

**ВОПРОСЫ
ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

ВОПРОСЫ
ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР*

Отв. редактор доктор биологических наук, профессор **С. С. Шварц**

ОТ РЕДАКТОРА

Настоящий сборник представляет собой первый итог работы лаборатории зоологии Института биологии Уральского филиала АН СССР по изучению различных аспектов внутривидовой изменчивости млекопитающих. Общие теоретические основы этой работы могут быть сведены к следующему.

Внутривидовая изменчивость живых организмов является предпосылкой естественного отбора и в силу этого играет ведущую роль в эволюционном процессе. Ее всестороннее изучение представляет поэтому большой общебиологический интерес.

Со времен Дарвина и до наших дней детальному изучению подвергалась преимущественно лишь одна из форм внутривидовой изменчивости — географическая. Однако ее изучение не может проводиться в отрыве от других форм внутривидовой изменчивости и ограничиваться относительно небольшим кругом так называемых таксономических признаков.

Поэтому в настоящее время лаборатория много внимания уделяет изучению внутривидовой (индивидуальной) изменчивости как морфологических, так и наиболее общих физиологических признаков (скорость роста и полового созревания, реакция на изменение внешних условий) различных животных. Эти исследования представлены в сборнике статьями В. Н. Павлинина, А. В. Покровского, Л. Г. Кротовой. Их результаты используются при оценке масштаба биологических различий между географическими формами.

Частный, но очень важный вопрос этого же цикла исследований: изучение зависимости отдельных признаков животных от их общих морфологических и физиологических особенностей. Делается попытка использовать полученные данные для анализа некоторых спорных или недостаточно изученных вопросов внутривидовой систематики (соотношение клинальной изменчивости и дифференциации подвидов, гибридная зона и т. п.). Это направление представлено в сборнике статьями В. С. Смирнова и С. С. Шварца.

Анализ закономерностей собственно географической изменчивости проводится с учетом других форм внутривидовой изменчивости. При этом важное значение придается некоторым методическим принципам. Правильное представление о характере географической изменчивости вида может быть получено только на основании изучения вполне однородного (собранного в одно время года и представленного животными одного возраста и размера) материала из большой серии географических точек, расстояние между которыми определяется эмпирически, в соответствии с биологическими особенностями изучаемого объекта. Суждение о географической изменчивости на основе материала из географически удаленных районов маскирует действительную ее природу, приводит к описанию клинов — артефактов или к необоснованному описанию подвидов. Это положение с различных точек зрения обосновано

вается почти во всех работах сборника; его анализу специально посвящена работа В. Н. Большакова и С. С. Шварца по изучению изменчивости полевок рода *Clethrionomys*. В настоящее время аналогичные исследования проводятся в лаборатории на других видах млекопитающих и некоторых птицах.

Отдельным разделом сборника является серия статей, посвященных сравнительному изучению близких форм Азии и Северной Америки. На этой основе делается попытка проанализировать относительное значение изоляции и условий среды в процессе формообразования.

С. С. ШВАРЦ

**ИЗУЧЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИИ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ГРЫЗУНОВ
СО СКОРОСТЬЮ ИХ РОСТА
В СВЯЗИ С НЕКОТОРЫМИ ВОПРОСАМИ
ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ**

ВВЕДЕНИЕ

Общие размеры тела животного в значительной степени определяют другие его морфологические особенности, имеющие большое значение для систематики и диагностики. В основе этого лежат законы аллометрического или диспропорционального роста (Huxley, 1927, 1929 и др.): увеличение тела животного в силу различных констант роста отдельных его частей приводит к изменению его пропорций. Это положение хорошо известно и учитывается в практической работе систематика. Многие, в том числе и довольно резкие, морфологические отличия между близкими формами определяются различиями в их размерах. Теоретическое и практическое значение этого явления неоднократно подчеркивалось в литературе и в комментариях не нуждается.

Несомненно, однако, что, помимо общих размеров, пропорции тела животных в значительной степени определяются специфическим влиянием на рост отдельных его частей определенных внешних факторов. В этой связи достаточно вспомнить о влиянии света на нарастание массы гонад, о зависимости между характером питания и ростом различных органов пищеварительной системы, о влиянии двигательной активности на рост органов кровообращения и локомоции.

