

(01) _____
организация - переводчик (полн. и сокр.); аббревиатура ЦООНТИ/ВНОВсесоюзный центр переводов научно-технической
литературы и документации (ВЦНТ)(02) № перевода P-356I3
организации; ЦООНТИ/ВНО
(03) М. (04) 289 (СССР)
город страна
(05) Дата выполнения перевода 1983
(06) Язык оригинала 045 (англ.)
(07) Переводчик Ерёмин Н.Ф.
(08) _____ (09) 1, 11
редактор обозначение(11) Рег. № _____
(12) УДК _____
(13) 38.31.23 7
индексы Рубрикатора ГАСНТИ/МСНТИ
(14) ↑ ПИИ (15) _____
организация - поставщик копий шифр хранения
(16) I (ст. из журн.) (17) 570 (рус)
вид оригинала язык перевода
(18) 26 (19) II (20) 22
кол-во стр. кол-во ил. кол-во библиогр.(21) Автор (ы) Мак-Гоун К.
(22) Заглавие перевода ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ РОСТ У ТРЕХ ИХТИОЗАВРОВ: ICHTHYOSAURUS COMMUNIS, I. BREVICEPS И STENOPTERYGIUS QUADRISCISSUS (REPTILIA, ICHTHYOSAURIA)
(23) Аннотация (реферат) Изменения морфологических пропорций роста у нижнеюрских ихтиозавров, установленные по музейным экземплярам, обсуждаются относительно возможного их значения и соответствия функциональной морфологии хвоста
(24) Ключевые слова палеонтология, нижняя юра, ихтиозавры, дифференциальный рост, функциональная морфология

(25) Заглавие перевода на рус. языке

(31) Автор (ы) McGOWAN C.
(32) Заглавие оригинала DIFFERENTIAL GROWTH IN THREE ICHTHYOSAURS: ICHTHYOSAURUS COMMUNIS, I. BREVICEPS AND STENOPTERYGIUS QUADRISCISSUS (REPTILIA, ICHTHYOSAURIA)(33) + ROYAL ONTARIO MUSEUM
коллективный автор/коллективный организатор мероприятия(34) _____
наименование и номер мероприятия(35) + LIFE SCIENCES CONTRIBUTIONS
основное заглавие источника(36) _____
обозначение серии; заглавие серии(37) _____
место издания; место проведения мероприятия - город; страна(38) Дата 1973
издания; проведения меропр.(42) I-2I
стр.(39) 93
том(41) _____
№(43) _____
номер переиздания; характер переизданияРедактор, ФИО Честова Т.П.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ РОСТ У ТРЕХ ИХТИОЗАВРОВ: *ICHTHYOSAURUS COMMUNIS*, *I. BREVICEPS* И *STENOPTERYGIUS QUADRISCISSUS* (REPTI- LIA, ICHTHYOSAURIA)

Мак-Гоун К.^х

Краткое содержание

Изменения в морфологических пропорциях роста исследовались у нижнеюрских ихтиозавров *Ichthyosaurus communis* Conybeare 1822, *I. breviceps* Owen 1831 и *Stenopterygius quadriscissus* 1858. Константы роста α и b в аллометрическом уравнении $y = bx^{\alpha}$ были вычислены с применением регрессионного анализа, модели II Бартлетта и методом приведенной главной оси Кермакса и Халдейна.

Внутричерепной рост проходил в основном изометрически у всех трех видов. Рост глазницы имел отрицательную аллометрию у *I. communis* с некоторыми признаками положительной аллометрии у *I. breviceps*. Наружные ноздри имеют положительный аллометрический рост у *I. communis*. Имеются доказательства того, что рост верхней челюсти имел отрицательную аллометрию у *I. breviceps* и положительную аллометрию у *Stenopterygius quadriscissus*. Независимое свидетельство говорит о том, что положительный аллометрический рост верхней челюсти характерен для длинноплавниковых.

Рост головы относительно тела имел отрицательный аллометрический характер у *I. communis* и *S. quadriscissus*, в то время как рост передних плавников был в основном изометричен. У *I. quadriscissus* площадь хвоста и спинного плавника увеличивались экспоненциально и спинной плавник начинал ложиться вперед пропорционально дальше. Имелась тенденция к увеличению угла изгиба хвоста. Обсуждается возможное значение этих изменений в соответствии с функциональной морфологией хвоста.

Введение

При систематическом исследовании лейасовых широкоплавниковых помощник смотрителя Отдела палеонтологии позвоночных Королевского музея Онтарио и профессор Факультета зоологии Торонтского университета

ихтиозавров^{I7} было необходимо определить, связан ли дифференциальный рост с наблюдаемыми различиями видов. *Ichthyosaurus intermedius Conybeare* и *I. communis Conybeare*, как было показано, соответственно представляют собой верхнюю и нижнюю части растущего ряда, но критическая оценка роста не производилась. В настоящем исследовании сообщается о явлении роста у трех видов: *I. communis*, *I. breviceps* (оба нижнелейасового возраста) и *Stenopterygius quadriscissus* (верхний лейас).

Многочисленные аллометрические исследования роста проводились на ряде животных со времен классической работы Хаксли^{I2} по этой теме на ракообразных^{I5}, рыбах^{I6}, пермских земноводных *Diplosaurus*²⁰ и плейстоценовых улитках⁸. Аллометрический рост выражается уравнением $y = bx^{\alpha}$, где y — размер органа, x — размер тела, α — аллометрическая константа роста, b — константа, которая численно равна размеру органа, когда размер тела равен единице^{I2,9}. Это экспоненциальное уравнение может быть превращено в линейную логарифмическую форму, $\log y = \log b + \alpha \log x$. Серьезной критикой большинства исследований является отсутствие критериев значимости результатов. Гоулд⁹, стр. 600 отмечал, что даже довольно высокие величины α могут не обязательно значительно отличаться от единицы и связаны с увеличением толщины париетальной кости относительно длины черепа у *Diplosaurus magnicornis*. Хотя величина α была высокой (1,79), она незначительно отличается от единицы, несмотря на высокий коэффициент корреляции ($r = 0,88$). Иногда отступления от простой аллометрии делались для "соответствия" линейной логарифмической трансформации с незначительными результатами (прекрасный обзор этой темы см. у Гоулда⁹). Исследования аллометрии, следовательно, должны включать проверки значимости оценок констант роста.

В аллометрических исследованиях α и b часто определяются регрессионным способом методом наименьших квадратов логарифмически трансформированных значений размеров органа и тела. Однако, метод наименьших квадратов — методика регрессионного анализа, модель I, где допускается, что независимая переменная (X) измеряется без ошибок²². Если обе величины — x и y — измеряются с ошибкой, необходимо применять модель II регрессионного анализа, если необходимо определить критерии значимости. Предложена^{I3} методика приведенной главной оси для оценки α и b , где используется приве-

денная главная ось эллипса корреляции, независимо от модели регрессии. Приведенная главная ось может быть рассчитана по необработанным данным или логарифмически преобразованным с помощью различных уравнений, которые дают несколько отличающихся друг от друга величин α и b ¹³, стр. 40. Метод приведенной главной оси имеет то преимущество, что является независимым от изменения масштаба, но определения критерия значимости невозможны. Метод регрессионного анализа по модели II, разработанный Бартлеттом³ и поддерживаемый Симпсоном с сотр.²¹ дает и доверительные интервалы, и критерии значимости оценок α и b и, следовательно, предпочтителен. Известно несколько других методов. Кидвелл и Чейс¹⁴ дали положительную оценку десяти из них при расчетах роста на ЭМ. Они установили, что самыми точными являются 4 метода: метод приведенной главной оси по логарифмам данных, метод Бартлетта с расчетами по логарифмическим данным и два регрессионных метода наименьших квадратов.

Но даже при том, что метод наименьших квадратов представляет собой регрессионный анализ, модель I, им продолжают пользоваться и Гоулд⁹; стр. 600 отметил, что при высоких корреляциях между двумя переменными (x и y) метод регрессии наименьших квадратов и метод приведенной главной оси дают почти идентичные результаты. Браун и Дэвис⁴, исследующие аллометрический рост у таракана *Ectobius*, отметили неприемлемость используемого метода наименьших квадратов, но все еще включали пределы для α и b и критерии значимости, полученные этим методом. Однако, они также использовали модель II метода Бартлетта и нашли, что результаты сопоставимы. Из всех описанных выше методов, метод наименьших квадратов, видимо, дает лучшее соответствие для известных данных, давая значения для α и b , которые наиболее подходят для прогноза за пределами исходных данных. Следовательно, имеет смысл включать оценки α и b по методу наименьших квадратов наряду с методами Бартлетта и Керманка и Холдена.

