

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVII

Вып. 6



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1968

**СКОРОСТЬ РОСТА И РАЗМЕРЫ МОЗГА РЫБ.
(К ПРОБЛЕМЕ «ВИД И ВНУТРИВИДОВЫЕ КАТЕГОРИИ
В РАЗНЫХ КЛАССАХ ПОЗВОНОЧНЫХ»)**

С. С. ШВАРЦ, В. Г. ИЩЕНКО, Л. А. ДОБРИНСКАЯ, А. Э. АМСТИСЛАВСКИЙ,
И. Н. БРУСЫНИНА, И. А. ПАРАКЕЦОВ и А. С. ЯКОВЛЕВА

*Лаборатория популяционной экологии животных
Института экологии растений и животных
Уральского филиала Академии наук СССР (Свердловск)*

Изучен аллометрический рост мозга девяти видов рыб (серебряный карась, золотой карась, ерш, муксун, щука, пелядь, чир, сиг-пыжьян, ряпушка), представленных 20 популяциями, 3634 особями. Установлена общая закономерность связи веса мозга с весом тела, описываемая единой математической зависимостью. Это свидетельствует о решающем значении веса тела как главном факторе, определяющем размеры мозга (аллометрический экспонент колеблется от 0,293 — у муксуна до 0,660 — у ряпушки). Различия между отдельными возрастными группами больше, чем между популяциями, а межпопуляционные различия превышают межвидовые (у ерша аллометрический показатель мозга для трехлетних особей равен 0,804, для пятилетних — 0,019; у пеляди колеблется от — 0,013 до 0,629; у сига — от 0,052 до 0,619; в популяциях ряпушки аллометрический показатель мозга варьирует между — 0,004 и 0,724). Анализ материала показал, что увеличение генетической разнородности популяций приводит к увеличению аллометрического экспонента — нарастание веса мозга становится пропорциональным нарастанию веса тела. Морфо-физиологическая специфика вида у рыб выражается с меньшей определенностью, чем у высших позвоночных животных. Вид у рыб следует рассматривать как комплекс биологически в высшей степени своеобразных популяций, объединенных не столько общими морфологическими особенностями, сколько общей реакцией на изменение внешней среды и направление отбора.

ВВЕДЕНИЕ

На млекопитающих и птицах многими авторами (Welcker and Brandt, 1903; Dubois, 1930; Grummelkamp, 1940; Стрельников, 1953, 1959, 1960; Шварц, 1956; Никитенко, 1964, 1966; Скворцова, 1962; Rensch, 1950; Herge, 1963, и др.) показано, что вес мозга является характерным видоспецифическим признаком. Были установлены четыре зависимости, проявляющиеся в большинстве случаев исключительно четко: 1. При прочих равных условиях относительный вес мозга обратно пропорционален весу тела. 2. Относительный вес мозга обратно пропорционален общему уровню обмена веществ и степени двигательной активности. 3. Животные, характеризующиеся сложными формами поведения, требующими сложной координации движений, обладают резко повышенными размерами мозга (обезьяны, белка, бобр). 4. У животных, обладающих более совершенной высшей нервной деятельностью, вес мозга увеличен. (Эта зависимость хорошо прослеживается в ряду приматов, но вряд ли она имеет существенное значение у других животных.)

В нашей лаборатории было установлено, что у млекопитающих и птиц, а вероятно, и у амфибий и рептилий указанные зависимости обладают строгой видоспецифичностью: они выявляются с предельной отчетливостью как в том случае, когда объектом исследования является единая популяция, так и в том, когда для анализа используются животные различных популяций (Шварц, 1962; Добринский, 1962).

Специфичность морфо-физиологических и морфо-генетических корреляций проявляется у высших позвоночных на уровне вида, но не проявляется на уровне популяций и, по крайней мере, в большинстве случаев не проявляется на уровне резко выраженных подвидов.

У рыб характер проявления интересующих нас закономерностей иной: различия между популяциями одного вида по характеру зависимости размеров мозга от общих биологических особенностей отдельных форм проявляются на уровне популяций. Специфичными в отношении важнейшего морфо-физиологического признака (вес мозга) оказываются не виды, а популяции (Шварц и др., 1966). Это заставляет думать, что морфо-физиологическая специфичность у рыб и высших позвоночных проявляется в различных формах. Анализу этого положения и посвящена настоящая статья.

Мы стремимся рассмотреть проблему в ее наиболее общей форме, ограничивая себя изучением связи размеров мозга животных с общими размерами тела. При этом, естественно, из поля зрения ускользают интересные закономерности, отражающие связь размеров мозга отдельных форм с их образом и условиями жизни (для этого подбор материала должен быть иным: следовало бы сравнить филогенетически близкие, но экологически различные формы). Но отказ от анализа деталей имеет и свои преимущества, так как позволяет вскрыть наиболее общие закономерности в развитии одного из важнейших морфо-физиологических показателей. На этой основе мы стремились подойти к пониманию специфики вида и популяции у рыб по сравнению с высшими позвоночными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обследованные виды рыб относятся к четырем отрядам: Cypriniformes [*Carassius carassius* L., *C. auratus gibelio* (Bloch.)]; Clupeiformes [*Coregonus sardinella* Val., *C. muksun* (Pall.), *C. nasus* (Pall.), *C. peled* (Gmel.), *C. lavaretus pidschian* (Gmel.)]; Esociformes (*Esox lucius* L.); Perciformes [*Acerina cernua* (L.)]. Всего обследовано 3634 экз. из 20 популяций названных девяти видов, взятых из озер п-ва Ямал и Полярного Урала, низовьев р. Оби и из рек Щучья и Полуй, Обской и Тазовской губ. и из озер Новосибирской и Курганской областей. Весь имеющийся материал был разбит по возрастным группам, принадлежность к которым определялась по чешуе. Вес мозга и вес тела определялся у свежедобытых экземпляров. Помимо средних абсолютных и относительных размеров мозга и средних размеров тела для каждой возрастной группы, популяции и вида, рассчитывались аллометрические уравнения, выражающие зависимость между абсолютным весом мозга и весом тела. Уравнение имеет вид $y = bX^a$, где (в нашем случае) y — абсолютный вес мозга, X — вес тела (в других случаях этим уравнением могут связываться любые иные показатели, вплоть до физиологических и биохимических). Величина a (аллометрический показатель, экспонент) показывает, во сколько раз орган (мозг) растет быстрее или медленнее тела. При $a=1$ скорости нарастания массы мозга и тела равны, относительные размеры мозга остаются неизменными, при $a < 1$ они уменьшаются. При $a=0$ абсолютные размеры органа при увеличении размеров тела остаются неизменными. Аллометрически прямые исключительно удобны для анализа, так как дают отчетливое представление об абсолютном весе мозга рыб разных видов и популяций и о его изменении при изменении общих размеров животных.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ

Достаточно полно судить о размерах мозга изученных видов рыб, относящихся к четырем отрядам (карпообразные, щукообразные, сельдеобразные и окунеобразные), можно по линиям регрессий, описываю-

щим зависимость между весом мозга и весом тела (рис. 1). Представленный рисунок ясно показывает, что в соответствии с установленной ранее зависимостью (Шварц и др., 1966) вес мозга рыб определяется их размерами. Аллометрические прямые для отдельных видов практически укладываются в одну прямую. Ни резкие различия в образе жизни и степени двигательной активности (карась, щука), ни разное таксономическое положение (четыре отряда) не оказывают решающего влияния на размер мозга разных видов рыб.

Здесь следует еще раз оговориться. На основании нашего материала мы не можем сделать вывод о том, что образ и условия жизни никакого влияния на вес мозга не оказывают. Наоборот, как общие теоретические

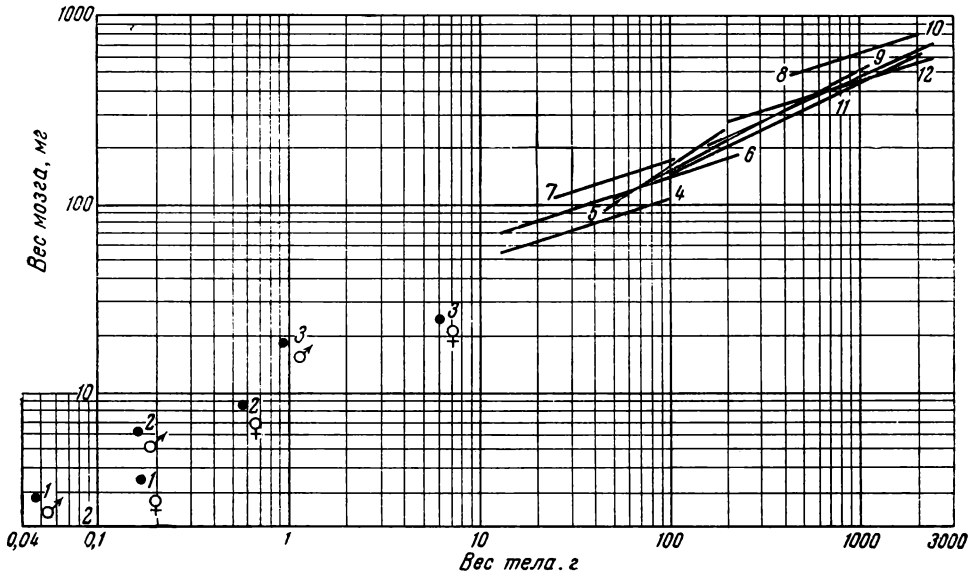


Рис. 1. Рост мозга рыб

1 — данные Wellensiek, 1953: 1 — меченосец; 2 — гуппи, 3 — гетерандрия (по Wellensiek, 1953); 11 — наши данные: 4 — ерш, 5 — ряпушка, 6 — карась золотой; 7 — карась серебряный, 8 — муксун, 9 — пелядь, 10 — щука, 11 — ерш, 12 — сиг-пыжьян

соображения, так и специальные исследования (Брагинская, 1948; Павловский и Курепина, 1953; Световидов, 1953, 1955; Винникова, 1961; Banărescu, 1957, 1961; Necrasov et al., 1955; Никитенко, 1964, и др.) говорят о том, что это влияние велико и разнообразно. Однако приведенные в этих статьях данные, а также материалы других исследователей (Geiger, 1956; Hochman, 1956) делают очевидным, что доминирующим фактором, определяющим размер мозга рыб, являются общие размеры их тела. Физиологическую сторону вопроса мы здесь не рассматриваем, она требует специального анализа. Можно лишь отметить, что у рыб различия в формах поведения (координация движений), интенсивности метаболизма и типах локомоции выражены менее резко, чем в высших классах позвоночных. Вода сглаживает температурные колебания и связанные с этим колебания уровня метаболизма, а различия в характере передвижения у разных видов рыб, хотя и выражены отчетливо, но незначительно менее глубоко, чем у млекопитающих. Ряд «крот — антилопа — кит — летучая мышь» среди рыб подобрать невозможно. В этих условиях резко увеличивается роль общих размеров тела как главного фактора, определяющего размер мозга. По сравнению с влиянием этого фактора роль остальных оказывается несущественной. Такой вывод прямо вытекает из материалов всех исследовавших эту проблему авторов.

На представленном графике (рис. 1) в качестве дополнения нами нанесены данные других авторов (Wellensiek, 1953) по другим видам (отдельные точки указывают размер мозга рыб разного веса). Отмеченная зависимость при этом не только не нарушается, но проявляется еще более резко. Следует особо отметить, что размеры мозга мельчайших *Xurphorus helleri*, *Lebistes reticulatus*, *Heterandria formosa* (отряд *Syrphodontiformes*) весом менее 1 г и размеры мозга крупных щук и сиговых описываются одной математической зависимостью (рис. 1).

