеризует данный показатель как один из наиболее точных при оценке видоспецифичного уровня основного обмена организма, обусловленного величиной теплоотдачи с поверхности тела. В то же время на внутривидовом уровне, особенно в процессе сезонно-возрастных и годовых изменений, рассматриваемый показатель проявляет значительную лабильность, нарушающую эти простые физиологические зависимости. Испытывая корректирующие внешние воздействия и отражая соответствующие ответные реакции популяций и внутривидовых групп, изменения величины надпочечников характеризуют ритмику физиологического состояния животных и общую динамику популяционных процессов, тем самым создается предпосылка для их объективного экологического анализа.

Существование прямой зависимости между размерами тимуса и жизнеспособностью молодых животных позволяет связывать роль этой железы со стимуляцией энергетических процессов в растущем организме [14], [20], [21], а его величину рассматривать в качестве показателя интенсивности роста молодняка [22]. Сравнение имеющихся данных об относительном весе тимуса у разных видов мелких млекопитающих показывает, что видовые отличия по этому признаку не очень велики. Однако можно все же констатировать большую величину индекса у насекомоядных по сравнению с грызунами, а у последних

наличие обратной связи между размерами тимуса и весом тела (см. рис. 3). Тем не менее и здесь правило величины проявляется не в объеме всего отряда, а лишь отдельно для серых и рыжих полёвок и мышей, то есть на уровне рода.

Важной биологической особенностью мелких млекопитающих, связанной с характером питания, является строение пищеварительного тракта, в частности, адаптивные различия в размерах всего кишечника и его слепого отдела (табл. 5). Четкая корреляция между длиной кишечника и типом питания животных установлена многими авторами [8], [13], [18], [22], [36], [39] и др. Подтверждается она и нашими данными (см. табл. 3). При этом в группе насекомоядных наблюдается прямая зависимость общей длины кишечника от размеров (длины) тела животных. Первое место по относительной длине пищеварительного тракта занимает крот (782 %), далее следует кутора (427 %), а затем – остальные землеройки от самых крупных (равнозубая и обыкновенная) до самых мелких (малая и крошечная). Индекс кишечника составляет у них соответственно 423, 421, 302, 283 и 267 %. Как было установлено нами ранее, видовые различия в питании землероек сводятся в основном к потреблению более крупными видами относительно более крупной, а следовательно, и труднее усваиваемой добычи. Этим, возможно, и объясняется удлинение кишечника с увеличением общих размеров тела.

Таблица 5

Относительная длина кишечника мелких млекопитающих Карелии
(в среднем для обоих полов)

Вид	n	Относительная длина	
		кишечника, % к длине тела	слепой кишки, % к общей длине кишечника
Обыкновенный крот	17	782 ± 14	–
Равнозубая бурозубка	18	423 ± 12	–
Обыкновенная бурозубка	742	421 ± 2	–
Средняя бурозубка	119	302 ± 4	–
Малая бурозубка	127	283 ± 3	–
Крошечная бурозубка	4	267 ± 21	–
Обыкновенная кутора	9	427 ± 19	–
Лесная мышовка	66	487 ± 7	12,9 ± 0,3
Мышь-малютка	5	495 ± 32	8,0 ± 0,5
Полевая мышь	6	562 ± 23	9,1 ± 0,4
Лесной лемминг	13	1 208 ± 29	7,5 ± 0,2
Рыжая полевка	438	894 ± 5	13,5 ± 0,1
Красная полевка	71	923 ± 12	12,8 ± 0,2
Водяная полевка	4	718 ± 52	16,9 ± 1,0
Обыкновенная полевка	7	708 ± 41	17,6 ± 0,9
Темная полевка	73	794 ± 12	17,6 ± 0,2
Полевка-экономка	31	678 ± 17	19,5 ± 0,3