Материалы и методы

Измерения проводились: на 35 образцах *I. communis* (нижний лейас, геттинген и синемур) из Великобритании, семи образцах *I. breviseris*, нижний лейас (геттинген и синемур) из Великобритании и девять экземпляров *S. quadriscissus*, верхний

лейас (нижний тоар) Германия (рис. I). Дополнительные данные были получены по фотографиям пяти экземпляров *S. quadriscissus*¹⁰ и для пяти эмбрионов представителей этого вида, представленных Фраасом⁷. Сокращения, используемые для изученной коллекции, следующие: BC – коллекция Боца, в настоящее время находящаяся в университете Юного Уэльса и Монтгомеришира, Кардифф, BMNH – Британский музей (естественной истории), Лондон, CM – музей Карнеги, Питтсбург, GS – геологическая служба, Лондон, LCM – музей округа Лейчестер, OUM – музей Оксфордского университета, ROM – королевский музей в Онтарио, SMC – Седвикский музей Кембриджского университета, SSC – коллекция Стрита, в ведении фирмы "Кларкшой компани", Стрит, округ Сомерсет, USNM – Национальный музей США, Вашингтон.

Все измерения (в сантиметрах) были выполнены штангенциркулем с точностью до 0,01 см, за исключением тех случаев, когда длина тела мерялась лентой с точностью до 0,1 см.

Оценка α и β

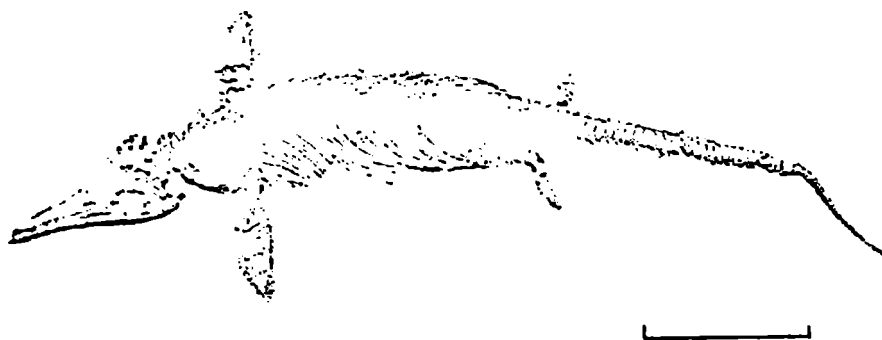
Метод Бартлетта использовался для оценки α и β с вероятностью 95%, а также, чтобы проверить значимость результатов. Метод приведенной главной оси Кермак и Халдена (рассчитанный по логарифмам данных) и метод наименьших квадратов использовались для получения сопоставимых величин α и β . Все расчеты были выполнены на ЭВМ 370/165 Университета при Торонтском компьютерном центре по программам ALOMET, LINREG и BARTLT (доступных автору). Последняя программа была переработанной программой Дэвиса⁶, стр. 200. В методу приведенной главной оси использовались натуральные логарифмы, в то время как в других методах использовались десятичные логарифмы.

Доверительные пределы и уровни значимости

Метод Бартлетта использовался для оценки 95%-ной вероятности α и β и расчета трех критериев значимости, каждый с (п-3) степенями свободы, следующим образом: 1) для проверки, значительно ли α отличается от 0, т.е. для проверки значимости регрессии, 2) для проверки, значительно ли α отличается от единицы, т.е. значительно ли отклонение от изометрического роста, 3) для проверки линейности зависимости между x и y , т.е. является ли рост прос-

тым без изменений константы аллометрического роста α' . Эти три статистических критерия в дальнейшем обозначаются T_0 , T_I и T_L . Вероятности обозначаются соответственно $P \leq 0,001$ как XXX, $0,01 \leq P < 0,001$ как жж, $0,05 > P > 0,01$ как ж, $0,1 > P > 0,05$ как † (близкая к значимой), $P > 0,1$ как ns (незначимая).

A



B



C



Рис. I. Представительные образцы трех видов ихтиозавров (шкала длиной 50 см):

A. *Ichthyosaurus communis*, BMNH 2013

B. I. breviceps BMNH 43006.

C. Stenpterygius quadriscissus BMNH P4086

Размер и колебания размеров

В любом аллометрическом исследовании выбранный исходный размер служит общей единицей измерений тела. Для большинства моих исследований в качестве репера используется длина челюсти с предпочтением ее длине тела, так как многие скелеты неполные. Длина челюсти используется с предпочтением перед длиной черепа, так как она может быть измерена более легко и более точно.¹⁸ Прогнозируемые колебания размеров были взяты такие, в которые попадают 95% популяции; т.е. $X + 1,96S$, где X — средняя длина челюсти и S — стандартное отклонение.

Параметры, используемые при исследованиях роста

Внутричерепной рост изучался сравнением признаков черепа ("Органы") с длиной челюсти ("Размер тела"). Используемыми черепными признаками (рис.2А) являются длина морды, диаметр глазницы, длина наружных ноздрей, длина премаксимального сегмента (расстояние между концом морды и передним концом верхней челюсти) и длина доносового сегмента (расстояние между концом носа и передним краем наружных ноздрей). Относительные изменения в пропорциях тела изучались сопоставлением признаков тела с длиной тела минус череп. Используемыми признаками тела (рис. 2Б) являются длина челюсти, длина переднего плавника и ширина переднего плавника.

Изменения в форме хвоста у *S. quadriscissus* оценивались измерением угла изгиба хвоста (рис.2С) и сравнением определяемой площади заднего плавника с длиной тела до хвоста. Площадь хвостового плавника определялась приравниванием хвоста к треугольнику и определением произведения половины основания (рис.2Сб) и высоты (рис.2С: h). Длина тела до хвоста (рис.2С: p) измерялась от конца носа до хвостового стебля. Изменения, имевшие место в спинном плавнике, определялись по замерам его площади (принятием ее за треугольник, как в случае хвоста), определением его формы и его относительного положения. Так как все эти данные получены с фотографий и, следовательно, имеют ошибку (оцениваемую эмпирически как 10%), невозможно вычислить какую-либо из констант роста. Однако, коэффициент корреляции был определен в каждом случае и

критерий значимости (t) оценивался обычным способом²¹, стр. 242.

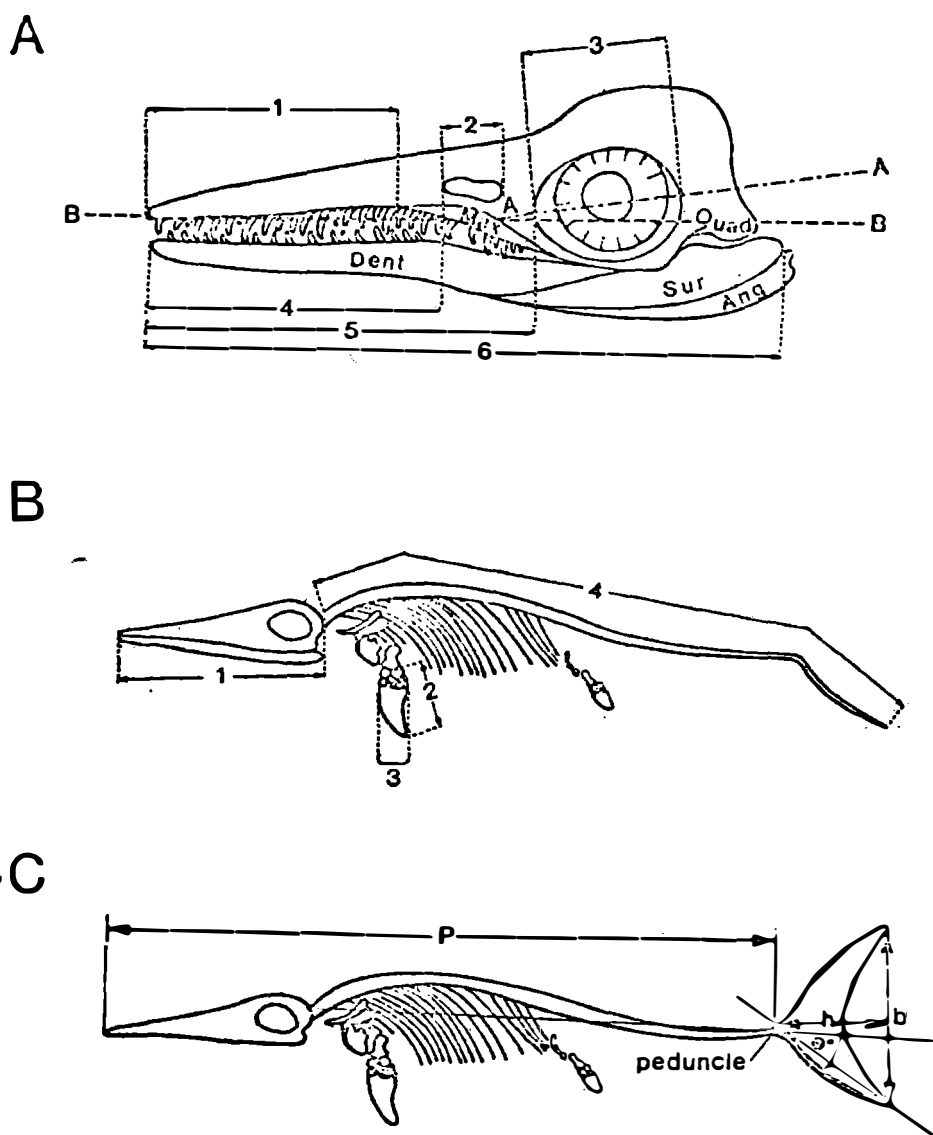


Рис..2. Стандартные измерения описанных мтиозавров:

А. Рисунок черепа, показывающий измерения черепа: 1-длина премаксиллярного сегмента; 2-длина наружных отверстий ноздрей; 3-диаметр глазницы; 4-длина доносого сегмента; 5-длина морды; 6-длина челюсти; В-В-продолная ось черепа; Ang-угловой; Dent-зубной; Quad-квадрат; Sur-близуговой; Max-максилла

В. Рисунок, показывающий размеры тела: 1-длина челюсти; 2-длина

переднего плавника; 3-ширина переднего плавника; 4-длина тела (без черепа)

С. Рисунок, показывающий органы, измеряемые в процессе исследований роста хвоста: Р-длина тела до хвоста; b -длина основания треугольника, образованного между концами хвостового плавника и стеблем хвоста; h - высота треугольника, измеренного при прямых углах к основанию, θ° - угол изгиба хвоста, I-стебель

Результаты

Метод Бартлетта, приведенной главной оси и метод наименьших квадратов дают в значительной степени сходные оценки α и b , особенно когда коэффициент корреляции (r) высокий (таблица I). За одним возможным исключением (рост глазницы у *I. breviceps* рост был простой без изменений, имеющих место в аллометрической константе роста α в процессе онтогенеза.

Обсуждение

Внутричерепной рост

Внутричерепной рост был в основном изометричным (таблица I). У всех трех видов относительная длина морды остается постоянной в течение жизни, как и относительная длина предносового сегмента. У обоих, *I. breviceps* и *S. quadriscissus* величины для длины домаксимального сегмента довольно далеко отклоняются от единицы, будучи соответственно 1,420 и 0,652. Из-за маленького размера выборок, на которых основывались оценки, однако, отклонения статистически незначимы. Рост доносового сегмента (который имеет аналогичные домаксимальному сегменту размеры, см. рис. 2А) изометричен у *I. breviceps* и *S. quadriscissus*, таким образом, очевидно, что аллометрический рост в верхних челюстях имеет место. Имеется свидетельство того, что рост верхней челюсти отрицательно аллометричен у *I. breviceps* и положительно аллометричен у *S. quadriscissus*. Положительный аллометрический рост верхней челюсти может иметь тот же характер, что и у длинных плавников. В процессе эволюции длинноплавниковых, существовала тенденция к снижению размеров верхней челюсти, но в послелейасовое время это имело обратный характер^{19, рис. 6}. Если длинноплавниковые виды распределить в порядке возрастания длин черепа взрослых жи-

вотных, видно, что самые крупные виды будут иметь относительно более длинные верхние челюсти (рис.3). Следовательно, тенденция верхней челюсти, заметная в процессе эволюции длинноплавниковых видов, объяснима с точки зрения аллометрического роста.

Рост глазницы изометричен у *S. quadriscissus* и *I. communis*, но может быть положительно аллометричен у *I. brevisceps* ($\alpha = 1,620$). Здесь незначимые параметры приписываются небольшим размерам выборок ($n=6$), так как коэффициент корреляции высокий ($r = 0,945$). Небольшой размер выборок может быть также причиной низких величин T_L , хотя здесь может быть также отклонение от простого роста в этом признаке. Рост наружных ноздрей имеет положительную аллометрию у *I. communis* ($\alpha = 1,356$), но результаты у двух других видов, где коэффициенты корреляции низкие, неоднозначны. Предполагается, что колебания в размере ноздрей, возможно, коррелируют скорее с обонянием, чем с дыханием¹⁹ и с возрастом у *I. communis* острота обоняния может увеличиваться. Однако, по таким данным выводы делать надо с большой осторожностью.

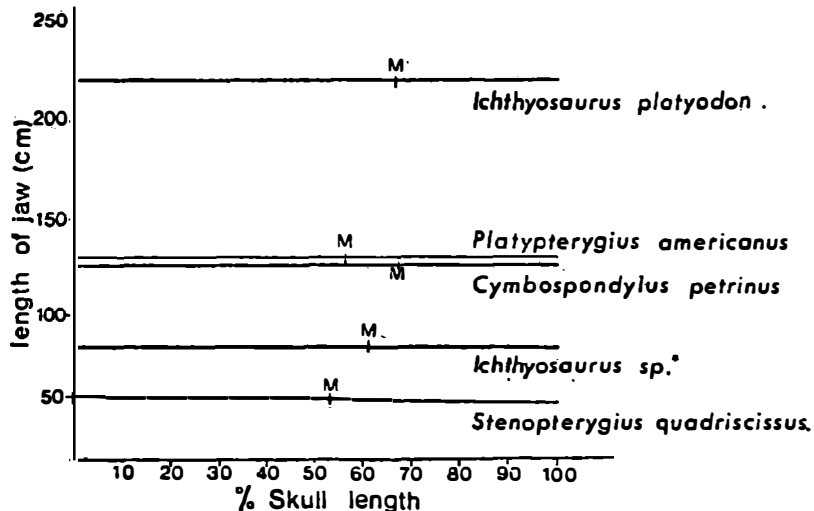


Рис. 3. Относительная длина верхней челюсти у длинноплавниковых ихтиозавров; виды распределены в порядке максимальных длин челюсти: М-положение переднего конца верхней челюсти (конец верхней челюсти справа). *Ichthyosaurus sp.** - новый вид нижнелейасовых длинноплавниковых, ранее не описанный Мак-Гаун, в печати.
1 - длина челюсти (см); 2 - длина черепа

Таблица I

Вычисленные величины α и b для признаков тела и черепа у *Ichthyosaurus communis*, *I. breviceps* и *Stenopterygius quadriscissus*

CHARACTERS ¹		HARTLETT'S					
y	x	n	r	α	b	95% confidence limits for α 16	95% confidence limits for b 16
<i>Ichthyosaurus communis</i>							
length of snout ⁶	length of jaw ¹¹	27	0.993	0.988	0.652	0.936 - 1.039	0.644 - 0.660
diameter of orbit ⁷		22	0.979	0.916	0.299	0.815 - 1.018	0.283 - 0.315
length of external naris ⁸		20	0.930	1.356	0.025	1.099 - 1.669	-0.016 - 0.666
length of prenasal segment ⁹		21	0.979	0.972	0.534	0.868 - 1.075	0.519 - 0.550
length of premaxillary segment ¹⁰		23	0.979	0.948	0.521	0.852 - 1.045	0.509 - 0.533
length of jaw ¹¹	length of body ¹⁴	18	0.980	0.753	0.921	0.676 - 0.855	0.903 - 0.939
length of forefin ¹²		16	0.970	1.007	0.115	0.870 - 1.176	0.083 - 0.147
width of forefin ¹³		18	0.966	0.977	0.059	0.834 - 1.125	0.030 - 0.088
<i>Stenopterygius quadriscissus</i>							
length of snout ⁶	length of jaw ¹¹	9	0.983	0.950	0.809	0.810 - 1.247	0.796 - 0.821
diameter of orbit ⁷		10	0.938	0.882	0.307	0.351 - 1.194	0.284 - 0.331
length of external naris ⁸		7	0.051	0.221	1.349	-1.199 - 4.156	1.250 - 1.448
length of prenasal segment ⁹	length of body ¹⁴	6	0.980	0.894	0.831	-0.310 - 1.226	0.812 - 0.851
length of premaxillary segment ¹⁰		8	0.822	0.652	1.669	0.257 - 1.458	1.634 - 1.704
length of jaw ¹¹	length of body ¹⁴	9	0.926	0.357	7.085	0.152 - 0.498	7.058 - 7.112
length of forefin ¹²		9	0.950	1.023	0.099	0.627 - 1.353	0.042 - 0.157
width of forefin ¹³		9	0.954	0.754	0.163	0.468 - 0.980	0.123 - 0.204
<i>S. quadriscissus</i> (includes embryos)							
length of jaw ¹¹	length of body ¹⁴	13	0.970	0.507	3.363	0.428 - 0.601	3.340 - 3.386
<i>Ichthyosaurus breviceps</i>							
length of snout ⁶	length of jaw ¹¹	7	0.957	1.172	0.314	0.830 - 1.600	0.230 - 0.329
diameter of orbit ⁷		6	0.945	1.620	0.045	0.466 - 4.280	-0.002 - 0.091
length of external naris ⁸	length of jaw ¹¹	7	0.661	1.350	0.037	-2.768 - 3.411	-0.077 - 0.151
length of prenasal segment ⁹		6	0.809	1.134	0.247	0.270 - 1.413	0.230 - 0.264
length of premaxillary segment ¹⁰		7	0.969	1.420	0.107	0.700 - 2.008	0.082 - 0.133