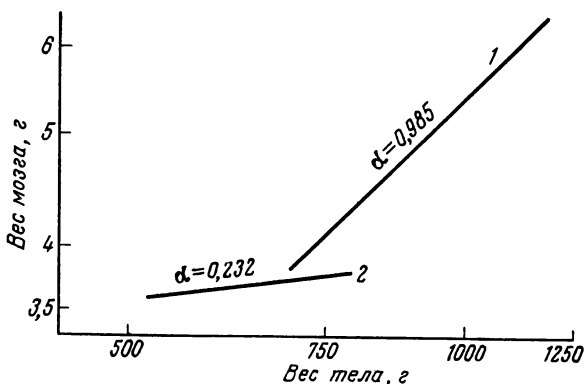


Рис. 2. Рост мозга двух видов птиц

1 — синьга, 2 — морянка

Эта закономерность диаметрально противоположна тому, что наблюдается у млекопитающих и птиц, индекс цефализации которых специфичен не только для отрядов, семейств, но и для большинства родов, а во многих случаях и для отдельных видов. Исследования, проведенные ранее в нашей лаборатории (Шварц, 1960; Добринский, 1962; Шварц и др., 1967), делают очевидным, что у двух близких видов млекопитающих или птиц различия в размерах мозга больше, чем между отрядами рыб. В качестве иллюстрации мы приводим один из графиков (рис. 2). Не случайно поэтому совпадение скорости относительного роста мозга разных пород кур (Schlabritzky, 1953) рассматривается как случай совершенно уникальный (Rensch, 1956). Представленный материал (рис. 1) показывает, что вполне аналогичные совпадения наблюдаются у рыб, относящихся к разным отрядам.

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Так как скорость нарастания массы мозга значительно уступает скорости нарастания массы тела, то с увеличением размеров рыб относительный вес мозга падает, хотя абсолютное нарастание массы мозга происходит в течение всей жизни рыбы¹ (табл. 1). Однако характер этой зависимости не только в разных популяциях, но и в разных возрастных группах различен. Поэтому анализу межпопуляционных различий необходимо предпослать анализ изменений относительного размера мозга в пределах отдельных популяций и, более того, в пределах отдельных возрастных групп. В некоторых популяциях значения α в пределах разных возрастных групп довольно близки. В других популяциях в отдельных возрастных группах эти значения резко различны. Так, например,

¹ И в этом отношении рыбы коренным образом отличаются от млекопитающих и птиц, нарастание веса мозга которых прекращается уже в довольно молодом возрасте.

α пеляди из оз. Ворча-то для 4-летних особей равна 0,629, а для 6-летних — 0,013 при $P < 0,05$. Аналогичные примеры легко почерпнуть из той же таблицы. Попытаемся разобраться в нескольких наиболее сложных случаях, а затем перейдем к общему анализу таблицы.

Прежде всего обратим внимание на то, что в некоторых возрастных группах отдельных популяций α статистически не отличается от нуля или имеет отрицательное значение. Это показывает, что в некоторых однородных по возрасту группах рыб зависимость между весом мозга и весом тела отсутствует, факторы, определяющие темп роста отдельных особей, на нарастание веса их мозга не влияют. Однако, как показывает табл. 2, подобных случаев явно меньшинство (9 из 57). В большинстве же других случаев энергично растущие особи одного возраста обладают более крупным мозгом несмотря на то, что относительные размеры его во всех без исключения случаях падают. Лишь в некоторых случаях α приближается к 1, что говорит о почти пропорциональной зависимости между скоростью нарастания веса мозга и скоростью нарастания веса тела (3 из 57). Таким образом, в пределах популяции мы наблюдаем все значения α от 0 до 1 (некоторым отрицательным величинам мы не придаем значения, поскольку они статистически недостоверны). При этом в пределах класса рыб средние видовые значения α колеблются от 0,293 до 0,660, в пределах вида у отдельных популяций — от 0,040 до 0,724 (среднепопуляционные); в пределах отдельных популяций (в разных возрастных группах) — от 0,019 до 0,814. Колебания α в пределах популяции — явление более закономерное, чем среднепопуляционные различия в пределах вида.

В большинстве популяций α изменяется незакономерно (снижение этой величины в одном возрасте сменяется ее увеличением в другом), но в 9 популяциях из 20 с возрастом наблюдается довольно отчетливая тенденция уменьшения аллометрического экспонента. Обращает на себя внимание, что в разных популяциях одного и того же вида могут наблюдаться как относительная стабильность α , так и направление изменения этой величины. Так, например, у ярротинской пеляди в разных возрастных группах α равна 0,420, 0,450, 0,535 и 0,456; у рыб из оз. Ворча-то соответственно: 0,629, 0,118 и — 0,013. Феноменология изменений аллометрического показателя в популяциях была бы неполной, если бы мы не отметили, что α не зависит от скорости роста популяции в целом, и, соответственно, от среднего веса данной возрастной группы. Это легко усматривается в пределах любого из обследованных нами видов, но особенно ясно заметно на сиге-пыжьяне. В 4-летнем возрасте крупный ворчатинский и почти вдвое меньший пыжьян из нижней Оби характеризуются одинаковой α .

При попытке объяснить указанную картину мы исходим из предположения, что конкретные условия существования, определяющие резкие различия в темпе роста отдельных популяций и отдельных особей, существенно не влияют на скорость нарастания массы мозга. Для высших позвоночных это утверждение можно считать доказанным, так как даже гибель животного от голода не ведет к уменьшению размеров мозга. Возможно, что у рыб «застрахованность» развития мозга от влияния внешних условий менее надежна², но неизмеримо большее влияние последних на темп роста тела в целом, по сравнению с ростом мозга, не подвергается никакому сомнению (коэффициент вариации веса мозга меньше, чем других органов). Если наша исходная предпосылка верна,

² Надежность защиты развития важнейших органов от нарушающего влияния внешней среды в процессе эволюции возрастает (Павлинин и Шварц, 1951). Однако этот вопрос требует дальнейшей разработки.

