

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт систематики и экологии животных

На правах рукописи
УДК 591.3 + 591.4



Абрамов Сергей Александрович
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
В ОНТОГЕНЕЗЕ ОЛЕНЕОБРАЗНЫХ

03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2005

Работа выполнена в лаборатории экологических основ охраны генофонда животных Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, В.И. Фалеев

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук В.Е. Сергеев
кандидат биологических наук Е.Л. Завьялов

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук

Защита состоится “ 20 ” декабря 2005 г. в 10⁰⁰ часов на заседании Диссертационного совета Д 003.033.01 при ИСиЭЖ СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе – 11.

С диссертацией можно ознакомиться в
библиотеке ИСиЭЖ СО РАН

Автореферат разослан “ 18 ” ноября 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.Ю.Харитонов

2006-4
29930

2263839

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

Актуальность темы. Изучение соответствия между фенотипом и средой является крайне важным для понимания механизмов существования в пространстве и во времени популяций, видов и отдельных особей. Характер фенотипической реализации наследственной информации играет решающую роль в эволюционном (в широком смысле) процессе.

Поскольку отбор воздействует на фенотип, варьирование (изменчивость) фенотипа отражает варьирование в приспособленности (Arnold, 1983, 1986; Garland & Losos, 1994). Адаптивная фенотипическая пластичность – возможность для особи воспроизводить различные, относительно подходящие фенотипы в различной меняющейся среде (Кирпичников, 1940; Шмальгаузен, 1968; Грант, 1991). Характер влияния среды на организм определяется, естественно, не только природой действующего фактора, но и генетической спецификой организма. Общепринятым считается, что наследуются не признаки, а норма реакции. Значит, одно и то же наследственное изменение вызывает различное фенотипическое проявление, в зависимости от того, в какой среде развивается животное. И, наоборот, один и тот же фенотип может сформироваться на основе разной генетической информации в результате действия тех или иных факторов (Вавилов, 1987; Васильев и др., 2003).

Копытные, и оленеобразные в частности, имеют длительный онтогенез, на разных этапах которого могут наблюдаться разные закономерности роста. Поэтому важно разобраться каков диапазон и характер фенотипической изменчивости в разных группах животных. Это даст возможность оценить степень морфогенетической пластичности и устойчивости популяций в условиях флуктуирующей среды, понять, каким образом при чрезвычайно высоком разнообразии ответов на отбор (Левонтин, 1978) организмы могут развиваться в достаточно ограниченном числе направлений, а иногда – в одном и том же (Беляев, Трут, 1989; Belousov, 1993; Goodwin, 1993, цит. по: Гродницкий, 2001).

Цель исследования – сравнительное изучение разных форм внутривидовой фенотипической изменчивости широкораспространенных видов оленей на основе представлений об общей онтогенетической природе морфогенетической реакции организма на факторы среды.



Задачи исследования. Направление исследований определило следующие основные задачи:

- 1) изучить структуру внутрипопуляционной морфологической изменчивости оленеобразных;
- 2) исследовать пренатальное развитие оленеобразных (на примере лося);
- 3) проанализировать формы внутрипопуляционной морфологической изменчивости оленеобразных: возрастную и половую;
- 4) исследовать межпопуляционную морфологическую изменчивость оленей (на примере северного оленя);
- 5) провести сравнительный анализ изменчивости разных видов оленеобразных.

Научная новизна и практическая значимость. В работе рассматриваются новые подходы к исследованию внутривидовой морфологической изменчивости копытных млекопитающих, основанные на представлении об общей (онтогенетической) природе морфологических преобразований в ответ на действие различных факторов среды.

В рамках этого представления оценено сходство в проявлении разных форм морфологической изменчивости у таксономически далеко отстоящих видов оленеобразных. Впервые для данной группы видов исследована динамика морфотипической изменчивости и скорости морфогенеза животных; оценена роль параметров роста (скорость, продолжительность) в формировании разных типов морфологической дифференциации. Полученные сведения об особенностях формирования морфологической изменчивости у изученных видов оленей могут быть использованы в курсе зоологии при подготовке студентов вузов.

Использованный в работе подход к анализу внутривидового фенотипического разнообразия универсален и позволяет выявлять в природных популяциях различные конституциональные типы особей, отражающие закономерные изменения морфогенеза, оценивать морфогенетические дистанции между группами особей (видами, популяциями, возрастными группами и т.д.). Полученные результаты могут быть использованы для мониторинга за состоянием природных популяций копытных и других хозяйственно-важных видов животных, а также при их разведении в неволе.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на: региональной конференции «Особо охраняемые территории Алтайского края ... » (Барнаул, 1995); Международном совещании «Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье» (Москва, 1996); межрегиональной конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири» (Кемерово, 1997); VI териологическом съезде (Москва, 1999); IV Международной научной конференции «Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов» (Томск, 1999); IV региональная научно-практическая конференция «Особо охраняемые территории Алтайского края ... » (Барнаул, 1999); Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2004).

Публикация результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 8 научных работ, в том числе две – в рецензируемых изданиях и одна коллективная монография.

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка цитированной литературы. Диссертация изложена на 138 страницах машинописного текста, содержит 23 рисунка, 28 таблиц. Список литературы включает 273 работы, в том числе 116 названий на иностранных языках.