Продолжение таблицы I

METHOD ²			REDUCED MAJOR AXIS ³ METHOD CALCULATED FROM LOGARITHMIC DATA		LEAST SQUARES VALUES ⁴		INFERRED ⁵ GROWTH PATTERNS
T ₀	T ₁	T _L	α	b	α	b	
10.988***	0.490 ns	70.491***	0.998±0.022	0.630±0.074	0.992	0.644	simple isometry ¹⁷
9.068***	1.740†	6.096***	0.931±0.040	0.284±0.137	0.956	0.303	simple isometry ¹⁷
10.325***	2.985**	3.077**	1.363±0.112	0.025±0.386	1.268	0.034	simple, positive allometry ¹⁸
8.507***	0.583 ns	69.081***	1.007±0.044	0.475±0.151	0.986	0.501	simple isometry ¹⁷
10.724***	1.137 ns	24.782***	0.961±0.040	0.497±0.138	0.949	0.519	simple isometry
13.034***	4.174***	4.759***	0.734±0.034	1.007±0.157	0.731	1.025	simple, negative allometry ¹⁹
10.081***	0.110 ns	24.983***	0.992±0.060	0.124±0.278	0.930	0.163	simple isometry ¹⁷
8.681***	0.343 ns	30.436***	0.996±0.061	0.054±0.282	0.946	0.068	simple isometry
6.341***	0.631 ns	75.420***	0.913±0.054	0.928±0.203	0.898	0.980	simple isometry ¹⁷
3.047*	0.854 ns	31.523***	1.012±0.110	0.189±0.412	0.951	0.238	simple isometry
0.398 ns	1.104 ns	8.145***	1.044±0.394	0.065±0.455	0.059	3.779	simple, may have negative allometry-but inconclusive ²⁰
3.023*	1.203 ns	102.006***	0.936±0.074	0.711±0.275	0.919	0.752	simple isometry ¹⁷
4.403**	1.458 ns	17.580***	0.682±0.137	1.492±0.511	0.561	2.340	simple, some evidence ²¹ of negative allometry
3.670*	12.370***	6.132 ns	0.416±0.052	5.311±0.255	0.385	6.163	simple negative allometry ¹⁹
4.967**	0.160 ns	7.073***	1.101±0.114	0.068±0.557	0.047	0.088	simple isometry ¹⁷
4.921**	2.682*	14.901***	0.812±0.081	0.123±0.398	0.775	0.147	simple negative allometry ¹⁹
12.312***	7.429***	36.365***	0.511±0.034	3.301±0.155	0.496	3.534	simple negative allometry ¹⁹
4.837**	1.507 ns	204.570***	1.177±0.129	0.310±0.395	1.127	0.361	simple isometry ¹⁷
3.789*	1.914 ns	0.555 ns	1.639±0.217	0.042±0.662	1.551	0.056	may not be simple, some evidence of positive allometry ²²
1.293 ns	0.383 ns	10.160***	2.375±0.673	0.002±2.065	0.252	1.188	inconclusive ²³
3.585*	0.884 ns	568.950**	1.345±0.322	0.129±0.997	1.089	0.285	simple isometry ¹⁷
3.867*	1.874 ns	10.118***	1.481±0.137	0.089±0.421	1.436	0.102	simple, some evidence of positive allometry ²⁴

I-признаки; 2-по методу Бартлетта; 3-метод приведенной оси, рассчитанный по логарифмам данных; 4-по методу наименьших квадратов; 5-предполагаемые схемы роста; 6-длина морды; 7-диаметр глазницы; 8-длина наружных ноздрей; 9-длина предноздревой части; 10-длина предчелюстной части; 11-длина челюсти; 12-длина переднего плавни-

ка; I3-ширина переднего плавника; I4-длина тела; I5-включая эмбрионы; I6-95%-ные доверительные интервалы для:; I7-простая изометрия; I8-простая, положительная аллометрия; I9-простая отрицательная аллометрия; 20-простая, может быть отрицательная аллометрия, но выводы невозможны; 2I-простая с признаками отрицательной аллометрии; 22-может быть непростая, с признаками положительной аллометрии; 23-выводы невозможны; 24-простая с признаками положительной аллометрии

Рост головы и передних плавников относительно тела у
I. communis и *S. quadriscissus*

Для роста головы относительно тела у *S. quadriscissus* было получено два ряда величин α и b (таблица I); один ряд для постнатальных особей, преимущественно взрослых ($n=9$), другой включает дополнительные данные для четырех неродившихся организмов ($n=13$). Величины α и b , рассчитанные по методу Бартлетта для двух групп, составляют соответственно 0,357 и 7,085 и 0,507 и 3,363; коэффициент корреляции был выше для больших групп ($r=0,970$ по сравнению с 0,926). Когда два ряда величин α и b использовались для прогноза длин челюсти у известных организмов *S. quadriscissus* IO, пл. 96, данные автором для расчета α и b не использовались, величины для меньшей группы дали ошибку в 7,7%, в то время как ошибка для группы, включающей неродившиеся экземпляры, была только 0,30%. Наиболее подходящие значения для α и b , следовательно, 0,507 и 3,363.

Как и у большинства позвоночных, рост головы относительно тела имеет отрицательную аллометрию у *I. communis* и *S. quadriscissus*. У млекопитающих отрицательный аллометрический рост головы, возможно, коррелирует с очень быстрым ростом мозга в процессе утробного развития. Однако, у голубых китов (*Sibbaldus musculus*) голова имеет положительную аллометрию ($\alpha=1,5$)¹². (Голубой кит питается, фильтруя морскую воду и, видимо, увеличение относительного размера головы коррелирует с его образом питания; потребность в пище у кита увеличивается пропорционально кубу длины, в то время как площадь фильтрующих поверхностей - только пропорционально ее квадрату). У ихтиозавров, у которых примерно 70% длины черепа имеет зубы, отрицательный аллометрический рост головы намного лучше коррелирует с развитием органа питания, чем с

ростом мозга. Очевидно, молодым животным требуется относительно больше пищи, чем более старым особям, следовательно, они имеют относительно большие головы. Очень маленькие величины α для роста головы у *S. quadriscissus* объясняют различия в пропорциях головы у крайних концов ряда роста этих видов, как это показано на рис.4 (по Вон-Гуину^{II}, пл.21).

