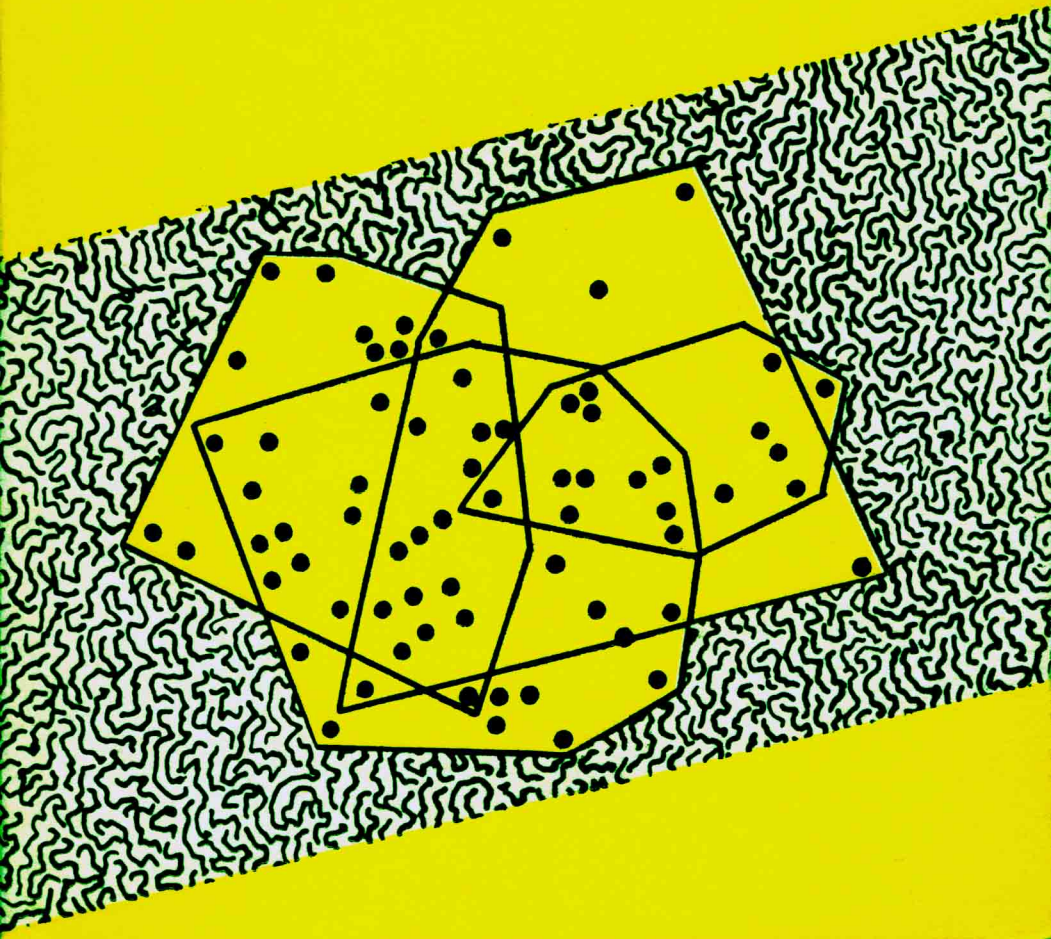
РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЕКАТЕРИНБУРГ
«НАУКА»
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 575.22

Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих: Сб. науч. трудов. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992. ISBN 5-7691-0208-X.

Рассматриваются актуальные проблемы морфологической (в самом широком смысле) изменчивости мелких млекопитающих — как пространственной, так и временной. Проведен анализ связи морфологической изменчивости с другими аспектами популяционной структуры и ее динамики, а также со структурой некоторых надвидовых групп. Различные подходы в исследовании вопросов морфологической изменчивости землероек и грызунов позволили осветить некоторые новые стороны онтогенеза, экологии и эволюции указанных групп животных.

Сборник представляет интерес для зоологов, экологов, систематиков, эволюционистов и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор **О. А. Лукьянов**

Рецензент

доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

ISBN 5-7691-0208-X

© Издательство «Наука», 1992

ВВЕДЕНИЕ

В сборнике приведены результаты исследования изменчивости серии видов мелких млекопитающих. Большое внимание уделено морфологической изменчивости, поскольку эта система признаков — основа любой современной систематики и мониторинга популяций. Все работы выполнены на оригинальном материале.

Фенетический анализ изменчивости обыкновенной слепушонки вскрыл генетическую структурированность этого вида, по-видимому, связанную с его исторической судьбой в Зауралье. Аналогичный анализ комплекса признаков обыкновенной бурозубки позволил выделить группы популяций и сравнить масштабы дифференциации вида в пространстве и во времени. Изучение морфологии трех видов настоящих леммингов в лабораторных колониях дало возможность оценить устойчивость видовых признаков в условиях этой своеобразной доместикации, а результаты изучения черепных признаков копытного лемминга помогли определять возраст зверьков в природе и судить о своеобразии их приспособлений к условиям Севера.

Другая группа работ связана с соотношением изменчивости разных систем признаков. Изучение серых и азиатских горных полевок позволило обсудить интересный дискуссионный вопрос о связи между структурой генома, морфологическими и цитогенетическими характеристиками. Пример несогласованной дифференциации разных систем признаков дает исследование изменчивости нескольких видов крыс по морфологическим и цитогенетическим признакам, их питанию, поведению и размножению. Поиску связей между изменчивостью хромосом, микроструктурой генома и эволюцией фенотипа посвящена представленная в сборнике работа по изучению обыкновенной бурозубки, у которой, судя по хромосомным наборам, микроэволюционные процессы идут довольно интенсивно.

Материалы сборника дают примеры возможностей современных методов обработки зоологических данных и их экстраполяции при изучении других видов.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

Д. Е. РЫБНИКОВ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ГЕНОМА В ДВУХ РОДАХ ПОЛЕВОК — MICROTINAE, RODENTIA

Известно, что геномы эукариот содержат как уникальные, так и многократно повторяющиеся нуклеотидные последовательности [14]. Принято считать, что уникальные (или единичные) последовательности представляют собой структурные гены. Роль повторов во многом не ясна, хотя среди них и встречаются кодирующие гены с известными функциями. Ряд авторов считает, что повторы влияют на активность генов [16, 17], другие исследователи рассматривают повторы как регуляторы частоты рекомбинации хромосом [19].

Уникальные и повторяющиеся последовательности реассоциируют с разной скоростью, причем скорость образования дуплексов прямо пропорциональна степени повторяемости. На этом феномене и основаны методы изучения структуры генома. Структура генома характеризуется количеством кинетических фракций, их относительной долей и частотой повторяемости входящих в них нуклеотидных последовательностей.

У эукариотов обычно выделяют три главные кинетические компоненты, которым соответствуют фракции высоко-, среднеповторяющихся и уникальных последовательностей ДНК. Наиболее изменчивы — фракции повторяющихся последовательностей. Доля повторов в геномах млекопитающих колеблется от 23 до 55 % [8].

Исследователей обычно интересует зависимость между изменениями кариотипических характеристик в эволюции и преобразованиями структуры и организации генома, взаимосвязь между структурой генома и филогенией видов. Очевидно, поставленные проблемы актуальны ввиду определенной незавершенности функциональной теории видообразования.

В литературе имеются сведения, согласно которым существует внутривидовая изменчивость кинетических фракций ДНК. Так, при исследовании структуры генома полевок рода *Microtus* различия между подвидами *M. oeconomus* оказались больше,

чем между одним из подвидов *M. oeconomus* и *M. arvalis* [4, 5]. Однако исследование структуры геномов широкого спектра видов грызунов и ластоногих на видовом и подвидовом уровне не выявило внутривидовой дивергенции по молекулярной структуре генома [8]. В то же время при сравнении кинетики реассоциации ДНК лабораторной мыши (*Mus musculus*) с ДНК азиатской мыши (*Mus musculus molossinus*) обнаружены различия в кинетике реассоциации быстрых повторов при их постоянном относительном количестве в геноме [21]. Необходимо отметить, что исследования проводились на кариотипических сходных, близкородственных животных. Изучение изменчивости главных геномных компонент у такой цитогенетически консервативной группы, как черепахи, показало значительные различия в содержании уникальных последовательностей даже у близких видов [20]. Различия в структуре генома таксономически близких (при цитогенетическом сходстве) животных, по-видимому, нечастое явление, хотя это правило далеко не универсально.

При выяснении связей между изменениями структуры генома и количеством и морфологией хромосом объектами исследований были группы животных, характеризующиеся широким спектром цитогенетической изменчивости. Так, при изучении кинетики реассоциации ДНК двух разнохромосомных форм обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* с $2n=34$ и $2n=54$ различий в структуре генома выявлено не было. Геном закавказской слепушонки *E. lutescens* ($2n=17$) отличался от генома *E. talpinus* меньшим содержанием уникальных последовательностей [9]. Автор делает вывод о том, что при робертсоновских слияниях, затрагивающих у форм *E. talpinus* 10 пар хромосом, изменений в структуре генома не происходило, а переход от 54-хромосомного акроцентрического кариотипа *E. talpinus* к 17-хромосомному метацентрическому кариотипу *E. lutescens* привел к утрате части генома за счет уникальных последовательностей. Другой пример изучения эволюции ДНК и хромосомных показателей связан с исследованием кинетических характеристик ДНК китайского и индийского мунтжаков. Представители рода *Muntiacus* (Cervidae) демонстрируют впечатляющую хромосомную диверсификацию при сохранении поразительного морфологического свойства. Китайский мунтжак (*Muntiacus reevesi*) имеет в диплоидном наборе 46 хромосом, в то время как у индийского мунтжака (*Muntiacus muntjak vaginalis*) $2n=6$ у самок и $2n=7$ у самцов [23]. Исследования структуры генома этих двух видов показали большое сходство уникального компонента, в то же время существуют ярко выраженные отличия в структуре повторяющихся последовательностей, особенно во фракциях умеренных повторов [22]. У копытных леммингов *Dicrostonix torquatus chionopaes*, различающихся по числу *B*-хромосом, выявлено возрастание доли повторяющихся последовательностей на 10 % при увеличении числа хромосом [10].

Эти данные хорошо соответствуют представлениям о гетерохроматиновой природе *B*-хромосом и скоррелированности повторяющихся последовательностей ДНК и *C*-гетерохроматина.

Очевидно, не существует одного типа взаимосвязи между изменениями кариотипа и трансформацией структуры генома. Хромосомные преобразования в некоторых случаях коррелируют с изменениями молекулярных характеристик генома, но вопрос о существовании между ними причинно-следственной связи остается открытым.

В свете проблемы взаимосвязи кариотипической и молекулярной эволюции с процессами видообразования представляет интерес сравнительное изучение структуры генома в группах, где наблюдается интенсивный процесс формообразования. С этой точки зрения удачным объектом являются полевки группы *Microtus juldaschi-M. carruthersi* (памирская и арчевая, обитающие на западном Тянь-Шане и Памиро-Алае) и политипический вид *Alticola macrotis* (Алтай, Забайкалье, Северо-Восточная Сибирь и Чукотка). В обеих группах наблюдается интенсивная межпопуляционная изменчивость хромосомных наборов, в том числе и по количеству и локализации *C*-гетерохроматина [6]. У этих полевок подробно исследована географическая изменчивость морфологических признаков, традиционно использующихся в систематике [2, 3], и наконец, в условиях вивария оценена скрещиваемость ряда форм внутри обеих групп [11]. Нами исследована кинетика реассоциации ДНК трех форм полевок, относящихся к группе *M. juldaschi-M. carruthersi*, и трех подвидов *A. macrotis*, один из которых представлен двумя формами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве материала исследования использованы животные из лабораторных колоний, полученных в виварии ИЭРиЖ УрО АН СССР от 6—20 основателей. Печень *A. m. lemminus* получена от животных, собранных в природных популяциях.

