

ЭРНЕСТ ВИКТОРОВИЧ ИВАНТЕР

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, профессор кафедры 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 II. Сезонно-возрастная динамика и характер индивидуальной изменчивости интерьерных показателей*

Анализируется динамика морфофизиологических признаков на протяжении жизненного цикла различных видов мелких млекопитающих в условиях северной периферии ареала. У мелких лесных грызунов прибыльные весенне-летние генерации характеризуются исключительно высоким темпом генеративного развития и роста и соответствующим увеличением основных интерьерных показателей. Представителям же поздних генераций свойственно плавное нарастание веса внутренних органов к осени, небольшой его спад в зимний период, а затем, уже весной, быстрое созревание и рост, сопровождающийся резким увеличением морфофизиологических индексов. Степень изменчивости интерьерных показателей, как правило, чрезвычайно высока, причем наибольшей вариабельностью отличается величина селезенки, за ней в порядке убывания следуют размеры тимуса, надпочечников, печени, сердца, почек и длина кишечника.

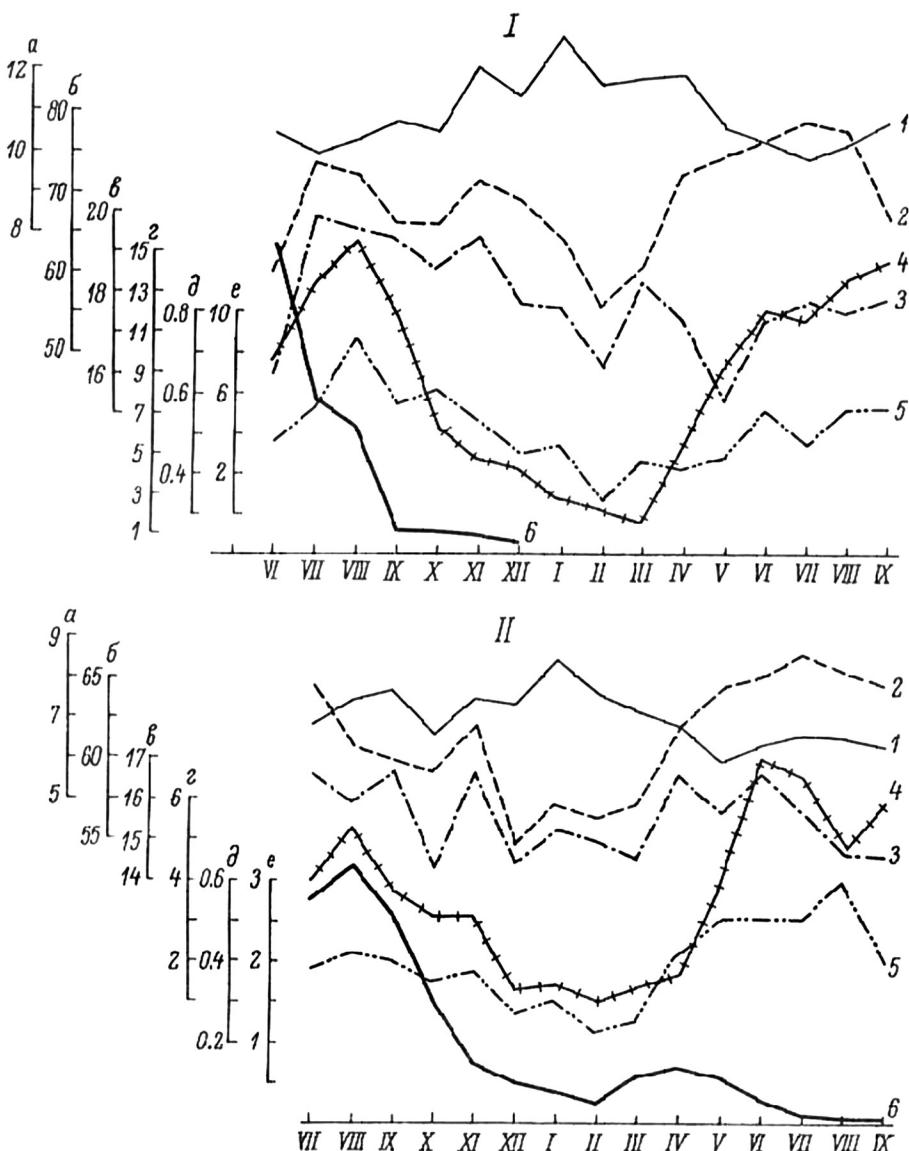
Ключевые слова: динамика морфофизиологических индексов, интерьерные показатели, степень изменчивости

Как показали исследования с применением метода морфофизиологических индикаторов, размеры тела и внутренних органов мелких млекопитающих испытывают закономерные сезонно-возрастные изменения, ход которых в общем аналогичен у землероек и грызунов, но существенно различается у полевок разного времени рождения (рисунок). В динамике веса тела у неполовозрелых зверьков обращает внимание небольшой осенний подъем и начинающееся с конца октября – ноября быстрое падение показателей к середине зимы («зимняя депрессия»). Весенний скачок роста проходит в апреле – мае, то есть приблизительно в те же сроки или немного позднее, чем в других, более южных регионах. Сезонно-возрастные изменения абсолютных размеров внутренних органов в общем совпадают с картиной сезонных колебаний веса тела. С момента появления в уловах и по август – сентябрь наблюдается некоторое увеличение всех показателей, а начиная с предзимнего периода (конец октября – ноябрь) – быстрое снижение, продолжающееся до февраля. Исключение представляет лишь тимус, испытывающий постепенную инволюцию на протяжении всего периода с июня по август. После зимовки размеры тела и всех внутренних органов демонстрируют весьма резкое и довольно синхронное увеличение, в итоге которого соответствующие весовые показатели достигают максимальных величин.

