

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

В. Г. ИЩЕНКО

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ УРАВНЕНИЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ
ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Автореферат
диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических
наук

Научный руководитель-
член-корреспондент
АН СССР
профессор С. С. ШВАРЦ

Свердловск - 1967

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

В. Г. ИЩЕНКО

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ УРАВНЕНИЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ
ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Автореферат
диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических
наук

Научный руководитель—
член-корреспондент
АН СССР
профессор С. С. ШВАРЦ

Работа посвящена разработке методики использования аллометрических уравнений для изучения изменчивости наземных позвоночных животных.

Объём работы - 123 страницы машинописи. Список литературы включает 283 названия (78 русских и 205 иностранных). В работе приводятся 15 таблиц и 84 графика.

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР.

Защита состоится в Объединенном Ученом Совете при Институте экологии растений и животных УФАИ СССР (г.Свердловск, ул.8 марта, 202) вчас. *Факри* 1967 г.

Дата рассылки автореферата1967 г.

ГЛАВА I (ВВЕДЕНИЕ)

Анализ литературных данных показывает, что в процессе индивидуального и филогенетического развития происходит закономерное изменение размеров организмов и их пропорций. Установлена зависимость пропорций от размеров тела. Эта зависимость выражается аллометрическим уравнением $Y = b X^a$.

Под аллометрией понимается неодинаковая скорость роста отдельных частей и органов в процессе развития. Параметр a (константа равновесия, аллометрический показатель, экспонент) является отношением скоростей роста двух частей или части и целого и даёт представление о характере изменения пропорций при изменении размеров. Относительные размеры (индекс) какого-либо органа увеличиваются с увеличением размеров тела, если орган растёт быстрее (положительная аллометрия, $a > 1$), уменьшаются, если скорость его роста меньше скорости роста тела (отрицательная аллометрия, $a < 1$) и не меняются при одинаковой скорости роста органа и тела ($a = 1$, изометрия). В некоторых случаях наблюдается уменьшение абсолютных размеров органа при увеличении размеров тела (например, уменьшение тимуса в онтогенезе). В таких случаях $a < 0$. Этим же уравнением могут быть связаны не только морфологические признаки, но и биохимические и физиологические показатели.

В главе приводится краткий обзор работ, посвященных аллометрическому росту животных. Отмечается, что в последнее время всё чаще и чаще обсуждается вопрос об использовании аллометрических уравнений в таксономических исследованиях. Рядом авторов очень ясно показано, что если виды различных размеров и пропорций характеризуются одинаковыми аллометрическими зависимостями, описывающим изменение этих пропорций (a и b одинаковы), то такие различия обусловлены только различиями в размерах и не имеют таксономической ценности. Наоборот, различия в пропорциях будут иметь определённую таксономическую ценность, если аллометрические зависимости неодинаковы, так как в этом случае различия в пропорциях обусловлены не только различиями в размерах, но и спецификой сравниваемых форм. При этом предлагается использовать уравнения для описания видовых различий, так как внутривидовая изменчивость аллометрических показателей отрицается. Эта предпосылка основана на представлении о том, что аллометрический показатель фиксирован наследственно в узких рамках изменчивости. Однако экспериментальные данные по этому важнейшему вопросу до сих пор почти отсутствуют. Это тормозит приме-

нение аллометрии для изучения изменчивости животных и их эволюции. Поэтому мы поставили перед собой следующие задачи.

1. Изучение степени изменчивости аллометрических показателей под непосредственным действием внешних факторов.

2. Изучение внутривидовой изменчивости аллометрических показателей.

3. Изучение внутривидовой (межпопуляционной) изменчивости аллометрических показателей.

4. Изучение характера наследования аллометрических зависимостей.

ГЛАВА 2. (МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА)

В главе приводится описание материала, обработанного автором. Всего было обследовано 5100 экземпляров 9 видов наземных позвоночных - обыкновенного тритона, сибирского углозуба, белой и желтой трясогозук, полярной и обыкновенной крачек, двух подвидов полёвки-экономки (*Microtus oeconomus oeconomus* и *M. o. chahlovi*), двух подвидов узкочерепной полёвки (*M. gregalis gregalis* и *M. g. major*) и водяной полёвки. Автором использованы как личные сборы (обыкновенный тритон, сибирский углозуб, полёвка-экономка), так и материалы, предоставленные В. М. Береговым (данные о размерах сердца трясогозук), Л. Н. Добринским (сведения об экземплярах двух видов крачек из разных частей ареала). Прекрасную серию (свыше 1000 экземпляров) черепов водяной полёвки предоставили нам В. В. Кучерук и Н. В. Тупикова. В процессе работы мы использовали также материал вивария Института экологии растений и животных УФАИ СССР.

Проводилось изучение хронографической (на водяной полёвке, полёвке-экономке и сибирском углозубе), биотопической (на углозубе и тритоне) и географической (на полёвке-экономке, узкочерепной полёвке, трясогозук, крачках и тритоне) изменчивости. При изучении географической изменчивости использовались особи, добытые в одно и то же время года, тем самым исключалось влияние сезонной изменчивости.

Материал, характеризующий птиц, был представлен везде взрослыми самцами, добытыми в первую половину лета. Материал, полученный из вивария, был представлен особями, забитыми во все сезоны года. При изучении хронографической изменчивости большая серия черепов водяной полёвки была разбита на две группы. В первую вошли черепа особей, отловленных после паводка в конце апреля-начале мая (пе-

резимовавшие), во вторую - черепа особей , добытых в тех же местах в сентябре-октябре. Были прослежены изменения , происходящие в популяции на протяжении трёх лет.