Среди изученных нами грызунов наибольшую относительную длину кишечника имеет лесной лемминг – единственный специализированный потребитель зеленых мхов. На втором и третьем местах – красная и рыжая полевки, то есть грызуны со смешанным типом питания. Затем идут зеленоядные полевки (темная, водяная, обыкновенная и экономка), завершают этот ряд полевая мышь, мышь-малютка и лесная мышовка – представители грызунов-семеноядов. Таким образом, относительная длина всего кишечника демонстрирует достаточно четкую зависимость от кормовой специализации: уменьшается при переходе от питания смешанным кормом к питанию зеленью и особенно семенами. Еще теснее коррелирует с характером питания длина слепой кишки. Максимальной относительной величины она достигает у зеленоядных полевок (17,6–19,5 %), средней – у грызунов со смешанным питанием (12,8–13,5 %), наименьшей – у семеноядов (8–9,1 %). Следовательно, слабое развитие слепой кишки указывает на питание высококалорийными концентрированными кормами, а увеличение ее размеров – на приспособление к перевариванию объемистого грубого корма, богатого клетчаткой.

Итак, сопоставление на видовом уровне размеров тела и индексов внутренних органов показывает, что все изученные интерьерные признаки имеют видовую специфичность и в той или иной мере подчиняются «правилу величины» Гессе, то есть закономерно увеличиваются с уменьшением общих размеров животных. Тем самым подтверждается известное положение о зависимости уровня основного обмена от теплоотдающей поверхности, находящейся в обратных соотношениях с массой тела. В то же время следует еще раз подчеркнуть, что прямая

связь между интенсивностью метаболизма и величиной индексов, как правило, непропорциональна и не абсолютна. Более того, различные внутренние органы демонстрируют разную степень, а нередко и разный характер такой связи. Например, если индекс сердца отражает в основном степень энергетических затрат на движение и поэтому в большей степени связан с моторной активностью и сложностью движений, то индекс почек лучше других интерьерных признаков улавливает популяционную напряженность обменных процессов, а надпочечников – способность организма адаптироваться к резким изменениям условий посредством быстрой интенсификации метаболизма. Наконец, относительные размеры печени характеризуют ведущую роль этого органа в накоплении запасных питательных веществ и, следовательно, лишь косвенно связаны с общей интенсивностью обменных процессов.

Кроме того, как уже указывалось, связь интерьерных показателей с уровнем основного обмена и теплопродукцией в значительной степени затухает под воздействием внешних и внутривидовых факторов. Тем не менее это ни в коей мере не обесценивает метод морфофизиологических индикаторов, а напротив, расширяет сферу его применения, включая в нее экологический анализ подобных отклонений для выявления специфических реакций видов на разнообразные воздействия. Другое дело, если бы «правило величины», действительно, не имело исключений и проявлялось строго пропорционально. Вот тогда этот прием и в самом деле оказался бы бесполезным: различия в интенсивности метаболизма можно было бы устанавливать просто по размерам тела, без учета интерьерных показателей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Башенина Н. В. Интерьерные показатели мелких грызунов и их связь с уровнем энергетического обмена // Ученые записки Пермского педагогического института. 1969. Т. 79. С. 75–116.
2. Башенина Н. В. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М., 1977. 294 с.
3. Виктор Л. В. Сезонно-возрастные изменения веса и размеров тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) из Калининской области // Ученые записки Рязанского государственного педагогического института. 1971. Т. 105. С. 53–77.
4. Добринский Л. Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М., 1981. 124 с.
5. Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Колода Н. И. Явление Денеля у землероек Карелии // Научная конференция биологов Карелии. Петрозаводск, 1972. С. 182–183.
6. Ивантер Э. В. Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) в свете ее сезонной и возрастной экологии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 36–94.
7. Краснощев Г. П. Гипотеза эндокринной регуляции численности популяции // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975. С. 34–52.
8. Кулаева Т. М. Материалы по экологической морфологии рыжих полевок // Известия Казанского филиала АН СССР. Сер. биол. 1958. № 6. С. 7–25.
9. Ливчак Г. Б. Некоторые эколого-физиологические и биохимические особенности полярных полевок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1960. 15 с.
10. Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих // Труды Лаборатории эволюционной морфологии. М., 1935. Т. 2. Вып. 3. С. 5–30.
11. Межжерин В. А. Явление Денеля и его возможное объяснение // Acta theriologica. 1964. № 8 (6). С. 96–113.
12. Межжерин В. А., Мельникова Г. Л. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфофизиологических показателей землероек-бурозубок // Acta theriologica. 1966. № 11 (25). С. 503–521.
13. Наумова Е. И. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М., 1981. 262 с.
14. Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 26 с.