Таблица 2

Аллометрический экспонент в разных возрастных группах рыб

Виды рыб	Места лова	Возраст рыб						
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Золотой карась	Оз. Тайпогол	—	—	—	0,691	0,471	—	—
	» Бедринское	—	—	0,495	0,307	—	—	—
	» Камышное	—	—	0,175	0,202	—	—	—
Ряпушка	Р. Щучья	—	—	-0,066	-0,426	—	—	—
	Тазовская губа	—	0,987	0,814	—	—	—	—
	Новый Порт	—	-0,057	0,223	—	—	—	—
Чир	Оз. Ворча-то	—	0,137	0,309	0,581	0,444	0,194	0,436
	» Ярро-то	0,253	0,442	0,535	0,319	0,696	—	—
Ерш	Новый Порт	—	0,804	0,301	0,019	0,326	0,285	—
Щука	Оз. Ворча-то	—	0,519	0,205	0,626	0,420	—	—
Пелядь	» Ярро-то	0,420	0,451	—	—	0,535	0,456	—
	» Ворча-то	—	—	0,629	0,118	-0,013	—	—
Сиг-пыжьян	» Ярро-то	—	—	0,423	—	-0,010	-0,047	—
	Р. Обь	—	—	0,619	0,052	0,430	—	—
	» Щучья	—	—	0,060	0,101	—	—	—
	Оз. Ворча-то *	—	—	0,571	0,264	—	—	—
Серебряный карась	» Бедринское	—	—	0,321	0,258	—	—	—
	» Тайпогол	—	—	—	0,694	0,312	-0,054	—

* Для сига-пыжьяна из оз. Ворча-то имеются еще следующие значения: 10+—0,402; 11+—0,543; 12+—0,507.

то в группе особей, генетически вполне гомогенной, корреляция «вес мозга — вес тела» должна отсутствовать и α приближаться к 0, так как различия в размерах тела отдельных рыб в данном случае определяются не их генетическими особенностями, а условиями роста отдельных особей.

Как видно из табл. 2, это в действительности имеет место в довольно многих случаях. Если α приближается к нулю, то это значит, что темп роста мозга от темпа нарастания общего веса рыбы существенно не зависит. Естественно, что и в этом случае изменчивость веса мозга остается значительной; она отражает и влияние среды на развитие мозга, и наследственные особенности отдельных особей, не связанные с наследственными различиями в скорости роста. Естественно также, что вполне гомогенной популяции быть не может и что незначительная корреляция веса мозга с весом тела может маскироваться влиянием других факторов. Важно, однако, что в очень многих случаях эта корреляция не проявляется. Можно полагать, что в подобных случаях изменчивость в размерах тела определяется не столько генетическими особенностями отдельных особей, сколько условиями их развития. Рыбы, развивающиеся в более благоприятных условиях, достигают более крупных размеров, пропорционального нарастания веса мозга не происходит, его индекс падает.

У особей, быстрый рост и крупные размеры тела которых детерминированы генетически, соответственно повышена и скорость роста мозга. Неблагоприятное сочетание внешних условий ведет к снижению скорости роста тела, но рост мозга идет со скоростью, запрограммированной наследственностью. Поэтому в генетически гетерогенной популяции рыбы, обладающие более крупным мозгом, — это потенциально более крупные особи (мозг «предвидит», что ему придется обслуживать большую массу тела), но так как нарастание массы мозга и массы тела происходит непропорционально, то в одновозрастной популяции в целом мы

сталкиваемся с α , отличной от нуля. В зависимости от относительной роли внешних и генетических факторов, а также в зависимости от конкретного проявления соотношения «вес мозга — вес тела», α принимает различные значения. По-видимому, в отдельных случаях указанное соотношение для одновозрастных рыб разных генотипов стабильно. При этом α приближается к 1.

В пользу развиваемых здесь взглядов свидетельствует тот факт, что уменьшение α с возрастом происходит значительно чаще, чем обратные случаи: в процессе развития популяции часть генотипов элиминируется, популяция делается генетически более гомогенной, значение α падает. Наши взгляды могут показаться излишне смелыми. Однако они основаны на достаточно твердо установленных морфологических закономерностях и позволяют дать естественное объяснение явлениям, реальность которых подтверждается очень разнообразным материалом, полученным в лабораториях разных стран мира. Указанные выводы приводят к интересным практическим и теоретическим следствиям:

1. Вес мозга рыб свидетельствует об их потенциальных размерах и дает тем самым основание для объективного суждения о соответствии условий развития генетическим потенциям популяции. Это суждение может быть основано даже на обследовании молодых рыб задолго до их промыслового использования. По понятным причинам это может иметь существенное практическое значение.

2. Аллометрический показатель может служить мерой генетической разнородности одновозрастной популяции: чем меньше α , тем генетически гомогеннее популяция. Существенное увеличение α в старших возрастных группах можно рассматривать как сигнал вероятного смещения популяций.

Общим подтверждением наших взглядов могут служить данные табл. 1, в которой указаны абсолютные размеры мозга всех обследованных популяций. Принцип использования сформулированных закономерностей может быть установлен на примере пыжьяна. Сравним три популяции — ворчатинскую, щучьереченскую и ярротинскую. По размерам рыб они распределяются в указанном порядке, однако по размерам мозга рыбы из озер Ворча-то и Ярро-то практически не отличаются, в то время как размер мозга среднего по размерам тела щучьереченского пыжьяна значительно меньше. Если наши рассуждения правильны, то это свидетельствует о том, что ярротинский пыжьян потенциально способен к столь же быстрому росту, что и ворчатинский, а его меньшие размеры определяются неблагоприятными условиями существования. Щучьереченская же популяция, по-видимому, генетически мелкая, но живет в наилучших условиях. Этот вывод подтверждается косвенным образом: в оз. Ярро-то происходит резкое снижение α с возрастом (отмирание отдельных генотипов, обычно происходящее в неблагоприятных условиях). Если в молодом возрасте данная популяция рыб имеет небольшие размеры, но обладает крупным мозгом, имеются основания полагать, что в старшем возрасте они могут стать крупными, если изменение условий среды позволит популяции использовать свои возможности.

Понятно, какое значение имеет развитие высказанных здесь представлений для практики (мелиорация водоемов, выбор объекта для акклиматизации и т. д.).

МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Материалом для анализа межпопуляционных различий в размерах мозга служат данные, представленные в табл. 3 и на рис. 3—5, наглядно иллюстрирующие развитие мозга в разных популяциях одного вида. При межпопуляционных сравнениях использовались данные, характеризующие средние размеры мозга в популяции в целом без учета возраста обследованных рыб.