Подобные частные влияния на характер роста отдельных частей тела животных имеют, конечно, большое значение, но еще большего внимания заслуживает изучение общих закономерностей, управляющих формированием фенотипа животных.

На существование таких закономерностей указывают многие исследования и, в частности, отмеченный нами (Шварц, Копеин, Покровский, 1960) факт сезонных различий в морфологии грызунов. Было показано, что животные одинаковых размеров (и в ряде случаев, сопоставимого возраста), но принадлежащие к различным генерациям (родившихся и выросших в разное время года), отличались по комплексу существенных признаков (размеры черепа и его пропорции, длина хвоста, длина ступни, вес внутренних органов, относительная длина кишечника). Мы высказали предположение, что констатируемые особенности определяются одной общей причиной — различиями в скорости роста животных различных генераций.

Как известно, скорость роста органа определяется его собственным возрастом и степенью дифференцировки. С возрастом животных различия в собственном возрасте органов сглаживаются и соотносительная скорость роста частей тела животного изменяется (Шмальгаузен, 1935, 1935а). Законно полагать, что все условия, интенсифицирующие рост, будут оказывать на различные органы, в соответствии со степенью их дифференцировки, различное влияние¹. Изменение пропорций тела животных становится в связи с этим неизбежным.

С другой стороны, наше объяснение различий между животными разных генераций находит себе прямую поддержку в некоторых новейших экспериментальных исследованиях (Widdowson a. Mc Cance, 1961, Dickerson a. Widdowson, 1961), показавших, что особенности конституции животных находятся в отчетливой связи со скоростью их роста.

Все это делает весьма вероятным, что в разных географических условиях многие морфологические особенности близких форм определяются различиями в скорости их роста, а не являются проявлением специфических различий, подобно тому, как очень многие особенности разных географических рас определяются различиями в их размерах. В связи с этим мы поставили перед собой задачу: выяснить насколько существенные (с точки зрения систематики) различия связаны с изменением скорости роста животных и в какой степени они должны учитываться при анализе внутривидовой и, в частности, географической изменчивости млекопитающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

К решению поставленной задачи мы подошли двумя путями. Сопоставлялись размеры тела и черепа животных, родившихся и выросших в неволе, т. е. тех, скорость роста которых может быть точно определена. Для сравнения должны были быть использованы животные с совершенно одинаковыми размерами тела, рост которых идет с разной скоростью. Так как период роста грызунов по сравнению с общей продолжительностью их жизни очень велик, то подбор соответствующих групп животных сопряжен с большими трудностями. Эти трудности увеличиваются и в силу того, что быстро растущие животные обычно оказываются и более крупными, а пользоваться для сравнения животными, находящимися еще в периоде юношеского роста, по вполне понятным причинам нельзя. Поэтому даже в условиях большого вивариума подбор массового материала, пригодного для сравнения в интересующем нас плане, затруднен.

В нашей работе использован следующий материал, характеризующий особенности конституции животных в зависимости от скорости их роста: степные пеструшки (*Lagurus lagurus*) — 275, полевки Миддендорфа (*Microtus middendorfi*) — 49, северный подвид узкочерепной полевки (*M. gregalis major*) — 70, южный подвид узкочерепной полевки (*M. g. gregalis*) — 70, помеси этих двух подвидов узкочерепной полевки — 95. Принцип подбора животных для сравнения ясен из приведенного ниже описания отдельных экспериментов. Суждение о достоверности выводов основывалось на биометрической обработке полученных данных.

В этом разделе исследования использован материал, полученный в виварии нашей лаборатории под руководством А. В. Покровского, советами которого мы пользовались и при анализе данных.

¹ «Мало дифференцированная, молодая протоплазма богаче нуклеопротейдами и способна к высоким уровням синтеза роста» (Никитин, 1961).

Другой путь решения задачи заключался в изучении пропорций тела и черепа таких видов животных из природных популяций, сравнительный возраст которых может быть точно определен. В качестве объекта исследования была избрана ондатра.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИИ

Изучение зависимости пропорций черепа грызунов от скорости их роста в экспериментальных условиях

В табл. 1 представлен материал, характеризующий краниологические особенности двух размерных групп: крупных (длина тела 92—105 мм) и мелких (длина тела 80—85 мм). Каждая из этих групп, в свою очередь, подразделена на медленно и быстро растущих животных. Из таблицы видно, что при совершенно одинаковых размерах тела пропорции тела и черепа медленно и быстро растущих животных оказываются существенно различными.