У земноводных был изучен аллометрический рост головы и конечностей по отношению к размерам тела и рост лицевой части по отношению к общим размерам головы. Измерения проводились на фиксированном материале. У представителей класса птиц изучался рост внутренних органов (сердце, печень, почка, летательная мускулатура, мозг) в связи с увеличением веса тела. У грызунов помимо веса внутренних органов определялись общие размеры и измерялись некоторые черепные признаки (кондиллобазальная длина, альвеолярная длина верхнего зубного ряда, ширина межглазничного промежутка , скуловая ширина и высота черепа). При изучении роста внутренних органов исключались самки , принимавшие в момент их добычи участие в размножении. Для каждого органа или части в каждой выборке были рассчитаны аллометрические уравнения. Способов расчёта существует несколько, в ряде случаев они дают идентичные или сходные результаты. Нами был использован способ детерминантов (матриц) в приложении к методу наименьших квадратов (Митропольский, 1961; Плохинский, 1961; Feldstein & Hersh , 1955). Каждое уравнение рассчитывалось по меньшей мере дважды. Допускалось расхождение в результатах на 1-2 единицы в пятом знаке после запятой. В работе приводится схема расчёта аллометрического уравнения. Помимо приведения оценок параметров уравнений, в подавляющем большинстве случаев были вычерчены графики в двойной логарифмической шкале. Для каждого параметра (коэффициента) уравнения были вычислены ошибки. При оценке достоверности различий мы пользовались величиной вероятности нуль-гипотезы (P) и рассматривали различия достоверными при $P < 0.05$.

ГЛАВА 3. (ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ИЗМЕНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО УРАВНЕНИЯ.)

При изучении морфологических различий между сравниваемыми формами в первую очередь необходимо определить относительную роль внешних и внутренних факторов в формировании их особенностей. Для этого необходимо определить размах модификационной изменчивости тех или иных черт. Рядом исследований показано, что изменение условий существования может привести к значительным изменениям относительных размеров ряда органов, но данные об изменчивости характера корреляционных связей между частями под действием внешних

факторов до сих пор крайне немногочисленны.

Для изучения этого вопроса мы имели возможность сравнить аллометрический рост ряда признаков - как черепных, так и морфо-физиологических - в природной популяции южного подвиды полёвки-экономки (*M. o. o. s. o. n. o. m. i. s*) и рост тех же органов и частей тела у животных содержащихся в неволе (лабораторная колония). Лабораторная колония была основана на особях, завезённых с берёгов оз. Сасыкуль (север Кустанайской области) в 1956 году. В качестве пробы из природной популяции были взяты особи, отловленные там же в 1963 году. Таким образом при сравнении мы имели дело с группами генетически весьма близкими, но проходившими своё развитие и рост в разных условиях. Сравнение полученных данных показало, что лабораторные животные отличаются от животных из природной популяции по относительным размерам внутренних органов. Этого следовало ожидать, так как снижение энергетических затрат на поиски корма, убежища и пр., естественно, привело к снижению у лабораторных животных таких органов как сердце и почка (прямые, описывающие рост этих частей отстоят довольно далеко друг от друга - рис. I). В свою очередь относительные размеры черепа и его частей изменились слабо, так как их величина по окончании роста не зависит в сильной мере от внешних факторов. Но особенно важно то, что аллометрический показатель " a " остался тем же. Изменение условий существования не повлияло на характер аллометрического роста внутренних органов, а лишь на их относительные размеры, что нашло своё отражение в изменении параметра " b ". Например, зависимость между весом сердца и весом тела у животных, добытых в природе, выражается уравнением $Y = 17.1 X^{0.685}$, у лабораторных - $Y = 12.4 X^{0.680}$. Скуловая ширина и длина черепа природных животных связываются уравнением $Y = 0.51 X^{1.014}$, лабораторных - $Y = 0.42 X^{1.061}$ при $P > 0.10$. Эти данные получены на основании сравнения 575 особей, забитых в виварии, и 166 особей, отловленных в природе. Прекрасно совпадают у сравниваемых групп аллометрические показатели зубного ряда и высоты черепа ($a = 0.429$ и 0.435 у диких животных и 0.416 и 0.446 у лабораторных). Различия в этих случаях весьма далеки от достоверности ($P = 0.4$ и 0.3 соответственно). Таким образом доказано, что при резком изменении условий существования меняется только размер органа, а не характер его аллометрического роста. Для того, чтобы изменился аллометрический показатель " a " мало одного только влияния внешних факторов, для этого необходима ещё генетическая перестройка исходного материала.

Аналогичные данные получены нами при сравнении представителей северного подвида полёвки-экономки (*M. o. shahlovi*), добытых из ряда популяций в районе г. Салехард в 1958-1962 г.г. и лабораторной колонии, основанной на особях, завезенных из той же ландшафтно-географической зоны. И в этом случае сравниваемые группы отличаются по относительным размерам внутренних органов и (в меньшей степени) частей черепа, но аллометрические показатели, характеризующие рост этих частей, одинаковы. Для диких полёвок "а" почки равна 0.747, для виварных - 0.785; "а" черепа равна соответственно 0.461 и 0.464, скуловой ширины - 1.063 и 1.072. Эти данные получены при сравнении 613 природных и 258 лабораторных животных. Очень важно и то, что мы изучали влияние резкой смены условий существования на характер аллометрического роста на протяжении 5-6 поколений, т.е. подопытные животные подвергались длительному действию изменённых условий существования.

