

А. Г. ВАСИЛЬЕВ, Н. Г. ЕВДОКИМОВ, В. П. ПОЗМОГОВА

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ОБЫКНОВЕННОЙ
СЛЕПУШОНКИ: МНОГОМЕРНЫЙ МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ
И ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ СРАВНЕНИЯ
ПОСЕЛЕНИЙ ВИДА В ЮЖНОМ ЗАУРАЛЬЕ**

Проблемы изучения популяционной структуры вида и выявления внутривидовой дифференциации тесно связаны между собой, так как формирование популяционной структуры вида — исторический, длительный процесс, сопряженный со становлением дифференциации популяций и внутривидовой дивергенции. Под популяционной дифференциацией нами понимается процесс, направленный на наибольшее приспособление популяций к местным условиям, сопровождающийся возникновением генетических, фенотипических и экологических (в широком смысле, включая поведение) различий между ними, по которым и возможно оценить уровень дифференциации [2]. Строго говоря, популяционная структура вида — во многом результат этого исторического процесса. Поэтому наиболее адекватное представление о популяционной структуре вида можно получить при последовательном изучении дифференциации популяций в пределах ареала.

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.) — чрезвычайно малоподвижный вид, ведущий подземный, роющий образ жизни. Представляется в этой связи достаточно надежным модельным объектом и для изучения процессов формирования популяционной структуры вида и для анализа дифференциации популяций. Методической основой при этом может служить сочетание подходов, разработанных популяционной морфологией и фенетикой [10, 11]. Современные методы многомерной статистики, позволяющие оценивать различия между популяциями по комплексу морфометрических признаков, и фенетические подходы, в частности, метод определения фенетических дистанций по комплексу фенетических пороговых признаков [2, 12, 13, 16 и др.], дают возможность, на наш взгляд, приблизиться к решению проблемы естественно-исторического генезиса популяционной структуры вида.

В связи с этим цель настоящей работы состояла в изучении дифференциации популяций обыкновенной слепушонки в Южном Зауралье на основе одновременного применения морфометрических и фенетических методов и попытке выявления вероятных путей формирования популяционной структуры вида на большом участке ареала. Следует подчеркнуть, что решение неизбежно возникающих вопросов внутривидовой таксономии не входило в задачи данной работы.

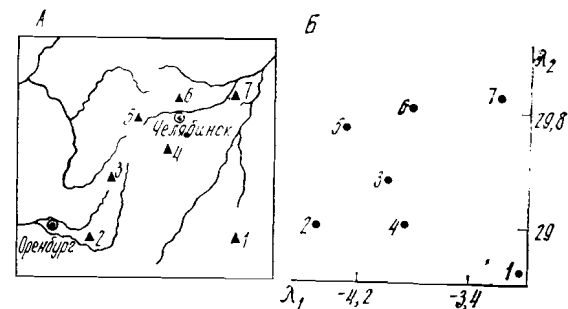
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучали серию черепов обыкновенной слепушонки, собранные в семи географических точках Южного Зауралья преимущественно в летнее время: 1 — Наурзумском государственном заповеднике Кустанайской обл. (1980 г.); 2 — окр. г. Кувандык Оренбургской обл. (1974—1976 гг.); 3 — окр. пос. Саксей Баймакского р-на Башкирской АССР в 60 км к северо-западу от г. Сибай (1980 г.); 4 — окр. с. Радиомайка в 30 км к юго-западу от г. Пласт Челябинской обл. (1976 г.); 5 — окр. д. Поляковка Учалинского р-на Башкирской АССР в 50 км к югу от г. Миасса (1980 г.); 6 — окр. оз. Шугуняк Кунашакского р-на Челябинской обл. (1975, 1980, 1981 гг.); 7 — окр. пос. Каргаполье Курганской обл. (1976 г.). Большая удаленность сравниваемых популяций, а также малоподвижность вида позволяют рассматривать их именно как самостоятельные отдельные популяции (рис. 1, а). В соответствии с порядковым номером географической точки в целях удобства дальнейшего изложения популяциям даны условные наименования: 1 — наурзумская, 2 — кувандыкская, 3 — баймакская, 4 — пластовская, 5 — учалинская, 6 — кунашакская, 7 — каргапольская.

Всего изучено 865 черепов обыкновенной слепушонки. Возраст зверьков определяли по развитию корней зубов [5]. Для дальнейшего анализа использовали шесть черепных промеров, снятых с неповрежденных черепов (самцы и самки вместе): общая длина черепа, длина верхнего зубного ряда, скуловая ширина, межглазничная ширина, высота (на уровне слуховых барабанов), наибольшая (лямбдоидальная) ширина черепа. Наряду с попарным сравнением популяций по отдельным черепным промерам проведен многомерный статистический анализ (дискриминантный анализ с переходом к канонической системе координат и вычислением обобщенных расстояний Махаланобиса) [6, 8, 15], позволивший графически отобразить взаимное расположение популяционных средних векторов в пространстве меньшей размерности с наименьшей потерей информации.