У медленно растущих животных кондилобазальная длина черепа, скуловая ширина, длина зубного ряда и лицевой части больше, а высота черепа и ширина межглазничного промежутка меньше, чем у растущих быстро. Относительно замедленный рост черепа быстро растущих животных сопровождается и известными изменениями его пропорций. Череп их не только абсолютно, но и относительно более высокий и широкий, с менее развитой лицевой частью.

Попытаемся оценить масштабы различий между животными медленно и быстро растущими. Для этого сопоставим особенности этих двух групп с особенностями животных различных размеров, определяемыми, как известно, законами аллометрического роста.

В табл. 2 представлены наши данные, показывающие изменения пропорций тела и черепа пеструшек соответственно изменениям их размеров.

Сопоставление табл. 1 и 2 показывает, что по размерам черепа быстро растущие животные первой группы (длина тела 80—85 мм) отличаются от медленно растущих больше, чем «средние» пеструшки длиной тела 86—90 мм от пеструшек 75—80 мм. Для скуловой ширины и высоты черепа отличия между сравниваемыми группами соответствуют отличиям животных длиной тела 76—80 и 91—95 мм (1). Аналогичная закономерность отчетливо проявляется и при рассмотрении второй размерной группы (длина тела 92—105 мм).

Эти данные показывают, что различия в скорости роста могут полностью замаскировать проявление законов аллометрии. Как известно, уменьшение относительных размеров черепа с увеличением размеров тела — одно из наиболее известных проявлений законов диспропорционального роста у позвоночных. Однако у крупных, но медленно растущих животных индекс черепа может быть больше, чем у более мелких, но быстрее растущих.

Чтобы закончить пример с пеструшками, необходимо затронуть еще один вопрос. Как мы уже указывали, быстро растущие животные оказываются, как правило, и более крупными. Поэтому группа медленно растущих представлена в нашем материале, в среднем, животными более старшими, чем группа быстро растущих. В связи с этим можно было бы полагать, что отмечаемые нами различия — возрастные. Однако, если часть признаков быстро растущих действительно характерна для молодых животных (большая высота черепа и меньшее развитие лицевой части), то другие (меньшая относительная длина черепа) свойственны, наоборот, более старым животным.

Краниологические особенности степных пеструшек в зависимости от скорости их роста (Лабораторная колония)

Показатели	Длина тела, мм	Кондлобазальная длина черепа, мм	Скуловая ширина, мм	Ширина межглазничного промежутка, мм	Длина зубного ряда, мм	Длина лицевой части черепа, мм	Высота черепа, мм
<i>Первая размерная группа (длина тела 80—85 мм)</i>							
Группа животных, растущих медленно	84,0 ± 0,523	21,9 ± 0,266	13,9 ± 0,160	2,57 ± 0,049	5,37 ± 0,086	7,98 ± 0,139	7,1 ± 0,105
Группа животных, растущих быстро	82,8 ± 0,688	20,5 ± 0,192	12,5 ± 0,108	2,67 ± 0,037	5,06 ± 0,049	7,15 ± 0,102	7,4 ± 0,219
Достоверность различий между группами	1,4	4,0	4,8	1,9	3,1	4,8	1,1
Отношение индексов отдельных показателей животных сравниваемых групп		$\frac{0,256}{0,247}$	$\frac{0,612}{0,610}$	$\frac{0,117}{0,130}$	$\frac{0,245}{0,247}$	$\frac{0,364}{0,348}$	$\frac{0,322}{0,360}$
<i>Вторая размерная группа (длина тела 92—105 мм)</i>							
Группа животных, растущих медленно	95,0 ± 0,617	22,5 ± 0,244	13,7 ± 0,152	2,60 ± 0,052	5,50 ± 0,048	8,20 ± 0,098	7,3 ± 0,071
Группа животных, растущих быстро	96,2 ± 1,17	22,0 ± 0,141	13,4 ± 0,124	2,80 ± 0,046	5,30 ± 0,049	7,83 ± 0,078	7,6 ± 0,066
Достоверность различий между группами	0,91	1,7	1,4	3,1	3,1	3,27	3,1
Отношение индексов		$\frac{0,237}{0,229}$	$\frac{0,610}{0,608}$	$\frac{0,115}{0,127}$	$\frac{0,246}{0,245}$	$\frac{0,365}{0,351}$	$\frac{0,324}{0,345}$