Данные, приведенные в главе, а также некоторые литературные данные, позволяют полагать, что действие одних только внешних факторов не меняет аллометрического показателя "а", а меняет лишь параметр "б". Следовательно внутривидовые различия в пропорциях, связанные с различиями в "а", с достаточной степенью уверенности можно рассматривать как генетические. С этой точки зрения мы и будем анализировать различные аспекты внутривидовой изменчивости аллометрических показателей, рассмотренные в последующих главах.

ГЛАВА 4. ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ.

Термин "хронографическая изменчивость" введён сравнительно недавно (Шварц, 1963) для обозначения смены генотипического состава популяции во времени. Изучение генотипических сдвигов в популяциях как правило проводилось на видах, характеризующихся чётко выраженным полиморфизмом. Под полиморфизмом в настоящее время понимаются те случаи, когда две или несколько морфологически достаточно хорошо различимые генотипически разные формы достаточно долго (в течение большого числа поколений) одновременно сосуществуют в популяции, находясь в состоянии динамического "отборного" равновесия (Тимофеев-Ресовский, 1964). Исследования генотипической структуры популяций на видах без выраженного полиморфизма до сих пор являются наиболее трудными, поскольку далеко не всегда хронографические изменения можно считать свидетельством смены генетического состава популяции. В то же время изучение хронографической изменчивости

представляет большой интерес, так как сравнение её размаха с различиями между популяциями даёт представление о степени обратимости межпопуляционных отличий. Таким образом, необходимо найти способы обнаруживания смены генотипического состава популяции. Для этой цели можно использовать аллометрические уравнения. Во-первых, как показано в главе 3, действие внешних факторов не меняет аллометрического показателя. Во-вторых, недавние работы (Шварц и др., 1964; Schwarz et al., 1964) показали, что отдельные генерации грызунов характеризуются специфическими аллометрическими зависимостями, описывающими изменение веса внутренних органов при изменении веса тела. С этой целью нами предпринята попытка изучить хронографическую изменчивость аллометрических показателей.

Основным материалом нам послужила серия черепов водяной полёвки, собранных экспедицией В.В. Кучерука в 1952-1954 г.г. в Волго-Ахтубинской пойме в пределах Волгоградской области и любезно предоставленная в 1963 г. в наше распоряжение. Мы имели возможность сравнить животных одной популяции весной и осенью, добытых в течение трёх лет.

Анализ приведённых в работе данных показал, что животные, добытые в различные сезоны и годы, характеризуются определёнными морфологическими отличиями. Прежде всего они проявляются в том, что различные генерации отличаются по ряду средних абсолютных и относительных величин признаков. Животные, добытые осенью, естественно, мельче, относительные размеры ряда частей у них крупнее. В то же время генерации отличаются по значению аллометрического показателя почти во всех случаях (в 26 из 30). Более того, при неизменности на протяжении трёх сезонов относительных размеров черепа, α черепа значительно варьирует. В то время как весной 1952 г. индекс черепа был равен 21.1%, весной 1953 г. и 1954 г. - 20.9%, α черепа менялась соответственно - 0.480, 0.371 и 0.508. Аллометрический показатель оказывается величиной более чуткой, чем средние относительные величины. Следовательно, несмотря на неизменность средних величин, в популяции на протяжении ряда сезонов происходят определённые сдвиги. Естественно, необходимо ответить на вопрос: чем обусловлены изменения аллометрического экспонента - изменением скорости роста отдельных частей под непосредственным действием изменяющихся внешних условий (трудно предположить, чтобы на протяжении трёх лет конкретные условия существования были совершенно одинаковы) или же некоторой сменой генотипического состава популяции? Данные, приведенные в главе 3, склоняют нас к принятию второго предположения,

но, ввиду чрезвычайной важности этого вопроса, мы считаем необходимым прибегнуть к специальным доказательствам этого положения. Наши рассуждения мы строили следующим образом.

Если бы наблюдаемые нами изменения " α " определялись в основном внешними факторами, то различия наиболее резко обнаруживались бы между животными, добытыми весной и осенью одного года, так как от весны к осени происходит смена поколений животных, родившихся и выросших в разных условиях (в разные годы). Наоборот, от осени к весне таких изменений в популяции не происходит, поскольку зимой полёвки не размножаются. Весенняя популяция - это та же самая осенняя, но изменившая свой состав за счёт отмирания части особей, и различия в этом случае должны быть менее выражены. Однако в ряде случаев мы наблюдаем как раз обратную картину: изменения, происходящие в популяции от зимы к весне, значительнее изменений, возникших за счёт смены возрастного состава в течение лета. Такая картина несомненно свидетельствует о том, что в ряде случаев, в течение зимнего периода в популяции изучаемого вида происходит смена её генетического состава (рис.2). В этом плане чрезвычайно интересна недавняя работа Кребса (Krebs, 1964), показавшего, что для линейных регрессий "череп-тело" у леммингов характерна хронографическая изменчивость, которую автор априорно объяснил "циклическим полиморфизмом". Такое совпадение в результатах исследования ещё больше убеждает нас в нашей правоте, тем более что наши результаты были получены в начале 1964г., т.е. одновременно с результатами Кребса.

Сравнения двух проб из популяций полёвки-экономки, взятых в различные годы, также обнаружило хронографические изменения в характере аллометрического роста. В одной из популяций (среднее течение р.Хадыта-яха, л-ов Ямал, 67°04' с.ш.) аллометрический экспонент сердца в 1958г. был равен 0.706, в 1959г. - 0.823 при $P < 0.05$. Для почки он изменился от 0.670 до 0.987, для длины зубного ряда - с 0.605 до 0.704. В другой популяции " α " сердца в 1960 году равнялась 0.825, в 1961 - 0.790 (при $P > 0.10$); для почки 0.882 и 0.774 соответственно при $P = 0.05$. Таким образом и для этого вида оказалась характерна хронографическая изменчивость аллометрических показателей, причём характер её в разных популяциях оказался различным.