Благодарности. Автор признателен всем коллегам, бывшим и ныне работающим, которые принимали участие в сборе, обработке и обсуждении материалов данного исследования.

Особую благодарность автор выражает своему научному руководителю д.б.н. В.И.Фалееву за неоценимую помощь в обсуждении полученных результатов и подготовке данной работы.

В.В.Унжакову, С.И.Белову, В.В.Шутову – за предоставленный морфологический материал легший в основу данного исследования, а также С.А.Юдиной и В.И.Унжаковой – за изготовление гистологических препаратов для определения возраста копытных.

Д.б.н. В.М.Ефимову – за огромную помощь в выборе методов и обсуждении результатов статистического анализа данных.

Автор признателен к.б.н. В.Ю.Ковалевой, к.б.н. Т.А.Дупал, к.б.н. Л.Ю.Епифанцевой за ценные советы и рекомендации при обсуждении результатов исследования.

Глава 1. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЛЕКОПИТАЮЩИХ. (Литературный обзор)

На фоне большого числа работ по изменчивости живых организмов все более очевидна необходимость поиска общих закономерностей в проявлении разных ее типов. Однако выяснение общих законов изменчивости видов в конечном итоге может быть получено лишь на основе изучения всех форм внутривидовой изменчивости в их единстве (Шварц, 1977). Это смещает акценты с противопоставления, т.е. исследования в "чистом виде", к анализу их взаимосвязи с учетом единой природы морфогенетических преобразований популяции в ответ на действие разных факторов. Достаточно перспективным может быть одновременный анализ различных форм внутривидовой изменчивости (Фалеев, 1993; Васильев и др., 2003).

В настоящее время становится понятным, что изменчивость, в том числе, непрерывных количественных признаков, имеет определенные ограничения. В литературе все больше внимание уделяется вопросу о канализированности развития организма (Albrech, 1980, 1982; Gould, 1982; Katz, 1983; Татаринов, 1985; Шишкин, 1986; Медников, 1987, Гродницкий, 2001;). Во многом это определяется исторически сложившимися свойствами регуляционных систем, контролирующих развитие, как целое (Уоддингтон, 1957; Шмальгаузен, 1968; Медников, 1981; Smith, 1983; Рэфф, Кофмэн, 1986; Беляев, Трут, 1989; Магомедмирзаев, 1990). Разные организмы могут развиваться в ограниченном числе направлений, иногда в одном и том же, что позволяет анализировать разные группы организмов под одним и тем же углом, выявлять общие механизмы формирования разных типов изменчивости.

Морфологические признаки, будучи конечными звеньями в цепи биохимических и физиологических реакций, основаны всегда на сложных онтогенетических взаимозависимостях (Шмальгаузен, 1968). Очевидно, что любой отдельно взятый признак или их совокупность, вне зависимости от функциональной значимости, являются отражением огромного количества разных морфофизиологических процессов. Статистические связи между признаками сформировавшегося органа отражают результаты морфогенетических процессов, происходящих на разных этапах органогенеза (Магомедмирзаев, 1990). В свете представлений о целостности морфогенеза

неза (Уоддингтон, 1957; Шмальгаузен, 1968, 1982; Рэфф, Кофмэн, 1986; Беляев, Трут, 1989; Медников, 1989; Магомедмирзаев, 1990) становится очевидной неизбежность перехода от анализа отдельных признаков к их взаимосвязанным совокупностям (Мазер, Джинкс, 1985; Животовский, 1991; Corbet et al., 1970; Blackith, Reymont, 1971; Thorpe, 1976; Atchley et al., 1981; Cheverud, 1984;) при анализе любых форм изменчивости.

Обзор литературы, посвященной исследованию изменчивости оленей показал, что в большинстве работ рассматриваются вопросы систематики и филогении тех или иных групп. В работах, связанных с исследованием роста оленей, чаще всего анализируется вес тела и, иногда, отдельные промеры, такие, как длина тела, длина нижней челюсти (Morten, Endre, 1982), охват тела и длина задней ноги (McEwan, Wood, 1966). Большая часть таких работ посвящена исследованию индивидуального роста в той или иной степени контролируемых условиях и на небольшом количестве особей.

Показано, что у молодых животных скелет и, особенно, череп в значительно меньшей степени, чем мышцы и жировые отложения, зависят от поступления пищи. Так в экспериментах Ryg и Jacobsen (1982), длина нижней челюсти и длина тела у молодых северных оленей в условиях уменьшения поступления пищи продолжали увеличиваться, несмотря на то, что увеличения веса тела не наблюдалось совсем. Рост скелета (нижняя челюсть, длина задних конечностей), в том числе, рост рогов, контролируется гормоном роста (Bubenik et al, 1975; Ryg, Jacobsen, 1982). Колебания концентрации гормона роста в течение года лишь модифицируются поступлением пищи, в то время как существует базальный механизм регуляции уровня этого гормона. Известно так же, что изменения в длине светового дня влияют на соматический рост и рост рогов у копытных (Simpson, 1976; Suttie, Webster, 1995).

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.

В данной работе анализируется морфологическая изменчивость четырех видов копытных: северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758.), лося (*Alces alces* L., 1758), косули (*Capreolus pegargus* Pall., 1771) и кабарги (*Moschus moschiferus* L., 1758). Основным материалом для данной работы послужила коллекция черепов разных

видов оленеобразных из зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН. Кроме того, проанализированы данные по промерам тела северного оленя и лося, а также эмбриологический материал по лосю.