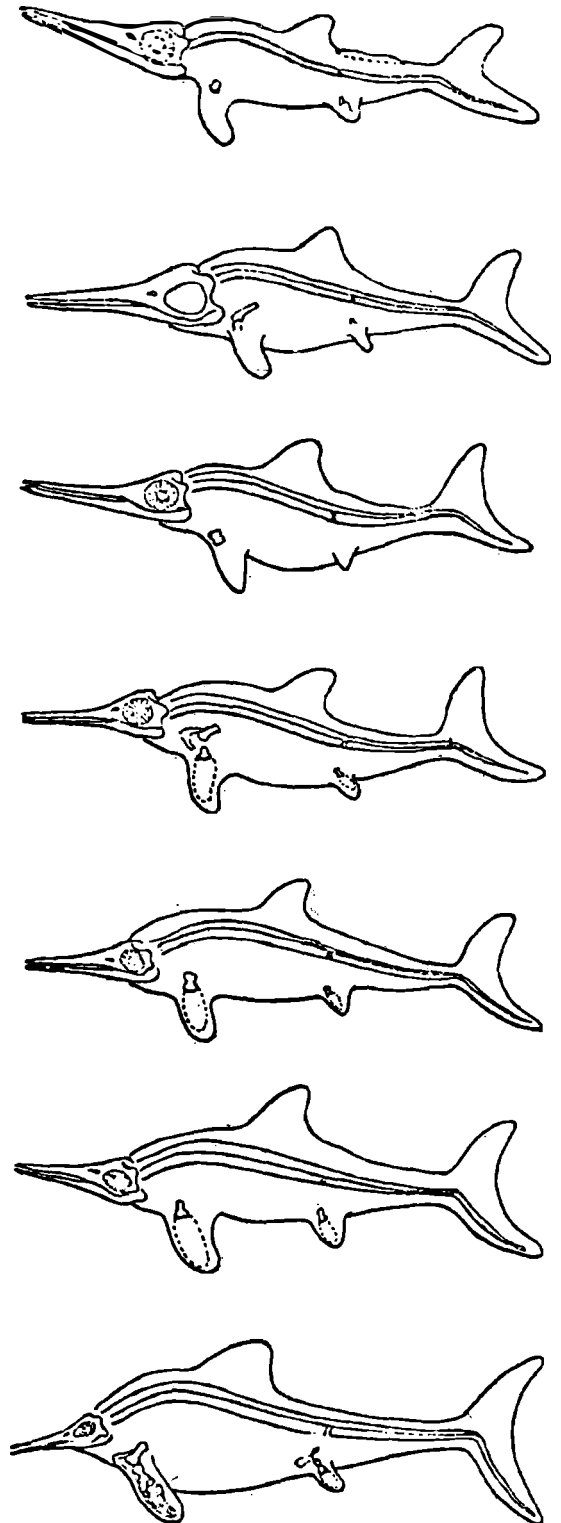


Рис.4. последовательность роста для *S. quadriscissus* (по Вон-Гуину^{II}, пл.121). Начиная сверху, длины тела составляют

50,0, 62,5, 83,0, 112,0, 135,0, 213,0 и 255 см

Рост передних плавников у *I. communis* изометричен (таблица I), у *S. quadrisissus* длина плавников увеличивается изометрично, в то время как ширина плавников имеет слабо отрицательную аллометрию ($\alpha = 0,754$). Передние плавники у обоих видов имеют широкое основание и использовались как гидропланы для регулирования плавания на определенном уровне и, возможно, также для стабилизации. Сила, создаваемая передним плавником при данном угле атаки, прямо пропорциональна его площади². Так как во время роста *I. communis* площадь остается относительно постоянной и даже несколько уменьшается у *S. quadrisissus*, видимо, в процессе онтогенеза не было увеличения относительной силы.

Колебания размеров

Колебания размеров основываются на длинах челюстей и, хотя они прямо пропорциональны длинам тел, пропорциональность у трех видов не одна и та же. Далее, из-за аллометрического роста головы зависимость между длиной челюсти и длиной тела не постоянна в каждом интервале размеров. Данные интервалы размеров (рис.5), следовательно, только приближение к общему размеру тела. Хотя изученные выборки у *I. breviceps* (n=7) и *S. quadrisissus* (n=9) небольшие, 95%-ные доверительные пределы не сильно отличаются от наблюдаемых колебаний размеров (рис.5). *I. breviceps* меньше, чем его широкоплавниковый современник *I. communis* и также имеет меньший интервал размеров. Длинноплавниковые имеют тенденцию быть больше, чем широкоплавниковые¹⁹ и хотя интервал размеров *S. quadrisissus* попадает в интервал *I. communis* (рис.5), средняя величина у первого вида больше ($t = 2,592$).

Изменения, имеющие место в хвостовом и спинном плавниках у *S. quadrisissus* в процессе онтогенеза

Замечательная сохранность некоторых организмов *S. quadrisissus* у которых контур тела сохраняется в виде тонкой известковой пленки, помогает в исследовании онтогенетических изменений хвостовых и спинных плавников. В процессе развития хвоста площадь относительно длины тела до хвоста увеличилась и имеются доказательства того, что угол изгиба хвоста увеличился (таблица 2). Изменения в угле изгиба хвоста, однако, могут просто отражать боль-

шую его гибкость у молодых особей. Конечно, самые большие колебания в угле изгиба хвоста видны у более мелких особей в ряду роста и если наложить контуры тела особей с любого конца ряда роста, заметно, что самые большие колебания в положении тела имеют место у более мелких экземпляров (рис.6). Спинной плавник принимает ту же самую общую форму в процессе онтогенеза, но, как и у хвостового плавника, его относительная площадь увеличивается с размером тела (таблица 2). Далее, положение спинного плавника, видимо, смещается вперед в процессе онтогенеза (рис.7). Перед исследованием функциональной значимости изменения хвостового и спинного плавников, необходимо обсудить функциональную морфологию хвоста ихтиозавра.

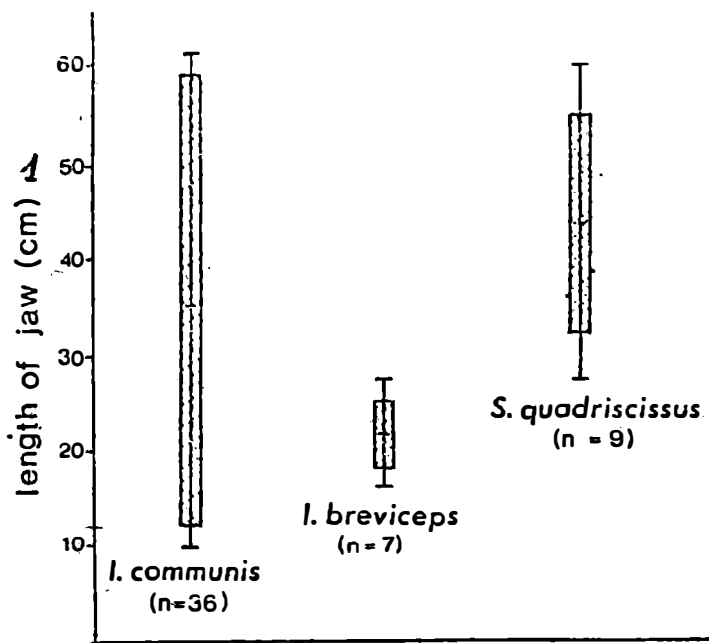


Fig. 5 Size ranges of *Ichthyosaurus communis*, *I. breviceps*, and *Stenopterygius quadriscissus*, based on 95% confidence limits of jaw length. Solid boxes — observed range.

Рис. 5. Колебания размеров *Ichthyosaurus communis*, *I. breviceps* и *Stenopterygius quadriscissus*, основанные на длинах челюстей, вычисленных с 95% вероятностью. Заштрихованные прямоугольники — наблюдаемые интервалы:
I — длина челюсти в сантиметрах