Выделение ДНК проводили по описанной ранее методике [1] с модификациями. В ряде случаев очистку ДНК осуществляли на колонке с сефарозой 4В («Pharmacia», Швеция) [10]. Полученные препараты ДНК обладали высокой степенью полимерности (коэффициент седиментации при ультрацентрифугировании на аналитической центрифуге «Spinco E», $S_{20,\omega}^{pH7\cdot0}$ = =20—25 S) и имели гиперхромизм 35—40 % при тепловой денатурации в стандартном солевом растворе. Спектральные характеристики препаратов ДНК свидетельствовали о хорошей степени очистки от белков (A_{260}/A_{230}=1,8—1,9 и полисахаридов (A_{260}/A_{230}=2,1—2,3). ДНК фрагментировали на ультразвуковом дезинтеграторе УЗДН-2Т. Длину полученных фрагментов определяли методом электрофореза в агарозном геле. В качестве

Характеристика кинетических фракций ДНК полевок

Вид	№ фракции	Доля в геноме, %	Степень повторяемости
A. m. macrotis (виварий)	1	35	$0{,}84 \cdot 10^5$
	2	15	$0{,}39 \cdot 10^2$
	3	50	$\sim 1{,}00$
A. m. vinogradovi (виварий)	1	22	$0{,}65 \cdot 10^5$
	2	28	$0{,}63 \cdot 10^2$
	3	50	$\sim 1{,}00$
A. m. lemminus (Тикси)	1	29	$0{,}11 \cdot 10^6$
	2	19	$0{,}42 \cdot 10^2$
	3	52	$\sim 1{,}00$
A. m. lemminus (Певек)	1	32	$0{,}15 \cdot 10^6$
	2	15	$0{,}79 \cdot 10^2$
	3	53	$\sim 1{,}00$
M. juldaschi (виварий)	1	30	$0{,}16 \cdot 10^5$
	2	21	$0{,}23 \cdot 10^2$
	3	49	$\sim 1{,}00$
M. carruthersi (Таласский Алатау)	1	22	$0{,}35 \cdot 10^5$
	2	22	$0{,}41 \cdot 10^2$
	3	50	$\sim 1{,}00$
M. carruthersi (Памиро-Алай)	1	29	$0{,}28 \cdot 10^5$
	2	23	$0{,}35 \cdot 10^2$
	3	48	$\sim 1{,}00$

маркеров использовали фрагменты ДНК фага λ, полученные при обработке рестриктазой Hind III. После тепловой денатурации (10 мин, 100 °С, 0,12М ФБ) фрагменты ДНК быстро охлаждали до 60 °С и инкубировали при этой температуре. В ряде случаев реассоциацию вели в более концентрированном ФБ, приводя затем условия эксперимента к стандартным. Одно- и двунитчатые фрагменты ДНК фракционировали на термостатируемых колонках с гидроксиапатитом по общепринятой методике [15]. Количество ДНК во фракциях определяли оптическим методом на спектрофотометре СФ-46.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты представлены в таблице. Характер кинетических кривых свидетельствует о том, что реассоциация ДНК изученных форм в целом сходна с реассоциацией ДНК других грызунов [18]. Для всех исследованных животных характерно присутствие трех кинетических компонентов фракций быстрых и промежуточных повторов и фракции уникальных последовательностей. Фракция «уников» составляет у всех форм около 50 %, что несколько меньше по сравнению с изученными в этой связи другими видами грызунов [7, 10]. Фракция уни-

кальных последовательностей наиболее консервативна по относительному содержанию в геноме и степени повторяемости. Как в группе *Alticola*, так и в группе *M. juldasci-M. carruthersi* степень повторяемости составляющих фракцию компонентов и ее относительное содержание в геноме равны между собой (см. таблицу). В группе *M. juldaschi-M. carruthersi* заметных различий во всех изученных характеристиках генома не обнаружено.

Фракции быстрых и промежуточных повторов составляют у всех изученных форм (за исключением *A. m. vinogradovi*) около 30 и около 20 % соответственно. Между всеми формами *Alticola* и *Microtus* нет заметных отличий и в степени повторяемости входящих во фракции элементов.

В группе *Alticola* наблюдается определенная гетерогенность фракций повторяющихся последовательностей. Максимальное относительное количество фракции быстрых повторов наблюдается у *A. m. macrotis* и *A. m. lemminus* из Певека, здесь оно составляет более 30 %. Близко к этим формам находится *A. m. lemminus* из Тикси (29 %). Наиболее отлична в этой группе по указанным характеристикам *A. m. vinogradovi*, у которой относительное процентное содержание фракций быстрых и умеренных повторов равно 22 и 28 соответственно. Из таблицы видно, что это единственная форма, у которой содержание умеренных повторов в геноме превышает количество быстрых повторяющихся последовательностей.

Ранее было показано, что полевки группы *M. juldaschi-M. carruthersi* из популяций, исследованных в данной работе, имеют 54 хромосомы в диплоидном наборе, отличаются друг от друга тремя-четырьмя перицентрическими инверсиями и характером C- и G-окрашивания [6]. Надо заметить, что общее количество *C*-гетерохроматина у них примерно равно и отличия состоят только в его локализации на хромосомах. Геномы изученных *Microtus* не отличаются также и по другим характеристикам, в частности по содержанию сателлитного компонента, который у всех форм имеет плавучую плотность — 1,698 г/см^3 [12]. При этом по ряду морфологических показателей в этой группе особняком стоит таласская *M. carruthersi*. К тому же в условиях лабораторной колонии таласская арчевая полевка обнаруживает репродуктивную изоляцию от двух других форм [3].

Группировка форм *Alticola* по изученным геномным характеристикам также не совпадает с их ранжированием по морфологическим и цитогенетическим признакам [2, 6]. Так, по этим признакам наиболее близки *A. m. macrotis* и *A. m. vinogradovi*, имеющие максимальное и минимальное количество повторов соответственно. Нужно отметить, что цитогенетическая дифференциация вида *A. macrotis* осуществляется в основном за счет изменения количества *C*-гетерохроматина в половых хромосомах и коротком плече одной из аутосом [13]. В этом отношении более всего различаются кариотипы *A. m. vinogradovi* и

A. m. lemminus из Певека, что частично коррелирует с характеристиками этих животных.

В целом можно заключить, что в обеих изученных группах животных наблюдается несогласованность морфотипической, цитогенетической и молекулярной дивергенции на ранних стадиях видообразования. Обнаруженное у полевок отсутствие прямой взаимосвязи между особенностями структуры генома и морфологическими и цитогенетическими характеристиками приводит к заключению, что изменения соотношений кинетических фракций генома вряд ли являются обязательными при молекулярных преобразованиях, сопровождающих процессы видообразования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонов А. С., Владыченская Н. С., Петров Н. Б. Выделение препаратов ДНК из тканей беспозвоночных животных и высших растений, фиксированных спиртом // Биол. науки. 1971. № 8. С. 137.

2. Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980.

3. Большаков В. Н., Покровский А. В., Кузнецова И. А. Гибридизация и морфотипическая характеристика форм в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M. carruthersi*) полевок // Зоол. журн. 1982. Т. 61. С. 1726.

4. Вальехо-Роман К. М., Мирошниченко Г. П., Антонов А. С. Метод сопоставления полинуклеотидных последовательностей ДНК // Молекуляр. биология. 1975. Т. 9, вып. 4. С. 548.

5. Владыченская Н. С., Мирошниченко Г. П., Вальехо-Роман К. М. и др. Особенности строения геномов некоторых позвоночных животных // Биол. науки. 1974. № 5. С. 102.

6. Гилева Э. А., Большаков В. Н., Черноусова Н. Ф., Мамина В. П. Цитогенетическая дифференциация форм в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M. carruthersi*) полевок и данные об их репродуктивной изоляции // Зоол. журн. 1982. Т. 61. С. 912.

7. Гинатулин А. А., Гинатулина Л. К., Борисов Ю. М. и др. Исследование кинетики реассоциации разнохромосомных форм слепушонок (*Ellobius*) в связи с вопросом о путях перестройки хромосом в эволюции // Молекуляр. биология. 1977. Т. 11, вып. 4. С. 883.

8. Гинатулин А. А. Структура, организация и эволюция генома позвоночных. М.: Наука, 1984.

9. Гинатулина Л. К. Сравнительное исследование молекулярной структуры генома млекопитающих разного таксономического ранга в связи с особенностями кариотипа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982.

10. Мирошниченко Г. П., Антонов А. С., Гилева Э. А. Сравнительное изучение ДНК копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus chionopaes* Allen с различным количеством *B*-хромосом // Молекуляр. биология. 1978. Т. 12, вып. 6. С. 1348.

11. Покровский А. В. О гибридизации забайкальской и алтайской горных полевок // Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1976. С. 65.

12. Рыбников Д. Е., Мирошниченко Г. П., Гилева Э. А. Изменчивость сателлитной ДНК в двух группах полевок (Rodentia, Microtinae) // Генетика. 1986. Т. 22, № 10. С. 2500.

13. Bolshakov V. N., Gileva E. A., Bykova G. V. Chromosome variation in the asian mountain vole, Alticola macrotis Radde. 1861 (Rodentia, Cricetidae) // The Annals of Zoology. 1985. V. 23, N 2. P. 53.

14. Britten R. J., Kohne D. E. Nucleotide sequence repetition in DNA // Carnegie Inst. Wash. Year book. 1967. V. 65. P. 78.
15. Britten R. J., Graham D. E., Neufeld B. R. Analysis of repeating DNA sequences by reassociation // Methods in enzymology / Ed. L. Grossman, K. Moldave. N. Y. 1974. V. 25E. P. 69.
16. Davidson E. H., Klein W. H., Britten R. J. Sequence organization in animal DNA and a speculation on hnRNA as a coordinate regulatory transcript // Develop. Biol. 1977. V. 55. P. 339.
17. Georgiev G. P. On the structural organization of operon and the regulation of RNA synthesis in animal cells // J. Theor. Biol. 1969. V. 25. P. 473.
18. Ginelli E., Di Lernia R., Cornero G. The organization of DNA sequences in the mouse genome // Chromosoma. 1977. V. 61. P. 215.
19. Miclos G. L. G., Willcocks D. A., Baverstock P. R. Restriction endonuclease and molecular analysis of three rat genomes with special reference to chromosome rearrangement and speciation problems // Chromosoma. 1980. V. 76. P. 339.
20. Olmo E., Odierna G., Capriglione T., Cobror O. Different trends in the variations of the main genomic components in turtles and scaly-reptiles // Comp. Biochem. Physiol. 1985. V. 80B, N 3. P. 441.
21. Rake A. V. DNA Reassociation Kinetics of closely Related Species // Biochem. Genetics. 1974. V. 11, N 4. P. 261.
22. Scmidtke J., Brennecke H., Schmid M., Neitzel H., Sperling K. Evolution of muntjac DNA // Chromosoma. 1981. V. 84. P. 187.
23. Murster D. H., Benirschke K. Indian Muntiacus muntjak: A deer with a low diploid cromosome number // Science. 1970. V. 168. P. 1364.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

А. Т. ГАБИТОВА, Н. С. МОСКВИТИНА

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L., 1758) В ХРОМОСОМНО МОНО- И ПОЛИМОРФНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

К числу морфологических признаков, наиболее часто используемых при изучении систематики и в решении самых разнообразных вопросов исследования изменчивости животных, относятся размеры отдельных частей черепа. Изучение вариабельности краниологических показателей у обыкновенной бурозубки интересно тем, что внутри- и межпопуляционная изменчивость их хромосомных наборов свидетельствует об интенсивно протекающих микроэволюционных процессах. Однако фенотипический эффект хромосомной изменчивости у рассматриваемого вида изучен недостаточно, поэтому актуально сопоставление вариабельности хромосом и изменчивости других систем признаков.

Впервые как вид обыкновенная бурозубка описана К. Линнеем в 1758 г., но объем вида долгое время оставался спорным.

С. И. Огнев [13] рассматривал объем *S. araneus* в весьма широких пределах, существенно отличающихся от современных представлений. В его монографии нет характеристики вида, а лишь приведен ряд подвидовых очерков. Для территории СССР он рассматривал следующие подвиды *Sorex araneus araneus* — обыкновенная землеройка, или бурозубка, *Sorex araneus tomensis* Ogn.— сибирская землеройка, или бурозубка, 1921, *Sorex araneus roboratus* Holl.— большая алтайская бурозубка, 1913, *Sorex araneus shnitkovi* Ogn.— семиреченская бурозубка, 1921, *Sorex araneus Satunini* Ogn.— кавказская бурозубка Сатунина, *Sorex araneus peucinius* Thom.— дунайская бурозубка. Для Западной Европы им перечислены такие подвиды: *S. a. casteneus* Jen. (Англия), *S. a. santonus* Mott. (Charente, Франция), *S. a. euronatus* Mill. (Пиренеи), *S. a. bergensis* Mill. (запад Норвегии), *S. a. tetragonurum* Herm. (Германия, Тироль), (*S. a. pyrenaicus* Mill. (Пиренеи, 4700 футов над ур. моря),

S. a. fretalis Mill. (о. Джерсей), *S. a. granarius* Mill. (Испания), *S. a. peucinius* Thom. (дельта Дуная).

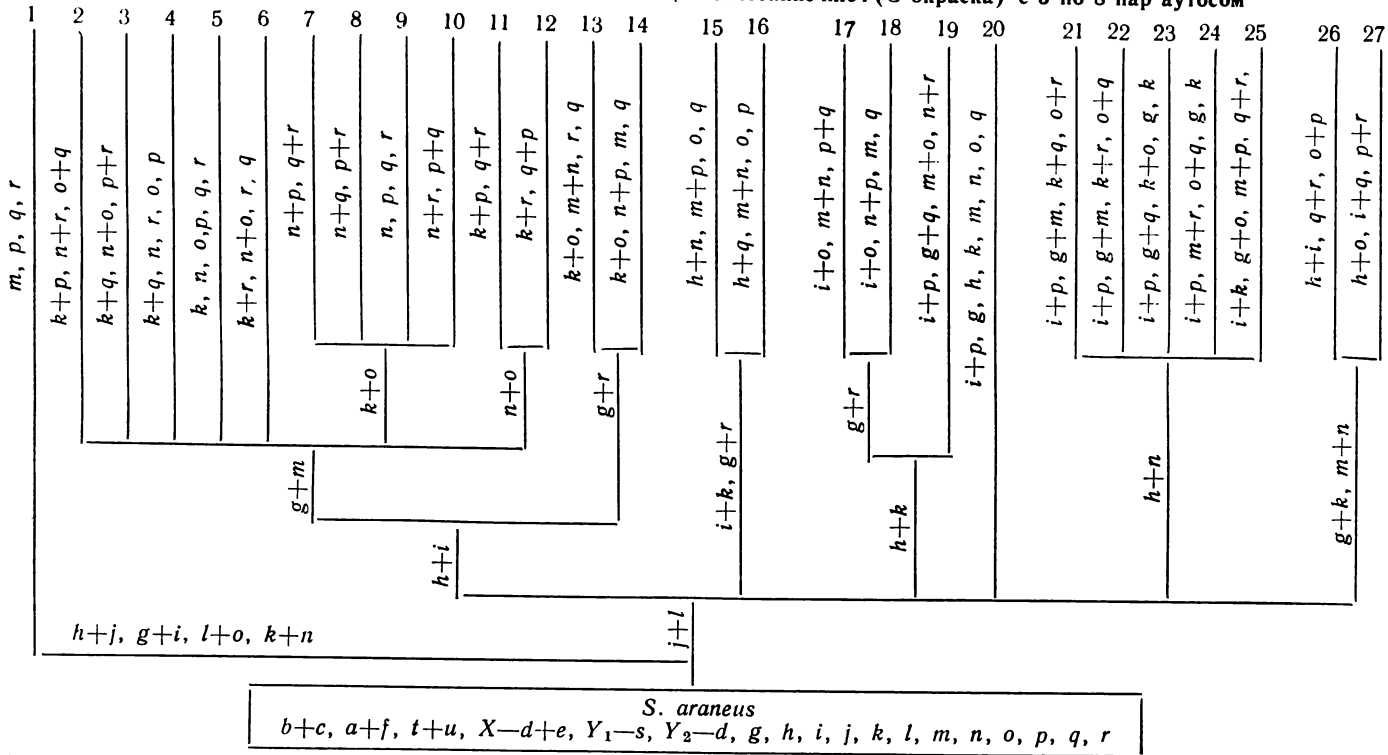
Как выяснилось позднее, *S. a. tomensis isodon* есть отдельный вид *S. isodon* [19], *S. a. schnitnikovi* относится к другому виду — *S. arcticus schnitnikovi* Ogn. [18] и *S. a. satunini* имеет видовую самостоятельность как *S. caucasicus* [10, 15, 16]. Описанный по единичному экземпляру *S. a. roboratus* (по: [26]) относится к самостоятельному виду *S. roboratus*. С. И. Огневым [14] был описан также подвид *S. araneus uralensis*. Нереальность его существования показал С. У. Строганов [18]. При проверке типовой серии *S.a. iohansis* Ogn., 1933 оказалось, что этот подвид объединяет два вида бурозубок: обыкновенную и тундряную [26].