Систематика парнокопытных очень сложна, и количество семейств, подсемейств, родов и видов у различных авторов сильно отличается. Особенно много разночтений встречается относительно положения кабарог. Некоторые авторы объединяют кабарог и оленей в одно семейство (Бобринский и др 1944; Сёколов, 1957; Соколов, 1979). В И Цалкин, рассматривая систематику кабарог в книге «Олени СССР» (Гептнер, Цалкин, 1947), вообще не касается этого вопроса. В последнее время кабарог выделяют в отдельное семейство *Moschidae* Gray, 1821, которое включают вместе с оленьими (*Cervidae*) и жирафовыми (*Giraffidae*) в надсемейство *Cervoidea* (Gatesy, Arcander, 2000). Молекулярно-генетический анализ показал тесную филогенетическую связь кабарог с семейством *Cervidae* (Su et al., 1999; Hassanin, Douzery, 2003; Кузнецова и др., 2005).

В данной работе рассматриваются как виды семейства *Cervidae* Gray, 1821, так и кабарга. Поэтому, учитывая, что исследование не связано с вопросами систематики, для обозначения всех исследованных видов, исключительно для удобства изложения, будут использоваться выражения «олени» и «оленеобразные».

Характеристика материала. Наиболее многочисленный морфологический материал по северному оленю был собран на Таймыре (район р.Пясины), в Якутии (район Оленекской протоки) и в Томской обл. (левобережье Оби, Александровский р-н) в период с 1976 по 1989 год в результате промысловых отстрелов. Дополнительно привлечен краниометрический материал из Красноярского края (Енисейский и Северо-Енисейский р-ны) и таежной зоны Эвенкии, имеющийся в Сибирском зоологическом музее. Всего исследовано 398 особей северного оленя.

Все исследованные в данной диссертационной работе выборки северного оленя принадлежат к единому подвиду - *Rangifer tarandus sibiricus* Murrey, 1886 (Марков и др., 1994).

Морфологический материал по лосю (195 экз.) собран в Новосибирской области в 1980-1985 гг. также при проведении промысловых отстрелов.

Краниометрический материал по косуле (65 экз.) собран в 1985-1987 гг. в северо-западной части Горного Алтая (Шебалинский и Усть-Канский р-ны Республики Алтай) и на юге Алтайского края (Алтайский р-н).

Краниометрический материал по кабарге представлен выборкой (39 экз.) из района Телецкого озера (Турочакский р-н Респ. Алтай).

Суммарный объем исследованного в диссертации морфологического материала составил 697 особей.

При анализе морфометрической изменчивости копытных использованы рекомендуемые схемы промеров черепа и экстерьера (Banfield, 1961; Соколов, Данилкин, 1981; Марков, Саблин, Данилкин, 1994; Абрамов, Белов, Фалеев, 2000): наибольшая длина, основная длина, кондило-базальная длина, длина лицевой части, длина мозговой части, длина носовых костей, длина верхней диастемы, наибольшая ширина, ширина носовых костей, ширина лицевой части, скуловая ширина, ширина мозговой части, мастиоидная ширина, межглазничная ширина, ширина черепа в области затылочных мышечелков, вертикальный диаметр глазничного отверстия, роstralная высота, высота затылочной кости; длина тела, косая длина, длина передних ног, длина задних ног, охват тела, высота в холке, высота в крестце, длина головы, охват передних ног, охват задних ног, длина кисти, длина стопы, длина таза, охват шеи, длина уха.

Определение возраста лосей и северных оленей с точностью до года выполнено на основе гистологического анализа продольных срезов резцов, окрашенных гематоксилином, путем подсчета слоев цемента и нормального дентина (Клевезаль, Клейненберг, 1967).

При сборе морфологического материала у беременных самок лося исследовались эмбрионы. Всего были исследованы 138 эмбрионов лося разного возраста и пола. При анализе эмбриологического материала использовались вес и 6 промеров тела: высота в холке, высота в крестце, длина передних ног, длина тела, длина головы, обхват груди.

При исследовании эмбрионального роста, учитывая сжатые сроки гона, в качестве оценки возраста эмбрионов использовалась дата (число и месяц) гибели самки.

Статистический анализ. Для статистической обработки данных использовали общепринятые методы одномерной и многомерной статистики: коэффициент вариации, *t*-критерий Стьюдента, хи-квадрат, *F*-критерий Фишера, коэффициент корреляции Пирсона, линейную регрессию, метод главных компонент, нелинейное оценивание (Плохинский, 1961; Закс, 1976; Кендалл, Стьюарт, 1976; Животовский, 1991).

Для получения интегральных характеристик фенотипа выборки обрабатывались методом главных компонент с предварительным центрированием и нормированием (Рао, 1968; Кендалл, Стьюарт, 1976; Дубров, 1978; Браверман, Мучник, 1983; и др.).

Рассматривая компоненты как новые характеристики, для каждой выборки по ним рассчитывались средние, их ошибки и достоверность различий между выборками по t -критерию Стьюдента.