Уже беглый взгляд на табл. 3 показывает, что диапазон межпопуляционных различий аллометрического экспонента не превышает различий между генерациями, а у большинства видов выражен еще менее резко. Это кажется естественным, так как принятый в данном случае метод обработки материала исключает возможность случайных вариаций в

Таблица 3

Популяционные и видовые значения аллометрического экспонента

Виды рыб	α	Популяция	α	n
Золотой карась	0,344 ± 0,004	Тайпогольская	0,514 ± 0,018	135
		Бедринская	0,366 ± 0,039	61
		Камышинская	0,340 ± 0,020	86
Серебряный карась	0,329 ± 0,009	Бедринская	0,294 ± 0,017	112
		Тайпогольская	0,458 ± 0,016	145
Ряпушка	0,660 ± 0,009	Щучьеречинская	-0,004 ± 0,033	89
		Тазовская	0,724 ± 0,023	179
		Новопортовская	0,256 ± 0,024	316
Муксун	0,293 ± 0,100	Ярротинская	0,293 ± 0,099	39
Чир	0,477 ± 0,003	Ворчатинская	0,442 ± 0,014	174
		Ярротинская	0,465 ± 0,008	202
Ерш	0,328 ± 0,005	Новопортовская	0,328 ± 0,005	1220
Щука	0,441 ± 0,007	Ворчатинская	0,386 ± 0,008	136
		Ярротинская	0,466 ± 0,024	53
Пелядь	0,520 ± 0,011	»	0,585 ± 0,004	119
		Ворчатинская	0,424 ± 0,027	100
Сиг-пыжьян	0,320 ± 0,006	Ярротинская	0,294 ± 0,022	100
		Ворчатинская	0,524 ± 0,009	179
		Обская	0,243 ± 0,043	116
		Щучьереченская	0,161 ± 0,043	73

пределах отдельных возрастных групп. В целом во всех популяциях α больше 0 и меньше 1, и лишь популяция ряпушки из р. Щучьей характеризуется α , равной 0. Это говорит еще раз о том, что увеличение размера рыб связано с уменьшением относительных размеров мозга. Из 20 обследованных популяций у 15 α колеблется между 0,500 и 0,200 (скорость роста мозга в 2—5 раз меньше скорости роста тела в целом).

Для более детального анализа межпопуляционных отличий мы использовали три вида — ряпушку, пыжьяна и золотого карася. Графики, представленные в форме аллометрических прямых, представляют большие удобства для анализа, так как показывают как абсолютный вес мозга у рыб определенного веса, так и его изменение по мере роста рыбы. Представленный материал (рис. 3) говорит о том, что популяции рыб отличаются не только соотносительной скоростью роста, но и абсолютным весом мозга у рыб определенного возраста. Так, например, ряпушка весом 80 г в разных популяциях имеет вес мозга 111, 134 и 178 мг. Аналогичные отличия наблюдаются между указанными популяциями в других размерных группах. Особо резкие различия проявляются при сравнении рыб весом 120 г (у ряпушки из Нового Порта вес мозга равен 120 мг, а у тазовской — 190 мг). График отчетливо показывает, что и по характеру аллометрического роста эти популяции резко различны.

К принципиально сходным выводам приводит анализ материалов по пыжьяну и золотому карасю. Стоит обратить внимание на то, что у особей, добытых в оз. Ворча-то, при весе в 200 г вес мозга равен 160 мг, а у рыб того же веса из оз. Ярро-то — более 300 мг.

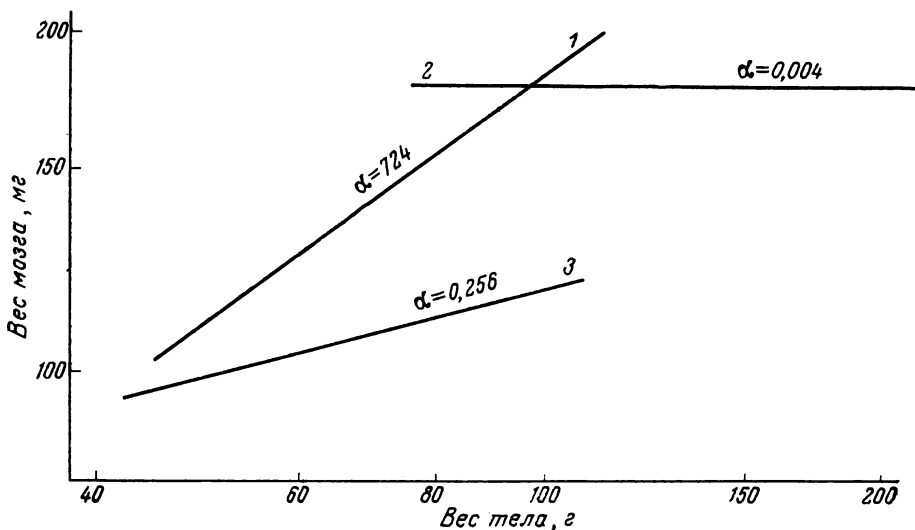


Рис. 3. Рост мозга разных популяций ряпушки
1 — Тазовская губа, 2 — р. Щучья, 3 — Новый Порт

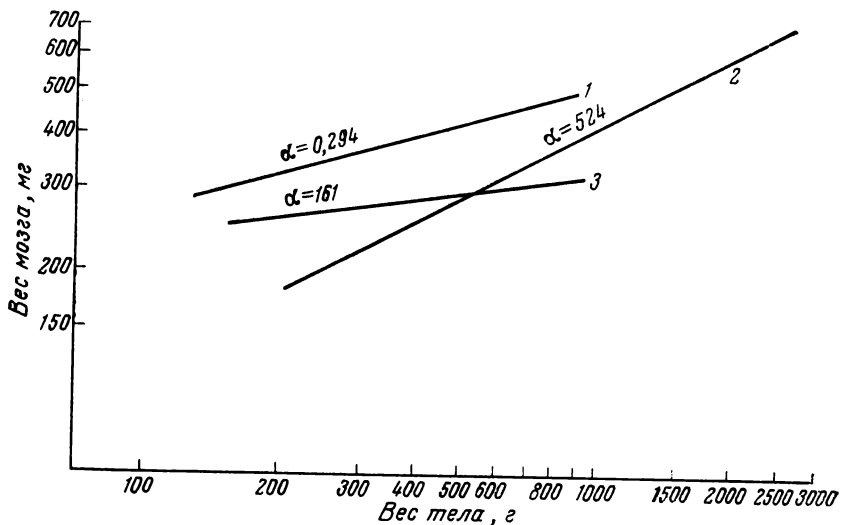


Рис. 4. Рост мозга у популяций сига-пыжьяна
1 — оз. Ярро-то, 2 — оз. Ворча-то, 3 — р. Щучья

Не следует думать, что резкие различия в размерах мозга наблюдаются между любыми популяциями рыб. Об этом свидетельствуют материалы по щуке, пеляди и серебряному карасю (рис. 6—8).