Характер весеннего скачка, испытываемого различными органами, имеет свои особенности. Увеличение сердца проходит особенно стремительно и укладывается у землероек в один, а грызунов –

в два месяца (с конца марта по май – июнь), весовой подъем печени, селезенки, почек и центрального жирового включения более длителен и охватывает два-три месяца (с начала апреля по конец мая – июнь), а весенне увеличение веса надпочечников выражено слабо и протекает с марта по июнь. Неодинакова у разных органов и степень весеннего скачка в росте. Печень и особенно селезенка увеличиваются весьма существенно (у землероек соответственно на 100–250 и 1500–1600 %, грызунов – на 200 и 1500 % по сравнению с зимними показателями), а вес тела, сердца, почек и надпочечников – в несколько меньшей степени (у землероек на 60, 70–90, 80–100 и 50–140 %, а у грызунов – на 70–80, 50–60, 90–100 и 200 %). Что же касается осеннего весового подъема (его не показывает только печень), то наши исследования подтверждают закономерность, подмеченную В. А. Межжериным и Г. Л. Мельниковой, согласно которой предзимнее увеличение органов наблюдается на месяц раньше, чем тела. Летом у взрослых зверьков имеет место относительная стабилизация веса тела и органов, а затем снижение к сентябрю – октябрю.

Относительные размеры внутренних органов землероек и грызунов также демонстрируют близкие по характеру изменения на протяжении жизненного цикла (см. рисунок). При этом сезонно-возрастные колебания индексов печени, надпочечников и селезенки более или менее синхронны как друг с другом, так и с таковыми абсолютных показателей и массы тела; индексы сердца, почек, тимуса и длины кишечника отличаются своеобразным сезонным ритмом.



Сезонно-возрастные изменения размеров внутренних органов обыкновенной бурозубки (I) и рыжей полевки (II) (в среднем для обоих полов). 1 – сердце; 2 – печень; 3 – почки; 4 – селезенка; 5 – надпочечники; 6 – тимус. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – индекс, $\text{мг}^0\%$: а – сердце, б – печень, в – почки, г – селезенка, д – надпочечники, е – тимус

В период с июня по июль – август относительная величина большинства внутренних органов несколько увеличивается, а к сентябрю – октябрю падает. В дальнейшем индекс органа или возрастает до октября (жировое тело, надпочечники) – ноября (печень, почки), после чего сначала постепенно, а затем все более быстрым темпом снижается до зимнего минимума, или испытывает падение начиная с июля, без осеннего подъема (селезенка). Зимняя депрессия относительных размеров органов наблюдается в декабре – марте. У печени, селезенки и почек она довольно глубока, а у остальных органов выражена слабее. По-разному проявляется и весенний скачок в росте. Индекс печени демонстрирует резкий подъем в марте – апреле, селезенки и надпочечников – в апреле – мае,

почек – в мае – июне. Величина этого подъема составляет соответственно 30, 480, 13 и 15 % у землероек и 20, 600, 150 и 12 % у грызунов. Относительные размеры остальных органов, хотя и возрастают весной, но в гораздо меньшей степени: например, относительная масса центрального жирового включения у землероек увеличивается всего на 8–11 %. Летом величина индексов продолжает расти, достигая максимума в июле – августе, а к осени (обычно начиная с августа или сентября) падает. Исключением из общей схемы сезонно-возрастных изменений величины органов является сердце, относительные размеры которого возрастают к зиме и уменьшаются к весне и лету, а также тимус, испытывающий почти непрерывную инволюцию от июля к сентябрю.

Анализ сезонно-возрастных изменений размеров кишечника и соотношения его отделов выявил некоторые общие закономерности, связанные с соответствующими изменениями питания животных. Так, у потребителей смешанного корма (в частности, у рыжих и красных полевок) отмечено некоторое увеличение общего индекса кишечника и относительной длины слепой кишки от лета первого года жизни к осени, после чего происходит непрерывное снижение показателей до весны, затем новый рост индексов. Таким образом, в самые ответственные, критические периоды (в молодом возрасте, в переходные сезоны и во время размножения) организм животного «обслуживается» кишечником максимальной длины, что позволяет шире использовать массовые, в том числе и грубые, корма особенно интенсивно потребляемые весной и осенью.

Сезонно-возрастные изменения размеров пищеварительного тракта у зеленоядных полевок проходят в общем по тому же типу, но с некоторыми отличиями, обусловленными спецификой их питания. Что же касается землероек, то у них на протяжении всей жизни проявляется достаточно четкая тенденция к непрерывному снижению относительной длины кишечника с возрастом. Такой характер возрастных изменений, обусловленный прекращением роста кишечника раньше роста тела, имеет важное адаптивное значение: обеспечивает повышенные пищевые потребности молодого организма относительно более длинным кишечным трактом.

С особенностями питания животных связаны и размеры печени. Наиболее четко эта связь прослеживается в своеобразных сезонно-возрастных изменениях относительной величины органа, отражающих динамику накопления запасных питательных веществ на случай нарушения нормального режима кормления. У неполовозрелых прибыльных землероек и грызунов на протяжении всего лета и осени происходит непрерывное снижение индекса печени (см. рисунок), что указывает на значительный расход резервного гликогена в связи с процессами интенсивного роста, ухудшением экологических условий, повышением теплопродукции и перестройкой терморегуляции на «зимний вариант». Весной начинается бурное увеличение размеров печени, обусловленное накоплением питательных веществ для обеспечения предстоящего размножения, а летом – новое падение индекса в связи с быстрым расходованием резерва.