Разобранные примеры касаются видов с быстрым ростом, созреванием и частой сменой поколений. Можно предположить, что у видов с более медленным чередованием поколений такая изменчивость будет менее

выражена. Для выяснения этого нами изучен аллометрический рост головы и конечностей представителя земноводных - сибирского углозуба. Сравнение особей его, пойманных в пределах одной микропопуляции в разные годы показало, что и для форм с медленным созреванием и сменой поколений характерна хронографическая изменчивость аллометрических показателей.

Приведенные в настоящей главе данные позволяют прийти к следующим заключениям.

1. Характер аллометрического роста может варьировать хронографически. Диапазон хронографической изменчивости может превышать степень межвидовых отличий. Для сравнения мы использовали как свои, так и литературные данные.

2. Изучение хронографической изменчивости аллометрических показателей может иметь существенное значение для суждения о масштабах обратимых колебаний генетического состава популяции и, следовательно, определить их отборную ценность.

ГЛАВА 5. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ.

В главе приводятся общие сведения о географической изменчивости видов животных. Отмечается необходимость изучения динамики морфологических особенностей не только у разных видов, но и в пределах одного вида. Один из приёмов для изучения её - использование аллометрических уравнений. При изучении географической изменчивости характера аллометрического роста нами были проведены следующие сравнения: сравнение подвидов, сравнение отдельных популяций в пределах одного подвида и изучение межпопуляционной изменчивости близких видов.

Аллометрический рост органов различных подвидов изучался у *Microtus oeconomus oeconomus* и *M. o. shahlovi* и *M. gregalis gregalis* и *M. g. major*. Подвиды экономки отличаются по размерам и деталям окраски, а подвиды узкочерепной полёвки - по размерам и пропорциям черепа. Анализ природных популяций полёвок-экономок показывает, что заметных различий по относительным размерам внутренних органов, черепа и его частей подвиды отличаются слабо. Небольшие различия обнаруживаются в характере аллометрического роста черепа и надпочечника (у северного подвида для надпочечника $\alpha = 1.102$, у южного - 0.819 ; для черепа соответственно - 0.464 и 0.574). Для выяснения природы этих различий мы сравнивали представителей этих же подви-

дов из лабораторных колоний, прошедших своё развитие и рост в равных условиях. И в этом случае обнаруживаются известные различия между подвидами. Эти различия обусловлены различной генетической структурой сравниваемых форм, так как они затрагивают характер изменения пропорций при изменении размеров тела. Аллометрический экспонент сердца у южного подвида равен 0.680, у северного - 0.625; почки - 0.939 и 0.747, надпочечника - 0.434 и 0.562. Различия во всех случаях достоверны ($P < 0.001$ для роста сердца и почки и для надпочечника $P < 0.002$). Череп в целом растёт одинаково у обоих подвидов ($\alpha = 0.468$ у южного и 0.461 у северного при $P > 0.10$), но его отделы растут по-разному. Это относится к аллометрическому росту зубного ряда, ширины межглазничного промежутка и высоты черепа (во всех случаях $P < 0.001$). Исключение - рост скуловой ширины - $P > 0.10$. Таким образом, различия в пропорциях, даже незначительные, определены не только размерами, а и специфичностью сравниваемых форм. Что касается подвидов узкочерепной полёвки, то различия в пропорциях между ними настолько велики, что первоначально они считались разными видами (Виноградов и Аргиропуло, 1941). Сравнение этих подвидов мы провели опять-таки на основании исследования лабораторных колоний (144 особи северного подвида - *M.g. major* и 228 экземпляров южного - *M.g. gregalis*). Эти подвиды также различаются по характеру аллометрического роста сердца ($\alpha = 0.307$ у южного подвида и 0.756 у северного при $P < 0.05$). Что касается краниологических особенностей, то аллометрический рост высоты черепа и скуловой ширины одинаков (у южных узкочерепных полёвок " α " соответственно равна 0.436 и 1.200, у северных - 0.476 и 1.216 при $P > 0.10$). Различия в аллометрическом росте черепа невелики, но достоверны ($\alpha = 0.394$ у южных и 0.431 у северных при $P < 0.05$). Наиболее значительно выражены различия в росте зубного ряда и межглазничного промежутка ($P < 0.001$). Южный подвид (более мелкий) характеризуется тем, что у него не только индекс, но и абсолютная величина ширины межглазничного промежутка уменьшается с увеличением размеров черепа ($\alpha = -0.519$), в то время как у северного подвида (более крупного) величина этой части при изменении размеров черепа заметно не меняется ($\alpha = -0.041$). Во всяком случае, если у северного подвида и наблюдается уменьшение ширины межглазничного промежутка, то оно значительно менее выражено, чем у южного подвида. В абсолютном выражении величина межглазничного промежутка у северного подвида много больше. Каким же образом при