В монографии С. У. Строганова [18] для Сибири приводятся четыре подвида: *S. a. araneus, S. a. tomensis, S. a. roboratus, S. a. isodon*. С его стороны было непоследовательным включение в подвид *S. a. isodon*, видовую самостоятельность которой как *S. isodon* он признавал ранее [17]. Б. С. Юдин [26] показал путем сравнения по морфологическим признакам (длине тела, хвоста, задней лапы и кондилобазальной длине черепа) и данным калориметрического анализа (значения показателей оттенка и белизны), что нет достоверных критериев для выделения в отдельный подвид западносибирских обыкновенных бурозубок (*S. a. tomensis*) и номинативного подвида.

В Алтае-Саянской горной стране, до Хамар-Дабана включительно, обитает *S. a. roboratus*. Таксономическая самостоятельность этой формы не вызывает сомнений и подтверждается показателями размеров тела, черепа и окраски, но номенклатурный вопрос оставался нерешенным, так как Холистер под этим названием описал не обыкновенную, а бурую бурозубку. Поэтому Б. С. Юдин [26] предложил называть этот подвид горной обыкновенной бурозубкой — *S. a. rypheus subsp. n.* Это наиболее крупный и четко очерченный подвид.

Итак в последней монографии Юдина рассмотрены в систематике *S. araneus* два подвида: *S. a. araneus* и *S. a. rypheus*. Обыкновенная бурозубка — хромосомно полиморфный вид. В целом по ареалу диплоидное число хромосом варьирует у самок от 20 до 32 и от 21 до 33 у самцов при неизменном числе аутосомных плеч (NF_a), равном 36. Различия в числе хромосом у самок и самцов обусловлены наличием у последних системы множественных половых хромосом (XX/XY_1Y_2). Внутрипопуляционная хромосомная изменчивость обусловлена полиморфизмом робертсоновского типа, в который по ареалу вовлечено шесть пар аутосом. Каждая пара может быть представлена а) метацентриками, б) метацентриком и двумя акроцентриками, в) четырьмя акроцентриками. Межпопуляционная хромосомная изменчивость была выявлена при анализе дифференциально окрашенных хромосом (*G*-метод) и обусловлена различными соче-

Схема хромосомных рас *S. araneus*, показывающая сочетание плеч (*G*-окраска) с 3 по 8 пар аутосом



1 — юг Швейцарии [39], 2 — Центральная Швеция [35], 3 — Центральная Великобритания [48], 4 — Центральная Швеция [34], 5 — Западная Германия, Югославия, Венгрия, Чехословакия [29, 43, 3], 6 — север Швейцарии [39], 7 — Северо-Восточная Шотландия [48], 8 — юг Швеции [35], 9 — север Польши, юго-запад Великобритании [49, 53], 10 — северо-запад Чехословакии, юго-запад Польши, Центральная Швеция [53, 34, 53], 11 — Московская обл. [12], 12 — Московская обл., пос. Черноголовка [3], 13 — северо-восток Польши [32], 14 — северо-восток Польши [33], 15 — Восточная Польша [31, 35], 16 — северо-восток Польши [33, 51], 17 — северо-восток Польши [33, 51], 18 — северо-восток Польши [32], 19 — юго-восток Финляндии [37], 20 — юго-запад Финляндии [37], 21 — север Швеции, Финляндии [35, 36, 37], 22 — юго-восток Финляндии [3], 33 — юг Финляндии [3], 24 — юго-запад Финляндии [37], 25 — Западная Сибирь (Новосибирск) [2, 40], 26 — Западная Сибирь (Томск) [2, 40], 27 — Центральная Сибирь (Ермаковское) [2, 40].

таниями одноплечих хромосом в робертсоновских метацентриках.

Мейлан [41, 42] описал у этого вида два хромосомных типа (*A* и *B*), географически замещающих друг друга и лишь отчасти перекрывающихся и, видимо, репродуктивно изолированных. Цитотип *A* характеризуется стабильным диплоидным набором, состоящим из 22 хромосом у самок и 23 хромосом у самцов при $NF_a=40$. Тип *A* найден на юге, западе и севере Франции, на Нормандских островах у побережья Франции, в Нидерландах и Западной Швейцарии. На основании метрического анализа морфологических признаков и кариотипа тип *A* был выделен в самостоятельный вид *S. gemellus* [44], более известный под присвоенным ранее названием *S. coronatus* [29]. Долгов [9] считает название *S. gemellus* недействительным, так как эта форма обитает на о-ве Джерси, где она на основе морфологических признаков была выделена Миллером в самостоятельный подвид *S. araneus fretalis* Mill.,1909. По мнению Долгова, это название по правилу приоритета и следует употреблять.

У представителей цитотипа *B* наблюдается широкая меж- и внутрипопуляционная изменчивость кариотипа при постоянном NF_a, равном 36. На данный момент для него описано около 30 хромосомных рас [3, 54]. На основании рисунка *G*-исчерченности все хромосомные плечи, входящие в кариотип типа *B*, были идентифицированы и обозначены буквами латинского алфавита от *a* до *u* [36].

По-видимому, предковый кариотип содержал двуплечие хромосомы с сочетанием плеч $a+j$, $b+c$, $t+u$ и половые хромосомы $X-d+e$, Y_1-s, Y_2-d (неизменные во всех описанных популяциях), а остальные пары аутосом представлены акроцентриками (у самок $2n=32$, у самцов $2n=33$). На схеме приведены различные сочетания этих акроцентриков, найденные в природных популяциях. Схема составлена на основании предложенной ранее Анискиным [1] и дополнена из списка описанных кариотипов в работе Зима с соавторами [54].

Метацентрик $j+l$ является общим для всех популяций, кроме одной,— в Швейцарии. Для нее характерно сочетание плеч $h+j$, $g+i$, $k+n$, $l+o$. Анискин [1] считает, что она формировалась на более позднем этапе и процесс соединения акроцентриков в ней не завершен. Эта форма занимает обособленное положение. Те из описанных хромосомных рас, для которых характерно сочетание плеч $j+l$, разделены на следующие филогенетические группы [1, 54]. Первая — западноевропейская с соединением плеч $h+i$ и $g+m$ — найдена в центральной части, на северо-западе, юге, юго-западе Европы и в двух популяциях Московской области. Вторая — с метацентриками $i+k$ и $g+r$ — отдельная филогенетическая группа, определенная в Восточной Польше. Третья — восточноевропейская с сочетанием плеч $h+n$ и $i+p$, описанная в Финляндии, Северной Швеции и также с

территории Западной Сибири (Новосибирск). Промежуточное положение между второй и третьей группами занимают локальные популяции с сочетаниями $h+k$, $g+r$, $i+o$ на северо-западе Польши и $h+k$, $i+p$ на юго-востоке Финляндии. Четвертая — сибирская филогенетическая группа с сочетанием плеч $g+k$ и $m+n$.

Как уже было упомянуто, Юдин [26], рассматривая систематику обыкновенной бурозубки, обосновал существование только двух подвидов в Сибири. Интересно его замечание, что на основании исследований Анискина и Волобуева [2] эти два подвида характеризуются своеобразными структурами кариотипов. Для *S. a. araneus,* заселяющих территорию на запад от р. Томь, характерна «новосибирская» хромосомная раса, а *S. a. rypheus* — «томская» хромосомная раса, распространенная от Томска до Телецкого озера, с западной границей по р. Томь и на восток, видимо, до Енисея.

Хауссер с соавторами [38] выделяют морфу с $2n=34$ при $NF_a=38$ на Пиренейском полуострове, в Центральных Кордильерах в самостоятельный вид *S. granarius* Mill., 1910 (ранее подвид *S. a. granarius*). Однако серия работ по изучению изоферментов, G-окраски хромосом и морфологических признаков *S. araneus* и *S. granarius* показала, что четких, статистически достоверных различий между этими видами нет [52]. Поскольку *S. araneus* и *S. granarius* распространены аллопатрически, то для решения вопроса о систематическом положении *S. granarius* необходим гибридологический анализ.

Изучение связи между хромосомной изменчивостью и морфологическими признаками [47] проведено по восьми нижнечелюстным промерам из трех хромосомных рас Британии. Расчеты сделаны каноническим анализом многомерного дисперсионного метода. Исследование показало, что выборки по морфометрическим характеристикам объединяются в группы по их географическому положению и не связаны с принадлежностью к той или иной хромосомной расе. Однако в зоне гибридизации хромосомных рас гибридные особи образуют отдельную группу, четко отличающуюся от особей исходных рас.

Для краниометрических показателей обыкновенной бурозубки характерна половозрастная, сезонная, географическая и биотопическая изменчивость. Эти данные приведены в работах Шварца [23], Долгова [7—9], Викторова [5], Шаровой [19—21], Юдина [26].

Цель настоящей работы — сравнительный анализ уровня краниометрической изменчивости в хромосомно моно- и полиморфных популяциях обыкновенной бурозубки из разных географических точек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения краниометрической изменчивости использовали 188 черепов из Южно-Уральского заповедника (Башкирия, Белорецкий р-н), 261 — из заповедника Малая Сосьва (Тюменская обл., Советский р-он) и 40 — с Телецкого озера (хранящихся в Зоологическом музее Томского университета). Измерения черепов проводили по методике Б. С. Юдина [25] штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. В работе использованы следующие признаки: кондилобазальная длина, ширина и длина рострума, предглазничная ширина, межглазничная ширина, длина мозговой части черепа, наибольшая ширина черепа, наибольшая высота черепа, длина лицевой части черепа, длина верхнего ряда зубов, высота восходящей ветви нижней челюсти и длина углового отростка нижней челюсти. Индексы вычисляли как отношение абсолютного значения признака к кондилобазальной длине.

Хромосомные препараты приготовлены из костного мозга бедренной кости по общепринятой методике для животных с Южного Урала и Малой Сосьвы. Хромосомная характеристика обыкновенной бурозубки с Телецкого озера взята из литературных данных [2, 29].

По всем перечисленным признакам рассчитаны средние с ошибками и коэффициенты вариации. Для оценки уровня внутрипопуляционной изменчивости использовали критерий знаков. С помощью дисперсионного анализа оценено влияние трех факторов популяционной принадлежности (фактор *A*), пола (фактор *B*), возраста (фактор *C*) — на изменения средних значений изученных признаков. Расчеты проводили, используя пакет SYSTAT. Уровень межпопуляционной изменчивости краниометрических признаков оценен методом канонического анализа из многомерной статистики [4].

В каждой выборке животных подразделяли на возрастные группы взрослых и прибылых. В основу этого деления положена методика Юдина [24]. По степени стертости зубов, развитию гребней, ширине и высоте черепа он выделял четыре возрастные группы: *juvenis* — молодые зверьки с молочной системой зубов, *subadultus* — молодые зверьки от 1 до 6 мес, *adultus* — взрослые зверьки от 7 до 12 мес, *senex* — старые особи в возрасте от 1 года до 2 лет. Поскольку особи первой и четвертой возрастных групп в сборах всегда единичны, то во взрослые объединены все перезимовавшие животные и в прибылые — животные всех генераций в течение текущего сезона размножения. Сделана также попытка разделить группу прибылых на условные группы трех-четырех-, двух- и одномесячных. При этом учитывали дату отлова животных, степень сношенности зубов (в процентах), состояние половой системы и вес животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для определения числа хромосом обыкновенной бурозубки с Малой Сосьвы просмотрены препараты от 67 животных. Среди них у 38 самцов $2n=21$ и у 29 самок $2n=20$ при постоянном в целом для вида $NF_a=36$. Эта популяция является мономорфной в цитогенетическом отношении.