15. Покровский А. В. Сезонные колебания веса тела у полевок // Труды Института биологии УФАН СССР. Свердловск, 1966. Т. 51. С. 95–106.
16. Пучковский С. В. Биотопические особенности веса тела и некоторых внутренних органов бурозубок (*Sorex*, *Soricidae*, *Insectivora*) // Научные доклады высшей школы. Сер. биол. наук. 1969. № 9. С. 43–48.
17. Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М., 1961. 432 с.
18. Халилов Ф. Сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. Вып. 2. С. 415–426.
19. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.
20. Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1953. 35 с.
21. Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. Вып. 2. С. 161–173.
22. Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных // Проблемы флоры и фауны Урала. Свердловск, 1960. С. 113–177.
23. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., 1966. 363 с.
24. Chitty D. Variation in the weight of the adrenal glands of the field vole *Microtus agrestis* // J. Endocrinol. 1961. Vol. 22. No 4. P. 387–393.
25. Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.
26. Dehnel A. Badania nad rodzajem *Sorex* L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Lublin, 1949. Sectio C. Vol. IV. No 2. P. 17–102.
27. Fedyk A. Seasonal changes in the water content and level in the bank vole against the background of other gross body components // Acta theriol. 1977. Vol. 22. No 26. P. 355–363.
28. Gorecki A. Energy values of body in small mammals // Acta theriol. 1965. Vol. 10. No 23. P. 333–352.
29. Heroux O., Gridgeman N. T. The effect of cold acclimation on the size of organs and tissues of the rat, with special reference to modes of expression of results // Canad. J. Biochem. Physiol. 1958. Vol. 36. P. 209–216.
30. Hesse R. Tiergeographie auf ecologischer Grundlage. Jena, 1924. 613 s.
31. Kaikusalo A. Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland // Ann. zool. fenn. 1972. Vol. 9. No 4. P. 219–224.
32. Kubik J. Analysis of the Pulawy population of *Sorex araneus araneus* L. and *Sorex minutus minutus* L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C. 1951. Vol. 5. No 2. P. 11–23.
33. Lidicker W. Z., Davis W. H. Changes in splenic weight associated with hibernation in bats. // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1955. Vol. 89. P. 640–642.
34. McKeever S. Variation in the weight of the adrenal, pituitary and thyroid gland of the white-footed mouse, *Peromyscus maniculatus* // Amer. J. Anal. 1964. Vol. 114. P. 1–12.
35. Michielsen N. C. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. // Arch. Neer-land. Zool. 1966. Vol. 17. No 1. P. 73–174.
36. Morrison P. R., Ryser F. A., Dawe A. R. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus* // Physiol. Zool. 1959. Vol. 32. No 4. P. 256–271.
37. Myrcha A. Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta theriol. 1964. Vol. 9. No 10. P. 1–10.
38. Niethammer J. Das Gewicht der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linne, 1758, im Jahreslauf // Saugetierkd. Mitt. 1956. Vol. 4. No. 4. P. 160–165.
39. Pucek Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews // Acta theriol. 1965. Vol. 10. No 26. P. 369–438.
40. Selye H. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation // J. Clin. Endocrinol. 1946. Vol. 6. P. 117–230.
41. Siuda S. Morphology of the adrenal cortex of *Sorex araneus* L., 1758, during the life cycle. // Acta theriol. 1964. Vol. 8. No 7. P. 115–124.
42. Zejda J. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780 // Zool. listy. 1971. Vol. 20. No 3. P. 229–245.