дифференциации вида *Microtus gregalis* на подвиды изменилась аллометрическая зависимость? Обычно полагается, что для изменения характера аллометрического роста необходимо дополнительное мутирование, меняющее или скорость роста тела в целом или скорость роста какой-либо части. С другой стороны, в пределах популяции всегда существует ряд вариаций (как генетических, так и модификационных). Если отбор будет направлен на сохранение особей с определённой скоростью роста каких-либо частей, то со временем аллометрические зависимости могут измениться. Анализ изменчивости номинального подвида показал, что особи его, обладающие наибольшим значением межглазничного промежутка (2,5-2,6 мм) составляют в лабораторной колонии 10,5% и характеризуются почти тем же аллометрическим показателем этой части, что и особи северного подвида ($a = -0.080$). Следовательно, в процессе выделения северного подвида для слома аллометрической зависимости достаточно было имеющегося в пределах номинального подвида многообразия. Столь резкие различия между подвидами в характере аллометрического роста этой части обусловлены тем, что если бы с продвижением на север отбор менял только размеры тела и черепа, а не характер роста его частей, то у северного подвида величина межглазничного промежутка (с учётом ошибок) оказалась бы весьма мала (1,5 мм) и череп был бы подвержен механическим повреждениям (рис.3). Отбор по одному признаку (размер черепа) оказался бы губителен. Эти данные показывают, что изменения аллометрических зависимостей могут происходить и в процессе внутривидовой дифференциации.

Изменение характера аллометрического роста в пределах одного подвида были изучены путём сравнения нескольких популяций полёвки-экономки из одной ландшафтно-географической зоны и трёх популяций обыкновенного тритона. Анализ аллометрического роста частей тела экономок из двух островных (нижнее течение р.Обь) и трёх материковых популяций обнаружил весьма незначительные различия между островными популяциями, так как изоляция между ними возникла сравнительно недавно. Сравнение материковых популяций обнаружило более существенные различия между ними, особенно при сравнении право- и левобережных популяций (более давняя изоляция). Различия в большей степени затрагивают аллометрический рост сердца, почки и надпочечника и в меньшей - черепа и его частей.

При изучении аллометрического роста частей тела обыкновенного тритона было установлено, что различия между популяциями опреде-

ляются не степенью изоляции, а конкретными условиями существования.

Анализ межпопуляционных различий близких видов дал возможность установить (на примере двух видов крачек), что реакция близких видов птиц на одинаковые условия существования различна (у полярных крачек из района г.Салехарда " α " сердца равна 1.104, у обыкновенных крачек из тех же мест - соответственно 0.395, для печени - 0.876 и 1.471 соответственно). Межпопуляционные различия в величине " α " изученных органов полярных крачек могут перекрывать межвидовые (у полярных крачек " α " летательной мускулатуры колеблется от 0.457 до 1.028; у обыкновенной - от 0.621 до 0.894). Изучение географической изменчивости аллометрического роста сердца у двух видов трясогузок показало, что если по относительным размерам сердца закономерных географических изменений не наблюдается, то изменчивость аллометрического роста носит клинальный характер, причём направление клинов у обоих видов различно.

Все приведённые в главе материалы позволяют сформулировать следующие выводы:

1. Аллометрические показатели, характеризующие изменение пропорций при изменении размеров тела, наравне с любыми другими показателями и признаками подвержены географической изменчивости, даже в тех случаях, когда средние относительные величины не меняются.

2. Отдельные популяции или подвиды могут отличаться только по " β " или по " β " и " α " одновременно.

3. Различия между популяциями и подвидами могут перекрывать различия между видами.

4. Аллометрические показатели отражают специфику географически локальных групп в тех случаях, когда другими способами её установить не удаётся.

5. Специфика аллометрических показателей обусловлена или действием изоляции, или реакцией на различные условия существования, или же суммарным действием этих факторов.

6. Различия в характере аллометрического роста между отдельными популяциями и подвидами с достаточной степенью уверенности можно рассматривать как наследственные.

7. Изучение аллометрических зависимостей позволяет глубже проникнуть в процесс морфологической дифференциации, понять механизм действия отбора в природных популяциях.

8. Географическая изменчивость аллометрических показателей харак-

терна для всех изученных групп - амфибий, птиц и млекопитающих, и нет оснований ограничивать её рамками указанных классов.

ГЛАВА 6. НАСЛЕДОВАНИЕ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ ЗАВИСИМОСТЕЙ.

Изучение гибридов позволяет полнее изучить наследственную природу различий между родительскими формами а также определить характер наследования тех или иных черт. С этой целью нами изучены аллометрические показатели у гибридов первого поколения двух подвидов узкочерепной полёвки и полёвки-экономки. Как показано более ранними исследованиями (Еварц, Копеин, Покровский, 1960), гибриды *M.g.major* и *M.g.gregalis* по относительным размерам черепа и его частей занимает промежуточное положение между родительскими формами. Что касается других особенностей, то эти гибриды по сравнению с родителями несколько медленнее растут. Поэтому закономерно ожидать, что изменение скорости роста может привести к изменению аллометрических зависимостей. Анализ полученных нами данных показал, что в тех случаях, когда подвиды не отличаются по "а", гибриды не отличаются от родителей (рост высоты черепа и скуловой ширины). По характеру аллометрического роста межглазничного промежутка гибриды занимают промежуточное положение. По росту других частей и органов гибриды сходны с одной из родительских форм ("а" сердца у южной формы равна 0,307, у северной - 0,756, у гибридов - 0,675; для зубного ряда "а" соответственно равна 0,522, 0,698 и 0,520). Но особый интерес представляют те случаи, когда гибриды характеризуются возникновением у них иных, отличных от родительских, аллометрических зависимостей ("а" почки у южного подвида равна 0,511, у северного - 0,536, у гибридов - 0,779; для черепа в целом "а" соответственно равна 0,394, 0,431 и 0,501 при $P < 0.05$).