Как известно, грызунов разных сезонных генераций, помимо биологической разнокачественности (различия в продолжительности жизни, скорости полового созревания, темпах роста, смертности, наконец, специфической роли в воспроизводстве и динамике популяции), отличает целый комплекс морфофизиологических признаков, в том числе и своеобразный ход сезонно-

возрастных изменений весовых индексов органов [3], [4], [9] и др. Призванное к быстрому воспроизведству популяции весенне-летнее поколение зверьков характеризуется исключительно высоким темпом генеративного развития и роста, что находит отражение в резком усилении физиологической напряженности организма [13] и соответствующем увеличении основных интерьерных показателей. В отличие от свойственного поздним генерациям грызунов плавного нарастания веса внутренних органов от лета к осени, у особей ранних выводков наблюдается валообразное, без каких-либо спадов, увеличение весовых показателей, параллельное быстрому росту всего тела. Лишь к концу короткой, но «бурной» жизни, в возрасте 3–4 месяцев, у них происходит столь же резкое снижение размеров внутренних органов, знаменующее спад интенсивности метаболизма и быстрый переход в фазу старения.

О масштабах сезонно-возрастных изменений у представителей ранних генераций грызунов могут дать некоторое представление наши материалы по рыжей полевке. Средний прирост абсолютной массы сердца за первые два-три месяца жизни ранних прибыльных составил у нее (от июньских цифр) 43 %, печени – 41, почек – 40, селезенки – 419, надпочечников – 118 %. Увеличение относительных показателей из-за бурного весового роста зверьков, нередко обгоняющего рост органов, выражено гораздо слабее: 4, 6, 5, 220 и 50 % соответственно. Величина осеннего снижения абсолютной массы органов в порядке их перечисления (от летнего максимума) – 5, 30, 10, 56 и 42 %, относительной – 3, 10, 9, 56 и 51 %. Лишь размеры тимуса проявляют у весенних поколений грызунов своеобразную возрастную динамику, свидетельствующую о раннем половом созревании этих животных и таком же быстром их старении: максимальной величины зобная железа достигает еще в гнездовой период жизни, а затем происходит непрерывная ее инволюция, завершающаяся в сентябре в возрасте 3–4 месяцев. Таким образом, ранние прибыльные достигают физиологической старости в 4–5 раз быстрее, чем поздние.

Анализ сезонно-возрастных изменений веса тела и ряда внутренних органов мелких млекопитающих позволяет выделить в постнатальном периоде их полного жизненного цикла шесть достаточно четко выраженных фаз, характеризующихся конкретным «поведением» морфофизиологических показателей, специфическим уровнем обменных процессов и особенностями сезонной экологии отдельных внутрипопуляционных групп животных. Первая фаза начинается с момента выхода молодых из гнезд и заканчивается в августе. В это время у прибыльных землероек и неполовозрелых полевок поздних выводков завершается первый этап послегнездового роста и развития и проходит расселение,

в процессе которого зверьки приспосабливаются к новым условиям самостоятельной жизни. Все это требует высокой напряженности метаболизма и обуславливает увеличение абсолютных и относительных размеров внутренних органов. У прибылых грызунов весенней генерации первая фаза совпадает с периодом резкой интенсификации метаболизма в связи с размножением [13], [18] и др., отсюда и рост интерьера показателей, значительно превышающий по темпам и масштабам аналогичные изменения у поздних прибылых. Вторая фаза приходится на осень. Для нее характерна регрессия морфофизиологических индексов, сопровождающая падение уровня обмена веществ в связи с прекращением роста зверьков, снижением интенсивности расселения и завершением перестройки организма в соответствии с зимними условиями. Как показывают наши исследования, особенно резкое снижение испытывают в осенний период размеры тела, печени, селезенки, надпочечников и тимуса, в то же время масса сердца и длина кишечника вообще не проявляют осенней регрессии, можно даже говорить о некотором росте показателей. Аналогичные данные, свидетельствующие об осеннем торможении роста и общем снижении абсолютных и относительных размеров большинства внутренних органов у различных видов землероек и грызунов, приводят и другие авторы [6], [7] и др. Многие из них рассматривают осенние регрессионные изменения в качестве адаптации к переживанию неблагоприятного переходного периода: уменьшение веса тела и внутренних органов приводит к снижению энергетических потребностей и тем самым увеличивает стойкость зверьков к температурному фактору и недостатку пищи. Тем не менее сокращение интерьера показателей к осени следует, очевидно, считать не первопричиной, а следствием адаптивных физиологических изменений. Третья фаза охватывает зимний период и характеризуется стабилизацией морфофизиологических показателей на самом низком уровне, соответствующем глубокой депрессии метаболизма. Возрастает лишь индекс сердца, что можно объяснить реакцией на падение температуры воздуха и усложнением добывания корма. Гипотеза об увеличении размеров сердца как средстве метаболической акклиматации к сезонным условиям получила недавно новое подтверждение. Параллельно зимней регрессии веса внутренних органов отмечается резкое снижение гормональной активности ряда эндокринных желез (надпочечников, щитовидной, паращитовидной), сокращение потребления кислорода на единицу массы тела, уменьшение насыщенности тканей водой, снижение общего числа лейкоцитов, падение двигательной активности и т. п. [10], [11], [12], [14], [15], [16], [17]. В конечном итоге это ведет к снижению энергетических затрат и успешному перезимовыванию

зверьков в мелкой и незрелой, вегетативной фазе. Таким образом, адаптация мелких млекопитающих к переживанию трудного зимнего периода сводится к минимизации обменных процессов, приводящей к снижению потребления корма и ограничению подвижности. Страдая от недостатка пищи и испытывая энергетический дефицит, зверьки как бы «сворачивают» свою физиологию, «самоконсервируются» и, стремясь к наиболее экономной с точки зрения энергетики жизни, сводят обменные процессы к минимуму. В частности, уменьшение содержания воды в тканях ведет к снижению клеточного метаболизма и тем самым к оптимальной стабилизации теплообмена. Четвертая фаза – весенний скачок в росте и развитии перезимовавших зверьков, приходящийся в условиях Карелии на апрель – май, характеризуется бурным ростом всех морфофизиологических показателей, особенно веса тела, печени, селезенки, почек, надпочечников и центрального жирового включения, и связан с половым созреванием и выходом животных из зимней депрессии. Весенне-летнее увеличение органов сопровождается резкой интенсификацией обмена веществ, призванной обеспечить размножение животных, нормальное течение беременности и лактацию. Пятая фаза – период относительной стабилизации физиологических функций на высоком уровне, определяющем интенсивное размножение взрослых особей. В соответствии с этим дальнейший рост интерьера показателей притормаживается, и они держатся на постоянном уровне, почти таком же высоком, как у молодых зверьков. Шестая фаза завершает жизненный цикл животных. Она характеризуется явлениями старческой регрессии – снижением уровня метаболизма, замедлением всех физиологических процессов, прекращением половой активности, дегидратацией тканей. Индексы внутренних органов отражают это, но по-разному. Большинство из них демонстрируют отчетливое снижение, однако размеры надпочечников (и соответственно их функциональная активность) увеличиваются, компенсируя тем самым падение реактивности тканей старых животных по отношению к гормональным воздействиям.