Т а б л и ц а 2
Краниологические особенности степных пеструшек (*Lagurus lagurus*) в зависимости от размеров тела (Лабораторная колония)

Размерная группа (длина тела, мм)	Длина черепа, мм	Скуловая ширина, мм	Межглазничный промежуток, мм	Длина зубного ряда мм	Длина лицевой части, мм	Высота черепа, мм
71—75	$\frac{19,7 \pm 0,213}{0,268}$ (21)	$\frac{12,1 \pm 0,128}{0,614}$ (21)	$\frac{2,6 \pm 0,059}{0,132}$ (21)	$\frac{4,9 \pm 0,047}{0,249}$ (21)	$\frac{6,8 \pm 0,111}{0,345}$ (21)	$\frac{7,0 \pm 0,066}{0,355}$ (21)
76—80	$\frac{20,7 \pm 0,185}{0,264}$ (29)	$\frac{12,6 \pm 0,092}{0,608}$ (29)	$\frac{2,6 \pm 0,033}{0,125}$ (29)	$\frac{5,0 \pm 0,054}{0,241}$ (29)	$\frac{7,4 \pm 0,087}{0,357}$ (29)	$\frac{7,1 \pm 0,070}{0,343}$ (29)
81—85	$\frac{21,4 \pm 0,215}{0,256}$ (29)	$\frac{13,0 \pm 0,133}{0,607}$ (29)	$\frac{2,6 \pm 0,031}{0,121}$ (29)	$\frac{5,2 \pm 0,058}{0,242}$ (29)	$\frac{7,7 \pm 0,111}{0,360}$ (29)	$\frac{7,2 \pm 0,055}{0,336}$ (29)
86—90	$\frac{21,5 \pm 0,134}{0,243}$ (43)	$\frac{13,2 \pm 0,110}{0,613}$ (41)	$\frac{2,6 \pm 0,026}{0,120}$ (43)	$\frac{5,3 \pm 0,039}{0,246}$ (43)	$\frac{7,7 \pm 0,071}{0,357}$ (43)	$\frac{7,2 \pm 0,055}{0,355}$ (41)
91—95	$\frac{22,2 \pm 0,148}{0,237}$ (42)	$\frac{13,5 \pm 0,107}{0,607}$ (39)	$\frac{2,7 \pm 0,032}{0,121}$ (41)	$\frac{5,4 \pm 0,043}{0,243}$ (42)	$\frac{8,0 \pm 0,063}{0,360}$ (42)	$\frac{7,4 \pm 0,041}{0,333}$ (37)
96—100	$\frac{22,5 \pm 0,153}{0,228}$ (26)	$\frac{13,8 \pm 0,133}{0,613}$ (25)	$\frac{2,7 \pm 0,046}{0,120}$ (26)	$\frac{5,4 \pm 0,051}{0,240}$ (26)	$\frac{8,1 \pm 0,097}{0,360}$ (26)	$\frac{7,5 \pm 0,082}{0,333}$ (24)
101—105	$\frac{22,9 \pm 0,135}{0,221}$ (17)	$\frac{14,1 \pm 0,152}{0,616}$ (17)	$\frac{2,7 \pm 0,057}{0,117}$ (17)	$\frac{5,5 \pm 0,065}{0,240}$ (17)	$\frac{8,3 \pm 0,096}{0,362}$ (17)	$\frac{7,5 \pm 0,062}{0,327}$ (17)
106—114	$\frac{24,0 \pm 0,290}{0,221}$ (9)	$\frac{14,8 \pm 0,183}{0,617}$ (9)	$\frac{2,7 \pm 0,048}{0,112}$ (9)	$\frac{5,8 \pm 0,090}{0,241}$ (9)	$\frac{9,0 \pm 0,097}{0,375}$ (9)	$\frac{7,7 \pm 0,108}{0,320}$ (8)

Примечание. В числителе—абсолютное значение признака в мм, в знаменателе—индекс; в скобках — число обследованных особей.