Из Южно-Уральского заповедника проанализированы препараты от 42 животных. У 21 самцов $2n=21$, а у четырех — $2n=22$. Различий по числу хромосом у самок не обнаружено; все они, как и в малососьвинской популяции, имели $2n=20$. У самцов с $2n=22$ одна из пар аутосом гетероморфна (рис. 1). Доля животных с $2n=22$ и в этой популяции составляет 9,5 %. На основании 95 %-ного критерия, принятого при изучении электрофоретической изменчивости белков, можно считать южно-уральскую популяцию хромосомно полиморфной.

Впервые кариотип обыкновенных бурозубок с Телецкого озера по единичным экземплярам был изучен в 1972 г. Оказалось, что у самцов $2n=25$ и у самок $2n=24$ [29]. Анискиным и Волобуевым [2] в этом районе описаны у обыкновенных бурозубок следующие кариотипы: 21 самец имели $2n=25$, три самки — $2n=24$, а четыре самца $2n=26$. Последняя группа животных имела гетероморфную пятую пару аутосом. Таким образом, в данной популяции наблюдается хромосомный полиморфизм. Следует отметить, то гетероморфные пары аутосом в южно-уральской и телецкой популяциях являются одной и той же парой с сочетанием плеч $j+l$. Это было установлено сопоставлением G-окрашенных хромосом.

В табл. 1 и 2 приведены средние арифметические значения и их ошибки, коэффициенты вариации для всех изученных признаков и их индексов, а также количество наблюдений в каждой возрастной группе. Значения F-критерия, полученные в результате трехфакторного дисперсионного анализа, с помощью которого было оценено влияние популяционной принадлежности (фактор A), пола (фактор B) и возраста (фактор C) на изученные признаки, приведены в табл. 3—5. Исследовано два дисперсионных комплекса, поскольку телецкая популяция представлена лишь прибылыми бурозубками, а в двух остальных популяциях были отловлены животные всех возрастов. Кроме того, черепа землероек из телецкой популяции были слегка повреждены и для них исследованы не все краниологические размеры.

Кондилобазальная длина черепа. Череп у прибылых зверьков достигает взрослых размеров еще в гнездовой период или вскоре после выхода из гнезда, поэтому достоверных различий в группе прибылых животных не обнаружено. Максимальные размеры черепа наблюдаются у зверьков до зимовки. Зимой череп становится более монолитным, его части плотно

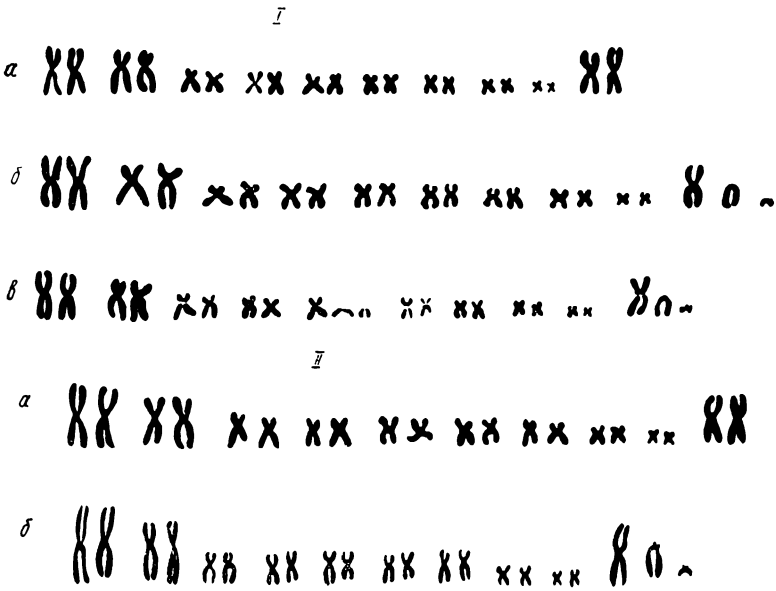


Рис. 1. Кариограммы самцов и самок обыкновенной бурозубки южно-уральской (*I*) и малососьвинской (*II*) популяций:
а — самки, $2n=20$, *б* — самцы, $2n=21$, *в* — самцы, $2n=22$

срастаются, на месте швов образуются гребни, общие размеры его уменьшаются. Различия по кондилобазальной длине черепов у взрослых и прибылых животных достоверны. В малососьвинской популяции кондилобазальная длина достоверно больше, чем в южно-уральской. Это согласуется с описанием изменчивости кондилобазальной длины черепа обыкновенной бурозубки Долговым [8] — увеличение признака на восток от Урала. В сравнении с другими метрическими признаками рассматриваемый признак отличается наименьшей индивидуальной изменчивостью: коэффициенты вариации находятся в пределах 1,5—2,5 %.

Длина лицевой части черепа — вторая по величине характеристика длины черепа обыкновенной бурозубки. В группе прибылых животных она не различается и не проявляет половых различий. Однако с возрастом у животных проявляется половой диморфизм — у самок длина лицевой части черепа достоверно больше, чем у самцов, причем для индекса характерны возрастные различия. В отличие от длины кондилобазальной, длина лицевой части черепа достоверно больше в южноуральской популяции, чем в малососьвинской.

Длина мозговой части черепа. Для данного промера характерен половой диморфизм — у самцов его величина достоверно больше, чем у самок, что сохраняется в течение всей жизни обыкновенных бурозубок. В группе прибылых животных воз-

Таблица 1

Изменчивость кондилобазальной длины черепа обыкновенной бурозубки

Место отлова	Возрастная и половая группа	$M \pm m_x$, мм	C_v, %	n
	Кондилобазальная длина			
Южно-Уральский заповедник (ЮУЗ)	Самцы			
	Взрослые	19,42±0,060	1,50	26
	Прибылые	19,45±0,041	1,81	73
	3—4 мес	19,59±0,070	1,76	21
	2 мес	19,41±0,090	2,01	17
	1 мес	19,39±0,060	1,70	35
	Самки			
	Взрослые	19,35±0,100	1,81	11
	Прибылые	19,52±0,034	1,55	78
	3—4 мес	19,49±0,057	1,49	26
	2 мес	19,57±0,058	1,71	34
	1 мес	19,48±0,059	1,28	18
Заповедник Малая Сосьва (МС)	Самцы			
	Взрослые	19,39±0,082	1,84	19
	Прибылые	19,70±0,038	2,01	110
	3—4 мес	19,47±0,106	2,50	21
	2 мес	19,78±0,066	2,01	36
	1 мес	19,73±0,045	1,65	53
	Самки			
	Взрослые	19,38±0,124	2,48	15
	Прибылые	19,61±0,032	1,76	117
	3—4 мес	19,50±0,064	1,61	24
	2 мес	19,66±0,064	2,00	79
	1 мес	19,63±0,043	1,63	35

растных различий не выявлено, но у прибылых и взрослых животных существуют достоверные различия. Длина мозговой части черепа так же, как и кондилобазальная длина, с возрастом уменьшается. Географические различия по этому признаку выявлены только для индекса.

Длина рострума. По длине рострума не выявлено половых различий и среди группы прибылых животных, но у взрослых животных средняя величина достоверно меньше, чем у одномесячных. В малососьвинской популяции длина рострума достоверно больше, чем в южно-уральской популяции. Биотопическая [20] и географическая изменчивость [21, 22] по этому признаку описана в литературе.

Длина верхнего ряда зубов. По длине верхнего ряда зубов отсутствует половой диморфизм у прибылых и взрослых животных. Прибылые трех-четырехмесячные достоверно отличаются от двух- и одномесячных в сторону уменьшения величины. Та же самая тенденция наблюдается при сравнении всей группы прибылых со взрослыми. Уменьшение длины верхнего ряда зубов у бурозубок после зимовки — результат возрастных

Таблица 2

Изменчивость различных промеров черепа обыкновенной бурозубки

Место отлова	Возрастная и половая группа	Размеры		Индексы, %		n
		$M \pm m_x$, мм	C_v, %	$M \pm m_x$	C_v, %	
	Ширина рострума					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	2,19±0,013	3,15	11,29±0,068	3,07	26
	Прибылые	2,15±0,013	5,16	11,08±0,066	5,07	73
	3—4 мес	2,16±0,016	3,43	11,04±0,077	3,21	21
	2 мес	2,21±0,040	7,47	11,39±0,199	7,22	17
	1 мес	2,10±0,014	4,00	10,95±0,077	4,16	35
	Самки					
	Взрослые	2,16±0,020	3,12	11,18±0,098	2,92	11
	Прибылые	2,17±0,009	3,46	11,10±0,050	3,97	78
	3—4 мес	2,15±0,013	3,02	11,03±0,064	2,98	26
	2 мес	2,17±0,013	3,50	11,10±0,082	4,30	34
	1 мес	2,18±0,021	4,04	11,18±0,121	4,61	18
МС	Самцы					
	Взрослые	2,29±0,032	6,02	11,54±0,167	6,32	19
	Прибылые	2,25±0,014	6,67	11,40±0,065	6,03	110
	3—4 мес	2,14±0,022	4,77	10,98±0,092	3,84	21
	2 мес	2,25±0,025	6,58	11,39±0,107	5,65	36
	1 мес	2,28±0,020	6,54	11,57±0,101	6,36	53
	Самки					
	Взрослые	2,19±0,024	4,20	11,29±0,120	4,31	15
	Прибылые	2,24±0,011	5,13	11,40±0,051	4,86	117
	3—4 мес	2,16±0,016	3,56	11,09±0,077	3,38	24
	2 мес	2,22±0,017	4,77	11,30±0,075	4,03	37
	1 мес	2,28±0,016	5,13	11,67±0,080	5,16	56
Телецкое озеро (ТО)	Самцы прибылые	2,24±0,021	4,02	—	—	19
	Самки прибылые	2,24±0,016	3,35	—	—	21
	Длина рострума					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	5,58±0,025	2,33	28,74±0,100	1,78	26
	Прибылые	5,56±0,021	3,08	28,57±0,092	2,75	73
	3—4 мес	5,61±0,038	3,14	28,63±0,130	2,07	21
	2 мес	5,50±0,027	2,04	28,34±0,162	2,35	17
	1 мес	5,55±0,033	3,57	28,64±0,156	3,23	35
	Самки					
	Взрослые	5,59±0,070	3,87	28,88±0,243	2,79	11
	Прибылые	5,57±0,018	2,84	28,54±0,079	2,43	78
	3—4 мес	5,59±0,032	2,90	28,69±0,120	2,13	26
	2 мес	5,56±0,026	2,73	28,41±0,115	2,35	34
	1 мес	5,57±0,040	2,02	28,57±0,196	2,91	18
МС	Самцы					
	Взрослые	5,48±0,047	3,70	28,29±0,288	4,44	19
	Прибылые	5,69±0,019	3,55	28,87±0,071	2,56	110
	3—4 мес	5,59±0,034	2,77	28,69±0,096	1,53	21
	2 мес	5,71±0,035	3,70	28,85±0,138	2,88	36
	1 мес	5,72±0,028	3,55	28,96±0,105	2,65	53

Продолжение табл. 2

Место отлова	Возрастная и половая группа	Размеры		Индексы, %		n
		$M \pm m_x$, мм	C_v, %	$M \pm m_x$	C_v, %	
	Самки					
	Взрослые	5,59±0,059	4,08	28,87±0,282	3,78	15
	Прибылые	5,65±0,015	2,88	28,80±0,056	2,10	117
	3—4 мес	5,61±0,029	2,57	28,76±0,128	2,17	24
	2 мес	5,65±0,033	3,56	28,72±0,105	2,22	37
	1 мес	5,67±0,019	2,47	28,88±0,076	1,98	56
ТО	Самцы прибылые	5,91±0,041	3,01	—	—	19
	Самки прибылые	5,91±0,042	3,21	—	—	21
	Предглазничная ширина					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	2,70±0,015	2,89	14,04±0,082	2,96	26
	Прибылые	2,71±0,011	3,54	13,91±0,061	3,72	73
	3—4 мес	2,72±0,021	3,46	13,91±0,118	3,90	21
	2 мес	2,74±0,015	2,23	14,09±0,089	2,60	17
	1 мес	2,68±0,018	3,92	13,82±0,093	3,99	35
	Самки					
	Взрослые	2,65±0,020	3,09	13,72±0,110	2,65	11
	Прибылые	2,68±0,011	3,51	13,73±0,058	3,74	78
	3—4 мес	2,68±0,019	1,32	13,74±0,101	3,75	26
	2 мес	2,69±0,014	3,05	13,73±0,085	3,62	34
	1 мес	2,68±0,027	4,37	13,74±0,134	4,15	18
МС	Самцы					
	Взрослые	2,73±0,022	3,48	14,09±0,140	4,33	19
	Прибылые	2,67±0,010	3,82	13,56±0,048	3,72	110
	3—4 мес	2,62±0,024	3,99	13,45±0,094	3,22	21
	2 мес	2,68±0,017	3,92	13,54±0,088	3,90	36
	1 мес	2,69±0,013	3,42	13,62±0,071	3,79	53
	Самки					
	Взрослые	2,68±0,020	2,87	13,83±0,113	3,17	15
	Прибылые	2,65±0,008	3,17	13,50±0,042	3,41	117
	3—4 мес	2,65±0,017	3,13	13,61±0,089	3,19	24
	2 мес	2,64±0,015	3,41	13,43±0,083	3,75	37
	1 мес	2,65±0,011	3,06	13,50±0,059	3,25	56
ТО	Самцы прибылые	2,75±0,016	2,55	—	—	19
	Самки прибылые	2,78±0,018	2,99	—	—	21
	Межглазничная ширина					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	3,76±0,022	2,07	19,37±0,122	3,22	26
	Прибылые	3,72±0,012	2,85	19,12±0,065	2,90	73
	3—4 мес	3,73±0,021	2,52	19,06±0,102	2,46	21
	2 мес	3,73±0,015	2,06	19,22±0,113	2,43	17
	1 мес	3,71±0,018	3,34	19,11±0,108	3,36	35
	Самки					
	Взрослые	3,75±0,020	2,19	19,36±0,141	2,41	11
	Прибылые	3,69±0,013	3,01	18,90±0,070	3,29	78
	3—4 мес	3,71±0,026	3,53	19,05±0,133	3,55	26
	2 мес	3,68±0,017	2,64	18,42±0,105	3,26	34
	1 мес	3,67±0,025	2,92	18,85±0,129	2,91	18