Таким образом, общий ход сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной массы внутренних органов достаточно точно отражает соответствующую ритмику обменных процессов. При этом особенно четко вырисовываются зимняя депрессия и весенний скачок роста и развития. Следует также подчеркнуть, что сезонно-возрастная динамика относительных показателей имеет в целом автономный характер и в большинстве случаев не проявляет четкой обратной связи с общими размерами тела. Отсюда ясно, что определяющими в сезонно-возрастных изменениях индексов органов являются не только простые физиологические зависимости

между уровнем обмена и массой тела, сколько корректирующее действие экологических факторов, в том числе внутрипопуляционных. Как было показано выше на примере обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, нарушения «правила величины» обнаруживаются и при внутригрупповых сравнениях. Лишь сердце и почки почти во всех половых и возрастных группах показали достаточно четкую и статистически значимую обратную коррелятивную связь с величиной тела. В остальных случаях нередки исключения из «правила рядов» Гессе, свидетельствующие об энергетических тратах, не обусловленных величиной поверхности тела, а связанных с экологическими особенностями животных.

Проведенные исследования выявили достаточно отчетливый половой диморфизм по большинству интерьерных показателей. При этом у разных видов он проявляется в общем одинаково и больше зависит от возраста зверьков, участия их в размножении и сезона года. Это касается и веса тела, характеризующегося более высокими показателями у размножающихся самок, а в группе неполовозрелых, наоборот, у самцов. Половые отличия по индексу сердца достоверны лишь у взрослых животных и выражаются в большей величине у самцов в весенне-летний период и у самок осенью. Это хорошо согласуется с сезонными изменениями двигательной активности особей разного пола: весной и летом более подвижны самцы, а осенью – самки. С другой стороны, взрослые размножающиеся самки отличаются более крупными надпочечниками, печенью, тимусом, центральным жировым включением и большей длиной кишечника, что несомненно связано с интенсификацией их метаболизма, обусловленной беременностью и лактацией. Что же касается почек, то половой диморфизм по их размерам имеет характерные видовые различия: у землероек большим индексом органа отличаются самки, а у полевок – самцы.

Важно подчеркнуть, что отмеченные половые отличия по интерьерным признакам основываются не на половом диморфизме по весу тела, а на меняющихся по сезонам половых различиях в интенсивности обмена веществ. Это явление, получившее название «варьирующего полового диморфизма», может быть истолковано как результат различной реакции самцов и самок на изменение градиента среды, и его с успехом используют для анализа различий в образе жизни особей разного пола, меняющемся по сезонам и в разных экологических условиях.

Четких и однозначных биотических отличий по размерам тела и внутренних органов ни у одного из видов мелких млекопитающих установить не удалось. Скорее всего, их вообще нет, как нет и четких биотических популяций, дифференцируемых по интерьерным признакам. Придерживающийся противоположного взгляда С. В. Пучковский основывает свои выводы на консервированном в формалине материале, и к тому же только по сеголеткам. А между тем давно известна непригодность фиксации в фор-

малине для оценки морфофизиологических вариаций [19]. Не годится для этой цели и примененный С. В. Пучковским метод отлова в канавки.

Иначе обстоит дело с годовыми изменениями величины тела и органов. Как показывают наши данные по обыкновенной бурозубке и рыжей полевке, зверьки, отловленные в одни и те же месяцы разных лет, закономерно и статистически достоверно отличаются по основным интерьерным показателям. Сопоставление этих материалов с экологическими условиями и уровнем численности популяции выявляет связь массы тела и внутренних органов животных с фазами популяционного цикла. При этом колебания массы тела синхронны с изменениями численности зверьков, тогда как динамика большинства интерьерных показателей демонстрирует обратную зависимость от численности популяции, а значит, и от общих размеров животных. Наименьшие значения индексов сердца, печени и почек обычно совпадают с годами, благоприятными по экологическим условиям, характеризовавшимися интенсивной репродукцией, ростом численности и сравнительно высокими показателями массы тела. В то же время максимальные индексы найдены в неблагоприятные годы, отличавшиеся слабыми темпами размножения зверьков, низкой их численностью и соответственно минимальными размерами тела. Таким образом, наблюдающиеся по годам обратные соотношения между численностью зверьков и относительной величиной некоторых внутренних органов (у грызунов эта закономерность проявляется более четко, а у землероек имеет ряд существенных исключений) отражают не столько изменения уровня метаболических процессов в популяции, сколько «правило величины» Гессе, то есть годовые различия по весу тела. Следовательно, лишь размеры зверьков могут служить хорошим и вполне адекватным индикатором состояния популяции, а сами индексы – только в качестве косвенного показателя, как инверсная величина, находящаяся в обратной зависимости от размеров животных. Единственное исключение – индекс надпочечников. Этот показатель, подобно весу тела, демонстрирует прямую связь с интенсивностью размножения и численностью популяции, что вполне согласуется с известными представлениями об участии надпочечников в стресс-регуляции численности животных [22] и др.