То, что отдельные признаки животных рассматриваемых нами групп в известной степени определяются их возрастом — несомненно, но данные говорят и о самостоятельном влиянии скорости роста. Этот вывод подтверждается следующими наблюдениями.

Даже из очень большого материала (в нашем виварии ежегодно проходит через различные эксперименты несколько тысяч особей разных видов грызунов) трудно подобрать группу животных, которая при строго одинаковых размерах тела и одинаковом возрасте обладала бы разной скоростью роста.

После тщательного отбора нам удалось подобрать 26 таких особей. В группе с длиной тела 86—95 мм у медленно растущих особей в возрасте 100—123 дней индекс высоты черепа оказался в среднем $0,322 \pm 0,003$, у быстро растущих — $0,336 \pm 0,003$ (достоверность различий — 3,55). В группе с длиной тела 91—100 мм и в возрасте 96—123 дня соответственные величины равны: $0,318 \pm 0,004$ и $0,322 \pm 0,003$ (достоверность различий — 2,86).

Эти данные показывают, что даже наиболее выраженный возрастной признак (высота черепа) изменяется в зависимости от скорости роста и независимо от возраста.

О самостоятельном значении скорости роста в формировании пропорций черепа свидетельствуют и данные табл. 1 и 2. Различия между быстро и медленно растущими животными первой размерной группы в индексе высоты черепа (0,322 и 0,360), несмотря на одинаковые размеры и сопоставимый возраст, больше, чем между находящимися еще в периоде юношеского роста *juvenis* (длина тела 65—70 мм) и самыми крупными и старыми особями с длиной тела, превышающей 100 мм.

Анализ материала привел к заключению, что скорость роста в первый период жизни накладывает неизгладимый отпечаток на конституцию взрослых и старых животных. Изучение этой закономерности могло быть проведено путем изучения частной корреляции между размерами животных в возрасте 1 месяца и развитием его черепа.

Метод частного коррелирования позволяет устранить влияние какого-либо фактора на связь других двух по формуле

$$r_{123} = \frac{r_{12} - r_{13} r_{23}}{\sqrt{(1 - r_{13}^2)(1 - r_{23}^2)}}$$

где 1, 2, 3 — соответственные переменные.

Если взять 3 переменные величины (в нашем случае — скорость роста животного, его размеры и размеры черепа) и определить корреляции между каждой парой переменных, то появляется возможность исключить одну из них (в данном случае — размеры животного, так как их связь с размерами черепа твердо установлена) и тем самым определить корреляцию двух других переменных, которая соответствует совокупности, отобранной так, что эта третья переменная оставалась бы константной.

Применив метод частного коррелирования мы определили связь между скоростью роста в первый период жизни (выраженный в весе тела в возрасте 1 месяца) и относительной длиной черепа (индекс черепа). Были получены следующие коэффициенты корреляции (r — коэффициент корреляции, p — уровень существенности корреляции).

Степная пеструшка	$r = -0,97 \pm 0,06; p > 0,01$
Узкочерепная полевка (северный подвид)	$r = -0,370 \pm 0,157; p > 0,05$
Узкочерепная полевка (южный подвид)	$r = -0,08$ (нет корреляции)
Полевка Миддендорфа	$r = -0,67 \pm 0,09; p > 0,01$

Как видно, у трех форм, выращенных в нашем виварии установлена отчетливая отрицательная корреляция между весом тела в первый месяц жизни (скоростью роста) и размерами черепа. Отсутствие корреляции у южного подвида узкочерепной полевки, вероятно, связано с какими-то нарушениями в развитии, отразившимися и на закономерностях их роста¹.

При наличии большого материала, допускающего разбивку животных на группы, можно анализировать связь скорости роста животных с отдельными признаками путем вычисления соответствующих коэффициентов общей корреляции в пределах отдельных размерных групп.