Изучение гибридов подвидов полёвки-экономки показало, что по характеру аллометрического роста зубного ряда, межглазничного промежутка и сердца они более близки к южному подвиду, а в других случаях отмечено преобладание в первом поколении черт северного подвида (рост почки и высоты черепа). Относительно аллометрического роста других частей можно сказать, что он или тот же что и у родителей (скуловая ширина) или же гибриды отличаются от обеих родительских форм (рост надпочечника и черепа). Промежуточного наследования "а" не обнаружено в этом случае. Различное наследование аллометрического роста у гибридов различных подвидов связано, на наш взгляд, с неравноценностью подвидов экономки и узкочерепной полёвки.

ГЛАВА 7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Данные, приведенные в диссертации, позволяют сформулировать следующие выводы.

1. Характер аллометрического роста подвержен всем до настоящего времени установленным типам изменчивости.

2. Аллометрический показатель " α " реагирует на незначительные колебания генетического состава популяции и, следовательно, используя аллометрические уравнения, можно улавливать незначительные морфофизиологические различия между близкими популяциями в тех случаях, когда другие методы бессильны.

3. Непосредственное действие внешних факторов, даже резкая смена условий существования, не оказывает заметного влияния на характер аллометрического роста. Следовательно, отличия между группами по " α " свидетельствуют о наследственных различиях сравниваемых форм.

4. В популяциях, не характеризующихся внешне выраженным полиморфизмом, как показано использованием аллометрических уравнений, происходит непрерывная смена генотипического состава. Полученные данные позволяют думать, что колебания генетического состава популяции - явление не менее обычное, чем изменение численности.

5. Анализ географической изменчивости аллометрического роста показал, что различия между популяциями и подвидами по этому показателю по своим масштабам могут превышать различия между видами. Это говорит о том, что в процессе внутривидовой дифференциации естественный отбор меняет характер аллометрического роста. Сохранение в эволюции аллометрических зависимостей у близких видов возможно только вопреки давлению отбора или в отсутствие его.

6. Географическая изменчивость характера аллометрического роста у близких видов различна. В этих различиях отражается специфическая реакция вида на изменение условий существования.

7. Изучение аллометрического роста ряда признаков у внутривидовых гибридов подтвердило наследственную природу различий между подвидами. Получены первые данные о характере наследования аллометрического роста (доминирование, неполное доминирование, промежуточное наследование). Особый интерес представляют случаи возникновения у гибридов иных, отличных от родительских форм, аллометрических зависимостей.

8. Дан анализ возможностей применения метода аллометрии для изучения внутривидовой изменчивости и использования его в таксономических исследованиях.

Основные положения диссертации изложены в следующих работах:

- I. ИЩЕНКО В.Г. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба. "Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция", тез. докл. Свердловск, 1964. Сборник статей, Свердловск, 1966.
2. ШВАРЦ С.С., ИЩЕНКО В.Г., ОВЧИННИКОВА Н.А., ОЛЕНЕВ В.Г., ПОКРОВСКИЙ А.В., ПЯСТОЛОВА О.А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов. Журн. общ. биол., т. 25, в. 6, 1964.
3. ИЩЕНКО В.Г., ДОБРИНСКИЙ Л.Н. Относительный рост органов двух видов крачек. "Новости орнитологии", Алма-Ата, 1965.
4. ИЩЕНКО В.Г. О роли изоляции и конкретных условий существования в формировании особенностей популяций обыкновенного тритона. Матер. 4 зоогеогр. конфер., тез. докл., Одесса, 1966.
5. ИЩЕНКО В.Г. Опыт использования аллометрических уравнений для изучения морфологической дифференциации (на примере узкочерепной полёвки. Тр. Ин-та экол. раст. и жив., вып. 51. 1966
6. SCHWARZ S.S., POKROVSKY A.V., ISTCHENKO V.G., OLENJEV V.G., OVT-SCHINNIKOVA N.A., PJASTOLOVA O.A. Biological peculiarities of seasonal generations of Rodents, with special reference to the problem of senescence in Mammals. Acta ther., v. 8, 2, 1964.
7. ИЩЕНКО В.Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полёвки. В сб. "Экологические основы адаптации животных" (в печати).
8. О морфологической определённости популяций вида в пределах одной ландшафтно-географической зоны (на примере полёвки-экономки), / в печати /.
9. ДОБРИНСКАЯ Л.А., ИЩЕНКО В.Г., АМСТИСЛАВСКИЙ А.З., ПАРАКЕЦОВ И.А., ЯКОВЛЕВА А.С. Видовая специфика и видовая изменчивость в классе рыб (в печати).
10. ИЩЕНКО В.Г. Опыт использования аллометрических уравнений для изучения внутривидовой изменчивости (в печати).
11. ИЩЕНКО В.Г. Изменчивость аллометрических показателей в популяциях наземных позвоночных (в печати).