Выявление географических различий интерьерных признаков мелких млекопитающих представляет сложную задачу, и не только из-за частой несравнности индексов, приводимых разными авторами (отсутствие единой методики препарирования, взвешивания и измерения органов, разновременность сбора материала, его группировка без учета возраста, пола, физиологического состояния животных и т. д.), но и в связи с фрагментарностью и неполнотой данных, относящихся к тому же к очень немногим, подчас неравномерно распределенным по ареалу географическим пунктам. Тем не менее выполнен ряд

исследований [1], [2], [20] и др., показавших, что у большинства широко распространенных видов млекопитающих индексы внутренних органов закономерно увеличиваются по направлению к северу или северо-востоку параллельно увеличению общих размеров тела и интенсивности обмена веществ. Материалы по рыжей полевке в общем подтверждают это правило, но с определенными корректировками по отдельным показателям. Так, индекс сердца проявляет, пожалуй, более четкое увеличение не с юга на север, а из центра ареала к его границам, в том числе и к южным. Таким образом, решающим оказывается не географическая широта или долгота, а соответствие (или несоответствие) экологических условий потребностям животных. Все, что вызывает интенсификацию обменных процессов, и прежде всего неблагоприятные температуры, независимо от того, обусловлено ли это северным или южным положением региона, связано ли с жизнью в горах и т. д., обязательно ведет к увеличению нагрузки на сердце и соответствующему увеличению весового индекса. Естественно, что в условиях, близких к экологическому оптимуму, обычно совпадающему с центром видового ареала, индекс сердца характеризуется наименьшими числовыми значениями.

Роль печени в качестве энергетического депо организма и ее связь с типом питания животных определяют специфический характер географических изменений ее весового индекса [1], [3]. В целом у всех исследованных нами видов грызунов и землероек отчетливо прослеживается увеличение относительной величины печени по направлению к северу. Крупные размеры печени, связанные с большим количеством депонируемого гликогена, позволяют северным популяциям зверьков компенсировать дополнительныетраты энергии, неизбежные при освоении экстремальной среды обитания. Увеличение печени определяет возможность быстрой мобилизации энергетических резервов и является важной приспособительной особенностью северных популяций животных, позволяющей им успешно переносить капризы погоды и трудности, связанные с добыванием пищи.

Сопоставление данных по рыжей полевке, относящихся к разным пунктам ареала (см. [5]), подтверждает установленную рядом авторов (например, [1]) тенденцию к повышению индекса почек на севере. Аналогичная закономерность прослеживается и при сравнении равнинных и горных популяций вида: с возрастанием высот относительные размеры почек и некоторых других внутренних органов достоверно увеличиваются. Обитание животных в суровых северных или горных условиях ведет к интенсификации метаболизма и сопровождается увеличением размеров почек. Завершая обсуждение данного вопроса, необходимо особо отметить, что вырисовывающееся у изученных видов мелких млекопитающих единое направление географической изменчивости интерьерных признаков – понижение с севера на юг –

находит аналогию в точно таком же градиенте изменений основного и критического обмена [1].

Индивидуальная изменчивость морфофизиологических признаков – одна из наиболее емких динамических характеристик популяции, отражающая всю сложность ее взаимоотношений со средой обитания и постоянную готовность к микроэволюционным преобразованиям. В связи с этим особенно важно правильно оценивать степень варьирования интерьерных показателей, что представляется отнюдь не простой задачей, особенно в свете дискуссий о способах измерения и изучения изменчивости (см. [8] и др.).

Не затрагивая чисто методических аспектов проблемы и оставляя последнее слово за специалистами-математиками, следует тем не менее согласиться с мнением авторов, считающих коэффициент вариации вполне адекватным и объективным критерием, хорошо отражающим фактическое разнообразие совокупности независимо от абсолютной величины признака. Что же касается главного возражения, выдвигаемого обычно против применения коэффициента изменчивости, – чаще всего оно сводится к тому, что, представляя собой процентное отношение среднего квадратичного отклонения (сигма) к среднему арифметическому, оно будто бы всецело зависит от величины последнего, – то его вряд ли можно признать основательным. Здесь уместно напомнить, что данный критерий как раз и был создан для унификации показателей изменчивости разных или разноразмерных признаков путем приведения их к одному масштабу. Отнесением квадратичных отклонений к соответствующим средним мы переводим их в соизмеримые показатели и тем самым освобождаем от влияния величины самого признака. Нельзя забывать, что коэффициент изменчивости – вовсе не альтернатива квадратичному отклонению, по существу это та же сигма, только выраженная в процентах к среднему арифметическому. Другое дело, что в качестве знаменателя дроби, наверное, правильнее было бы брать не среднее арифметическое конкретной выборки, а какую-то константную величину (например, генеральную среднюю), соответствующую по масштабам размерности изучаемого признака. Но это уже вне нашей прерогативы и должно быть оставлено за рамками настоящего исследования.

Как было показано выше, у различных видов мелких млекопитающих изменчивость интерьерных показателей имеет свои особенности, тем не менее в характере вариабельности одних и тех же органов намечаются некоторые общие закономерности. Из всех изученных нами морфофизиологических признаков (таблица) наибольшей изменчивостью отличается величина селезенки (у землероек коэффициент вариации в изученных сериях колебался в пределах 29–62 %, у грызунов – 38–127 %), за ней в порядке убывания следуют: размеры тимуса (25–80, 32–92 %), надпочечников (20–46, 27–96 %), печени (7–58, 14–36 %), сердца (8–36, 11–27 %), почек (6–30, 6–27 %) и длина кишечника (10–19, 11–26 %).