Так, например, у *M. gregalis major* коэффициент корреляции между весом тела в первый месяц жизни и длиной лицевой части у животных первой размерной группы (длина тела 80—90 мм) = $-0,41 \pm 0,2$ (достоверность 1,84), второй группы (90—100 мм) = $-0,65 \pm 0,14$ (достоверность 4,6) и третьей группы (110—120 мм) = $-0,59 \pm 0,27$ (достоверность 2,2).

Совокупность приведенных данных показывает, что зависимость пропорций тела и черепа животных от скорости роста находит себе разнообразное экспериментальное подтверждение и проявляется у всех изученных в этом отношении видов.

Изучение зависимости пропорций тела животных от скорости их роста в природных условиях

По понятным причинам изучение интересующей нас закономерности в природных условиях возможно только на видах, методика определения возраста которых хорошо разработана. Поэтому в качестве объекта исследования была выбрана ондатра. Для определения ее возраста мы использовали разработанную в нашей лаборатории В. С. Смирновым (Смирнов и Шварц, 1958) простую и достаточно точную методику.

Осенью 1955 г. в Лебяжьевском ондатровом хозяйстве (Курганская область) была отловлена серия молодых ондатр текущего года рождения, которые были разбиты на 2 размерные группы. (По техническим причинам в качестве показателя размеров был использован вес тушки без шкурки и кишечника²).

Внутри отдельных размерных групп животные были разбиты на возрастные группы. Возраст ондатр оценивался по высоте коронки и длине корня зубов. Чем ниже коронка и длиннее корень, тем старше животное. Достоверность этой методики была проверена нами ранее на очень большом материале, и полная надежность ее была доказана.

Очевидно, что для находящихся в периоде роста животных установление их размеров и возраста создает надежные предпосылки для суждения о скорости их роста: при одинаковых размерах животные старшего возраста растут медленнее, младшего — быстрее. Это дает возможность представить наш материал в форме таблицы, принципиально аналогичной тем, которые отражали результаты лабораторных исследований (табл. 3).

Анализ данных табл. 3 показывает, что по двум краниологическим показателям (длина диастемы и скуловая ширина) и по размерам

¹ В нашем виварии, в годы, когда проводились описанные эксперименты, южные узкочерепные полевки «шли» хуже других форм. Несколько раз наблюдалось прекращение их размножения и повышенная смертность.

² Это представляло особые удобства в связи с тем, что в данном случае мы не ограничивались изучением пропорций черепа, а попытались также установить зависимость между скоростью роста животных и весом их внутренних органов.

Зависимость морфологических особенностей ондатр от скорости роста

Группировки по размерам	по скорости роста		Вес тушки, г	Высота коронки, мм	Кондибазаль- ная длина черепа, мм	Скуловая ширина, мм	Длина диагемы, мм	Вес сердца, г	Вес печени, г	Вес почки, г
	Растут быстро	Растут медленно								
Первая весовая группа	Растут быстро	396 \pm 7,24 (6)	9,9 \pm 0,490 (6)	—	33,1 (4)	19,1 \pm 0,277 (6)	2,86 \pm 0,154 (6)	21,5 \pm 1,05 (6)	2,48 \pm 0,539 (6)	
	Растут медленно	404 \pm 4,82 (21)	8,3 \pm 0,129 (26)	57,1 \pm 0,226 (9)	34,4 \pm 0,177 (21)	20,0 \pm 0,247 (21)	2,43 \pm 0,091 (21)	21,1 \pm 1,32, (19)	2,09 \pm 0,115 (21)	
	Растут очень медленно	402 \pm 5,23 (8)	6,9 \pm 0,175 (8)	58,7 \pm 0,495 (5)	35,7 \pm 0,349 (7)	20,3 \pm 0,291 (8)	2,30 \pm 0,120 (8)	16,31 \pm 1,51 (8)	1,82 \pm 0,148 (8)	
Вторая весовая группа	Растут быстро	437 \pm 6,3 (7)	9,3 \pm 0,270 (7)	—	34,1 \pm 0,523 (6)	19,6 \pm 0,237 (7)	2,98 \pm 0,163 (7)	25,3 \pm 1,92 (7)	2,63 \pm 0,249 (7)	
	Растут медленно	444 \pm 2,98 (21)	8,5 \pm 0,112 (21)	58,8 \pm 0,426 (9)	35,3 \pm 0,171 (19)	20,4 \pm 0,406 (21)	2,58 \pm 0,100 (19)	21,9 \pm 1,01 (21)	2,45 \pm 0,228 (21)	
	Растут очень медленно	452 \pm 3,17 (8)	7,1 \pm 0,354 (8)	58,8 \pm 0,556 (5)	35,7 \pm 0,226 (7)	20,9 \pm 0,268 (8)	2,48 \pm 0,189 (8)	17,11 \pm 0,90 (8)	2,10 \pm 0,125 (8)	