Для оценки скорости роста в популяциях, когда возраст животных в выборке был известен (лось, северный олень), значения первой компоненты использовались в качестве обобщенной размерной характеристики. Были построены нелинейные регрессии вида

$$Y = B_0 - B_1 e^{-kt},$$

где Y - размер особи (значение первой компоненты) в момент времени t (возраст в годах), B_0 и B_1 - константы. Это уравнение предложено Броди (Brody, 1945) и широко применяется для описания роста копытных (МакИвэн, 1975; Wood, Cowan, Nordan, 1962; Bandy, Cowan, Wood, 1970).

Для оценки достоверности построенной регрессии использовался коэффициент множественной корреляции R , который определяет связь выходной переменной (так называемой зависимой переменной) с, по меньшей мере, двумя входными переменными (так называемыми независимыми переменными) (Закс, 1976).

При анализе аллометрических зависимостей у разных видов использовалось уравнение простой аллометрии (Мина, Клевезаль, 1976; Рэф, Кофмен, 1986)

$$y = bx^k,$$

где y - размер какой-либо одной морфологической структуры, а x - размеры всего тела или другой структуры, с которой структура y сравнивается, b и k коэффициенты. Удобнее анализировать уравнение в его логарифмической форме, которая представляет собой уравнение прямой:

$$Y = kX + B,$$

где $Y = \ln y$, $X = \ln x$, $B = \ln b$.

Глава 3. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОЛЕНЕЙ.

3.1 Возрастная изменчивость

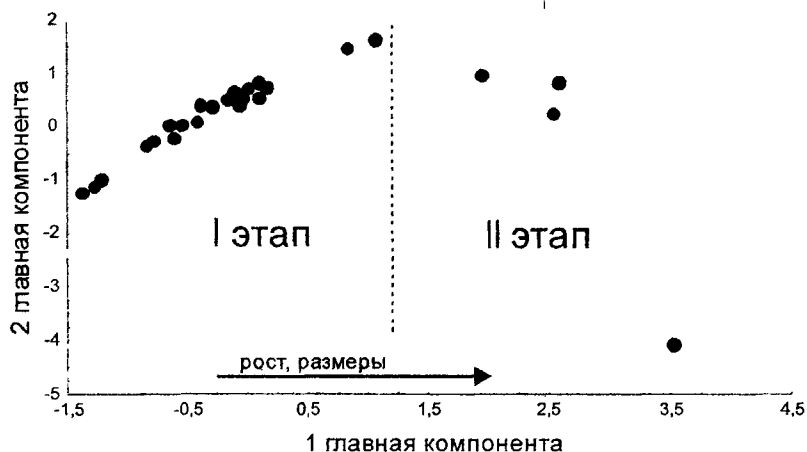
Как правило, наиболее выраженными различиями между особями являются возрастные (Берри, 1977). Возрастная изменчивость предполагает различия между онтогенетическими стадиями, как отдельного индивида, так и возрастными группами внутри одной популяции. В онтогенезе копытных выделяется два основных периода, резко различающихся условиями существования организма: пренатальный и постнатальный.

Пренатальный период. На основе имеющихся данных проведен сравнительный анализ размножения лося. Сроки гона и рождения молодняка, продолжительность беременности, а также общий характер процесса размножения у лося в разных частях ареала варьируют незначительно (Семенов-Тянь-Шаньский, 1948; Кнорре, 1959; Язан, 1972; Верещагин, Русаков, 1979; Данилов, 1986; Geist, 1963; Lent, 1974). В условиях Новосибирской области гон у лося проходит с конца августа до середины октября. Период массового спаривания протекает в относительно сжатые сроки во второй декаде сентября. Массовое рождение телят происходит в первой половине мая. Относительно более суровые условия зимовки объясняют небольшую долю (19%) полугодовалых самок, участвующих в размножении.

Рост эмбрионов лося протекает неравномерно, что выявляется при изучении, как веса, так и промеров тела эмбрионов, и, вероятно, является следствием чередования соотносительных процессов дифференцировки и митотического роста (Шмальгаузен, 1935; Бляхер, 1942; Мина, Клевезаль, 1976). В середине внутриутробного периода вес эмбриона составляет не более 20% веса при рождении. Увеличение массы и размеров, незначительное на первых этапах эмбриогенеза, с начала декабря ускоряется. Наибольшая скорость роста наблюдается в конце внутриутробного развития.

Анализ распределения эмбрионов в пространстве первой и второй главных компонент (рис.1), на которые приходится 93,5% и 4,7% общей изменчивости, соответственно, показывает, что в эмбриональном развитии лося можно выделить два этапа. Из анализа вкладов морфологических признаков в главные компоненты видно,

что начальный период внутриутробного развития характеризуется относительно более интенсивным ростом головы и отставанием конечностей. Второй этап, напротив, характеризуется резким увеличением скорости роста конечностей. В результате плод приобретает сложение характерное для новорожденных лосей.



главных компонент (Факторный ... , 1989), который, как показано при исследовании мелких млекопитающих, позволяет разложить всю изменчивость на связанную с возрастом и не зависимую от возраста (Thorpe, 1976; Галактионов и др. 1979; Фалеев, 1980, 1981, 1982; Atchley et al., 1981).

Анализировались выборки самцов и самок лося и северного оленя, состоящие из особей известного возраста, определенного при анализе срезов зубов. На долю первой компоненты приходится от 64 до 88 % общей изменчивости в зависимости от вида, пола анализируемых особей и возрастной однородности выборки. Как и предполагалось, первые компоненты во всех выборках лося и северного оленя имеют высокие коэффициенты корреляции с возрастом ($0,63 \leq r \leq 0,91$ при $p < 0,001$).