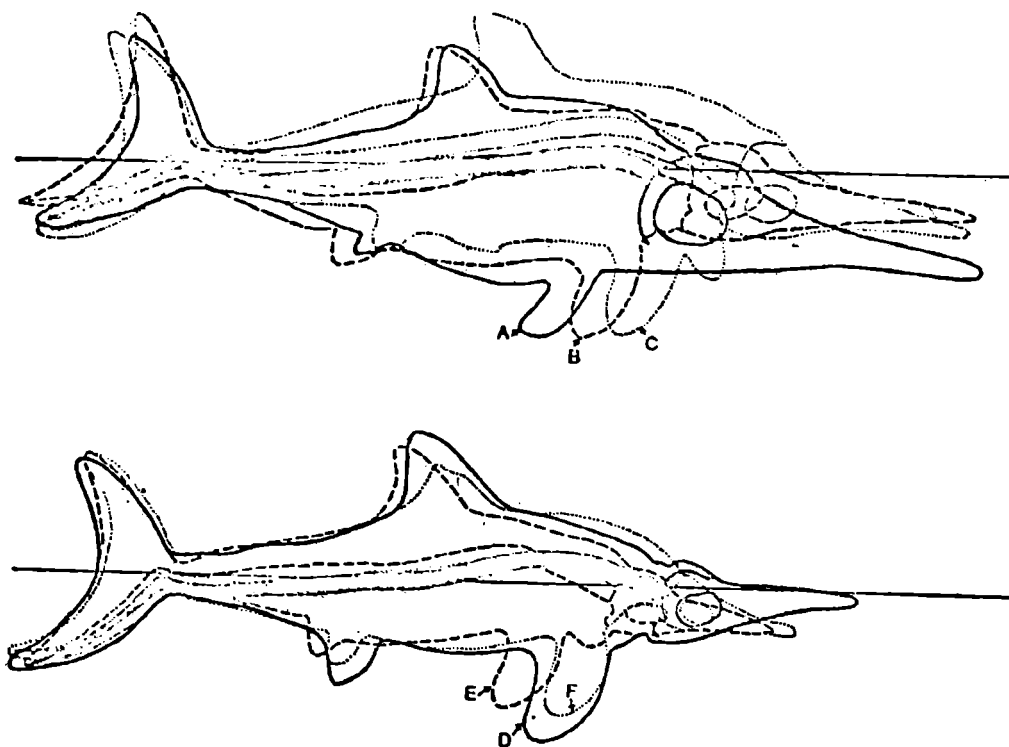


Fig. 6 Superimposed body outlines of specimens of *Stenopterygius quadriscissus* (drawn to same size), taken from extremes of the size range (smallest individuals at top). A. From Hauff (1953, pl. 9a), 62 cm long. B. From Hauff (1953, pl. 4c), 115 cm. C. BMNH R4086, 145 cm. D. From Hauff (1953, pl. 5), 200 cm. E. From Hauff (1953, pl. 7a), 230 cm. F. From Hauff (1953, pl. 9b), 304 cm.

Рис. 6. Наложенные друг на друга контуры тел *S. quadriscissus* (приведенные к одному размеру), взятые по предельным размерам (самые маленькие особи вверху):

А. По Гауффу¹⁰, пл. 9а, длина 62 см;

В. По Гауффу¹⁰, пл. 4с, длина 115 см;

С. BMNH R4086, 145 см;

Д. По Гауффу¹⁰, пл. 5, 200 см;

Е. По Гауффу¹⁰, пл. 7а, 230 см;

Г. По Гауффу¹⁰, пл. 9б, 304 см

Функциональная морфология хвоста ихтиозавра

Хотя имеются превосходные описания функции хвоста у рыб^{1,2}, полезно остановиться на некоторых важных пунктах. Большинство проблем плавания может быть решено с учетом свойств отклоняющих плоскостей. Когда костистая рыба с гомоцеркальным хвостом машет этим хвостом из стороны в сторону, сопротивление воды отражает хвост (рис. 8А) около стебля и весь хвост действует как отклоняющая плоскость,двигающаяся под точным углом атаки к направлению движения хвоста (рис. 8с), давая в результате толчок вперед (давление снизу вверх на рис. 8D). Наложенные на эту систему действуют две более

отклоненные плоскости, в результате отклонений от надхвостовой и подхвостовой лопастей, особенно по направлению к их концам, которые более подвижны (рис.8Е). Надхвостовая лопасть движется под тупым углом атаки (рис.8Е: α^0) к направлению движения хвоста, дающего толчок в направлении вниз, который компенсируется толчком вверх, создаваемым подхвостовой лопастью, двигающейся под острым углом атаки (рис.8Е: β^0) к направлению движения. У ихтиозавра, который имеет обратный гетероцеркальный хвост, подхвостовая лопасть более жесткая, чем эпихвостовая, из-за препятствия, создаваемого повернутой вниз колонной позвоночника. Таким образом, когда хвост движется из стороны в сторону, надхвостовая лопасть отражает больше, чем подхвостовая (рис.8F), давая больший толчок (в направлении вниз), чем толчок нижней лопасти (вверх). Следовательно, движущий вперед толчок сопровождался в итоге толчком вниз. Линия действия надхвостового толчка вниз была под прямыми углами к оси хвоста (т.е. оси, относительно которой отражается верхняя лопасть) и может быть разложена на вертикальную и горизонтальную составляющие (рис.9А). При увеличении угла изгиба хвоста вертикальная составляющая уменьшалась (рис.9В). Таким образом, в результате толчок вниз хвоста ихтиозавра обратно пропорционален углу изгиба хвоста.

Fig. 7 Outlines of specimens of *Stenopterygius quadriscissus* (drawn to same size) illustrating the changing relative position of the dorsal fin during ontogeny.
A. From Hauff (1953, pl. 9a), 62 cm. B. From Hauff (1953, pl. 7a), 230 cm.

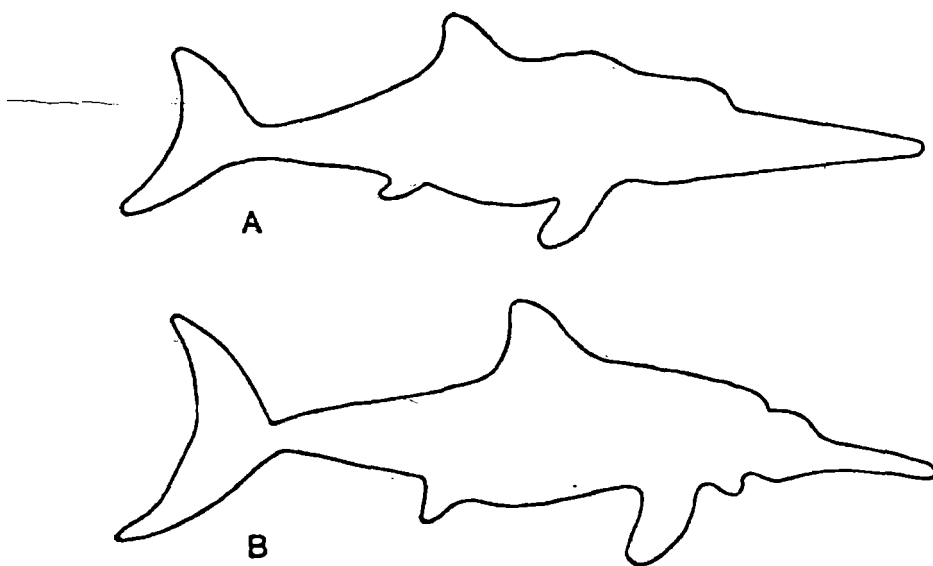


Рис. 7. Контуры тел *Stenopterygius quadriscissus* (приведенных к одному и тому же размеру), иллюстрирующие изменение относитель-

льного положения спинного плавника в процессе онтогенеза:

А. По Гауффу¹⁰, пл. 9а, 62 см,

Б. По Гауффу¹⁰, пл. 7а, 230 см

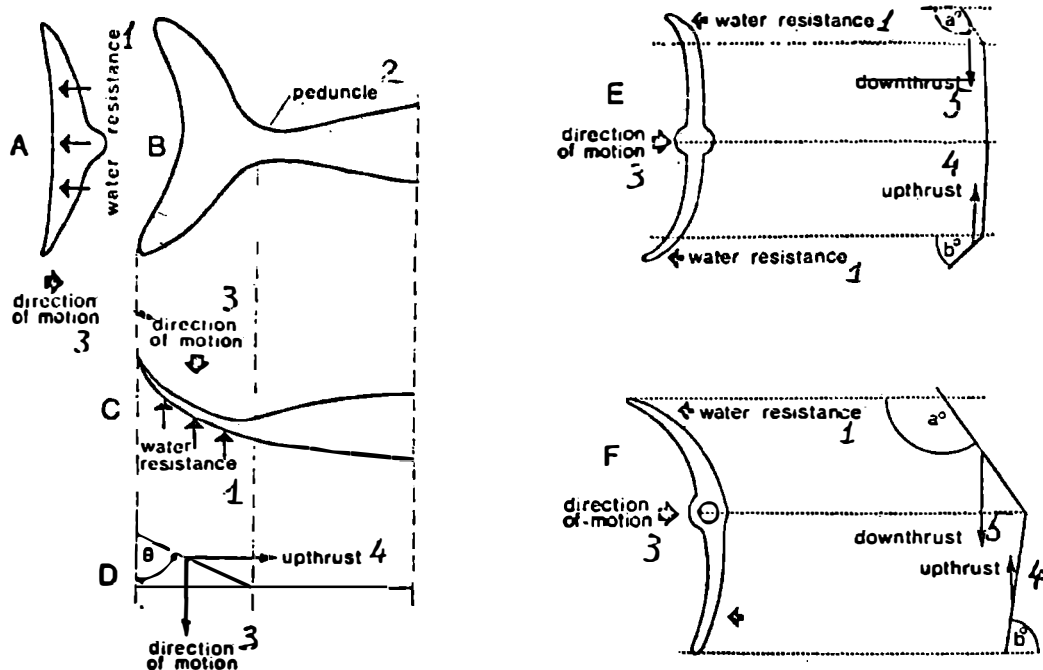


Рис.8. Механика хвоста:

1-сопротивление воды; 2-стебель; 3-направление движения; 4-толчок вверх; 5-толчок вниз

А-Д. Диаграммы, показывающие силы, создаваемые хвостом гомоцеркальных (костистых) рыб, движущимся в воде из стороны в сторону. А-вид сзади; Б-вид сбоку; С-вид со спины; Д-вид со спины, изображающий движение хвоста как движение отклоненной плоскости двигающейся под углом атаки θ^0 ;

Е. Диаграмма, показывающая как гомоцеркальный хвост, двигающийся из стороны в сторону с отклонениями концов, может быть переведен в движения отклоненных плоскостей (вид сзади); толчок вниз, надхвостового конца, движущегося под тупым углом атаки, a^0 , уравновешивается толчком вверх за счет подхвостового конца, двигающегося под острым углом атаки, θ^0

Г. Диаграмма хвоста ихтиозавра, двигающегося из стороны в сторону, показывающая, как отклонения надхвостовой и подхвостовой ло-

ластей могут быть переведены в движения двух отклоняющихся плоскостей (внд сзади):

α^0 -угол атаки надхвостовой плоскости, θ^0 -угол атаки подхвостовой плоскости

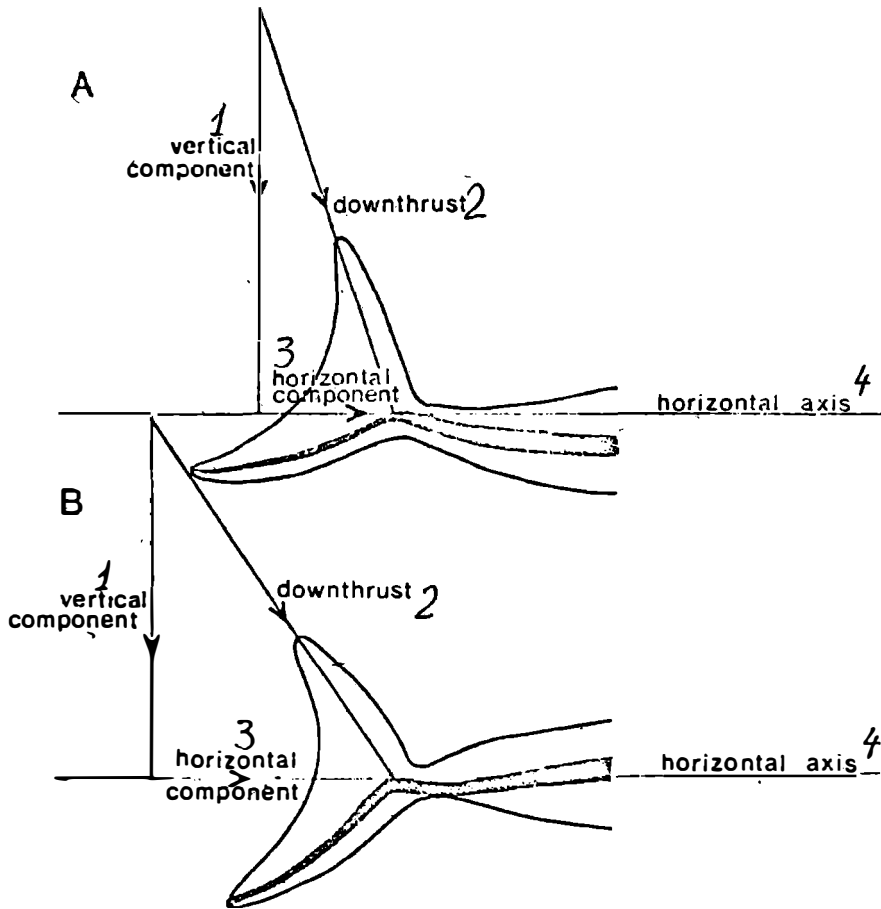


Fig. 9 Diagrams of an ichthyosaur tail showing how the downthrust produced by the epicaudal lobe can be resolved into vertical and horizontal components. A. Angle of tail bend is small. B. Angle is larger and the vertical component is correspondingly decreased.

Рис.9. Диаграммы хвоста иктиозавра, показывающие, как толчок вниз, вызванный движением надхвостовой лопасти, может быть разложен на вертикальную и горизонтальную составляющие:

А. Угол изгиба хвоста небольшой;

В. Угол больше и вертикальная составляющая соответственно снижается:

1-вертикальная составляющая; 2-толчок вниз; 3-горизонтальная составляющая; 4-горизонтальная ось

Таблица 2

Изменения в площади тела и спинного плавника относительно размера тела и угол изгиба хвоста в процессе онтогенеза у *Stenopterus quadriscaissus*

Организм	Длина тела (см)	Отношение площа- ди хвоста к дли- не тела без хвоста	Отношение пло- щади спинного плавника к дли- не тела без хвоста	Угол из- гиба хвоста (градусы)
По Гауффу ¹⁰ , пл9а	62	1,28	0,58	22
	112	-	-	33
По Гауффу ¹⁰ , пл.4	115	1,59	0,72	18
СМ 6003	125	2,37	1,40	32
ВМШН Р4086	145	1,31	0,68	31
ОУМ ЛП63	200	2,53	1,68	32
По Гауффу ¹⁰ , пл7а	230	3,88	1,59	35
РОМ ЗІ80	248	-	-	32
По Гауффу ¹⁰ , пл9б	304	2,80	-	33
Коэффициент корреляции		0,738+	0,802+	0,599+

Толчок вниз сзади, действуя сзади центра тяжести, должен быть компенсирован толчком вниз впереди центра тяжести, вызванным грудными плавниками. Положение тела могло регулироваться изменением угла атаки парных плавников и, возможно, также изменением усилия, создаваемого хвостом. В скобках можно заметить, что пока животное плавает на поверхности, надхвостовая лопасть будет в основном высываться из воды, так что хвост не будет создавать толчка вниз. Погружение в воду может быть вызвано отрицательным наклоном грудных плавников и так как хвост затем снова будет погружен в воду, можно будет снова продолжать горизонтальное плавание.

Функциональная значимость тенденций, имеющих место в хвосте и спинном плавнике

В процессе онтогенеза наблюдаются три тенденции: увеличения относительной площади хвостового плавника и спинного плавника и слабая тенденция в сторону увеличения изгиба хвоста. Экспоненциа-

льный рост площади хвоста может быть легко объяснен увеличением мощности и лобового сопротивления. У *S. quadriscissus* движущий вперед толчок был получен только за счет хвоста, может быть с небольшой долей изгибов в горизонтальной плоскости последующей части тела (парные плавники с широким основанием, действующие как подводные крылья, и очень сомнительно, чтобы они могли функционировать как лопасти). Можно сделать заключение, что плавание должно иметь место при больших числах Рейнольдса, если число Рейнольдса=

$$\frac{\text{плотность жидкости} \times \text{скорость объекта} \times \text{длина объекта}}{\text{вязкость жидкости}}$$

Число Рейнольдса для объекта длиной 200 см, движущегося со скоростью 10 миль в час (≈ 18 км/час) при температуре моря 20 °C равняется примерно $1,1 \times 10^5$. При высоких числах Рейнольдса лобовое сопротивление прямо пропорционально квадрату длины тела (лобовое сопротивление — $\text{длина}^2 \times \text{скорость}^2 \times \text{плотность жидкости}^2$). При прочих равных условиях (что бывает редко) удваивание длины тела потребует увеличения мощности хвостового плавника вчетверо. Мощность хвоста прямо пропорциональна площади его поверхности и, следовательно, значение экспоненциального роста хвоста становится очевидным. Сам хвост создает лобовое сопротивление и отношение полученного толчка к созданному лобовому сопротивлению увеличивается с увеличением относительного удлинения (относительное удлинение = $\frac{\text{вертикальная высота хвоста}}{\text{ширина хвоста}}$).

Следовательно, для относительного удлинения хвоста его увеличение происходит с его ростом, и это действительно имеет место (рис. 10).

Если тенденция к увеличению угла изгиба хвоста реальна, ее можно объяснить с точки зрения относительной плавучести. Из-за неполного окостенения и накопления жира в теле удельный вес молодых животных зачастую меньше, чем удельная масса взрослых; например, у морских птиц, обыкновенных морских свиней (*Phocaena* Гаскин, личное сообщение), морского слона (*Micougea leonina* ⁵). Если это верно для ихтиозавров, тогда очевидна адаптивность их, проявляющаяся в наличии на ранних периодах жизни хвоста с небольшим наклоном, который дает относительно больший толчок вниз.