Сопоставление приведенных данных с материалами предшествующего раздела делает очевидным, что различные популяции рыб обладают наследственно закрепленными различиями как в скорости нарастания массы мозга, так и в характере его относительного роста. Естественно, что рост мозга зависит от условий развития отдельных особей. Однако как теоретические рассуждения, так и материалы, представленные в предшествующем разделе, показывают, что фенотипические механизмы не могут замаскировать генетически обусловленных различий в размерах мозга сравниваемых групп рыб. Само собой разумеется, что патологические вариации не могут быть приняты во внимание.

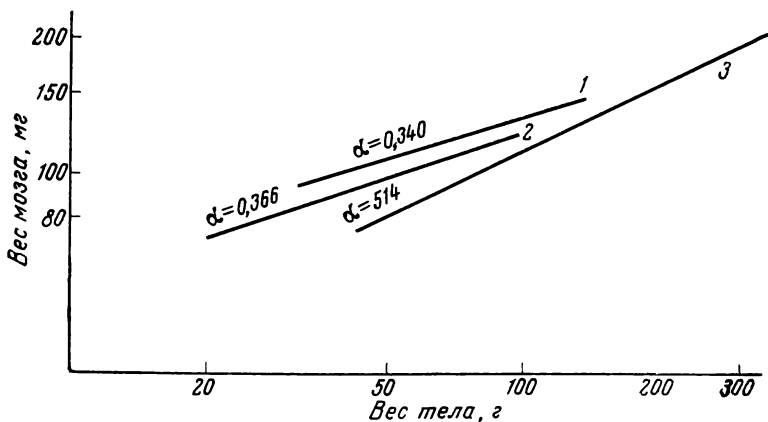


Рис. 5. Рост мозга популяций золотого караса
1 — оз. Камышное, 2 — оз. Бедринское, 3 — оз. Тайногол

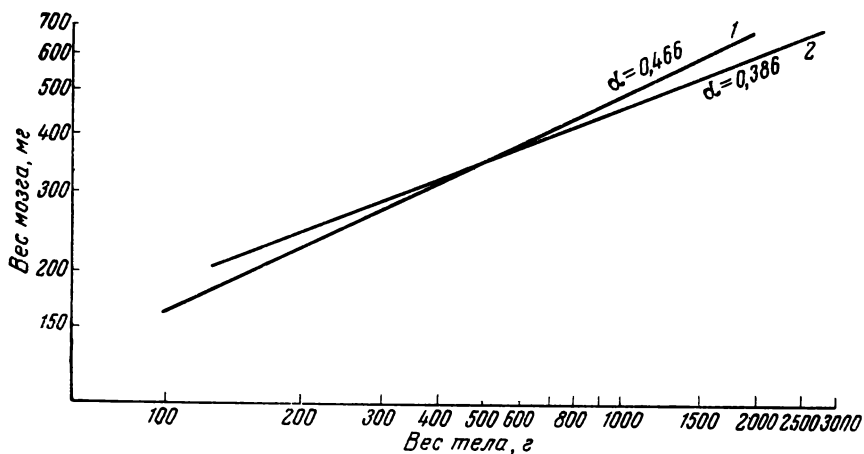


Рис. 6. Рост мозга разных популяций щуки
1 — оз. Ярро-то, 2 — оз. Ворча-то

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ И ВЫВОДЫ

Представленные материалы приводят к совершенно парадоксальным выводам: различия как в абсолютных размерах мозга, так и в характере его аллометрического роста между видами заметно меньше, чем между популяциями, а между популяциями меньше, чем между возрастными генерациями. Этот парадокс снимается следующей гипотезой. Для всего класса рыб (материалы по пяти отрядам дают нам право говорить о классе в целом) существует некоторое оптимальное соотношение между скоростью нарастания массы мозга и таковой для массы тела.

Когда предметом сравнения служит вид как целое, представленный несколькими популяциями, многими возрастными группами и сотнями особей, эта общая для класса закономерность выявляется отчетливо, так как не смазывается вариациями генетического состава отдельных проб, как случайными, так и вызванными специфическим генетическим составом популяций, приспособленным к определенным условиям среды.

Когда мы имеем дело с отдельными популяциями, указанные вариации приобретают большее значение, различия между популяциями о-