Изменчивость веса тела и индексов внутренних органов мелких млекопитающих
Карелии (коэффициент вариации, %)

Исследованная группа	n	Масса тела	Сердце	Печень	Почки	Селезенка	Надпочечники	Тимус	Кишечник
Обыкновенная бурозубка									
Прибыльные									
Самцы	283	12,6	13,4	17,1	10,4	38,3	31,5	61,6	15,8
Самки	255	11,5	19,0	24,0	18,4	46,8	37,3	24,5	11,5
Зимовавшие									
Самцы	127	12,5	13,3	11,8	7,7	62,6	40,2	30,0	19,2
Самки	106	17,9	15,6	16,5	18,1	46,7	33,9	80,0	13,2
Средняя бурозубка									
Прибыльные									
Самцы	140	17,2	17,4	15,9	11,8	76,3	46,0	41,6	14,1
Самки	106	10,8	15,6	12,7	14,5	74,7	39,5	40,5	14,9
Зимовавшие									
Самцы	20	22,7	35,9	58,3	29,5	59,4	42,7	—	16,9
Самки	19	32,4	18,4	26,7	24,7	29,1	45,6	—	19,4
Малая бурозубка									
Прибыльные									
Самцы	196	12,0	12,4	12,4	10,9	40,2	37,3	43,1	13,6
Самки	157	14,9	9,1	12,4	10,2	45,0	42,6	44,1	9,6
Зимовавшие									
Самцы	54	16,5	7,1	7,3	5,6	62,3	36,2	—	10,1
Самки	33	28,1	19,1	22,7	17,3	61,6	19,5	—	15,8
Лесная мышовка									
Прибыльные (оба пола)	13	44,4	15,6	16,7	5,8	22,0	12,0	43,4	15,8
Зимовавшие самцы	45	10,9	13,1	14,1	9,0	64,7	38,1	72,4	11,5
Рыжая полевка									
Ранние прибыльные									
Самцы	249	17,6	14,2	19,7	10,8	107,8	39,1	51,1	11,4
Самки	153	26,4	16,2	16,4	18,2	91,4	71,8	55,1	12,4
Поздние прибыльные									
Самцы	290	18,1	17,1	16,8	13,2	127,6	31,5	38,7	14,9
Самки	118	21,1	17,6	12,9	19,4	95,0	86,8	32,4	14,7
Зимовавшие									
Самцы	135	11,5	22,0	14,1	14,2	127,0	46,5	80,4	15,2
Самки	66	18,3	26,6	16,2	21,7	83,9	34,6	74,6	26,1
Темная полевка									
Ранние прибыльные									
Самцы	48	22,5	19,9	18,1	14,0	54,8	38,7	87,5	25,2
Самки	35	30,7	22,1	14,9	22,2	53,5	26,8	91,7	15,6
Поздние прибыльные									
Самцы	9	25,1	24,5	36,4	26,6	67,9	32,6	88,5	14,7
Самки	8	9,1	14,9	15,3	13,1	10,3	39,5	77,8	22,5
Зимовавшие									
Самцы	11	20,3	12,9	15,9	13,7	81,0	95,8	48,0	15,1
Самки	9	9,8	11,1	19,1	11,7	58,7	56,9	71,4	23,4

Нетрудно видеть, что в целом интерьерные признаки насекомоядных варьируют в меньшей степени, чем грызунов, но по отдельным показателям эта закономерность нарушается (например, печень, почки и отчасти сердце).

Для одних и тех же органов у одного вида установлены различия в уровне изменчивости в зависимости от пола, возраста, сезона и года исследований. Так, более широкая амплитуда изменчивости обычно наблюдается у старых (зимовавших) особей и бывает больше у самок, чем у самцов. Встречаются, правда, и обратные соотношения (например, в группе зимовавших у средней бурозубки и в некоторых сериях темной и рыжей полевок самцы характеризуются большей вариабельностью, чем самки), но это не нарушает общей закономерности. Что же касается характера сезонно-возрастных колебаний степени изменчивости индексов, то он отражает сезонную динамику фенотипического разнообразия и морфофизиологическую неустойчивость популяции, в том числе разнокачественность и лабильность по уровню метаболизма. В наиболее ответственные («критические») периоды, требующие максимального напряжения обменных процессов, например в период размножения или линьки, индексы органов демонстрируют наибольшую стабильность, а при низкой интенсивности метаболизма (в середине зимы) изменчивость их резко увеличивается.

Нередко сезонные изменения уровня вариабельности того или иного органа (особенно почек) демонстрируют ход, обратный таковому величины самого индекса. Наименьшее варьирование показателей падает на те месяцы, когда размеры органа характеризуются наиболее высокими относительными цифрами (ноябрь – декабрь, март – апрель, июль – август), и наоборот, чем меньше относительная величина органа, тем выше его вариабельность (и по сигме, и по коэффициенту вариации). Эта закономерность достаточно хорошо известна из сравнения одинаковых признаков у разных по величине тела видов и разных признаков в границах одного вида [8], но почти совершенно не исследована в отношении одного и того же признака в пределах популяции. Между тем биологическая интерпретация сезонной динамики степени изменчивости интерьерных признаков интересна как сама по себе, так и в качестве дополнительной характеристики исследуемого процесса. При этом, как справедливо указывал А. В. Яблков, нужно, очевидно, исходить из того, что существование обратной связи между величиной и степенью изменчивости признака является правилом и отражает простые математические зависимости (нормальные элементарные тенденции). Отклонения же свидетельствуют о накладывании на данную тенденцию каких-то более мощных сил (экологических и генетических факторов). С этой

позиции, например, относительные размеры почек выглядят более стабильным, менее подверженным различным воздействиям показателем, чем вес тела или индекс печени.

Рассмотренные выше материалы, безусловно, не исчерпывают всего многообразия проблем, связанных с изучением морфофизиологических механизмов адаптации мелких млекопитающих к условиям существования. В то же время они позволяют высказать некоторые общие положения, касающиеся в основном вопросов, затронутых в данной главе.