Продолжение табл. 2

Место отлова	Возрастная и половая группа	Размеры		Индексы, %		n
		$M \pm m_x$, мм	C_v, %	$M \pm m_x$	C_v, %	
МС	Самцы					
	Взрослые	3,73±0,028	3,22	19,25±0,174	3,94	19
	Прибылые	3,69±0,011	3,09	18,72±0,044	2,47	110
	3—4 мес	3,63±0,032	3,99	18,63±0,101	2,48	21
	2 мес	3,71±0,018	2,88	18,78±0,073	2,34	36
	1 мес	3,69±0,013	2,63	18,72±0,066	2,56	53
	Самки					
	Взрослые	3,71±0,037	3,88	19,13±0,160	3,24	15
	Прибылые	3,67±0,010	2,94	18,71±0,049	2,82	117
	3—4 мес	3,66±0,023	3,09	18,78±0,118	3,08	24
	2 мес	3,67±0,019	3,13	18,68±0,087	2,83	37
	1 мес	3,67±0,014	2,21	18,71±0,068	2,72	56
ТО	Самцы прибылые	3,82±0,019	2,17	—	—	19
	Самки прибылые	3,82±0,023	2,72	—	—	21
	Длина мозговой части черепа					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	9,56±0,049	2,62	49,24±0,239	2,48	26
	Прибылые	9,58±0,033	2,92	49,22±0,143	2,48	73
	3—4 мес	9,63±0,052	2,46	49,17±0,180	1,67	21
	2 мес	9,73±0,019	3,31	49,21±0,277	2,32	17
	1 мес	9,55±0,048	2,97	49,26±0,248	2,98	35
	Самки					
	Взрослые	9,34±0,060	2,05	48,24±0,181	1,25	11
	Прибылые	9,55±0,027	2,49	48,94±0,105	1,90	78
	3—4 мес	9,50±0,039	2,11	48,91±0,169	1,76	26
	2 мес	9,55±0,042	2,60	48,82±0,145	1,73	34
	1 мес	9,59±0,065	2,88	49,21±0,272	2,36	18
МС	Самцы					
	Взрослые	9,46±0,066	3,05	48,76±0,256	2,29	19
	Прибылые	9,60±0,025	2,68	48,72±0,105	2,26	110
	3—4 мес	9,51±0,053	2,56	48,85±0,188	1,77	21
	2 мес	9,63±0,038	2,40	48,68±0,175	2,16	36
	1 мес	9,61±0,038	2,87	48,70±0,169	2,52	53
	Самки					
	Взрослые	9,25±0,058	2,41	47,72±0,189	1,54	15
	Прибылые	9,50±0,022	2,49	48,42±0,091	2,02	117
	3—4 мес	9,44±0,041	2,14	48,41±0,161	1,63	24
	2 мес	9,55±0,049	3,11	48,56±0,232	2,90	37
	1 мес	9,48±0,027	2,13	48,32±0,088	1,37	56
	Наибольшая ширина черепа					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	9,87±0,041	2,14	50,83±0,213	2,14	26
	Прибылые	9,67±0,028	2,05	49,70±0,131	2,25	73
	3—4 мес	9,76±0,059	2,78	49,81±0,255	2,35	21
	2 мес	9,70±0,048	2,03	49,98±0,270	2,22	17
	1 мес	9,60±0,039	2,38	49,50±0,184	2,20	35
	Самки					
	Взрослые	9,86±0,080	2,77	50,96±0,317	2,06	11

Продолжение табл. 2

Место отлова	Возрастная и половая группа	Размеры		Индексы, %		n
		$M \pm m_x$, мм	C_n, %	$M \pm m_x$	C_v, %	
	Прибылые	9,68±0,026	2,38	49,61±0,144	2,57	78
	3—4 мес	9,66±0,050	2,65	49,56±0,253	2,60	26
	2 мес	9,74±0,037	2,21	49,79±0,228	2,67	43
	1 мес	9,61±0,048	2,11	49,34±0,274	2,36	18
МС	Самцы					
	Взрослые	9,69±0,043	1,91	49,97±0,248	2,17	19
	Прибылые	9,58±0,024	2,59	48,64±0,099	2,13	110
	3—4 мес	9,50±0,056	2,73	48,77±0,167	1,57	21
	2 мес	9,63±0,040	2,50	48,71±0,171	2,11	36
	1 мес	9,58±0,033	2,54	48,54±0,156	2,35	53
	Самки					
	Взрослые	9,59±0,050	2,02	49,51±0,225	1,76	15
	Прибылые	9,54±0,022	2,49	48,64±0,110	2,44	117
	3—4 мес	9,50±0,035	1,82	48,69±0,147	1,48	24
	2 мес	9,59±0,044	2,81	48,78±0,208	2,59	37
	1 мес	9,52±0,032	2,50	48,53±0,174	2,68	56
	Наибольшая высота черепа					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	5,93±0,041	2,97	30,54±0,167	2,78	26
	Прибылые	6,10±0,023	3,25	31,35±0,121	3,31	73
	3—4 мес	6,06±0,037	2,79	30,92±0,189	2,80	21
	2 мес	6,02±0,047	3,19	31,03±0,205	2,72	17
	1 мес	6,16±0,034	3,30	31,76±0,183	3,40	35
	Самки					
	Взрослые	5,70±0,030	1,99	29,50±0,196	2,20	11
	Прибылые	6,04±0,023	3,36	30,92±0,107	3,05	78
	3—4 мес	5,98±0,040	3,39	30,67±0,184	3,06	26
	2 мес	6,06±0,032	3,10	30,98±0,138	2,59	34
	1 мес	6,07±0,053	3,69	31,17±0,271	3,70	18
МС	Самцы					
	Взрослые	5,79±0,040	2,99	29,86±0,206	3,01	19
	Прибылые	6,03±0,020	3,43	30,63±0,089	3,06	110
	3—4 мес	5,91±0,048	3,74	30,35±0,177	2,68	21
	2 мес	6,03±0,035	3,50	30,50±0,167	3,28	36
	1 мес	6,08±0,024	2,98	30,82±0,125	2,96	53
	Самки					
	Взрослые	5,59±0,050	3,47	28,82±0,215	2,89	15
	Прибылые	5,96±0,017	3,00	30,39±0,068	2,43	117
	3—4 мес	5,89±0,033	2,75	30,19±0,139	2,26	24
	2 мес	5,96±0,036	3,69	30,33±0,141	2,82	37
	1 мес	5,99±0,020	2,44	30,52±0,088	2,16	56
	Длина верхнего зубного ряда					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	7,79±0,062	4,05	40,13±0,292	3,70	26
	Прибылые	8,25±0,026	2,69	42,42±0,117	2,36	73
	3—4 мес	8,32±0,041	2,03	42,47±0,198	2,14	21
	2 мес	8,29±0,047	2,32	42,73±0,231	2,23	17
	1 мес	8,15±0,041	2,99	42,24±0,179	2,51	35

Продолжение табл. 2

Место отлова	Возрастная и половая группа	Размеры		Индексы, %		n
		$M \pm m_x$, мм	C_v, %	$M \pm m_x$	C_v, %	
	Самки					
	Взрослые	7,95±0,080	3,15	41,05±0,346	2,78	11
	Прибылые	8,28±0,028	3,03	42,41±0,143	2,97	78
	3—4 мес	8,27±0,031	1,92	42,44±0,176	2,11	26
	2 мес	8,29±0,047	3,29	42,39±0,227	3,12	34
	1 мес	8,26±0,075	3,87	42,40±0,380	3,81	18
МС	Самцы					
	Взрослые	8,14±0,047	2,53	41,99±0,257	2,66	19
	Прибылые	8,52±0,029	3,60	43,27±0,113	2,74	110
	3—4 мес	8,24±0,053	2,91	42,31±0,194	2,10	21
	2 мес	8,59±0,049	3,41	43,36±0,184	2,54	36
	1 мес	8,59±0,038	3,24	43,52±0,160	2,67	53
	Самки					
	Взрослые	8,23±0,104	4,87	42,77±0,382	3,49	15
	Прибылые	8,52±0,027	3,38	43,41±0,105	2,61	117
	3—4 мес	8,33±0,042	2,50	42,72±0,144	1,65	24
	2 мес	8,48±0,060	4,33	43,13±0,233	3,29	37
	1 мес	8,61±0,028	2,43	43,89±0,111	1,90	56
ТО	Самцы прибылые	8,61±0,044	2,24	—	—	19
	Самки прибылые	8,72±0,041	2,17	—	—	21
	Длина лицевой части черепа					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	9,90±0,046	2,36	50,95±0,162	1,62	26
	Прибылые	9,89±0,030	2,59	50,86±0,105	1,77	73
	3—4 мес	9,96±0,051	2,32	50,83±0,180	1,62	21
	2 мес	9,86±0,064	2,69	50,79±0,277	2,24	17
	1 мес	9,87±0,045	2,70	50,92±0,141	1,64	35
	Самки					
	Взрослые	10,02±0,070	2,27	51,77±0,181	1,16	11
	Прибылые	9,97±0,027	2,39	51,05±0,106	1,83	78
	3—4 мес	9,96±0,048	2,46	51,09±0,169	1,68	26
	2 мес	10,01±0,039	2,28	51,17±0,147	1,68	34
	1 мес	9,89±0,056	2,42	50,79±0,272	2,27	18
МС	Самцы					
	Взрослые	9,94±0,062	2,71	51,24±0,256	2,18	19
	Прибылые	10,01±0,031	3,25	51,28±0,105	2,15	110
	3—4 мес	9,96±0,074	3,41	51,15±0,188	1,69	21
	2 мес	10,15±0,056	3,30	51,32±0,175	2,05	36
	1 мес	10,12±0,043	3,05	51,30±0,168	2,39	53
	Самки					
	Взрослые	10,13±0,084	3,23	52,28±0,189	1,40	15
	Прибылые	10,12±0,024	2,58	51,61±0,079	1,65	117
	3—4 мес	10,06±0,048	2,36	51,59±0,161	1,53	24
	2 мес	10,13±0,055	3,33	51,52±0,184	2,17	37
	1 мес	10,14±0,028	2,08	51,68±0,088	1,28	56
ТО	Самцы прибылые	10,42±0,070	2,95	—	—	19
	Самки прибылые	10,41±0,057	2,51	—	—	21

Продолжение табл. 2

Место отлова	Возрастная и половая группа	Размеры		Индексы, %		n
		$M \pm m_x$, мм	C_v, %	$M \pm m_x$	C_v, %	
	Высота восходящей ветви нижней челюсти					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	4,73±0,026	4,95	24,36±0,131	2,75	26
	Прибылые	4,77±0,017	3,02	24,54±0,078	2,72	73
	3—4 мес	4,81±0,029	4,80	24,58±0,135	2,51	21
	2 мес	4,80±0,038	3,29	24,73±0,168	2,80	17
	1 мес	4,73±0,023	2,90	24,42±0,115	2,78	35
	Самки					
	Взрослые	4,77±0,040	2,67	24,67±0,228	3,07	11
	Прибылые	4,79±0,017	3,22	24,56±0,082	2,93	78
	3—4 мес	4,80±0,032	3,38	24,63±0,144	2,99	26
	2 мес	4,82±0,026	3,13	24,62±0,114	2,70	34
	1 мес	4,74±0,034	3,00	24,36±0,187	3,26	18
МС	Самцы					
	Взрослые	4,83±0,062	5,57	24,92±0,156	2,72	19
	Прибылые	4,84±0,019	4,11	24,58±0,078	3,35	110
	3—4 мес	4,74±0,033	3,23	24,33±0,113	2,13	21
	2 мес	4,84±0,032	3,93	24,48±0,112	2,75	36
	1 мес	4,88±0,029	4,28	24,74±0,134	3,94	53
	Самки					
	Взрослые	4,81±0,036	2,93	24,84±0,156	2,43	15
	Прибылые	4,84±0,014	3,10	24,67±0,061	2,66	117
	3—4 мес	4,75±0,021	2,15	24,38±0,111	2,24	24
	2 мес	4,83±0,028	3,58	24,55±0,115	2,85	37
	1 мес	4,88±0,018	2,81	24,87±0,082	2,48	56
ТО	Самцы прибылые	5,27±0,034	2,83	—	—	19
	Самки прибылые	5,20±0,037	3,27	—	—	21
	Длина углового отростка нижней челюсти					
ЮУЗ	Самцы					
	Взрослые	2,06±0,029	7,27	10,61±0,136	6,51	26
	Прибылые	2,16±0,017	6,71	11,10±0,081	6,23	73
	3—4 мес	2,16±0,030	6,48	11,03±0,133	5,51	21
	2 мес	2,20±0,035	6,64	11,33±0,161	5,86	17
	1 мес	2,14±0,025	6,40	11,02±0,125	6,73	35
	Самки					
	Взрослые	2,12±0,040	5,90	10,95±0,194	5,87	11
	Прибылые	2,16±0,017	6,94	11,08±0,085	6,79	78
	3—4 мес	2,15±0,028	6,59	11,05±0,138	6,39	26
	2 мес	2,18±0,029	7,71	11,14±0,148	7,73	34
	1 мес	2,14±0,029	5,83	11,01±0,144	5,53	18
МС	Самцы					
	Взрослые	2,09±0,027	5,65	10,81±0,153	6,15	19
	Прибылые	2,11±0,016	8,01	10,70±0,081	7,92	110
	3—4 мес	2,09±0,022	4,83	10,72±0,123	5,24	21
	2 мес	2,09±0,037	10,53	10,57±0,184	10,43	36
	1 мес	2,13±0,020	7,00	10,79±0,101	6,82	53

Окончание табл. 2

Место отлова	Возрастная и половая группа	Размеры		Индексы, %		n
		$M \pm m_x$, мм	C_v, %	$M \pm m_x$	C_v, %	
	Самки					
	Взрослые	2,09±0,040	7,32	10,80±0,183	6,56	15
	Прибылые	2,10±0,012	6,33	10,69±0,061	6,17	117
	3—4 мес	2,12±0,023	5,33	10,85±0,108	4,88	24
	2 мес	2,10±0,019	5,57	10,66±0,089	5,07	37
	1 мес	2,09±0,020	7,22	10,63±0,103	7,26	56
	Самцы прибылые	2,27±0,026	5,02	—	—	19
	Самки прибылые	2,15±0,028	6,19	—	—	21

изменений зубной системы, связанных со стиранием зубов [5]. Наше сравнение в группе прибылых показало, что этот процесс начинается раньше и постепенно идет после окончания гнездового периода в течение всей жизни. Сравнение этого признака для трех географических точек показало, что для телецкой популяции характерна достоверно большая величина, чем для малососьвинской и южно-уральской популяций. У малососьвинских животных размеры верхнего зубного ряда больше, чем у южно-уральских. Последний вывод согласуется с данными описания географической изменчивости длины верхнего ряда зубов Долгова [8, 9]. Для этого промера черепа характерна также биотопическая [20] и популяционная изменчивость [20, 21].