Возрастные группы лосей (рис.2) и северных оленей расположились вдоль первой главной компоненты в направлении увеличения размеров. Значительные морфометрические дистанции между сеголетками и особями старших возрастных групп – результат интенсивного роста черепа в первый год жизни. В силу уменьшения темпов роста с возрастом индивидуальные вариации размеров черепа перекрывают возрастные, причем перекрывание тем больше, чем больше возраст особей, составляющих группы. Взрослые животные образуют смешанную группу, в которой краниометрические различия между особями разного возраста незначительны. Достоверные различия между возрастными группами прослеживаются в выборках лося до 5 - 6 лет, а, в выборках северного оленя – до 4 лет.

Большинство признаков черепа вносят в первую компоненту примерно равные положительные вклады, что отражает их высокую изменчивость в связи с линейным ростом черепа в онтогенезе. Относительно меньшую связь с компонентой демонстрируют признаки, характеризующие размеры мозговой камеры. В первую очередь, это длина мозговой части черепа, высота затылочной кости, ширина носовых костей. Меньшая связь признаков с первой размерно-возрастной компонентой может означать их более раннее становление в онтогенезе.

Анализ выборок косули и кабарги также выявил высокую изменчивость большинства признаков в связи с линейным ростом черепа и относительно меньшую изменчивость признаков мозговой части.

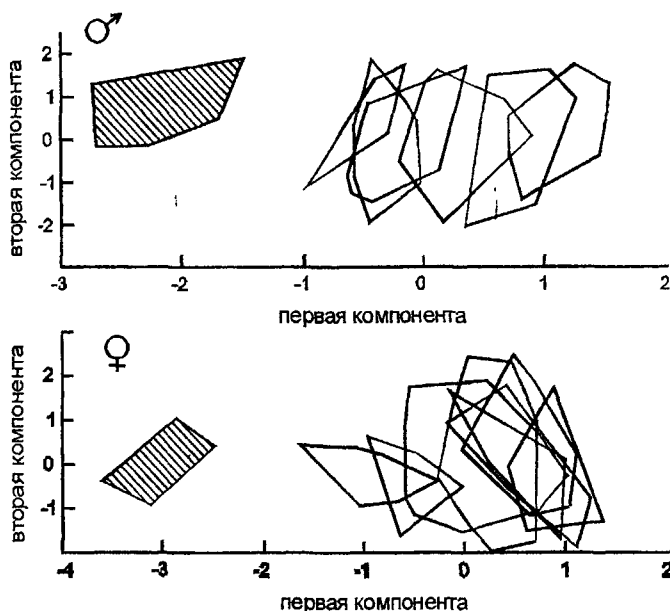


Рис. 2. Распределение возрастных групп лося (возраст определен с точностью до года) в пространстве 1 и 2 главных компонент (группы сеголеток заштрихованы).

Считается, что следующие за первой главные компоненты характеризуют соотносительную изменчивость различных частей черепа или, другими словами, изменчивость формы черепа. Анализ вкладов краниометрических признаков во вторую и третью главные компоненты показывает, что изменчивость формы черепа у всех исследуемых видов оленей связана, главным образом, с соотношением признаков длины и ширины черепа, т.е. с соотношением признаков, отличающихся временем становления в онтогенезе. По второй и третьей компоненте различий между возрастными группами лося и северного оленя не обнаружено. Корреляция второй и третьей компонент с возрастом не достоверна во всех анализируемых выборках. Следовательно, популяционная специфика формы черепа у оленей проявляется уже в первый год жизни и сохраняется в процессе дальнейшего роста особей.

Анализировалась возрастная изменчивость экстерьерных признаков лося и северного оленя. Интерпретация результатов компонентного анализа, выполненного на основе экстерьерных признаков, принципиально не отличается от анализа на основе черепных признаков. Первая главная компонента описывает изменчивость общих размеров тела в связи с возрастом, а следующие – изменчивость формы. Вдоль первой компоненты выделяются обособленные размерные группы, соответствующие определенному возрасту составляющих их особей. Продолжительность роста посткраниального скелета совпадает с продолжительностью роста черепа.

Основные преобразования формы тела в постнатальном периоде происходят у сеголеток, о чем свидетельствуют различия по первой и второй компонентам между сеголетками, добытыми в августе и сентябре. В раннем постнатальном периоде на фоне быстрого роста особей происходит преимущественное увеличение конечностей, т.е. сохраняется характер роста как в позднем плодном периоде. В старших возрастных группах форма тела практически не меняется.

Таким образом, у всех анализируемых видов оленей выделяются комплексы признаков, отличающиеся временем становления в онтогенезе. Популяционная специфика формы тела и черепа у оленей проявляется уже в первый год жизни и сохраняется в процессе дальнейшего роста особей.

3.2. Половые различия.

Исследовалась изменчивость морфологических признаков черепа, не связанная напрямую с ростом рогов. Проведенный анализ краниометрических признаков самцов и самок северного оленя и лося (рис.3) показал, что на начальных этапах постнатального роста самцы и самки значительно не различаются по размерам черепа. Различия накапливаются постепенно и становятся достоверными у относительно взрослых животных.

У лося достоверные различия по размерной первой главной компоненте между самцами и самками обнаруживаются у животных пятого года жизни и более старших, а у северного оленя – у полувзрослых (2,5 – 3 года) и взрослых особей.