Степень фенетических различий между популяциями определяли на основе изучения комплекса неметрических пороговых признаков черепа методом, предложенным Смитом и Берри [12, 13]. В настоящее время метод достаточно эффективно исполь-

Рис. 1. Географическое расположение сравниваемых выборок (А) и размещение центроидов выборок в пространстве первых двух канонических переменных λ_1 и λ_2 (Б): Популяции: 1 — наурзумская, 2 — кувандыкская, 3 — баймакская, 4 — пластовская, 5 — учалинская, 6 — кунашакская, 7 — каргапольская



зуется для косвенного выявления эпигенетических различий между естественными группировками [1, 2, 14, 16, 20]. Латинская номенклатура неметрических признаков черепа в мировой литературе не разработана. Во многих иностранных работах приводятся условные латинизированные английские названия, поэтому мы сочли возможным дать признакам условные русские наименования. Из 36 обнаруженных неметрических признаков, подверженных пороговой изменчивости, в работе использованы 26, не связанных с полом и возрастом животных: 1 — одиночное предорбитальное отверстие; 2 — разделение лобной кости (учитывались варианты, где длина разделяющего шва составляла не менее 60 % общей протяженности лобной кости); 3 — срастание теменных костей (признак учитывался, если срастание охватывало не менее половины теменного шва); 4 — срастание теменной и межтеменной костей; 5 — разделение межтеменной кости (наличие шва, который полностью или частично разделяет межтеменную кость); 6 — одиночное центральное отверстие на межтеменной кости; 7 — отсутствие чешуйчатого отверстия; 8 — удвоенное чешуйчатое отверстие; 9 — удвоенное височное отверстие; 10 — наличие заднеглазничного отверстия (под глазничным гребнем лобной кости в аборальной части глазницы); 11 — удвоенное лобное отверстие; 12 — удвоенное обонятельное (решетчатое) отверстие; 13 — боковое подрезцовое отверстие предчелюстной кости; 14 — медиальное подрезцовое отверстие; 15 — передневерхнее боковое отверстие (в небных желобках позади резцового отверстия на уровне альвеолы первого верхнего коренного зуба); 16 — задний край небной пластинки замкнут (наличие признака классифицировалась в случаях полного и неполного срастания небной пластинки с альвеолярным краем небной кости с образованием костного мостика); 17 — отсутствие отверстий на крыльях небной кости в аборальной части; 18 — окнообразное выпадение фрагмента небной кости; 19 — наличие мышечкового отверстия (в верхней части внутреннего края затылочного мышечка); 20 — одиночное отверстие подъязычного канала; 21 — удвоенное переднеклиновидное отверстие

Краниометрическое сравнение популяций обыкновенной слепушонки Южного Зауралья (размеры, мм)

Популяция	n	Общая длина черепа	Длина верхнего зубного ряда	Средняя ширина черепа
Баймакская	54	27,29±0,02	6,82±0,03	20,91±0,07
Наурзумская	46	26,60±0,10	6,73±0,04	20,19±0,07
Каргапольская	12	27,11±0,17	6,82±0,07	21,00±0,17
Пластовская	31	26,69±0,11	6,55±0,04	20,49±0,07
Кувандыкская	92	26,63±0,06	6,57±0,03	20,74±0,05
Кунашакская	126	27,14±0,05	6,54±0,02	20,91±0,04
Учалинская	9	27,38±0,17	6,72±0,06	21,12±0,15

Популяция	Межглазничная ширина	Высота черепа	Наибольшая ширина черепа
Баймакская	5,33±0,04	9,62±0,05	14,27±0,05
Наурзумская	5,42±0,03	9,33±0,05	13,77±0,06
Каргапольская	5,52±0,04	9,42±0,06	14,02±0,08
Пластовская	5,24±0,02	9,37±0,04	13,72±0,06
Кувандыкская	5,29±0,02	9,71±0,03	14,03±0,04
Кунашакская	5,48±0,02	9,55±0,03	14,07±0,03
Учалинская	5,29±0,05	9,67±0,07	14,16±0,11