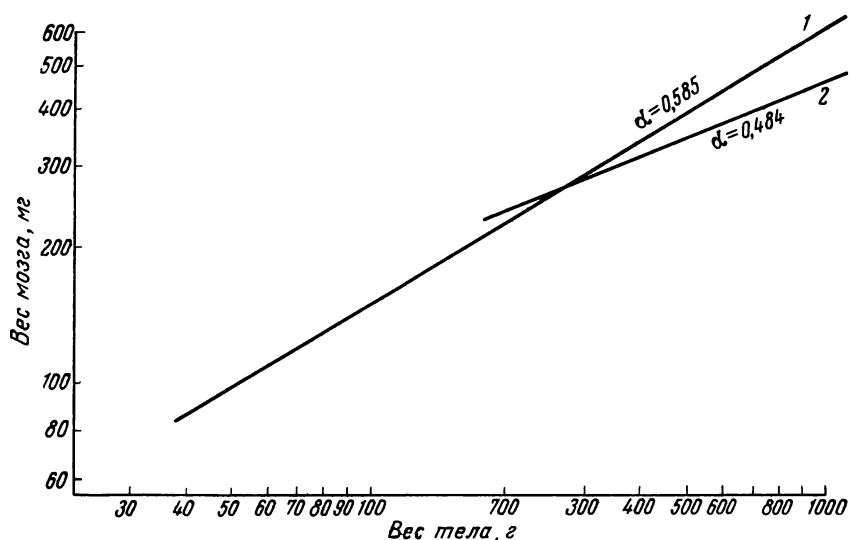


Рис. 7. Рост мозга популяций пеляди
1 — оз. Ярро-то, 2 — оз. Ворча-то

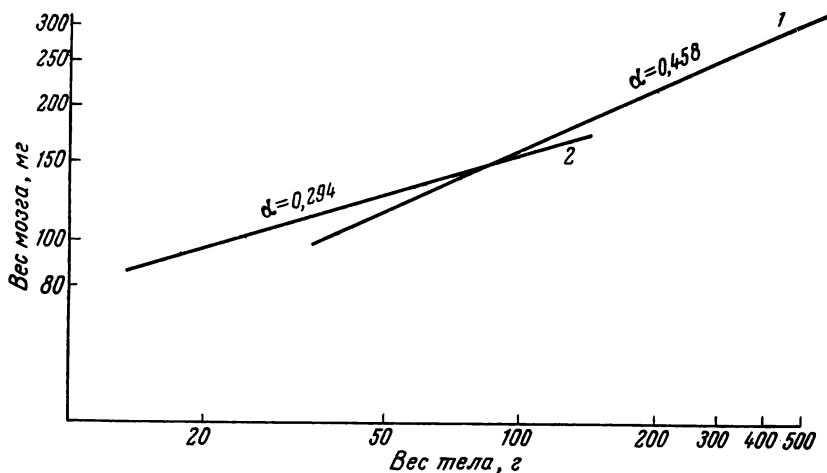


Рис. 8. Рост мозга у популяций серебряного карася
1 — оз. Тайногол, 2 — оз. Бедринское

зываются больше, чем между видами, принадлежащими к различным отрядам. Естественно, что еще более велико значение случайных (в разном смысле — см. выше) отклонений при сравнении возрастных генераций. Отсюда и большие различия, подчеркнутые нами в разделе, посвященном возрастным изменениям.

С одной стороны, мы отчетливо понимаем, что представленная гипотеза нуждается в дальнейшем подкреплении фактами, однако не видим иной возможности связать полученные нами внешне противоречивые факты в единую систему взглядов, которая позволяла бы ввести дальнейшие поиски решения проблемы в определенное русло. С другой стороны, наш главный тезис кажется нам бесспорным: различия между популяциями превышают межвидовые различия. Так как изменения корреляционных зависимостей в скорости роста отдельных органов, а тем более такого органа, как мозг, относятся к числу важнейших морфо-физиологических особенностей животных, то указанный вывод можно рассматривать в качестве свидетельства исключительного своеобразия по-

пуляций рыб. С морфо-физиологической и морфо-генетической точек зрения популяции рыб неизмеримо более своеобразны, чем популяции высших позвоночных животных (обращаем внимание на некоторые факты, приведенные во введении).

В то же время раздел, посвященный возрастным изменениям, показывает, что стабильность морфо-физиологических свойств популяций рыб неизмеримо меньшая, чем у высших позвоночных. Эти различия между рыбами и тетрапода, естественно, объясняются следующим образом. У высших животных с их совершенной морфо-физиологической и морфо-генетической корреляциями любое существенное нарушение в характере соотносительного роста органов (или другие аналогичные изменения) приводит к гибели животного³. Соответствующие изменения у рыб не ведут к летальным последствиям и в случаях их полезности могут сохраняться в популяции и даже быть подхваченными отбором. Вспомним, что фенотипическая изменчивость рыб колоссальна, а возможность межвидовой и даже межродовой гибридизации рыб значительно превосходит все то, что известно для высших животных. Это говорит о значительно меньшей строгости организма рыбы к частным изменениям органов или систем, и это делает понятным, почему морфо-физиологические различия между популяциями рыб превышают таковые у высших позвоночных животных. Это же приводит к заключению, что индивидуальная изменчивость рыб может значительно превышать индивидуальную (внутрипопуляционную) высших позвоночных. По понятным причинам в этих условиях преобразования популяций должны происходить быстрее и захватывать более существенные признаки. Подтверждением сказанному служат многочисленные примеры быстрых морфологических изменений популяций рыб в процессе акклиматизации. Сопоставление полученных данных с опубликованными материалами нашей лаборатории (Шварц и др., 1966; Добринская, 1964, 1965), касающихся изменчивости иных систем органов рыб и других их биологических особенностей, приводит к следующим общим выводам.

1. Биологические, морфо-физиологические и морфо-генетические особенности популяций рыб выражены резче, чем у высших животных, а их преобразования происходят с большей скоростью.

2. Морфо-физиологическая специфика вида у рыб всегда выражается с меньшей определенностью, чем у высших позвоночных животных. Вид у рыб следует рассматривать как комплекс биологически в высшей степени своеобразных популяций, объединяемых не столько общими морфологическими особенностями, сколько общей реакцией на изменения внешней среды и направление отбора.

3. Вес мозга — один из лучших показателей генетического своеобразия отдельных популяций рыб. Аллометрический экспонент мозга может быть использован в качестве показателя степени генетической разнородности популяций и степени соответствия конкретных условий существования генетическим потенциям исследуемых популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Брагинская Р. Я., 1948. Этапы развития мозга у сазана, Докл. АН СССР, **10**, 3: 18—25.
- Віннікова М. А., 1961. До питання про розвиток головного мозгу чорноморського анчауса, Праці Одеськ. ун-ту. Природн. наук, **151**, 4: 43—47.
- Добринская Л. А. 1964. Об отличиях в изменчивости интерьерных признаков рыб и наземных позвоночных. Совещание по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Тезисы докл. Ин-т биол. Уральский филиал АН СССР, Свердловск: 37—38.—1965. Индивидуальная изменчивость интерьерных признаков некоторых

³ Именно эти соображения привели Гольдшмидта (R. V. Goldschmidt, 1940) к теории системных мутаций, и не случайно эта теория, несмотря на ее противоречия с данными современной генетики, находит все новых и новых последователей.