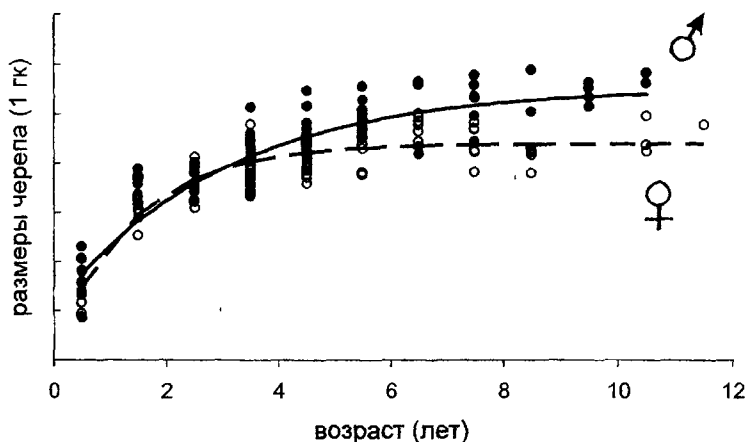


Рис. 3. Кривые роста самцов и самок лося

У северного оленя выявлено варьирование в выраженности размерных половых различий в разных популяциях. Степень размерных половых различий определяется размерами самцов, которые дольше, чем самки, сохраняют интенсивный рост после наступления половой зрелости.

Из анализа распределения косуль в пространстве краниометрических главных компонент можно заключить, что, по крайней мере, у взрослых животных, самцы имеют более крупный череп. У взрослых особей кабарги достоверных различий в размерах черепа не выявлено.

Что касается половых различий в форме черепа, то у всех исследованных видов они выявляются только у взрослых особей. Главным образом, это различия в соотношении признаков мозговой и лицевой части черепа, что объясняется различиями в скорости роста самцов и самок на поздних этапах роста. Достоверная ($p < 0,01$) разница между самцами и самками кабарги выявляется только по четвертой главной компоненте ($\lambda = 11\%$) и связана с большим размером клыков верхней челюсти у самцов по сравнению с самками.

Таким образом, разная продолжительность и скорость роста самцов и самок на конкретных этапах онтогенеза приводит к появ-

лению и увеличению половых различий в размерах и форме у взрослых особей. Фенотипические дистанции между самцами и самками тем больше, чем более выражен рост у самцов после наступления половой зрелости.

Глава 4. МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ

Проведенный анализ показал, что характер размерных межпопуляционных различий может меняться в зависимости от возраста исследуемых особей. При сравнении сеголетков северного оленя из четырех разных популяций выяснилось, что меньшие размеры черепа имеют особи из Якутии и Таймыра, то есть из тундровых популяций, что согласуется с распространенным мнением о меньших размерах тела тундровых оленей по сравнению с лесными. Полу-взрослые животные тундровых (якутская, таймырская) и лесной (томская) популяций имеют сходные размеры черепа. Среди взрослых животных крупные размеры черепа могут иметь особи и лесных (красноярская), и тундровых (якутская) популяций.

Выяснилось, что в начале постнатального периода скорость роста черепа у особей тундровых популяций выше, чем у особей лесной томской. Предполагается, что красноярские олени также имеют высокую скорость роста черепа.

У самцов продолжительность активного роста различна: самцы якутской популяции дольше других сохраняют высокую скорость роста. У самок из разных популяций торможение роста происходит примерно в одно и то же время, что, очевидно, связано с их ранним вступлением в размножение. Меньшая продолжительность активного роста самок обусловила меньшую выраженность их межпопуляционных различий по сравнению с самцами.

Отмеченный характер онтогенеза у особей тундровых популяций (малые размеры при рождении в сочетании с высокой скоростью роста) может иметь вполне определенный адаптивный смысл, поскольку в период вынашивания потомства тундровые олени совершают протяженные миграции, сопряженные со значительными энергетическими затратами. Кроме того, высокая скорость роста должна быть выгодна в условиях короткого вегетационного периода в северных широтах.

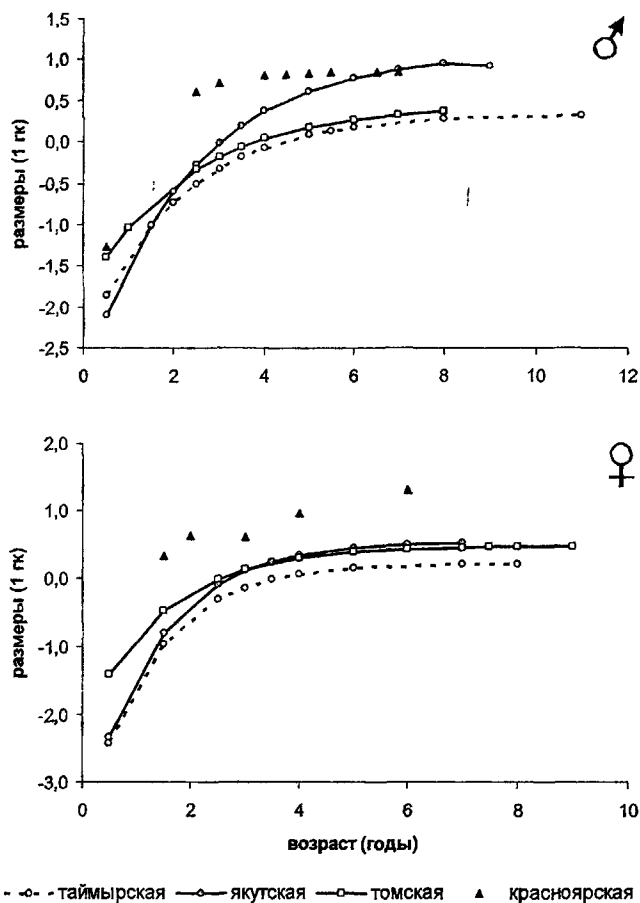


Рис.4. Кривые роста особей в разных популяциях северного оленя.