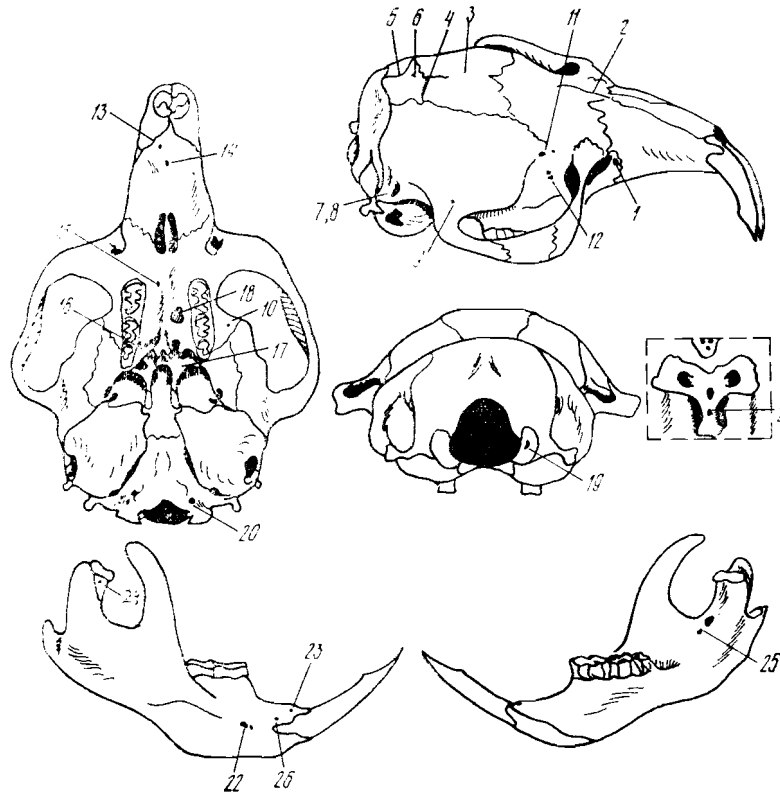


Рис. 2. Расположение неметрических признаков на черепе обыкновенной слепушонки:

1—24, 26 — номера признаков (см. текст)

на дорзальной стороне переднеклиновидной кости (просматривается через большое затылочное отверстие); 22 — удвоенное подбородочное отверстие; 23 — наличие подрезцового отверстия на нижней челюсти в области диастемы; 24 — паличие сочленовного отверстия в мышелке сочленовного отростка нижней челюсти; 25 — удвоенное нижнечелюстное отверстие; 26 — наличие предподбородочного отверстия. Расположение признаков на черепе схематично показано на рис. 2. Нумерация признаков в тексте, на рис. 2 и в табл. 1 идентична. Показатель дифференциации (MMD), характеризующий фенетическую дистанцию, рассчитывался по формуле Смита и Берри [12, 13]

$$MMD = 1/\gamma \sum_{i=1}^{\gamma} \left[(\theta_{i1} + \theta_{i2})^2 - \left(\frac{1}{n_{i1}} + \frac{1}{n_{i2}} \right) \right],$$

где $\theta = \arcsin(1 - 2p)$, p — частота встречаемости признака

в долях единицы, n_{i1} и n_{i2} — число наблюдений по i -признаку (для билатеральных признаков — число изученных сторон черепа), γ — число изученных признаков. Среднеквадратическое отклонение рассчитывали по способу, предложенному Сьвальдом [21]:

$$S = \frac{1}{\gamma} \sqrt{\sum_{i=1}^{\gamma} 2 \left(\frac{1}{n_{i1}} + \frac{1}{n_{i2}} \right)^2}.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Географическая и хронографическая изменчивость слепушонки по отдельным краниометрическим признакам. По направлению с юго-востока на северо-запад прослеживается отчетливое укрупнение общих размеров черепа слепушонки (см. табл. 1). Высота черепа у зверьков из горных районов (кувандыкская, баймакская и учалинская группировки) больше, чем у всех представителей равнинных популяций. Слепушонки из нагорных популяций и прилегающей к ним равнинной — пластовской — характеризуются наименьшими размерами межглазничного про-

межутка. Наибольшая ширина межглазничного промежутка обнаружена у каргапольских слепушонок на северо-востоке исследуемого региона. Длина верхнего зубного ряда и лямбдоидальная (наибольшая) ширина черепа не отражают какой-либо направленной географической изменчивости. Скуловая ширина в географическом плане изменяется так же, как и общие размеры черепа. Наложение направленных и ненаправленных географических изменений отдельных промеров черепа приводит к тому, что каждая популяция может быть охарактеризована специфическими краниометрическими чертами (см. табл. 1).