Ivanter E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

THE EXPERIENCE OF ECOLOGICAL ANALYSIS OF MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES IN SMALL MAMMALS

Part 1. The general characteristics of internal features

Based on the multi-year research materials, the morphophysiological (internal) features of small mammals are studied. Small mammals are understood as a holistic and specific ecological group of animals, which due to its small size is characterized by the high level of metabolism and by the low level of individual resistance to adverse factors. The latter is compensated by the development of high group (population) resistance and effective adaptive reactions. The study of the specific character of the species' energy metabolism, of the chemical thermoregulation and related patterns of morphophysiological reactions is based on the application of the method of morphophysiological indicators by S. S. Schwartz (1953 et al.). As a result, we identified specific ways of small mammals' adaptation to the life in conditions of constant thermal deficiency and poor nutrition conditioned by the northern periphery of the range.

Key words: population, morphophysiological features, adaptive reactions, growth and development, internal organs

REFERENCES

1. Bashenina N. V. Interior indicators of small rodents and their relationship with the level of energy metabolism. *Uchenye zapiski Permskogo pedagogicheskogo instituta*. 1969. Vol. 79. P. 75–116. (In Russ.)
2. Bashenina N. V. Adaptive features of heat exchange in mouse rodents. Moscow, 1977. 294 p. (In Russ.)