В форме черепа межпопуляционные различия у сеголетков не выражены. У взрослых особей наиболее выделяется по форме черепа томская популяция, особи которой характеризуются наименьшей скоростью роста. Т.е., различия в форме черепа в боль-

шей степени проявляются у животных, отличающихся скоростью роста.

Регистрируемая межпопуляционная изменчивость формы черепа связана, главным образом, с соотношением признаков длины и ширины черепа, а также с относительной длиной зубного ряда. Так, взрослые особи томской популяции характеризуются относительно меньшей шириной мозгового черепа, меньшей шириной межглазничного промежутка и относительно меньшей длиной зубного ряда. Известно, что у мелких млекопитающих изменчивость этих признаков также может отражать различия в скорости роста особей.

Межпопуляционные различия экстерьерных признаков исследовались в трех популяциях: таймырской, якутской и томской. Особи томской популяции являются наиболее крупными как среди сеголетков, так и среди взрослых особей.

Межпопуляционные различия в форме тела и у молодых и у взрослых оленей связаны, главным образом, с длиной конечностей. Таежные северные олени томской популяции характеризуются относительно более длинными ногами, а также относительно меньшей длиной тела, охватом тела и шеи по сравнению с оленями тундровых популяций, таймырской и якутской.

Описываемые различия в длине конечностей между географическими формами северных оленей отмечаются многими авторами и чаще всего объясняются адаптацией к глубокому снежному покрову. Следует, однако, подчеркнуть, что размеры организмов определяются комплексом разнообразных факторов. Показано, что потери тепла через конечности могут быть довольно значительными, так что дистальные отделы (вместе с носовым зеркалом) «играют роль тепловых окон, через которые осуществляется регуляция отдачи тепла из организма» (Сегаль, Игнатов, 1974; Соколов, Кушнир, 1986). Поэтому тундровым оленям в условиях более низких температур энергетически выгоднее иметь более короткие конечности. У северных оленей, по-видимому, наблюдается подтверждение известного правила Аллена об увеличении конечностей и придатков тела у теплокровных животных с севера на юг.

Таким образом, межпопуляционные различия проявляются уже на относительно ранних этапах онтогенеза. От продолжительности и скорости роста особей в разных популяциях зависят характер межпопуляционных различий и величина фенотипических дис-

танций. Меньшая продолжительность активного роста самок обусловила меньшую выраженность их межпопуляционных различий по сравнению с самцами.

Глава 5. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗНЫХ ВИДОВ ОЛЕНЕЙ

При сравнении коэффициентов корреляции краниометрических признаков с первой (размерно-возрастной) главной компонентой выяснилось, что характер изменчивости рассматриваемых признаков сходен у всех анализируемых видов оленей. Признаки, рано формирующиеся в онтогенезе, такие, как длина мозговой части, межглазничная ширина, длина зубного ряда, имеют меньшую изменчивость по сравнению с остальными признаками. Причем изменчивость этих признаков меньше у более мелких видов оленей, таких, как косуля и кабарга.

Как было показано при исследовании межпопуляционной изменчивости (Гл.4.), с признаками, рано формирующимися в онтогенезе (прежде всего – длиной мозговой части), связаны основные различия в форме черепа между северными оленями из разных популяций. Различия в относительных размерах мозговой камеры объясняются различиями в скорости роста, что может быть справедливо и при анализе межвидовых различий.

Рассмотрение аллометрических зависимостей дает возможность установить, какие изменения формы вызываются неравномерным ростом, а какие – изменением программы развития. Анализировалась зависимость длины мозговой части от общей длины черепа.

Коэффициент k интерпретируется как отношение удельных скоростей роста признаков (Мина, Клевезаль, 1976). Этот коэффициент объясняют неравной чувствительностью двух органов к воздействию одних и тех же факторов (Teissier, 1960).

Статистически достоверных различий между аллометрическими коэффициентами k у рассматриваемых видов не обнаружено, из чего следует, что рост исследуемых видов оленей осуществляется на основе сходной онтогенетической программы.

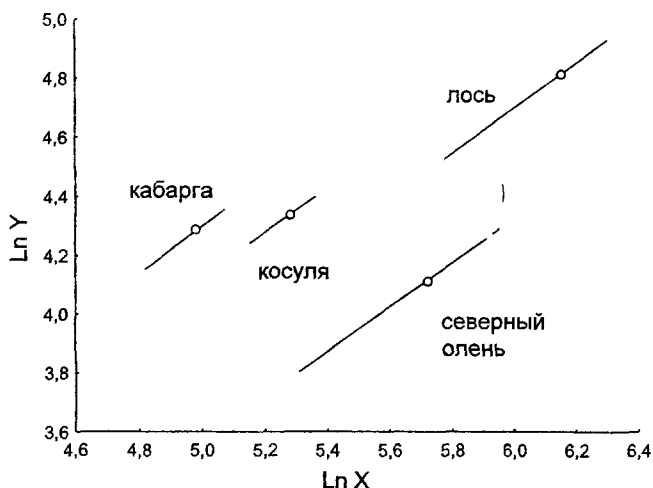


Рис.5. Зависимость длины мозговой части черепа (Y) от общих размеров черепа (X) у разных видов оленей.