внутренних органов (сердце, печень, почки) быстро растущие животные отчетливо отличаются от медленно растущих. При этом необходимо обратить внимание, что группа растущих медленно представлена в нашем материале несколько более крупными животными, размеры их органов меньше, чем у растущих быстро, что значительно увеличивает надежность выводов.

Таким образом, результаты полевых и лабораторных наблюдений принципиально совпадают: скорость роста определяет морфологические различия между животными одинаковых размеров и сопоставимого возраста. Это совпадение идет, однако, и дальше: особенности животных, характеризующихся определенной скоростью роста, в природе и в эксперименте совпадают. В обоих случаях быстро растущие животные отличаются меньшей скуловой шириной и более короткой лицевой частью черепа.

Заслуживает также внимания полное совпадение результатов наших исследований с полученными позднее экспериментальными данными (Widdowson а. Mc Cance, 1960), показавшими, что ускорение скорости роста влечет за собой относительное увеличение размеров сердца.

Закономерности роста животных и проблемы экологии и внутривидовой систематики

Приведенные материалы позволяют заключить, что пропорции тела и черепа животных в значительной степени определяются скоростью их роста. Это приводит к совершенно закономерным морфологическим различиям между медленно и быстро растущими

животными одинаковых размеров. Скорость роста формирует фенотип животного.

Сопоставление результатов этой работы с изучением морфологических различий между генерациями грызунов (Шварц, Копейн, Покровский, 1960) показывает, что эта закономерность отчетливо проявляется и в природных условиях. Каково ее возможное значение для практики исследовательской работы в области экологии и систематики?

Знание скорости роста животных представляет для эколога чрезвычайный интерес, поскольку свидетельствует об условиях, в которых проходило их развитие. Возможность использования морфологических особенностей животных для оценки условий их предшествующей жизни может иметь серьезное значение в разнообразных экологических исследованиях. Не меньшую важность представляет отмеченная закономерность и для внутривидовой систематики.

Теоретический анализ работ, проведенных в этом направлении в последние десятилетия, приводит многих исследователей к пессимистическому заключению о том, что современная внутривидовая систематика занимается по существу наименованием форм неизвестного значения, не оценивая их роли ни в процессе освоения видом пространства, ни в эволюционном развитии вида. Сводка соответствующих данных в последнее время дана Пименталом (Pimental, 1959). Знание законов, управляющих развитием определенного фенотипа животного, создает предпосылки для оценки генетических различий между сравниваемыми формами. Эта мысль может быть хорошо проиллюстрирована на примере аллометрии.

Две формы отличаются размерами и рядом особенностей, касающихся пропорций тела и черепа. Если эти особенности соответствуют характерным для данного вида закономерностям соотносительного роста частей тела, то это означает, что различия между сравниваемыми формами сводятся к различиям в размерах, а прочие их особенности должны рассматриваться как производные. Более того, если будет доказано, что различия в размерах между подвидами являются прямым следствием условий их существования и не проявляются при содержании животных в неволе, то и другие их различия, в том числе и такие существенные для внутривидовой систематики, как пропорции тела и черепа, следует рассматривать как различия фенотипические, наследственно не обусловленные. Таким образом, создается предпосылка для оценки генетических различий между подвидами без проведения очень сложных и не всегда возможных генетических экспериментов. В этом случае характеристика подвида перестает быть формальной, она становится средством познания эволюции вида и путей освоения им арены жизни.

То же самое в принципе справедливо и в отношении закономерностей, устанавливающих связь между особенностями животных и скоростью их роста. Проанализируем под этим углом зрения два примера.