Большое значение имеет сравнение черепных размеров в одной и той же популяции за ряд последовательных лет, что позволяет выявить диапазон хронографической изменчивости признаков и оценить устойчивость морфологического облика исследуемых популяций во времени. С этой целью проведено сравнение хронографической изменчивости черепных промеров в двух удаленных популяциях: кувандыкской (южной) и кунашакской (северной). Кувандыкская популяция, прослеженная за три последовательных года, устойчиво сохраняет свои морфометрические черты (табл. 2). Напротив, в кунашакской популяции межгодовые различия проявляются по целому ряду признаков. Следует отметить направленное уменьшение скуловой ширины от 1975 к 1981 г. По другим признакам наблюдаются ненаправленные, по-видимому, колебательные изменения размеров, что соответствует представлениям о хронографической (хронологической) изменчивости [9]. Различия по большинству признаков между выборками разных лет тем не менее невелики по масштабу и несопоставимы с рассмотренными выше межпопуляционными (табл. 1, 2).

Многомерный краниометрический анализ. Дискриминантный анализ основан, как известно, на максимизации отношения межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, т. е. наибольший вклад в различение выборок вносят признаки и их сочетания, характеризующиеся наименьшей изменчивостью внутри каждой выборки, но резко различающиеся от выборке к выборке. Фактически происходит поиск и использование таких черт фенооблика, которые имеют наибольший таксономический вес. При анализе географической изменчивости на значительной части ареала вида это действительно будут таксономические признаки, отличающиеся и высокой стабильностью и своеобразием проявления у каждой группировки животных.

В результате дискриминантного анализа популяций слепушонок по шести промерам черепа (выборки разных лет в этом варианте расчета объединены) обнаружено, что изменчивость вдоль первых трех канонических переменных статистически достоверны. Первая каноническая переменная объясняет 34,3 % различий, вторая — 31,9, а на долю третьей приходится 16,6 %. Таким образом, то, что первые три дискриминантные функции

Таблица 2

Хронографическая изменчивость краниометрических признаков в двух удаленных популяциях обыкновенной слепушонки, мм

Признак	Популяция		
	Кувандыкская		
	1974 г.	1975 г.	1976 г.
Наибольшая длина черепа	$n=27$ 26,51±0,14	$n=31$ 26,62±0,10	$n=35$ 26,73±0,09
Длина верхнего зубного ряда	6,56±0,07	6,56±0,04	6,59±0,04
Скуловая ширина	20,73±0,11	20,70±0,10	20,79±0,08
Межглазничная ширина	5,37±0,05	5,25±0,04	5,27±0,04
Высота черепа	9,75±0,07	9,71±0,06	9,69±0,04
Наибольшая ширина черепа	14,07±0,09	14,01±0,06	14,01±0,06

Признак	Популяция		
	Кунашакская		
	1975 г.	1980 г.	1981 г.
Наибольшая длина черепа	$n=32$ 27,06±0,07	$n=56$ 27,20±0,09	$n=38$ 27,20±0,09
Длина верхнего зубного ряда	6,53±0,02	6,61±0,05	6,46±0,04
Скуловая ширина	20,70±0,06	21,15±0,08	21,01±0,08
Межглазничная ширина	5,51±0,03	5,54±0,03	5,34±0,03
Высота черепа	9,45±0,04	9,69±0,04	9,55±0,05
Наибольшая ширина черепа	13,91±0,04	14,24±0,06	14,16±0,06

Таблица 3

Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) по комплексу краниометрических признаков между популяциями слепушонки

Популяция	2	3	4	5	6	7
1 — наурзумская	4,54	3,09	2,47	5,39	4,46	3,70
2 — кувандыкская		2,53	2,08	2,46	3,44	5,58
3 — баймакская			2,72	1,27	2,89	3,17
4 — пластовская				2,11	2,51	3,47
5 — учалинская					2,06	2,89
6 — кунашакская						2,14
7 — каргапольская						

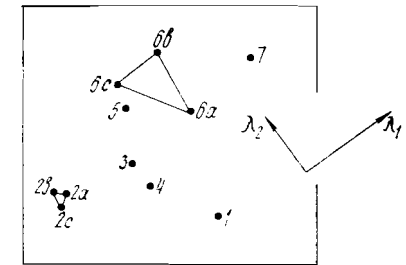
включают 82,8 % общей изменчивости, позволяет достаточно надежно представить взаимную расстановку популяционных средних векторов в пространстве меньшей размерности. Взаимное размещение центроидов популяций в плоскости двух первых канонических переменных хорошо соответствует географическому расположению выборок на исследуемом участке ареала (см. рис. 1, а, б). Наибольшие морфометрические дистанции обнаружены между самыми удаленными популяциями: наурзумской и учалинской, а также кувандыкской и каргапольской (табл. 3).