Как известно, метаболическая реакция на охлаждение начинается у гомойотермных животных лишь после того, как исчерпываются возможности физической терморегуляции. Физическая терморегуляция требует для своего осуществления меньших затрат энергии, чем изменения теплопродукции, и к тому же адаптирует теплообмен не только к изменениям внешней, но и внутренней температуры. Тем не менее у мелких млекопитающих как животных с высоким потреблением энергии и недостаточно развитыми механизмами физической терморегуляции, сохранение температурного гомеостазиса достигается в основном интенсификацией обменных процессов. Особенно велико значение химической терморегуляции для широко распространенных видов мелких млекопитающих, ареалы которых захватывают несколько ландшафтных зон. Между тем у животных – автохтонов Субарктики приспособления направлены на уменьшение энергетических затрат и связаны с хорошим развитием теплоизолирующих свойств наружных покровов.

Совершенствование энергетически выгодных и биологически целесообразных механизмов физической терморегуляции, по мнению С. С. Шварца, было одним из основных направлений в эволюции адаптаций субарктических гомойотермных животных. Однако достигалось это разными путями. Выявленную многими исследователями высокую устойчивость северных млекопитающих к холодовым нагрузкам (отсюда крайне низкое положение «критической точки» обмена), их способность длительное время поддерживать нормальную температуру тела при низких температурах без дополнительных энергетических затрат нельзя, конечно, объяснить одним лишь повышением теплоизоляционных свойств покровов. Не меньшую роль, очевидно, играют и биохимические адаптации, заключающиеся в способности поверхностных тканей организма к нормальному обмену при температурах, значительно более низких, чем сердцевины тела. Эффективность химической терморегуляции в качестве одного из важнейших компонентов приспособления мелких млекопитающих к низким температурам среди убедительно подтверждают исследования ряда эколого-физиологических показателей различных видов землероек

и грызунов Карелии. Показано, в частности, что, вопреки распространенному мнению, во время линьки механизмы физической терморегуляции не только не утрачивают своего значения, а на-против, служат важным звеном в цепи гомеостатических реакций, направленных на снижение непроизводительных трат энергии и потери тепла в сложные для жизни зверьков переходные периоды. В свою очередь это приводит к характерным изменениям эколого-физиологических реакций: понижению уровня обмена, установлению постоянной температуры тела, сдвигам в деятельности эндокринной системы и др.

Особенности экологии мелких млекопитающих в значительной мере определяют характер физиологической активности организма. В связи с различной кормовой специализацией и суточным ритмом жизнедеятельности зверьков важное значение приобретают разнообразные адаптивные изменения, затрагивающие различные системы органов. Из-за малых размеров тела и большой относительной величины поверхности теплоотдачи у этих животных наблюдается очень

высокий уровень метаболизма и сердечной деятельности. Большие энергетические потребности и связанный с ними постоянный термический дефицит мелкие млекопитающие компенсируют исключительной лабильностью адаптивных реакций, проявляющейся в закономерной сезонно-возрастной динамике основных морфофизиологических (интерьерных) показателей. Установлено, в частности, что в основе приспособительных реакций, направленных на успешную перезимовку, лежит минимизация обменных процессов, снижение энергозатрат и общее торможение процессов жизнедеятельности.

Однако при всем многообразии конкретных путей и механизмов приспособления видов и популяций к среде обитания всем им, как целостной экологической группе, свойственна единая адаптивная стратегия, реализуемая в виде уникального комплекса морфофизиологических и популяционно-экологических адаптаций, дополняющих друг друга и обеспечивающих мелким млекопитающим общий успех в борьбе за существование.

* Сообщение I опубликовано: Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2018. № 3 (172). С. 7–19.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок // Труды Института биологии УФАН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 53–60.
2. Варшавский А. А. К изучению географической изменчивости интерьерных признаков грызунов // Грызуны: Материалы V Всесоюзного совещания. М., 1980. С. 52–53.
3. Ивантер Э. В. Питание и некоторые морфофизиологические особенности мышевидных грызунов Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 68–95.
4. Ивантер Э. В. Возрастная структура популяций грызунов и ее адаптивное значение (на примере рыжей полевки Карелии) // Fauna и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 93–119.
5. Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
6. Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов // Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980. С. 64–69.
7. Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. М.: Наука, 1983. 271 с.
8. Рогинский Я. Я. О некоторых результатах применения количественного метода к изучению морфологической изменчивости // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1959. Т. 36. № 1. С. 83–89.
9. Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журнал общей биологии. 1964. Т. 25. № 6. С. 417–433.
10. Fedyn A. Gross body composition in postnatal development of the bank vole. 2. Differentiation of seasonal generations // Acta theriol. 1974. Vol. 19. No 25. P. 403–427.
11. Gębczyńska Z. Bioenergetics of a root vole population // Acta theriol. 1970. Vol. 15. P. 33–66.
12. Gębczyński M. The rate of metabolism of the lesser shrew (*Sorex minutus*) // Acta theriol. 1971. Vol. 16. No 20. P. 329–339.
13. Gębczyński M. Heat economy and the energy cost of growth in the bank vole during the first month of postnatal life // Acta theriol. 1975. Vol. 20. No 29. P. 379–434.
14. Gorecki A. Metabolic rate and energy budget in the bank vole // Acta theriol. 1968. Vol. 13. No 20. P. 341–365.
15. Hyvarinen H. On the seasonal changes in the skeleton of the common shrew (*Sorex araneus* L.) and their physiological background // Aquilo. Ser. Zool. 1969. Vol. 7. P. 1–32.
16. Hyvarinen H. Seasonal changes in the morphology of the adrenal cortex and medulla of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Finland // Aquilo. Ser. Zool. 1969. Vol. 9. P. 55–64.
17. Kenagy G. J. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community // Ecology. 1973. Vol. 54. No 4. P. 1201–1219.
18. Migurel P. Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common vole // Acta theriol. 1969. Vol. 14. No 13. P. 254–258.
19. Pucek M. Changes in the weight of some internal organs of Micromammalia due to fixing // Acta theriol. 1967. Vol. 12. No 39. P. 545–553.
20. Rensch B. Organproportionen und Korpergrosse bei Vogeln und Säugetieren // Zool. Jahrb. Abt. I. 1948. Bd 61. H. 4. S. 337–412.
21. Schubarth H. Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus* L. // Acta theriol. 1958. Vol. 2. No 9. S. 175–202.
22. Selye H. The physiology and pathology of exposure to stress. Montreal, 1950. 179 p.
23. Trojan P., Wojciechowska B. Resting metabolism rate during pregnancy and lactation in the European common vole – *Microtus arvalis* (Pall.) // Ekol. pol. 1967. Vol. A15. No 44. P. 811–817.