Microtus gregalis major и *M. g. gregalis* отличаются друг от друга размерами тела и скоростью роста. Эти различия сохраняются и при содержании животных в неволе, они наследственно закреплены, а не являются простой реакцией на специфические условия среды (Шварц, Копейн, Покровский, 1960). Сопоставление краниологических особенностей этих форм показывает, что, за исключением большей межглазничной ширины, *M. g. major* не обладает никакими особенностями, свойственными быстро растущим узкочерепным полевкам. Несмотря на то, что изменение скорости роста тела в пределах подвида влечет за собой четкое изменение в пропорциях черепа, различия между подвидами

этой закономерности не подчиняются. В этом плане особенно показательно, что, хотя в пределах подвида *M. g. major* относительная длина черепа и длина лицевой части связана со скоростью роста отчетливой обратной корреляцией (см. § 2), быстро растущая форма (*M. g. major*) по этим признакам от медленно растущей формы (*M. g. gregalis*) не отличается. Это значит, что сравниваемые формы отличаются не только скоростью роста, но и закономерностями, управляющими формированием характерной конституции животных. Наше понимание существа различий между изучаемыми подвидами в данном случае существенно углубляется.

Другой пример также иллюстрирует возможность использования интересующей нас закономерности для анализа морфологических различий между географическими формами вида.

Изучение географической изменчивости двух видов рода *Clethrionomys* показало, что у взрослых красных полевок (*C. rutilus*) точно одинаковых размеров (от $96,0 \pm 0,76$ до $98,5 \pm 1,93$ мм) кондилобазальная длина черепа не подвержена географической изменчивости на всем опромном пространстве лесного Урала от 57 до 66° с. ш. (подробнее об этом см. статью Большакова и Шварца в настоящем сборнике). Средняя кондилобазальная длина черепа обследованных популяций на всем указанном пространстве паразитично константна, она колеблется от $23,3 \pm 0,16$ до $23,6 \pm 0,14$ мм, а относительная длина от 0,240 до 0,244. Однако в южной тундре и лесотундре красные полёвки отличаются значительно меньшими размерами черепа (кондилобазальная длина — $22,9 \pm 0,14$ мм, индекс черепа 0,235). Отсюда можно заключить, что на Крайнем Севере красные полёвки, подобно многим другим видам грызунов, отличаются быстрым ростом (Шварц, 1959), в соответствии с этим и череп у этой формы относительно меньше. И в этом случае учет закономерностей влияния скорости роста на морфологические особенности животных позволил подойти к пониманию отличий сравниваемых форм, а не ограничиваться простой их констатацией.

Можно надеяться, что дальнейшее изучение зависимости морфологических особенностей животных от скорости их роста будет содействовать более глубокому анализу различий между географическими формами и правильной оценке их роли в процессе эволюции вида, что, в конечном итоге, и является целью подвидовой систематики.

ЛИТЕРАТУРА

- Н и к и т и н В. Н. Периодическое калорийно-недостаточное питание и процессы онтогенеза. Ж. общ. биологии, т. XXII, вып. 2, 1961.
- Ш в а р ц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micromammalia*) к условиям существования в Субарктике. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.
- Ш в а р ц С. С., К. И. К о п е н и н, А. В. П о к р о в с к и й. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *M. gregalis gregalis*, *M. g. major* и их помесей. Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 6, 1960.
- Ш м а л ь г а у з е н И. И. Определение основных понятий и методик исследования роста. Сб. «Рост животных», М.—Л., Биомедгиз, 1935.
- Ш м а л ь г а у з е н И. И. Рост и дифференцировка. Там же.
- H u x l e y J. S. Further work in heterogenic growth, Biol. Zbl. Bd. 47, 1927.
- H u x l e y J. S. Growth gradients and the development of animal form. Nature p. 563, 1929.
- P i m e n t a l R. A. Mendelian infraspecific divergence levels and their analysis. System. Zool., v. 8, No. 3, 1959.
- W i d d o w s o n E. M. and M c S a n c e R. A. Some effects of accelerating growth. I. General somatic development. II (Dickerson J. W. and Widdowson E. M.) Skeletal development. Proc. of the Royal Society, ser. B, vol. 152, No. 947, 1960.