Наиболее близки в морфометрическом отношении баймакская и учалинская нагорные популяции. Пластовская популяция, расположенная в центре исследуемого региона, занимает промежуточное положение по отношению ко всем популяциям и по морфометрическим дистанциям (см. табл. 3). В связи с этим проведена специальная оценка корреляции морфометрических и географических дистанций между всеми выборками. Географические расстояния измеряли по кратчайшим линиям на карте. Коэффициент корреляции (r) составил 0,76, $p < 0,05$. Если плоскость первых двух канонических переменных достаточно хорошо соответствует географическим координатам, то закономерно было предположить, что третья каноническая (перпендикулярная им) ось может коррелировать с высотой местности. Коэффициент корреляции значений координат выборок по третьей канонической оси и высоте места взятия выборки над уровнем моря оказался достоверно высок ($r = 0,80$, при $p < 0,01$). Как это ни удивительно, но в пространстве трех первых канонических переменных, по-видимому, отражается рельеф местности. Такое соответствие морфометрического облика географическому местоположению выборок может объясняться только тем, что ведущим фактором дифференциации фенотипа слепушонки являются аутоэкологические условия обитания. Поиск лимитирующих факторов, обеспечивающих уникальность условий среды и приводящих к описанной выше картине взаимного расположения выборок на местности, не привел к каким-либо обнадеживающим результатам. Действует, по-видимому, комплекс причин, выявление которых представляет собой самостоятельную и непростую задачу.

Для того, чтобы соотнести между собой масштабы географической и хронографической изменчивости и оценить относительную устойчивость фенооблика популяций, провели повторный расчет. В этом случае выборки разных лет сбора из кунашакской и кувандыкской популяций не объединяли, а рассматривали по отдельности. Различия вдоль первых трех канонических переменных оказались статистически значимы и объединили 79,3 % общей изменчивости. На первую ось приходится 41,8 % дисперсии, на вторую — 24,5, а на третью — 13,0 %. Приведенная на рис. 3 графическая интерпретация результатов дискриминант-

Рис. 3. Соотношение географической и хронографической изменчивости формы и размеров черепа у обыкновенной слепушонки в Южном Зауралье (дискриминантный анализ):

Популяции: 1 — наурзумская, 2, а — с — кувандыкская (1974—1976 гг.), 3 — баймакская, 4 — пластовская, 5 — учалинская, 6, а — с — кунашакская (1975, 1980, 1981 гг.), 7 — каргапольская. Плоскость, образованная первыми двумя каноническими переменными λ_1 и λ_2 , повернута



ного анализа вновь показывает, что взаимное размещение центроидов выборок хорошо согласуется с их географическим положением относительно друг друга. Мы специально повернули канонические оси так, чтобы легче можно было совместить центроиды выборок (см. табл. 3) с их расположением на карте (см. рис. 1, а). Обращает на себя внимание, что хронографические (внутрипопуляционные) различия в целом меньше, чем географические (межпопуляционные). При этом кувандыкская популяция, прослеженная за три последовательных года, устойчиво, как это уже было обнаружено по отдельным признакам, сохраняет свои морфометрические черты во времени. В кунашакской популяции уровень хронографической изменчивости выше, но при этом общие особенности формы и размеров черепа, характерные для этой популяции, сохраняются в такой степени, что выборки разных лет занимают одну и ту же область в пространстве канонических переменных. Большая хронографическая изменчивость северной — кунашакской популяции по сравнению с южной — кувандыкской может быть связана с форпостным положением этой группировки, обитающей на северной границе ареала вида, где перепады условий обитания в большей мере могут затрагивать фенотипическую изменчивость. Возможны и другие объяснения, но при отсутствии необходимых экспериментальных данных они допускают лишь спекулятивный анализ явления.

Фенетические дистанции по комплексу фенотипических признаков черепа слепушонки. Для решения вопроса о характере дифференциации популяций слепушонки на исследуемом участке ареала необходимо было оценить, какова устойчивость проявления фенотипических признаков в одной и той же популяции в разные годы. Сравнение частот встречаемости фенотипических признаков в последовательных выборках разных лет также проводили в двух удаленных — кувандыкской и кунашакской — популяциях (табл. 4). В кувандыкской популяции частоты большинства признаков не меняются год от года, а фенетические дистанции между последовательными выборками разных лет невелики. Хронографические различия (фенетические дистан-

Таблица 4

Хронографические изменения частот встречаемости фенотипических признаков в двух удаленных популяциях слепушонки по годам, %