Наибольшая высота черепа. Половой диморфизм по высоте черепа довольно существен. Как правило, высота черепа самцов всегда достоверно больше, чем у самок. То же самое ранее отмечали Викторов [5] и Ивантер [11]. Обыкновенная бурозубка характеризуется и возрастной изменчивостью рассматриваемого краниометрического признака. Юдин [26] отмечал, что размах изменчивости по высоте черепа может быть широк не между перезимовавшими и прибылыми, а внутри группы прибылых зверьков, состоящей из особей разных генераций. Однако из наших данных видно, что достоверно различаются между собой не только трех-четырех-одномесячные и двуходномесячные, но и взрослые и вся группа прибылых в целом.

Трех-четырехмесячные и двухмесячные животные различаются достоверно по абсолютным значениям, но не по индексам. Шарова [22] отмечала, что высота черепа статистически достоверно уменьшается от Южного к Полярному Уралу. В наших данных животные южно-уральской популяции характеризуются достоверно большей величиной, чем малососьвинские.

Наибольшая ширина черепа. В литературе для этого краниологического признака описано существование полового

диморфизма [5, 11], но в наших исследованиях рассматриваемое явление не обнаружено. Возрастные различия заключаются в основном в большей ширине черепа у взрослых особей. В наших популяциях достоверно отличаются между собой взрослые и прибылые, а в группе прибылых уже между одно- и двухмесячными проявляется достоверное различие в сторону увеличения черепа. Из двух рассматриваемых географических точек в южно-уральской популяции этот показатель достоверно выше, чем в малососьвинской. Ранее географическая изменчивость по наибольшей ширине черепа была описана Шаровой [21, 22].

Ширина рострума. Этот показатель не имеет половых различий и различий между взрослыми и прибылыми животными, но в группе прибылых трех-четырехмесячные достоверно отличаются от других возрастных классов как по абсолютным значениям, так и по индексам. Инватер [11] характеризовала ширину рострума как один из наиболее стойких метрических признаков черепа. Долгов [8] отмечал в географической изменчивости, что на больших территориях сохраняется равная величина. По нашим данным, характерна достоверно меньшая величина для южно-уральской популяции, чем для малососьвинской, что согласуется с данными Долгова [8, 9].

Предглазничная ширина. Для нее свойствен половой диморфизм — во всех возрастных группах у самцов показатели достоверно больше, чем у самок. Между тремя группами прибылых нет различий по этому признаку, но при сравнении каждого класса прибылых со взрослыми выявлены статистически значимые различия по индексам и по абсолютным значениям между взрослыми и трех-четырехмесячными. С возрастом предглазничная ширина увеличивается. В южно-уральской популяции средние достоверно больше, чем в малососьвинской, самые большие значения средней характерны для телецкой популяции.

Межглазничная ширина. Для нее характерны возрастные различия. Возрастные изменения ведут к тому, что у взрослых животных показатели достоверно выше, чем у любого возрастного класса прибылых. В южно-уральской популяции эта величина статистически значимо выше, чем в малососьвинской. Наибольшая величина характерна для телецкой популяции.

Высота восходящей ветви нижней челюсти. Для данного признака выявлена только географическая изменчивость. В малососьвинской популяции величина достоверно больше, чем в южно-уральской, но наибольшая величина характерна для телецкой популяции. Возрастные различия выявлены только между трех-четырехмесячными и двухмесячными по абсолютным значениям.

Длина углового отростка нижней челюсти. Для этого нижнечелюстного признака, как и для предыдущего, ха-

Значения *F*-критерия, полученные в результате дисперсионного анализа бурозубки из заповедников

Признак	Остаточная дисперсия	Факторы	
		А	В
Кондилобазальная длина	0,123	8,42***	0,17
Наибольшая ширина	0,054 / 1,295	38,44*** / 76,79***	1,52 / 0,96
Наибольшая высота	0,036 / 0,764	22,66*** / 53,34***	21,54*** / 24,71***
Длина мозговой части черепа	0,063 / 1,121	3,42 / 21,43***	13,69*** / 17,54***
Ширина рострума	0,012 / 0,299	20,35*** / 12,88***	0,77 / 0,55
Длина рострума	0,031 / 0,548	9,59*** / 3,18	0,39 / 1,09
Предглазничная ширина	0,008 / 0,243	8,47*** / 17,53***	11,93*** / 9,62***
Межглазничная ширина	0,012 / 0,308	7,93*** / 21,96***	3,53 / 2,83
Длина верхнего зубного ряда	0,071 / 1,301	70,97*** / 65,34***	1,54 / 3,06
Длина лицевой части черепа	0,075 / 0,900	26,78*** / 23,14***	6,82*** / 18,30***
Высота восходящей ветви нижней челюсти	0,024 / 0,499	7,48*** / 1,64	0,08 / 0,34
Длина углового отростка нижней челюсти	0,019 / 0,470	8,62*** / 14,77***	0,001 / 0,02

Примечание. Здесь и в табл. 4, 5: А — фактор географической принадлежности, признаков равно 433; в числителе — значения *F*-критериев и остаточной дисперсии для уровень значимости: * — $p \leqslant 0{,}05$; ** — $p \leqslant 0{,}025$; *** — $p \leqslant 0{,}01$.

рактерны только географическая изменчивость и возрастные различия между взрослыми и двухмесячными по абсолютным значениям. В южно-уральской популяции длина углового отростка достоверно больше, чем в малососьвинской. Наибольшее значение этого признака зарегистрировано в телецкой популяции.

В результате дисперсионного анализа для некоторых призна-

Таблица 3

краниологических признаков взрослых и прибылых особей обыкновенной Южно-Уральского и Малая Сосьва

и их сочетания

C	AB	AC	BC	ABC
5,60***	0,93	4,67***	0,16	1,84
9,55***	0,51	3,07**	0,27	0,85
20,83***	<0,001	0,37	0,06	0,55
43,50***	0,05	0,98	3,93***	0,84
36,96***	0,14	0,50	4,25***	0,28
7,19***	0,84	1,66	2,11	0,86
2,07	0,09	0,65	2,39	0,42
7,08***	0,09	7,97***	2,34	0,82
6,46***	0,002	5,57***	2,67*	0,71
1,89	0,06	6,71***	0,69	1,62
1,24	0,14	3,09*	1,37	0,63
1,65	1,14	3,34**	1,54	1,84
4,29***	2,31	3,68**	1,55	0,78
3,56***	0,48	2,10	0,88	0,33
9,89***	1,68	0,31	1,41	0,48
36,46***	0,11	9,93***	1,64	1,06
32,53***	0,06	8,48***	3,08*	0,51
0,71	0,0001	3,03	0,96	1,24
2,91*	0,89	0,40	2,63*	0,65
1,71	0,33	7,98***	0,02	0,30
1,23	0,003	6,13***	0,13	0,68
2,21	0,34	1,54	0,59	0,65
0,90	0,14	2,54	0,81	0,63

В — пола, С — возрастной группы; число степеней свободы остаточной дисперсии для всех абсолютного значения признака, в знаменателе — для его индекса; звездочками указан

ков обнаружены достоверные двойные взаимодействия между тремя изученными факторами. Последние модифицируют влияние друг друга на краниологические признаки обыкновенной бурозубки, что проявляется в неаддитивности их воздействия.

Взаимодействие *A* и *C* достоверно только для кондилобазальной длины, ширины и длины рострума, предглазничной ширины, длины верхнего ряда зубов и высоты восходящей ветви

Таблица 4

Результаты попарных сравнений краниометрических признаков обыкновенной бурозубки между возрастными группами по двум популяциям

Сравниваемые пары	Длина					
	Кондило-базальная	Рострума	Мозговой части черепа	Верхнего ряда зубов	Лицевой части черепа	Углового отростка нижней челюсти
Взрослые — 3—4 мес	4,91*	4,61 / <0,001	9,82*** / 3,97*	36,40*** / 33,52***	0,06 / 6,48**	2,75 / 1,20
Взрослые — 2 мес	15,73***	2,18 / 0,97	18,53*** / 3,89*	86,80*** / 72,39***	0,97 / 5,87**	6,54** / 2,38
Взрослые — 1 мес	10,38***	5,58** / 0,38	17,08*** / 5,67**	90,72*** / 85,57***	0,10 / 7,25***	2,35 / 0,48
3—4 мес — 2 мес	3,40	0,03 / 1,14	1,34 / 0,01	11,37*** / 7,59***	1,91 / 0,06	0,85 / 0,20
3—4 мес — 1 мес	0,90	1,25 / 0,50	0,75 / 0,08	11,70*** / 11,59***	0,42 / 0,001	0,07 / 0,29
2 мес — 1 мес	1,04	0,10 / 3,70	0,13 / 0,17	0,01 / 0,34	0,69 / 0,06	1,70 / 1,13

Окончание табл. 4

Сравниваемые пары	Ширина				Высота	
	Рострума	Предглазничная	Межглазничная	Наибольшая	Наибольшая	Восходящей ветви нижней челюсти
Взрослые — 3—4 мес	5,31** / 10,52***	4,00* / 9,30***	8,36*** / 19,24***	16,10*** / 36,01***	43,46*** / 35,78***	0,17 / 3,57
Взрослые — 2 мес	1,23 / 0,12	0,90 / 8,26***	4,44* / 21,22***	5,81** / 31,66***	80,28*** / 56,67***	1,98 / 0,87
Взрослые — 1 мес	1,77 / 0,03	3,14 / 11,04***	8,90*** / 25,71***	24,82*** / 60,34***	123,72*** / 108,74***	0,97 / 0,89
3—4 мес — 2 мес	15,13*** / 11,34***	1,59 / 0,11	0,10 / 0,002	3,83 / 0,47	5,43** / 2,09	4,14* / 1,31
3—4 мес — 1 мес	17,99*** / 16,51***	0,17 / 0,004	0,02 / 0,17	0,58 / 2,24	20,57*** / 20,16***	2,56 / 1,46
2 мес — 1 мес	0,05 / 0,37	0,89 / 0,18	0,93 / 0,15	8,76*** / 5,46**	5,05** / 10,03***	0,30 / 0,001

Примечание. В числителе — значения F-критерия для абсолютных значений признака, в знаменателе — для его индекса.

Таблица 5

Значения *F*-критерия, полученные в результате дисперсионного анализа абсолютных значений краниологических признаков у прибылых обыкновенных бурозубок из трех популяций

Признак	Остаточная дисперсия	Факторы и их сочетание		
		А	В	АВ
Ширина рострума	0,014	23,84 ***	0,18	0,21
Длина рострума	0,032	61,16 ***	0,05	1,07
Предглазничная ширина	0,009	23,85 ***	0,48	1,19
Межглазничная ширина	0,012	28,37 ***	0,91	0,48
Длина верхнего зубного ряда	0,072	55,58 ***	1,67	0,92
Длина лицевой части черепа	0,077	52,79 ***	0,67	0,52
Высота восходящей ветви нижней челюсти	0,027	120,28***	0,65	1,22
Длина углового отростка нижней челюсти	0,019	14,11 ***	6,98 ***	3,27 *

Признак	Попарные межпопуляционные сравнения		
	ЮУЗ—МС	ЮУЗ—ТО	МС—ТО
Ширина рострума	44,89 ***	15,51 ***	<0,001
Длина рострума	30,89 ***	119,04 ***	62,61 ***
Предглазничная ширина	12,13 ***	18,86 ***	44,01 ***
Межглазничная ширина	4,90 *	35,38 ***	56,59 ***
Длина верхнего зубного ряда	40,53 ***	68,98 ***	9,58 ***
Длина лицевой части черепа	38,82 ***	97,00 ***	40,96 ***
Высота восходящей ветви нижней челюсти	10,42 ***	234,99 ***	193,79 ***
Длина углового отростка нижней челюсти	14,40 ***	4,54 *	20,55 ***

Примечание. Число степеней свободы остаточной дисперсии для всех признаков равно 412.