Различия в значениях коэффициента B в данном случае отражают действие морфогенетического фактора до начала того периода, в течение которого происходит аллометрический рост, описываемый данными уравнениями, то есть, различия во времени формирования части тела. В нашем исследовании все виды достоверно ($p < 0,001$) различаются по коэффициенту B , и, следовательно, различаются по времени становления мозговой части черепа в онтогенезе. Среди изучаемых видов северный олень характеризуется наиболее поздним становлением мозговой части черепа, а лось, соответственно, наибольшим значением B и более ранним становлением мозговой части.

Таким образом, рост в постнатальном периоде происходит у разных видов оленей на основе сходной онтогенетической программы. Вместе с тем, наблюдаются различия, связанные с разными сроками становления отдельных признаков, что в конечном итоге приводит к появлению различий в форме черепа. Видовая специфика строения черепа формируются в раннем онтогенезе.

Выводы:

1. Выявлено сходство в проявлении разных форм морфологической дифференциации. Показано, что продолжительность и скорость роста особей являются основными факторами формирования внутрипопуляционного морфологического разнообразия оленей в постнатальном периоде.

2. Внутритрубное развитие лося протекает неравномерно. Начальный период эмбрионального роста связан с преимущественным увеличением головы. Второй этап характеризуется интенсивным ростом конечностей. Не выявлено различий в скорости роста между эмбрионами разного пола.

3. На основе анализа изменчивости морфометрических признаков выделены их взаимосвязанные совокупности, отражающие различия в скорости и продолжительности роста особей. Относительно меньшую изменчивость по сравнению с лицевой частью демонстрируют признаки мозговой части черепа. Популяционная специфика формы черепа и тела у оленей проявляется уже в первый год жизни и сохраняется в процессе дальнейшего роста особей.

4. Половые различия в строении черепа у оленей отсутствуют на начальных этапах постнатального роста, накапливаются с возрастом и становятся достоверными, когда рост самок замедляется. Выраженность размерных половых различий связана с большей скоростью и продолжительностью роста самцов после наступления половой зрелости. Регистрируемые половые различия в форме черепа у взрослых оленей отдельных видов связаны с более продолжительным ростом самцов.

5. Характер межпопуляционных морфологических различий у северных оленей во многом определяется скоростью и продолжительностью роста особей. Северные олени из томской популяции отличаются меньшей скоростью роста по сравнению с таймырскими, якутскими и красноярскими оленями. Наибольшей продолжительностью активного роста после наступления половой зрелости характеризуются олени якутской популяции.

6. Анализ аллометрической зависимости между размерами мозговой камеры и общими размерами черепа оленей показал, что рост черепа в постнатальном периоде у исследованных видов происходит на основе сходной онтогенетической программы. Видовая специфика строения черепа определяется в самом раннем онтогенезе.

1. Абрамов С. А. Изменчивость морфометрических признаков северного оленя // Материалы VI териологического съезда. Москва. 1999. С.7.

2. Абрамов С. А. Краниометрическая изменчивость горных баранов // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов/ Тезисы докладов IV Международной научной конференции. Томск. 1999, С.5-6.

3. Абрамов С.А., Унжаков В.В. Особенности размножения и эмбрионального роста лося в Новосибирской области // Материалы конференции "Особо охраняемые территории Алтайского края и сопредельных территорий ... " / IV региональная научно-практическая конференция. Барнаул, 1999. С.72-73.

4. Абрамов С.А. , Белов С.Н. , Фалеев В.И. Краниометрическая изменчивость дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) в связи с особенностями роста // Зоол. журн., 2000. Т. 79, вып. 7, с. 844-850.

5. Фалеев В.И., Дупал Т.А., Абрамов С.А. Изменчивость величины половых различий в популяциях полевок (*Rodentia, Cricetidae*) // Сибирский экологический журн., 2002. №6.

6. Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Елифанцева Л.Ю., Дупал Т.А., Поздняков А.А., Абрамов С.А. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих/ Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. - 232с.

7. Абрамов С.А. Изменчивость в онтогенезе у оленей // Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию ИСиЭЖ СО РАН. Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 99.

8. Фалеев В.И., Ковалева В.Ю., Назарова Г.Г., Абрамов С.А., Музыка В.Ю., Елифанцева Л.Ю. Оценка наследуемости компонент многомерной краниометрической изменчивости // Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию ИСиЭЖ СО РАН. Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 198-199.

Отпечатано в типографии Новосибирского
государственного технического университета
630092, г. Новосибирск, пр. К. Маркса, 20, тел. 346-08-57
формат 60х84/16, объем 1, 5 п.л., тираж 120 экз.,
заказ № 1220, подписано в печать 16.11.05 г.

1

2

3

4

5

6

7

8

2

3

4

5

6

7

8

№24983

РНБ Русский фонд

2006-4

29930