№ признака	Популяция					
	Кувандыкская			Кунашакская		
	1974 (94)	1975 (56)	1976 (90)	1975 (110)	1980 (91)	1981 (89)
1	30,3	42,0	31,3	21,2	21,4	13,5
2	34,0	46,4	42,9	42,9	19,8	31,5
3	3,3	1,8	3,4	1,1	2,2	4,5
4	1,1	0	2,2	2,2	1,1	2,8
5	3,5	3,6	3,4	0	0	2,2
6	41,5	51,8	44,8	12,9	13,5	19,1
7	8,0	8,0	7,2	3,7	1,6	2,2
8	7,5	1,8	7,2	6,8	12,6	21,3
9	17,0	10,7	11,1	15,5	25,3	29,2
10	44,1	47,3	28,9	95,0	95,1	93,3
11	82,2	72,3	69,2	77,1	90,1	93,8
12	44,3	31,3	35,2	29,2	47,3	73,3
13	64,9	69,6	75,3	76,8	57,1	71,9
14	77,7	76,8	75,8	78,2	67,0	82,0
15	30,9	36,6	28,6	32,7	28,0	19,7
16	41,0	45,5	56,5	30,0	45,6	44,9
17	25,1	22,6	25,7	35,0	34,1	29,2
18	61,0	76,8	79,8	81,8	93,9	97,2
19	62,6	61,6	63,5	86,9	77,1	93,3
20	4,4	2,7	1,2	4,4	3,4	0,6
21	37,6	46,4	45,6	61,2	63,7	60,7
22	42,5	33,6	43,8	24,5	22,8	32,0
23	74,9	84,8	78,9	92,4	94,5	97,2
24	36,9	38,4	37,2	57,8	67,0	78,1
25	33,5	39,4	48,9	86,9	92,9	86,5
26	12,2	10,7	8,9	30,4	28,7	31,5

Примечание. Здесь и в табл. 5: в скобках — число изученных черепов слепушонки.

Сравнимые выборки в кувандыкской и кунашакской популяциях слепушонки таковы:

Сравнимые выборки (годы)	Кувандыкская популяция	Сравнимые выборки (годы)	Кунашакская популяция
1974—1975	0,010±0,005	1975—1980	0,038±0,004
1975—1976	0,007±0,005	1980—1981	0,029±0,004
1974—1976	0,015±0,004	1975—1981	0,057±0,004

Для кунашакской популяции характерны значимые колебания частот целого ряда признаков по годам. По большинству из них изменения не имеют определенной направленности, однако по некоторым признакам частоты возрастают или снижаются. Фенетические дистанции между выборками разных лет в кунашакской популяции значительно больше, чем в кувандык-

ской, и увеличиваются год от года (табл. 5). Все это указывает на заметную хронографическую изменчивость встречаемости неметрических признаков в кунашакской популяции. Таким образом, как и по морфометрическим признакам, в разных популяциях слепушонки масштаб хронографических различий по неметрическим признакам может отличаться, однако, как это будет видно ниже, обнаруженные нами максимальные межгодовые фенетические различия не превышают размаха межпопуляционных.

Встречаемость фенотипических признаков значительно варьирует в разных выборках в пределах изученного региона (см. табл. 5). Заметим, что учалинская выборка не включена в фенетический анализ, так как невелика по объему. Напомним, что проявление фенотипических признаков в фенотипе в значительной степени определяется внутренней средой организма, пороговыми эффектами в ходе развития, т. е. зависит от поведения эпигенетической системы, или эпигенотипа по терминологии Уоддингтона [3]. Поэтому метод оценки фенетических дистанций по комплексу фенотипических признаков позволяет косвенно определить порядок эпигенетических различий между популяционными группировками, тем самым давая возможность приблизительно оценить и степень их генетической дифференциации [4, 17—19]. Основываясь на полученных оценках фенетических дистанций между сравниваемыми популяциями слепушонки, можно попытаться охарактеризовать их дифференциацию (табл. 6).

Пластовская популяция, расположенная в центре исследуемого региона, является фенетически наименее уникальной и в значительной степени близка к окружающим ее соседним популяциям, занимая по отношению к ним промежуточное положение. Наиболее сильно дифференцирована каргапольская популяция, которая, судя по масштабу фенетической удаленности от всех остальных популяций (возможно, за исключением пластовской), приближается, по-видимому, к подвидовому уровню дифференциации [2]. Эта группировка отличается от ближайшей к ней кунашакской почти так же, как и от удаленных от нее наурзумской и кувандыкской популяций. Несмотря на большое удаление (около 400 км), напротив, фенетически близки наурзумская и кувандыкская группировки. При этом наурзумские зверьки значительно ближе к башкирским (баймакская популяция), чем оренбургские (кувандыкская популяция).