THE EXPERIENCE OF ECOLOGICAL ANALYSIS OF MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES IN SMALL MAMMALS

Part 2. Seasonal and age dynamics and individual variability of internal features*

The dynamics of morphophysiological features over a life cycle of various small mammals on the northern periphery of the range is investigated. Juvenile small forest rodents of spring and summer generations are characterized by an extremely high pace of the generation development and growth, and a corresponding increase of the main internal features. Late generations members show smooth natural increase in the internal organs weight for the autumn, followed by a small decline in the winter, and fast maturing and growth accompanied with a sharp increase in morphophysiological indexes in the spring. The level of the internal features variability is very high, with spleen size having the greatest variability, followed by the size of thymus, adrenal glands, liver, heart, kidneys, and intestine length.

Key words: morphophysiological features dynamics, growth, development, internal features, variability

* Part I was published in Proceedings of Petrozavodsk State University. 2018. No 3 (172). P. 7–19.

REFERENCES

1. Bol'shakov V. N. Comparative study materials on the geographic variability of the interior characteristics of closely related vole species. *Proceedings of the Institute of Biology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. Sverdlovsk, 1965. Issue 38. P. 53–60. (In Russ.)
2. Warsaw A. A. Study of the rodents' interior characteristics geographical variability. *Rodents. Proc. V All-Union Conf.* Moscow, 1980. P. 52–53. (In Russ.)
3. Ivanter E. V. Nutrition and some morphophysiological features of mouse-like rodents in Karelia. *Ecology of birds and mammals in the northwestern part of the USSR*. Petrozavodsk, 1976. P. 68–95. (In Russ.)
4. Ivanter E. V. The age structure of rodent populations and its adaptive value (using the example of the red-backed vole in Karelia). *Fauna and ecology of birds and mammals in the northwestern taiga of the USSR*. Petrozavodsk, 1978. P. 93–119. (In Russ.)
5. Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals. Leningrad, 1985. 318 p. (In Russ.)
6. Olenev V. G., Pokrovsky A. V., Olenev G. V. Analysis of the features of hibernating generations of mouse-like rodents. *Adaptation of animals to winter conditions*. Moscow, 1980. P. 64–69. (In Russ.)
7. Panteleev P. A. Bioenergy of small mammals. Adaptation of rodents and insectivores to environmental temperature conditions. Moscow, 1983. 271 p. (In Russ.)
8. Roginsky Ya. Ya. On some results of applying a quantitative method to the study of morphological variability. *Arch Anat Histol Embryol*. 1959. Vol. 36. No 1. P. 83–89. (In Russ.)
9. Shvarts S. S., Ishchenko V. G., Ovchinnikova N. A., Olenev V. G., Pokrovsky A. V., Pyastolova O. A. Alternation of generations and lifespan of rodents. *Zhurnal obshchey biologii*. 1964. Vol. 25. No 6. P. 417–433. (In Russ.)
10. Fedyk A. Gross body composition in postnatal development of the bank vole. 2. Differentiation of seasonal generations. *Acta theriol*. 1974. Vol. 19. No 25. P. 403–427.
11. Gebczynska Z. Bioenergetics of a root vole population. *Acta theriol*. 1970. Vol. 15. P. 33–66.
12. Gebczynski M. The rate of metabolism of the lesser shrew (*Sorex minutus*). *Acta theriol*. 1971. Vol. 16. No 20. P. 329–339.
13. Gebczynski M. Heat economy and the energy cost of growth in the bank vole during the first month of postnatal life. *Acta theriol*. 1975. Vol. 20. No 29. P. 379–434.
14. Gorecki A. Metabolic rate and energy budget in the bank vole. *Acta theriol*. 1968. Vol. 13. No 20. P. 341–365.
15. Hyvarinen H. On the seasonal changes in the skeleton of the common shrew (*Sorex araneus* L.) and their physiological background. *Aquilo. Ser. Zool.* 1969. Vol. 7. P. 1–32.
16. Hyvarinen H. Seasonal changes in the morphology of the adrenal cortex and medulla of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Finland. *Aquilo. Ser. Zool.* 1969. Vol. 9. P. 55–64.
17. Kenagy G. J. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology*. 1973. Vol. 54. No 4. P. 1201–1219.
18. Migula P. Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common vole. *Acta theriol*. 1969. Vol. 14. No 13. P. 254–258.
19. Pucek M. Changes in the weight of some internal organs of Micromammalia due to fixing. *Acta theriol*. 1967. Vol. 12. No 39. P. 545–553.
20. Rensch B. Organproportionen und Korpergrosse bei Vogeln und Säugetieren. *Zool. Jahrb. Abt. I*. 1948. Bd 61. H. 4. S. 337–412.
21. Schubarth H. Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus* L. *Acta theriol*. 1958. Vol. 2. No 9. S. 175–202.
22. Selye H. The physiology and pathology of exposure to stress. Montreal, 1950. 179 p.
23. Trojan P., Wojciechowska B. Resting metabolism rate during pregnancy and lactation in the European common vole – *Microtus arvalis* (Pall.). *Ekol. pol.* 1967. Vol. A15. No 44. P. 811–817.

Поступила в редакцию 19.02.2018