нижней челюсти, как для абсолютных значений, так и для индексов (кроме индекса наибольшей ширины). Это свидетельствует о том, что возрастные изменения перечисленных признаков идут по-разному в южно-уральской и малососьвинской популяциях.

Взаимодействие факторов *B* и *C* достоверно для наибольшей высоты черепа и по индексам ширины рострума, длины верхнего зубного ряда и длины лицевой части черепа. Следовательно, у самцов и самок возрастные изменения этих показателей происходят по-разному.

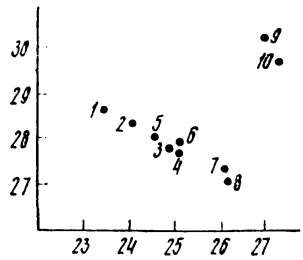


Рис. 2. Средние значения в плоскости канонических осей по восьми краниометрическим признакам обыкновенной бурозубки для трех популяций:

1 — ЮУЗ, самцы взрослые, *2* — ЮУЗ, самки взрослые, *3* — ЮУЗ, самцы прибылые, *4* — ЮУЗ, самки прибылые, *5* — МС, самцы взрослые, *6* — МС, самки взрослые, *7* — МС, самцы прибылые, *8* — МС, самки прибылые, *9* — ТО, самцы прибылые, *10* — ТО, самки прибылые

Сравнительная изменчивость краниометрических признаков совпадает с данными Долгова [7] и общими закономерностями, описанными для этого вида Яблоковым [27]. Как видно из табл. 1 и 2, коэффициенты вариации всех изученных признаков колеблются от 1,28 до 10,43 %. Сходные оценки (от 3 до 10 %) получены для других видов млекопитающих [27].

Для сравнения уровней внутрипопуляционной изменчивости краниометрических признаков в разных популяциях использовали критерий знаков. Из анализа были исключены телецкие животные ввиду малого числа наблюдений в группах. Сравнение значений коэффициентов вариации в южно-уральской и малососьвинской популяциях проведено по следующим четырем группировкам: 1 — самцы взрослые и прибылые; 2 — самки взрослые и прибылые; 3 — самцы взрослые, трех- четырех-, двух- и одномесячные; 4 — самки взрослые, трех- четырех-, двух- и одномесячные. Это сравнение показало, что уровень изменчивости по всем признакам выше в малососьвинской популяции: в первом и во втором случаях при $p<0{,}005$, в третьем $p<0{,}025$ и в четвертом $p=0{,}05$.

Выявленные различия по уровню изменчивости краниометрических признаков не совпадают с представлением о том, что возрастание числа хромосом (и тем самым числа групп сцепления) должно увеличивать изменчивость фенотипических признаков (цит. по: [6]). Обнаружить такую взаимосвязь возможно лишь в том случае, если ее роль существенна по сравнению с влиянием других факторов, определяющих степень морфологической изменчивости. Такой же результат получен на полевках рода *Microtus* [6].

Для рассмотрения изменчивости краниометрических признаков на межпопуляционном уровне был использован канонический анализ — метод сравнения средних по комплексу признаков. В данном случае использовано восемь признаков: ширина и длина рострума, предглазничная ширина, межглазничная ширина, длина верхнего ряда зубов, длина лицевой части черепа, высота восходящей ветви нижней челюсти и длина углового отростка нижней челюсти. Остальные признаки исключены из анализа ввиду отсутствия промеров черепов из выборки для района Телецкого озера.

Из рис. 2 видно, что на первую каноническую ось приходится 44,9 % изменчивости, а на вторую — 38 %. В этих двух направлениях сконцентрирована большая доля всех различий. Они относятся соответственно к двум признакам: ширине и длине рострума. В каждой возрастной группе самцы распределяются левее самок. Южно-уральские и малососьвинские животные располагаются рядом, а животные с Телецкого озера расположены на значительном расстоянии от двух других популяций, что согласуется с подвидовой систематикой, предложенной Юдиным [26]. По Юдину, южно-уральская и малососьвинская популяции относятся к одному подвиду — *S. a. araneus*, а телецкие животные к подвиду — *S. a. rypheus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анискин В. М. Кариологическая дифференциация и филогения хромосомных форм *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. М., 1988. Ч. 1. С. 288—298.

2. Анискин В. М., Волобуев В. Т. Хромосомный полиморфизм в сибирских популяциях бурозубок *araneus — arcticus* комплекса (Insectivora, Soricidae). Сообщение III. Три хромосомные формы обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Генетика. 1981. Т. XVII, № 10. С. 1784—1791.

3. Анискин В. М., Лукьянова И. В. Новая хромосомная раса и анализ зоны гибридизации двух кариоформ *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 309, № 5. С. 1260—1262.

4. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физматгиз, 1963.

5. Викторов Л. В. Сезонно-возрастные изменения краниометрических признаков в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) из Калининской области // Эколого-фаунистические исследования позвоночных животных центральной зоны. Рязань, 1974. С. 3—25.

6. Гилева Э. А., Васильева И. А., Ищенко В. Г., Покровский А. В. К вопросу о связи между числом хромосом и изменчивостью морфологических признаков у полевок рода *Microtus* // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 78—83.

7. Долгов В. А. Об изменчивости бурозубок поймы реки Оки (Mammalia, Soricidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 64, вып. 4. С. 135—140.

8. Долгов В. А. Краниометрия и закономерности географической изменчивости краниометрических признаков палеарктических бурозубок (*Mammalia, Sorex*) // Тр. Зоол. музея МГУ. М., 1972. Т. XIII. С. 150—186.

9. Долгов В. А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ, 1985.

10. Долгов В. А., Лукьянова И. В. О строении гениталий палеарктических бурозубок (*Sorex, Insectivora*) как о систематическом признаке // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 12. С. 1852—1861.

11. Ивантер Т. В. Краниометрия и одонтология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 50—59.

12. Иваницкая Е. Ю. Таксономический и цитогенетический анализ трансберингийских связей землероек-бурозубок (*Sorex: Insectivora*) и пищух (*Ochotona: Lagomorpha*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985.

13. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1928. Т. 1.

14. Огнев С. И. Материалы по систематике палеарктических землероек // Бюл. НИИ зоологии МГУ. М.; Л., 1933. С. 57—63.

15. Сатунин К. А. Фауна Черноморского побережья Кавказского края. Тифлис, 1913. Т. 2. С. 24—25.
16. Сатунин К. А. Млекопитающие Кавказского края (*Chiroptera, Insectivora, Carnivora*) // Записки Кавказского музея. Сер. А. Тифлис, 1915. С. 53—113.
17. Строганов С. У. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоол. журн. 1936. Т. 15, вып. 1. С. 128—142.
18. Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
19. Туров С. С. О фауне позвоночных животных северо-восточного побережья оз. Байкал // Докл. Российской Академии наук. М., 1924. С. 109—112.
20. Шарова Л. П. Об изменчивости обыкновенной бурозубки на Южном Урале // Информ. материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1975а. С. 45—46.
21. Шарова Л. П. Видовой состав и популяционная изменчивость землероек (род *Sorex*) степных боров Зауралья и Казахстана // Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975б. С. 91—97.
22. Шарова Л. П. Географическая изменчивость морфологических признаков обыкновенной бурозубки Урала // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983. С. 205—206.
23. Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья // Зоол. журн. 1955. Т. XXXIV, вып. 4. С. 915—927.
24. Юдин Б. С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Тр. Ин-та биологии СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 33—134.
25. Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Определитель. Новосибирск: Наука, 1971.
26. Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1989.
27. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966.
28. Bovey R. Les chromosomes des Chiropteres et des Insectivores // Rev. Suisse Zool. 1949. V. 56. P. 371—468.
29. Dulic B. Chromosomenmorphologie bei Waldspitzmäusen, Sorex araneus L., 1758, aus einigen Gegenden Jugoslawiens // Säugetierkdl. Mitt. 1978. Bd. 26. S. 184—190.
30. Fedyk S., Ivanitskaya E. Y. Chromosomes of siberian shrews // Acta Theriol. 1972. V. 17, N 36. P. 475—492.
31. Fedyk S. Chromosome polymorphism in a population of *Sorex araneus* L. at Bialowieza // Folia Biol. Krakow, 1980. V. 28. P. 83—120.
32. Fedyk S. Hybrid origin of some local chromosome races of *Sorex araneus*. Abstracts of "The Population and Evolutionary Cytogenetics of Sorex araneus" An International Meeting. Oxford, 1987.
33. Fedyk S., Lenies H. Genetic differentiation of Polish population of *Sorex araneus* L. 1. Variability of autosome arm combinations // Folia Biol. Krakow, 1987. V. 35. P. 57—68.
34. Fredga K. Chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in Sweden and Denmark; What happens in the hybrid zones? // Abstracts of "Kew Chromosome Conference III". 1987. P. 8—9.
35. Fredga K., Narwin J. Karyotype variability in *Sorex araneus* L. (*Insectivora, Mammalia*) // Chromosomes Today. 1977. V. 6. P. 153—161.
36. Halkka L., Halkka O., Skaren U., Söderlund V. Chromosome banding pattern in a polymorphic population of *Sorex araneus* from northeastern Finland // Hereditas. 1974. V. 76. P. 305—314.
37. Halkka L., Söderlund V., Skaren U., Heikkilä J. Chromosomal polymorphism and racial evolution of *Sorex araneus* L. in Finland // Hereditas. 1987. V. 160. P. 257—275.
38. Hausser J., Graf J. D., Meylan A. Donnees nouvelles sur les Sorex d'Espagne et des Pyrenees (*Mammalia, Insectivora*) // Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 1975. V. 348, N 72. P. 125—130.
39. Hausser J., Dannelid E., Catzeflis F. Distribution of two karyotypic races of *Sorex araneus (Insectivora, Soricidae)* in Switzerland and

the postglacial recolonization of the Valais: First result // Z. Zool Systematik Evolutionforschung. 1986. V. 24. P. 307—314.
40. Kral B., Aniskin V., Volibujev V. Karyotype variability in Siberian populations of *Sorex araneus (Soricidae, Insectivora)* // Folia Zool. Brno. 1981. V. 30. P. 23—37.
41. Meylan A. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (*Mammalia, Insectivora*) // Rev. Suisse Zool. 1964. V. 71. P. 903—983.
42. Meylan A. Repartition geographique des races chromosomiques de *Sorex araneus* L. en Europe (*Mammalia, Insectivora*) // Rev. Suisse Zool. 1965. V. 72. P. 636—646.
43. Olert J., Schmid M. Comparative analysis of karyotypes in European shrew species. 1. The sibling species *Sorex araneus* and *S. gemellus*: *Q-bands, G-bands* and position of NORs // Cytogenet. Cell Genet. 1978. V. 20. P. 308—322.
44. Ott J. Nachweis naturlicher reproduktiver Isolation zwischen *Sorex gemellus* sp. n. und *Sorex araneus* L., 1758 in der Schweiz (*Mammalia, Insectivora*) // Rev. Suiss. Zool. 1968. V. 75, N 1. P. 53—75.
45. Pucek Z. Untersuchungen über die Verenderlichkeit des Schadels im Lebenszyklus von *Sorex araneus* L. // Ann. Univ. M. Curie-Skladowska, Sect. C. 1955. V. 9, N 4. P. 163—211.
46. Pucek Z. Seasonal changes in the genus *Sorex* from the Palearctic // J. Mammal. 1963. V. 44, N 4. P. 523—532.
47. Searle J. B., Thorpe R. S. Morphometric variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in Britain, in relation to karyotype and geography // J. Zool. 1987. V. 212, N 2. P. 373—377.
48. Searle J. B. Three new karyotypic races of the common shrew *Sorex araneus* (*Mammalia, Insectivora*) and a phylogeny // Syst. Zool. 1984. V. 33. P. 184—194.
49. Searle J. B. Karyotypic variation and evolution in the common shrew *Sorex araneus* // Kew Chromosome Conderence. 111 (ed. P. E. Brandham). L.: HMSO, 1988. P. 97—107.
50. Wojcik J. M., Fedyk S. A new chromosome race of *Sorex araneus* L. from Northern Poland // Experientia. 1985. V. 41. P. 750—752.
51. Wojcik J. M. Karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus* L.) from northern Poland // Experientia. 1986. V. 42. P. 960—962.
52. Wojcik J. M., Searle J. The chromosome complement of Sorex granarius — the ancestral karyotype of the common shrew (*Sorex araneus*)? // Heredity. 1988. V. 61. P. 225—229.
53. Zima J., Kral B. Karyotype variability in *Sorex araneus* in central Europe (*Soricidae, Insectivora*) // Folia Zool. Brno. 1985. V. 34. P. 235—243.
54. Zima J., Wojcik J. M., Horakova M. The number of karyotypic variants in the common shrew (*Sorex araneus*) // Acta Theriol. 1988. V. 33, N 26—43. P. 467—475.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

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 фенов неметрических 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 серии 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-

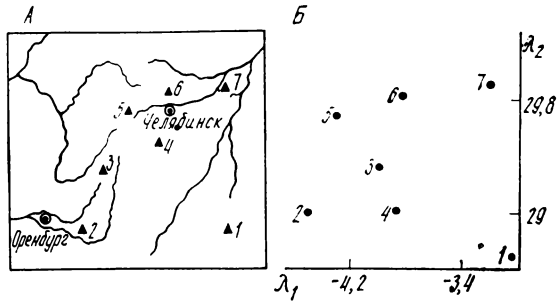


Рис. 1. Географическое расположение сравниваемых выборок (*А*) и размещение центроидов выборок в пространстве первых двух канонических переменных λ_1 и λ_2 (*Б*):