3. Viktorov L. V. Seasonal and age changes in weight and body size in the life cycle of the common shrew (*Sorex araneus*) from Kalinin region. *Uchenye zapiski Ryazanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta*. 1971. Vol. 105. P. 53–77. (In Russ.)
4. Dobrinsky L. N. Dynamics of morphophysiological features of birds. Moscow, 1981. 124 p. (In Russ.)
5. Ivanter E. V., Ivanter T. V., Koloda N. I. The phenomenon of Denel in the shrews of Karelia. Scientific. *Nauchnaya konferentsiya biologov Karelii*. Petrozavodsk, 1972. P. 182–183. (In Russ.)
6. Ivanter E. V. Morphophysiological features of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in the light of its seasonal and age-related ecology. *Voprosy ekologii zhivotnykh*. Petrozavodsk, 1974. P. 36–94. (In Russ.)
7. Krasnoshchekov G. P. Hypothesis of endocrine regulation of population size. *Materialy po ekologii melkikh mlekopitayushchikh Subarkтики*. Novosibirsk, 1975. P. 34–52. (In Russ.)
8. Kulayeva T. M. Materials on the ecological morphology of the bank vole. *Izvestiya Kazanskogo filiala AN SSSR. Ser. Biol.* 1958. No 6. P. 7–25. (In Russ.)
9. Livchak G. B. Some ecological-physiological and biochemical features of polar voles. Thesis abstract of Cand. Sci. (Biol). Leningrad, 1960. 15 p. (In Russ.)
10. Mashkovtsev A. A. The Influence of Mountain Climate on the Constitution of Mammals. *Trudy Laboratorii evoliutsionnoy morfologii*. Moscow, 1935. Vol. 2. Issue. 3. P. 5–30. (In Russ.)
11. Mezhdzherin V. A. Denel's phenomenon and its possible explanation. *Acta theriologica*. 1964. Vol. 8 (6). P. 96–113. (In Russ.)
12. Mezhdzherin V. A., Melnikova G. L. Adaptive value of seasonal changes in some morphophysiological characteristics of shrews-shrews. *Acta theriologica*. 1966. Vol. 11 (25). P. 503–521. (In Russ.)
13. Naumova E. I. Functional morphology of the digestive system of rodents and lagiformes. Moscow, 1981. 262 p. (In Russ.)
14. Olenov V. G. Seasonal changes of some morphophysiological features of rodents in connection with the dynamics of the age structure of populations. Thesis abstract of Cand. Sci. (Biol). Sverdlovsk, 1964. 26 p. (In Russ.)
15. Pokrovsky A. V. Seasonal fluctuations of the body weight in voles. *Trudy Instituta biologii UFAN SSSR*. Sverdlovsk, 1966. Vol. 51. P. 95–106. (In Russ.)
16. Puchkovsky S. V. Biotopic features of body weight and some internal organs of shrews (*Sorex*, *Soricidae*, *Insectivora*). *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Ser. biol.* 1969. No 9. P. 43–48. (In Russ.)
17. Slonim A. D. Foundations of the general ecological physiology of mammals. Moscow, 1961. 432 p. (In Russ.)
18. Khalilov F. K. Comparative morphology of the intestine of mammals in connection with the nature of nutrition. *Zoologicheskii zhurnal*. 1955. Vol. 34. No 2. P. 415–426. (In Russ.)
19. Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinsky L. N. Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. Sverdlovsk, 1968. 387 p. (In Russ.)
20. Schwartz S. S. Experience in the ecological analysis of some morphophysiological features of terrestrial vertebrates. Thesis abstract of Dr. Sci. Biol. Moscow, 1953. 35 p. (In Russ.)
21. Schwartz S. S. Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. *Zoologicheskii zhurnal*. 1958. Vol. 37. No 2. P. 161–173. (In Russ.)
22. Schwartz S. S. Some regularities of ecological conditionality of interior features of terrestrial vertebrates. *Problemy flory i fauny Urala*. Sverdlovsk, 1960. P. 113–177. (In Russ.)
23. Yablokov A. V. Variability of mammals. Moscow, 1966. 363 p. (In Russ.)
24. Chitty D. Variation in the weight of the adrenal glands of the field vole *Microtus agrestis*. *J. Endocrinol.* 1961. Vol. 22. No 4. P. 387–393.
25. Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. *Physiol. Mammal.* 1963. Vol. 1. P. 189–353.
26. Dehnel A. Badania nad rodzajem *Sorex* L. // *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Lublin*, 1949. Sectio C. Vol. IV. No 2. P. 17–102.
27. Fedyk A. Seasonal changes in the water content and level in the bank vole against the background of other gross body components. *Acta theriol.* 1977. Vol. 22, 26. P. 355–363.
28. Gorecki A. Energy values of body in small mammals. *Acta theriol.* 1965. Vol. 10. No 23. P. 333–352.
29. Heroux O., Gridgeman N. T. The effect of cold acclimation on the size of organs and tissues of the rat, with special reference to modes of expression of results. *Canad. J. Biochem. Physiol.* 1958. Vol. 36. P. 209–216.
30. Hesse R. Tiergeographie auf ecologischer Grundlage. Jena, 1924. 613 p.
31. Kaikusalo A. Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland. *Ann. zool. fenn.* 1972. Vol. 9. No 4. P. 219–224.
32. Kubik J. Analysis of the Pulawy population of *Sorex araneus araneus* L. and *Sorex minutus minutus* L. *Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C*. 1951. Vol. 5. No 2. P. 11–23.
33. Lidicker W. Z., Davis W. H. Changes in splenic weight associated with hibernation in bats. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 1955. Vol. 89. P. 640–642.
34. McKeever S. Variation in the weight of the adrenal, pituitary and thyroid gland of the white-footed mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Amer. J. Anal.* 1964. Vol. 114. P. 1–12.
35. Michielsen N. C. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. *Arch. Neerland. Zool.* 1966. Vol. 17. No 1. P. 73–174.
36. Morrison P. R., Ryser F. A., Dawe A. R. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*. *Physiol. Zool.* 1959. Vol. 32. No 4. P. 256–271.
37. Myrcha A. Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta theriol.* 1964. Vol. 9. No 10. P. 1–10.
38. Niethammer J. Das Gewicht der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linne, 1758, im Jahreslauf. *Saugetierkd. Mitt.* 1956. Vol. 4. No. 4. P. 160–165.
39. Pucek Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews. *Acta theriol.* 1965. Vol. 10. No 26. P. 369–438.
40. Selye H. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation. *J. Clin. Endocrinol.* 1946. Vol. 6. P. 117–230.
41. Siuda S. Morphology of the adrenal cortex of *Sorex araneus* L., 1758, during the life cycle. *Acta theriol.* 1964. Vol. 8. No 7. P. 115–124.
42. Zejda J. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780. *Zook listy*. 1971. Vol. 20. No 3. P. 229–245.