Исходя из полученной картины можно, на первый взгляд, заключить, что данные фенетических оценок не согласуются с результатами многомерного краниометрического анализа, так как слабо коррелируют с удаленностью популяций друг от друга. Опыт предыдущих исследований, однако, позволяет полагать, что фенетические дистанции между изученными популяциями слепушонки в определенной степени отражают реальную

Таблица 5

Частоты встречаемости фенов неметрических признаков черепа обыкновенной слепушонки в географически удаленных популяциях, %

№ признака	Популяция					
	Баймакская (139)	Наурзумская (88)	Каргапольская (38)	Пластовская (51)	Кувандыкская (210)	Кунашакская (290)
1	18,7	32,9	9,2	22,5	33,4	18,9
2	53,2	33,0	63,2	21,6	40,2	32,1
3	2,9	12,5	0	2,0	3,0	2,6
4	0,7	6,8	0	3,0	1,3	2,0
5	0,4	2,3	2,6	6,0	3,5	0,8
6	15,9	18,2	29,0	28,0	45,3	15,2
7	0,7	26,7	9,3	10,0	7,9	2,6
8	26,9	7,9	15,8	22,5	6,1	13,1
9	46,8	30,1	44,7	41,2	13,3	22,8
10	75,9	60,8	71,1	82,4	43,3	94,5
11	84,2	81,3	88,2	77,5	71,5	86,3
12	41,7	38,1	25,0	26,5	37,7	39,2
13	94,6	81,3	96,1	70,6	69,9	69,1
14	73,4	95,5	94,7	82,4	76,7	75,9
15	14,7	21,0	2,6	19,6	31,3	27,2
16	41,7	53,9	0	11,8	48,1	39,5
17	46,0	48,3	53,3	28,9	25,0	32,9
18	89,6	90,3	100,0	95,0	71,7	74,3
19	83,1	78,6	40,8	77,3	63,1	85,8
20	0,7	9,2	1,3	1,0	2,8	2,9
21	59,7	42,1	60,5	58,8	42,9	61,9
22	41,4	43,8	66,7	40,6	43,4	26,2
23	92,1	86,9	100,0	82,4	78,7	94,5
24	60,1	55,7	23,7	37,6	37,4	66,7
25	48,2	42,6	80,3	45,1	40,6	88,6
26	18,4	29,5	39,5	29,3	8,8	36,1

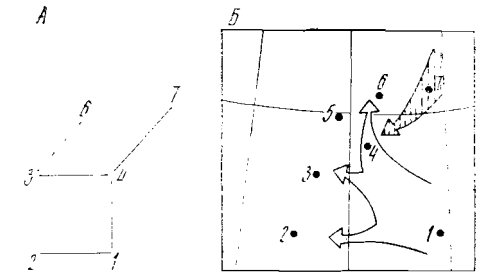
Таблица 6

Фенетические дистанции по комплексу фенов неметрических признаков черепа между популяциями слепушонки в Южном Зауралье

Популяция	1	2	3	4	5	6
1 — наурзумская	—	0,101	0,106	0,095	0,153	0,313
2 — кувандыкская	0,003	—	0,152	0,124	0,116	0,385
3 — баймакская	0,003	0,002	—	0,083	0,107	0,230
4 — пластовская	0,006	0,004	0,005	—	0,116	0,189
5 — кунашакская	0,003	0,001	0,002	0,004	—	0,331
6 — каргапольская	0,007	0,006	0,006	0,008	0,005	—

Рис. 4. Дендрит минимальных фенетических дистанций между популяциями слепушонки (А) и схема вероятных путей заселения видом Южного Зауралья (Б):

1—7 — номера выборок (см. текст)



картину их дифференциации и генетических связей [1, 2] по аналогии с другими видами и формами грызунов. Выбрав минимальные фенетические дистанции между сравниваемыми парами популяций слепушонки, мы построили дендрит, который должен был отражать приблизительную картину родственных отношений сравниваемых частей населения. Как видно на рис. 4, а, структура дендрита хорошо согласуется с взаимным географическим положением точек (см. рис. 4, б), если произвольно ориентировать граф. С другой стороны, это показывает, что формирование популяционной структуры слепушонки было связано с постепенным освоением региона.