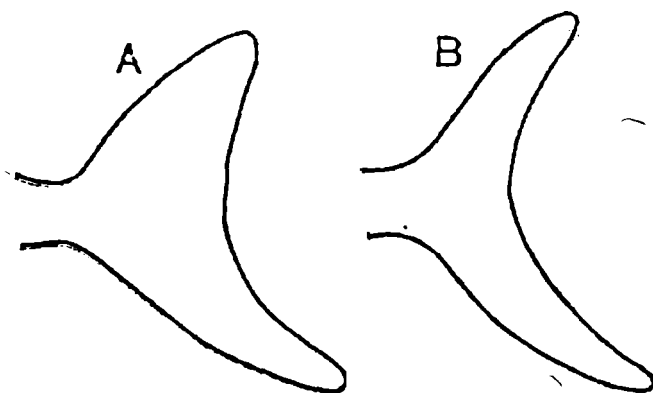


Fig. 10 Outline drawings of the tails of two specimens of *Stenopterygius quadriscissus* illustrating that the aspect ratio of the tail increases during ontogeny. A. Length of body 62 cm (from Hauff, 1953, pl. 9a). B. Length of body 304 cm (from Hauff, 1953, pl. 9b).

Рис. 10. Контуры хвостов двух представителей *Stenopterygius quadriscissus* показывающие, что относительное удлинение хвоста увеличивается в процессе онтогенеза:

А. Длина тела 62 см (по Гауффу^{10, пл. 9а});

В. Длина тела 304 см (по Гауффу^{10, пл. 9б})

Спинной плавник служит стабилизатором, в основном, чтобы корректировать отклонения от курса, а также и вращение. Коррекция отклонения от курса требует, чтобы спинной плавник размещался сзади от центра тяжести. Таким образом, когда тело отклоняется от курса (около оси, проходящей через центр тяжести), спинной плавник действует как отклоняющая плоскость, давая корректирующий толчок (рис. II), который возвращает тело обратно на линию с направлением движения. Так как корректирующая сила, создаваемая спинным плавником, действует против инерции тела, которая прямо пропорциональна массе тела, то ясно, что сила должна увеличиваться пропорционально кубу длины тела. Таким образом, положительная аллометрия роста спинного плавника является реакцией на необходимость удержания гидродинамической стабильности в процессе онтогенеза. Изменение в относительном положении плавника в процессе онтогенеза, возможно, отражает сдвиг вперед центра тяжести.

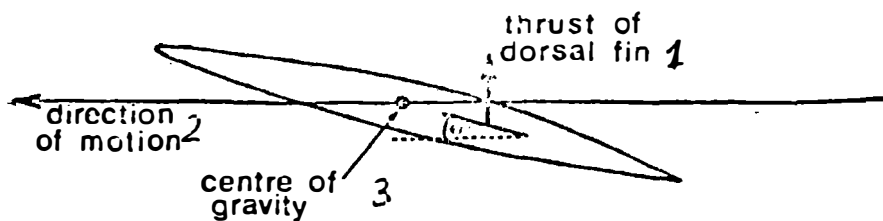


Fig. 11 Representation of an ichthyosaur body in yaw (dorsal view), and the corrective force generated by the dorsal fin. The dorsal fin acts as an inclined plane moving at an angle of attack θ° to the direction of motion.

Рис. II. Изображение тела ихтиозавра при отклонении от курса движения (вид со спины) и корректирующие силы, создаваемые спинным плавником. Спинной плавник действует как отклоняющая плоскость при угле атаки θ° к направлению движения: 1—толчок спинного плавника; 2—направление движения; 3—центр тяжести

Заключение

За небольшим исключением, внутричерепной рост у ихтиозавров видов *Ichthyosaurus communis*, *I. breviceps* и *Stenopterygius quadriscissus* был в основном изометрическим. В то время как верхняя челюсть, видимо у *I. breviceps*, широкоплавниковых ихтиозавров, росла с негативной аллометрией, ее рост у длиноплавниковых видов, *S. quadriscissus*, был, возможно, с положительной аллометрией. Предположение, что положительная аллометрия верхней челюсти была признаком длиноплавниковых ихтиозавров, подкрепляется наблюдением, что длиноплавниковые виды с более крупными головами обычно имеют относительно более крупные верхние челюсти. Рост глазниц был изометричным у *I. communis* с незначительным проявлением положительной аллометрии у другого широкоплавникового вида, *I. breviceps*. Результаты, относящиеся к росту наружных ноздрей, были неоднозначны, за исключением *I. communis*, где рост ноздрей имел положительную аллометрию.

Изменения в пропорциях тела в процессе онтогенеза обычно более заметны, чем изменения черепа и в основном коррелируют с гидродинамическими свойствами. Отрицательный аллометрический рост головы у *I. communis* и *S. quadriscissus* параллелизуется с таковым у других позвоночных, но здесь он, возможно, коррелирует с питанием; молодые требовали относительно больше пищи, чем взрослые и, соответственно, имели относительно большие головы.

Экспоненциальный рост хвоста у *S. quadriscissus* объясняется необходимостью увеличения толчка вперед для преодоления увеличивающихся сил лобового сопротивления у более крупных животных. Рост спинного плавника также экспоненциален, чтобы выдерживать темп при быстро увеличивающейся инерции тела.

Литература

- ALEXANDER, R. MCN.
 I 1967 Functional design in fishes. London, Hutchinson. 160 pp.
 2 1968 Animal mechanics. Seattle, University of Washington Press. 346 pp.
- BARTLETT, M. S.
 3 1949 Fitting a straight line when both variables are subject to error. Biometrics, vol. 5, pp. 207-212.
- BROWN, V. AND R. G. DAVIES
 4 1972 Allometric growth in two species of *Ectobius* (Dictyoptera:Blattidae). J. Zool., vol. 166, pt. 1, pp. 97-132.
- BRYDEN, M. M.
 5 1972 Body size and composition of elephant seals (*Mirounga leonina*): absolute measurements and estimates from bone dimensions. J. Zool., vol. 167, pt. 3, pp. 265-276.
- DAVIES, R. G.
 6 1971 Computer programming in quantitative biology. London, Academic Press. 492 pp.
- FRAAS, E.
 7 1891 Die Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias-und Jura-Ablagerungen. Tübingen, 81 pp.
- GOULD, S. J.
 8 1966a Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda: the influence of size upon shape. J. Paleont., vol. 40, no. 5, pp. 1131-1141.
 9 1966b Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev., vol. 41, pp. 587-640.
- HAUFF, B.
 IO 1953 Das Holzmadenbuch. Ohringen, Verlag der Hohenlohe'schen Buchhandlung. 54 pp.
- HUENE, F. VON
 II 1922 Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Monogr. Geol. Paläont., ser. 1. heft. 1, pp. 1-114.
- HUXLEY, J. S.
 I2 1932 Problems of relative growth. London, Methuen. 276 pp.
- KERMACK, K. A. AND J. B. S. HALDANE
 I3 1950 Organic correlation and allometry. Biometrika, vol. 37, pp. 30-41.
- KIDWELL, J. F. AND H. B. CHASE
 I4 1967 Fitting the allometric equation — a comparison of ten methods by computer simulation. Growth, vol. 31, pp. 165-179.

- MACKAY, D. C. G.
[5] 1943 Relative growth of the European edible crab, *Cancer pagurus*; III. Growth of the sternum and appendages. *Growth*, vol. 7, pp. 401-412.
- MARTIN, W. R.
I6 1949 The mechanics of environmental control of body form in fishes. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.*, no. 58, pp. 1-91.
- MCGOWAN, C.
I7 1969 The cranial morphology and interrelationships of the Lower Liassic ichthyosaurs. Ph.D. thesis. University of London. 498 pp.
I8 1972a The distinction between latipinnate and longipinnate ichthyosaurs. *Life Sci. Occ. Pap., R. Ont. Mus.*, no. 20, pp. 1-8.
I9 1972b Evolutionary trends in longipinnate ichthyosaurs with particular reference to the skull and fore fin. *Life Sci. Contr., R. Ont. Mus.*, no. 83, pp. 1-38.
- OLSON, E. C.
20 1951 *Diplocaulus*; a study in growth and variation. *Fieldiana, Geol.*, vol. 11, no. 2, pp. 57-154.
- SIMPSON, G. G., A. ROE AND R. C. LEWONTIN
21 1960 *Quantitative zoology*. Rev. ed. New York, Harcourt, Brace. 440 pp.
- SOKAL, R. R. AND F. J. ROHLF
22 1969 *Biometry; the principles and practice of statistics in biological research*. San Francisco, Freeman. 776 pp.