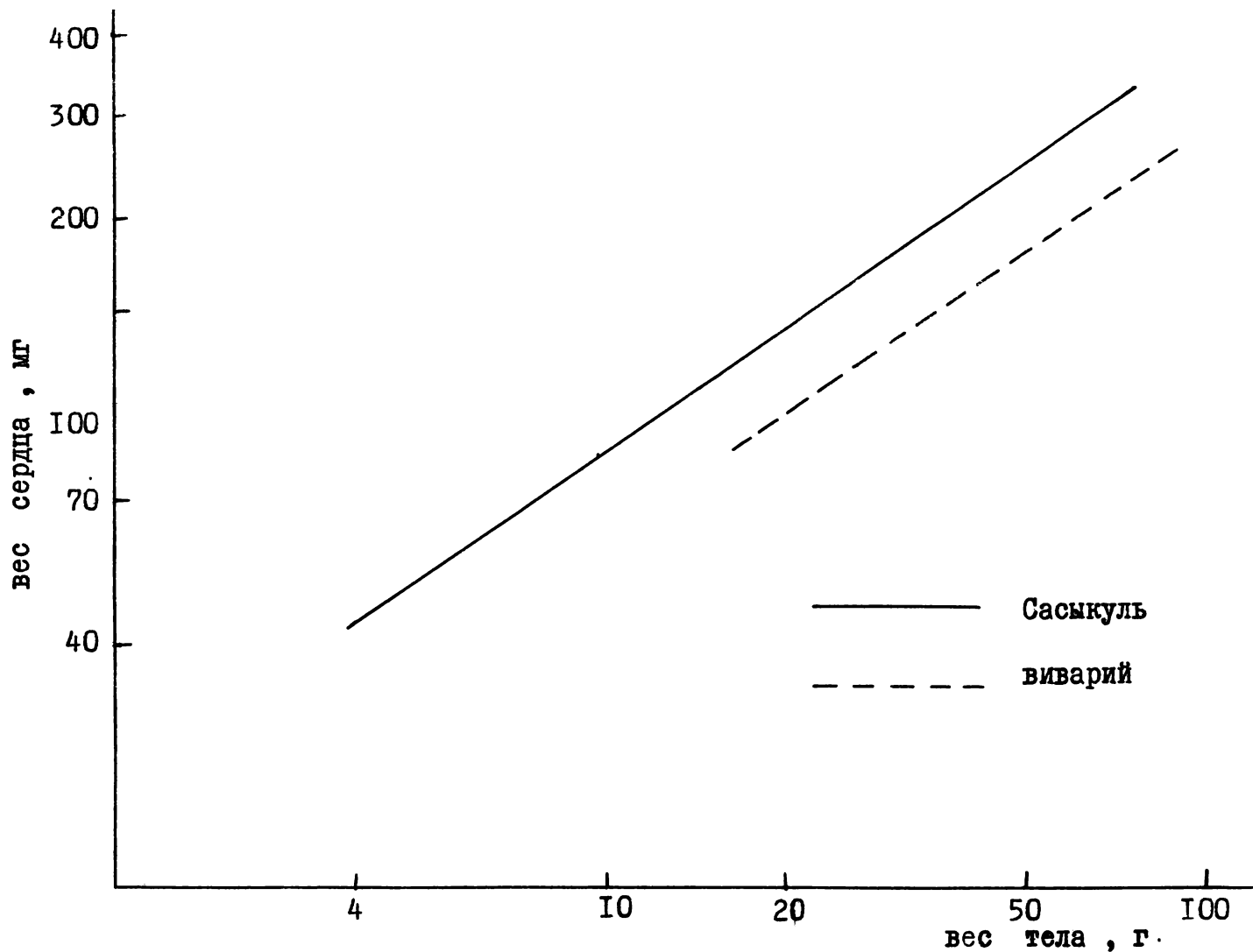


Рис. I. Влияние внешних факторов на характер аллометрического роста сердца полёвки-экономки .