Полученные результаты позволяют построить и вероятную схему заселения слепушонкой Южного Зауралья (см. рис. 4, б). С учетом фенетической дифференциации (см. табл. 6) выделяется два вероятных пути расселения слепушонки из юго-восточной части изученного региона: один, по-видимому, проходил через центральную часть Челябинской области, разветвляясь в горные районы Башкирии и на север Челябинской области, а другой шел, очевидно, в западном направлении через южные степи Челябинской области в долины Оренбуржья. Каргапольские зверьки из северо-восточной части региона (Курганская область), как уже отмечалось, фенетически резко отличаются от всех других, несколько приближаясь к пластовским. Поэтому можно предположить, что пластовская популяция исторически испытывала влияние этой дифференцированной внутривидовой формы из Курганской области. Однако относительно небольшое число исследованных популяций не позволяет строго определить этапы формирования популяционной структуры слепушонки в Южном Зауралье и предложенная схема, безусловно, является предварительной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование популяционной дифференциации слепушонки на значительной территории Южного Зауралья методами популяционной морфологии и фенетики показало следующее. Популяционная структура обыкновенной слепушонки представляется

относительно устойчивой в пространстве и во времени. На это указывают три важных обстоятельства. Во-первых, высокое соответствие морфометрического облика географическому местоположению выборок. Оно настолько велико, что позволяет интерпретировать результаты канонического дискриминантного анализа краниометрических признаков как своеобразное запечатление в облике животных уникальных экологических условий местности, в которой они обитают. Эти результаты можно объяснить только тем, что ведущим фактором популяционной дифференциации и формирования популяционной структуры является исторически складывающаяся экологическая уникальность каждого местообитания. Можно также полагать, что длительный отбор на максимальное приспособление популяций к уникальным условиям внешней среды в каждом сравнительно небольшом регионе привел у этого малоподвижного вида к формированию специфических особенностей строения черепа в каждой популяции. Во-вторых, устойчивость популяционной структуры вида во времени подтверждается относительно высокой устойчивостью морфометрического облика выборок из одной и той же популяции за ряд лет. Несмотря на то, что в кунашакской популяции хронографическая изменчивость черепных размеров заметно выше, чем в кувандыкской, масштаб этих межгодовых различий не превышает межпопуляционных. Можно предположить, что фенотипические черты зверьков кунашакской популяции, расположенной почти на самой северной границе ареала, в большей степени зависят от внешних условий и их перепадов в разные годы, чем в обитающей на юге кувандыкской. И наконец, немаловажной причиной устойчивости популяционной структуры следует считать низкую вагильность вида. Мечение животных в кунашакской популяции и их повторный отлов в течение нескольких лет показывают, что меченые зверьки расселяются на очень ограниченной территории. Наибольшее отмеченное нами удаление молодых перезимовавших зверьков (самой активно расселяющейся и мигрирующей группы в популяции) от места рождения не превышает 500 м. Низкий обмен генетической информацией между удаленными поселениями обеспечивает, таким образом, предпосылки для эффективного действия отбора на наибольшее приспособление группировок к местным условиям и формирования тем самым устойчивой популяционной структуры.

Данные фенетического анализа не только согласуются с этими представлениями, но и существенно их дополняют. Небольшое число исследованных популяций, как уже говорилось, не позволяет строго определить пути формирования популяционной структуры, однако уже имеющихся фактов достаточно, чтобы судить о постепенном и последовательном освоении слепушонкой Южного Зауралья. Если морфометрический анализ убеждает в длительности процесса становления и относительной ус-

тойчивости популяционной структуры, то фенетическое сравнение позволяет увидеть скрытую генетическую структурированность вида, которая в той или иной мере отражает сложные пути исторического генезиса его популяций в Южном Зауралье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М., 1982. С. 15—24.
2. Васильев А. Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45, № 2. С. 164—176.
3. Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 158—169.
4. Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей // Генетика. 1986. Т. 22, № 7. С. 1191—1198.
5. Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Сев. Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 103—112.
6. Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967.
7. Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллинн: Валгус, 1976.
8. Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. М.: Наука, 1968.
9. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969.
10. Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980.
11. Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987.
12. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus* // Genet. Res. 1963. V. 4. P. 195—220.
13. Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse // Evolution. 1964. V. 18, N 3. P. 468—483.
14. Berry R. J., Jakobsen M. E. Ecological genetics of an island population of the house mouse // J. Zool. L., 1975. V. 175. P. 523—540.
15. Blakith R. E., Reyment R. A. Multivariate morphometrics. L., N. Y.: Acad. press, 1971.
16. Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammalogy. 1980. V. 61, N 3. P. 436—448.
17. Hilborn R. Inheritance of skeletal polymorphism in *Microtus californicus* // Heredity. 1974. V. 33. P. 87—89.
18. Howe W. L., Parsons P. A. Genotype and environment in the determination of minor skeletal variants and body weight in mice // J. Embryol. Exp. Morph. 1967. V. 17. P. 283—292.
19. Self S. G., Leamy L. Heritability of quasi-continuous skeletal traits in a randombred population of house mice // Genetics. 1978. V. 88. P. 109—120.
20. Sikorski M. D. Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas // Acta Theriologica. 1982. V. 27, N 13. P. 169—180.
21. Sjøvold T. The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // Homo. 1973. V. 24. P. 204—233.