- видов рыб Обского бассейна. Экология позвоночных животных Крайнего Севера, Тр. Ин-та биол. Уральский филиал АН СССР, 38, Свердловск: 183—187.
- Добринский Л. Н., 1962. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири, Автореф. канд. дис., Свердловск, Ин-т биол. Уральский филиал АН СССР: 3—47.
- Никитенко М. Ф., 1964. О размерах и строении головного мозга некоторых рыб в связи с образом их жизни, Вопр. ихтиол., 4, 1 (30): 34—45.—1966. О строении головного мозга речного бобра в связи с особенностями его образа жизни и эволюцией, Зоол. ж., 45, 2: 261—274.
- Павлинин В. Н. и Шварц С. С., 1951. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных, Зоол. ж., 30, 6: 620—628.
- Павловский Е. Н. и Курепина М. Н. 1953. Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания. В кн. «Очерки по общим вопросам ихтиологии», Изд-во АН СССР, М.—Л: 134—182.
- Световидов А. Н., 1953. Материалы по строению мозга рыб. 1. Строение мозга тресковых, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 13.—1955. Материалы по строению мозга рыб, 2. Строение мозга сельдевых, Тр. Зоол. ин-та, АН СССР, 21: 390—420.
- Скворцова Т. А., 1962. Соотношение веса мозга и других органов с весом тела у некоторых воробьиных птиц, II зоол. конф. БССР, тезисы докл., Минск: 57—59.
- Стрельников И. Д., 1953. О соотношении величины мозга и теплопродукции у грызунов, Докл. АН СССР, 88, 2: 377—380.—1959. Значение величины тела птиц в их морфологии, физиологии и экологии, II Всес. орнитол. конф., тезисы докл., 1.—1960. О взаимосвязи величины и строения мозга и метаболизма (потребление кислорода и теплопродукции) у теплокровных животных в связи с величиной тела и образом жизни, Тр. VI Всес. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1, Харьков.
- Шварц С. С., 1956. К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных животных, Зоол. ж., 35, 6.—1960. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных показателей позвоночных, Тр. Ин-та биол., Уральский филиал АН СССР, 14: 113—177.—1962. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики, Тр. Ин-та биол. Уральский филиал АН СССР, 29: 5—14.
- Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н., 1966. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных, Тр. Всес. совещ. по внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюции, Ин-т биол., Уральский филиал АН СССР, Свердловск: 45—59.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н., 1967. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных, Тр. Ин-та биол. Уральский филиал АН СССР: 1—387.
- Ванагеску Р., 1957. Anatomia comparata si semnificatia valvulli creierasului pestilor teleosteeni, Bul. Acad. RPR St. biol., 9, 1.—1961. Problemele anatomiei comparative a creierului pestilor teleosteeni, An. Rom.—Sov. Ser. biol., 15, 3: 140—152.
- Brummelkamp R., 1940. Number of cortex cells and spinal cord length in mice, rat, guinea pigs and rabbits, Acta Neerland. Morphol., 3: 273—281.
- Goldschmidt R. B., 1940. The material basis of evolution. New Haven.
- Geiger W., 1956. Quantitative Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums, Acta anat., 26, 1: 33—37.
- Dubois E., 1930. Die phylogenetische Grosshirnzunahme autonome Vervollkommung der animalen Funktionen, Biol. Genet., 6: 247—292.
- Herre V., 1963. Neues zur Umweltbeeinflussbarkeit des Säugetiergehirnes, Naturwiss. Rundschau, 16, 9: 47—56.
- Hochman L., 1956. Vivoj mosku kaprino plodku, Sbor. Vysoke školy zeměd., a Lesn. fak. Brně. V, 4, 4: 18—21.
- Necrasov O., Caraman-Adăscălitei S., Cristescu M., Haimovici S., 1955. Contributie la studiul variabilității volumului encefalului la pestii teleosteni Ann. stiinf. Univ. Jast. Sect., II, 1—2: 1—85.
- Rensch B., 1956. Relative Organmasse bei tropischen Warmblütern, Zool. Anz., 156, 5—6.
- Schlabritzky E., 1953. Die Bedeutung der Wachstumsgradienten für die Proportionierung der Organe verschieden grosser Haushuhnrasen, Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 41: 278—310.
- Welcker H. und Brandt A., 1903. Gewichtswerte der Körperorgane bei Menschen und den Tieren, Arch. anthropol., 28: 55—61.
- Wellensiek U., 1953. Die Allometrieverhältnisse und Konstruktionsänderungen bei dem kleinsten Fisch im Vergleich mit etwas grösseren verwandten Formen, Zool. Jahrb. 73, 2: 187—228.

**RATE OF GROWTH AND SIZE OF THE FISH BRAIN
(A CONTRIBUTION TO THE PROBLEM
«SPECIES AND INTRASPECIFIC CATEGORIES
IN DIFFERENT CLASSES OF VERTEBRATES»)**

S. S. SCHWARZ, V. G. ISTSCHENKO, L. A. DOBRINSKAYA, A. Z. AMSJISLAVSKY,
I. N. BRUSYNINA, I. A. PARAKETZOV AND A. S. YAKOVLEVA

*Laboratory of Populationary Ecology of Animals, Institute of Ecology
of Plants and Animals, Ural Branch of the Academy
of Sciences of the USSR (Sverdlovsk)*

S u m m a r y

A significant intraspecific variability of the brain size and its allometric growth was found on the basis of studying these indices in different fish species (crusian carp, goldfish, pope, muksun, pike, pelyad, broad whitefish, pyzhian-whitefish, vendace) represented by 20 populations and 3634 specimens. Biological, morpho-physiological and morpho-genetical characters of populations are expressed more sharply than in higher animals and their transformations take place at a greater rate.

The morpho-physiological species specificity is expressed in fishes less definitely than in higher vertebrates. The species in fishes is to be regarded as a complex of populations, highly peculiar in biological respect, which are united not only by common morphological characters, but mainly by a common reaction to the alterations of the environment and direction of selection.