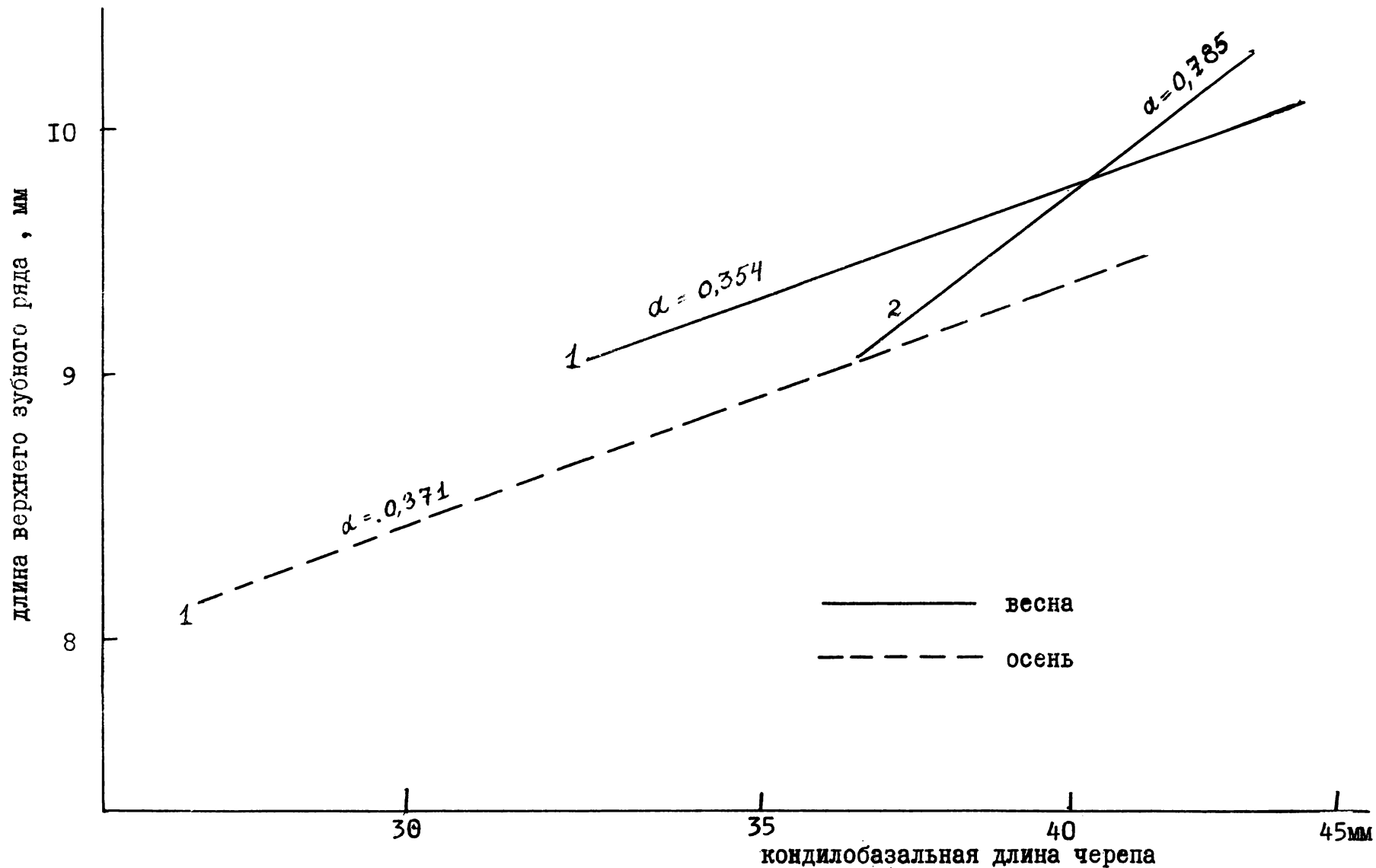


Рис.2. Хронографическая изменчивость аллометрических показателей в популяции водяной полёвки . 1 - 1952 г. , 2 - 1953 г.

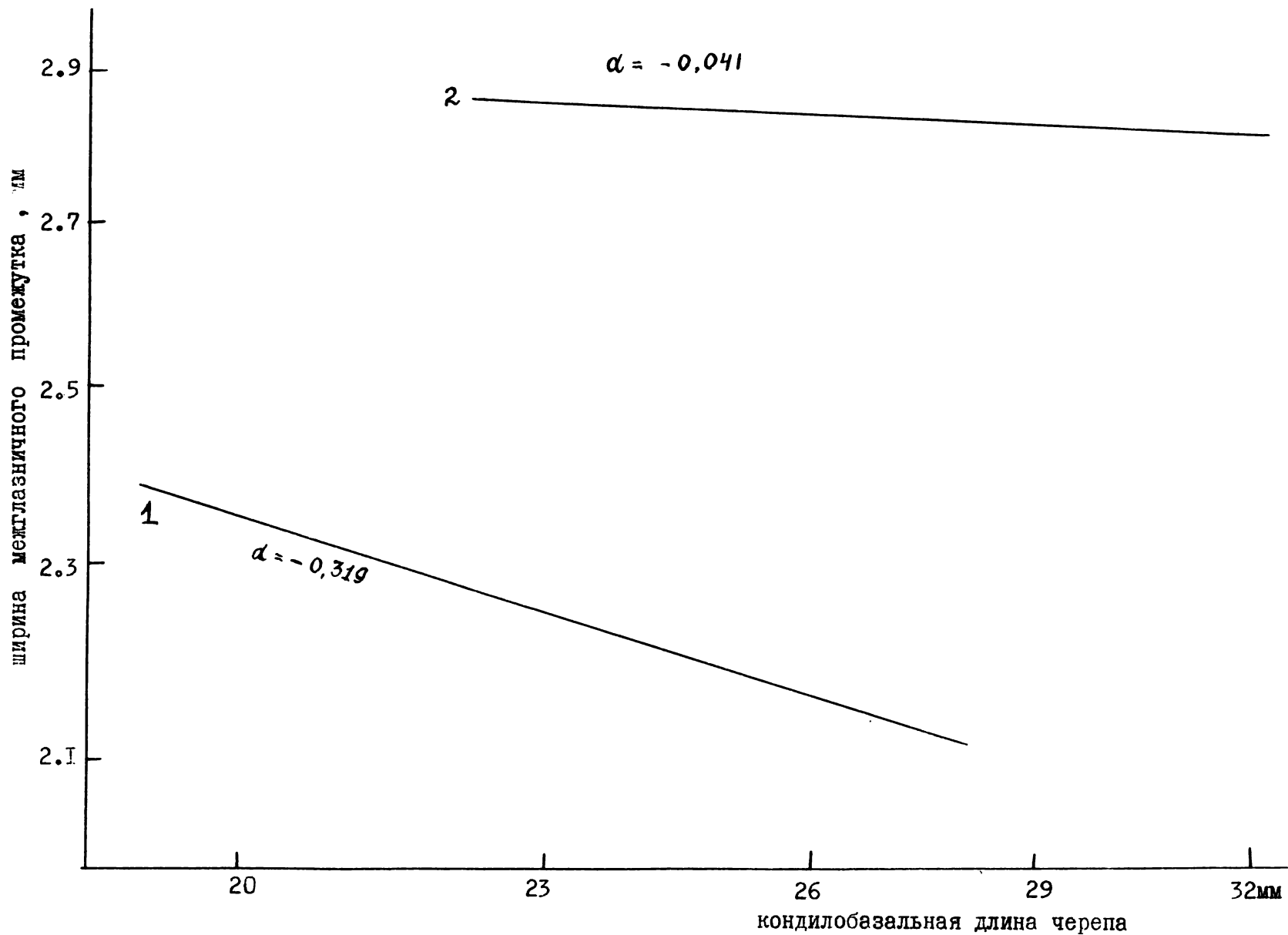


Рис. 3. Аллометрический рост межглазничного промежутка узкочерепных полёвок.
 1 - южный подвид 2 - северный подвид