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 — передненебное 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 мыщелкового отверстия (в верхней части внутреннего края затылочного мыщелка); 20 — одиночное отверстие подъязычного канала; 21 — удвоенное переднеклиновидное отверстие

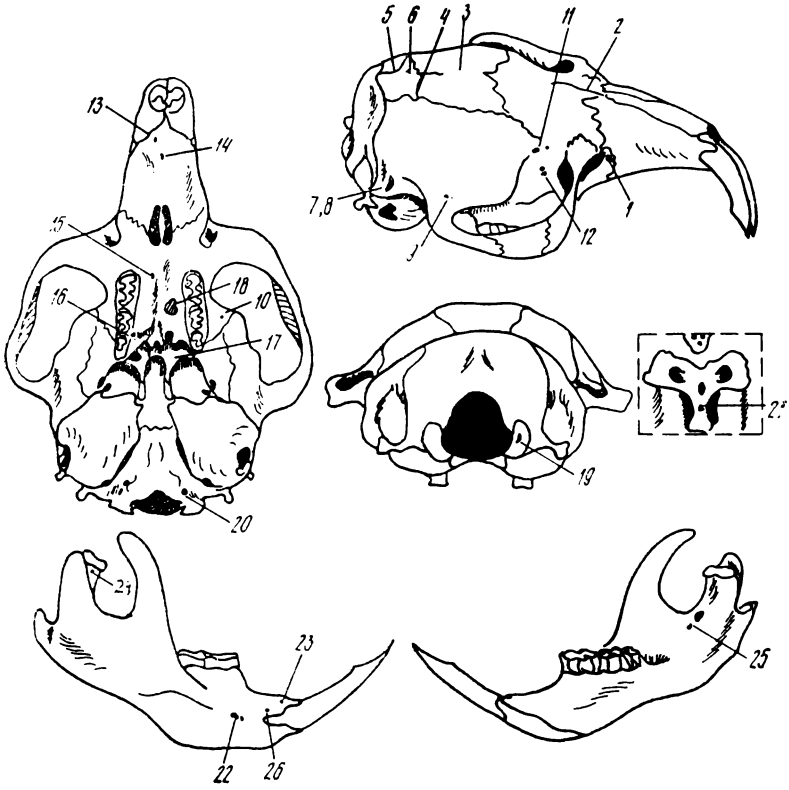


Рис. 2. Расположение неметрических признаков на черепе обыкновенной слепушонки:

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 — наличие сочленовного отверстия в мыщелке 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]

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

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

Таблица 1

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

Популяция	*n*	Общая длина черепа	Длина верхнего зубного ряда	Скуловая ширина
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

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

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

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						

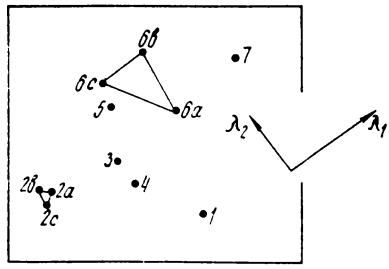
включают 82,8 % общей изменчивости, позволяет достаточно надежно представить взаимную расстановку популяционных средних векторов в пространстве меньшей размерности. Взаимное размещение центроидов популяций в плоскости двух первых канонических переменных хорошо соответствует географическому расположению 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 аутэкологические 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 фенов неметрических признаков черепа слепушонки. Для решения вопроса о характере дифференциации популяций слепушонки на исследуемом участке ареала необходимо было оценить, какова устойчивость проявления фенов признаков в одной и той же популяции в разные годы. Сравнение частот встречаемости фенов неметрических 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 фенов неметрических 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.

ции) между выборками в кувандыкской и кунашакской популяциях слепушонки таковы:

Сравниваемые выборки (годы)	Кувандыкская популяция	Сравниваемые 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 фенов неметрических 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 фенов неметрических 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 фенов неметрических 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 (240)	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	—

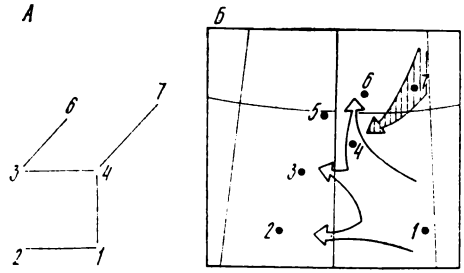


Рис. 4. Дендрит минимальных фенетических дистанций между популяциями слепушонки (*А*) и схема вероятных путей заселения видом Южного Зауралья (*Б*):

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. Sjovold T. The occurence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // Homo. 1973. V. 24. P. 204—233.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

Н. М. ПРУШИНСКАЯ, В. Н. БОЛЬШАКОВ, Э. А. ГИЛЕВА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Грызуны-субаркты характеризуются целым рядом приспособлений к жизни в суровых условиях северных широт. У типичного представителя этой группы копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1979 наблюдается несколько пониженная плодовитость, которая компенсируется более быстрым половым созреванием (21—23 дня) и ранним началом воспроизводства популяции (подснежное размножение), сохранением половой потенции практически в течение всего года [49]. Благодаря этим и другим особенностям копытные лемминги населяют тундры Евразии (от побережья Белого моря на западе до п-ва Чукотка включительно на востоке), а также ряд островов Арктики, не имея узкой приуроченности к биотопам определенного типа [11, 40].

Изучение морфофизиологических особенностей таких видов представляет определенный теоретический интерес, так как позволяет полнее и глубже понять приспособление мелких млекопитающих к условиям Севера [48].

Таксономические и цитогенетические особенности копытного лемминга заслуживают особого внимания. У этого грызуна необычная система половых хромосом: определение пола контролируется сложным генно-хромосомным механизмом [6, 7, 51, 52]. Вследствие этого обнаружены фертильные самки двух генотипов — *XX* и *XO* [6, 7], а также наблюдается сдвиг в соотношении полов в сторону самок как в природе [13, 46], так и при виварном разведении [9, 27, 52]. Кроме того, у евроазиатских представителей копытного лемминга число хромосом в наборе варьирует за счет перестроек робертсоновского типа и *B*-хромосом [5, 6, 9, 16, 17, 30, 33, 47]. Поэтому всестороннее изучение данного вида нам кажется важным, тем более что систематика рода *Dicrostonyx* требует уточнения [8, 11, 16, 17, 25, 40, 47].

О процессах роста и развития животных можно судить по краниологическим признакам, тесно коррелирующим как с массой и длиной тела, так и друг с другом и имеющим первостепенное значение в систематике.

Подробный анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости краниологических признаков у копытного лемминга в зависимости от подвида, пола, конституции половых хромосом и сезона рождения животных из лабораторных колоний, полученных в виварии ИЭРиЖ УрО АН СССР, был выполнен нами ранее [29, 33—35]. Обнаружено влияние числа *B*-хромосом на некоторые размеры и пропорции черепа [6], а также изучена корреляционная структура черепа у трехмесячных самцов, самок *XX* и *XO*, родившихся в разные сезоны года, и самцов тринадцати возрастных групп [32, 33, 36].

Приведен сравнительный анализ изменчивости девяти абсолютных значений и восьми пропорций черепа в постнатальном онтогенезе у двух подвидов копытного лемминга, *D. t. torquatus* Pall., 1779, и *D. t. chionopaes* All., 1914. Работа выполнена на базе экспериментального вивария ИЭРиЖ УрО АН СССР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы 972 черепа *D. t. torquatus* и 833 — *D. t. chionopaes* из лабораторных колоний, содержащихся в виварии ИЭРиЖ в 1972—1976 гг. 13 основателей колонии *D. t. torquatus* (уральский подвид) отловлены в восточных предгорьях Полярного Урала, колония *D. t. chionopaes* (якутский подвид) получена от шести животных с побережья губы Буор-Хая (море Лаптевых).

Виварный материал имеет определенные преимущества по сравнению с природными выборками. Например, он дает возможность сформировать группы животных с известным возрастом, что особенно важно при изучении возрастных изменений признаков. Известно, что половой диморфизм по краниологическим признакам у многих полевок, в том числе у сибирских леммингов, отсутствует [37, 44, 45]. В своих предварительных исследованиях мы пришли к такому же заключению и по копытному леммингу. Поэтому для изучения у последнего возрастной изменчивости размеров и пропорций черепа мы объединили вместе самцов и самок. Черепа животных были распределены на 13 возрастных групп с интервалом в один месяц, кроме последней, в нее вошли зверьки старше года.

Изучено девять краниометрических признаков. Длина: кондилобазальная (1), лицевой (2) и мозговой части черепа (3), верхней диастемы (4), верхнего зубного ряда (5); ширина: скуловая (6), мозговой капсулы в области барабанных камер (7), межглазничного промежутка (8); наибольшая высота чере-

па (9). Индексы вычисляли как отношение абсолютного значения признака к кондилобазальной длине.

Измерения черепов проводили по общепринятой методике [25]. Результаты количественных измерений анализируемого материала обработаны математически на ЭВМ «Мир» и Е-1022 (программы составлены И. Е. Бененсоном, за что выражаем ему свою признательность). Средние арифметические абсолютных значений признаков и индексов (M), их ошибки (m) и коэффициенты вариации (C_v) определили по Н. А. Плохинскому [20] и Г. Ф. Лакину [15]. Помесячный прирост вычисляли в процентах по формуле $\frac{M_2 - M_1}{M_1} \times 100$ [21], где M_1 — значение признака в предыдущий, а M_2 — в последующий возрастной период. Общий прирост выражали как отношение разницы между значением признака у старых зверьков и леммингов месячного возраста.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Неравномерность роста отдельных частей черепа полевок установлена еще Б. С. Виноградовым [3]. Были отмечены некоторые особенности роста и развития черепа: параметры черепа, связанные с ростом мозга, в течение постнатального онтогенеза изменяются сравнительно мало, и наоборот, параметры, отражающие рост лицевого отдела черепа, изменяются в процессе развития значительно сильнее.

Формирование зубов происходит на ранних этапах онтогенеза, поэтому они рано достигают своей максимальной величины, и следовательно, длина зубного ряда растет непропорционально общим размерам черепа. Особенно выделяется в этом отношении ширина межглазничного промежутка. У копытного лемминга она достигает максимальных размеров практически к месячному возрасту [31]. Сходная ситуация наблюдается и у других грызунов: полевок [18, 21, 22, 37], сусликов [2, 23], водяной крысы [19].

Наши данные об изменениях в структуре черепа копытных леммингов согласуются с данными, имеющимися в литературе по природным популяциям *D. torquatus* [25].

У молодых зверьков череп округлый, со вздутой мозговой капсулой; лицевой отдел относительно короткий, швы между отдельными костями хорошо выражены, гребни отсутствуют; заглазничные отростки невелики и часто заострены. Скуловые дуги в двухмесячном возрасте расставлены уже относительно широко, но тонкие, гладкие, межглазничный промежуток относительно широк.

С возрастом очертания черепа значительно изменяются: лицевая часть удлиняется, относительно длиннее становятся диастема и носовые кости; уплощается мозговая капсула, на ее

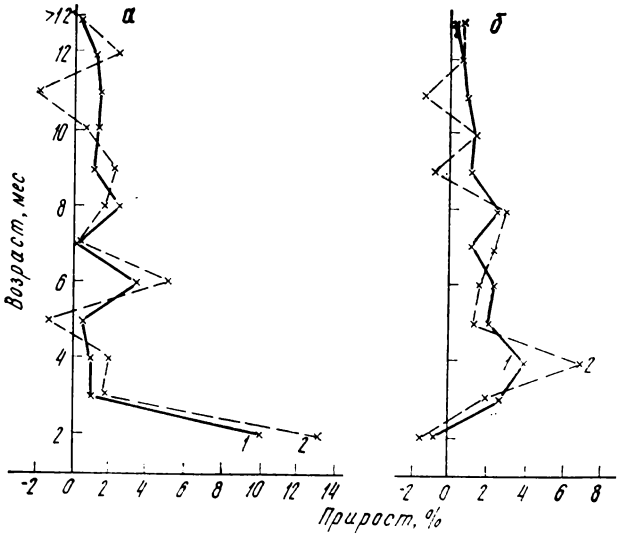


Рис. 1. Помесячный прирост кондилобазальной длины (*1*) и длины верхней диастемы (*2*) *D. t. torquatus* (*а*), *D. t. chionopaes* (*б*) в постнатальном онтогенезе

крыше выделяются гребни, формируя многоугольную площадку. Скуловые дуги утолщаются, становятся ребристыми, шероховатыми (следствие развития прикрепляющейся к ним мускулатуры). В очертаниях черепа появляется угловатость, швы между костями прочно срастаются, а относительные размеры межглазничного промежутка уменьшаются. Разрастающиеся вдоль верхнего края глазниц мощные гребни повышают прочность этой части черепа. Между ними по продольной оси черепа формируется желобок, который по мере старения сужается и у самых старых особей часто становится незаметным.

Анализ данных по изменению абсолютных размеров черепа у разновозрастных зверьков показывает, что, начиная с трехмесячного возраста, череп якутских леммингов становится заметно крупнее, чем у леммингов уральского подвида. По семи из девяти краниометрическим признаком различия статистически значимы по всем возрастам начиная с трехмесячного [31, 33]. Только по двум признакам — длине зубного ряда и наибольшей высоте черепа — различия не достоверны. Длина зубного ряда, несмотря на значительное расстояние (2500 км) между точками отлова основателей лабораторных колоний, одинакова у представителей обеих внутривидовых форм. Более крупные размеры черепа у якутских леммингов из района Тикси, чем у *D. t. torquatus* с Ямала, отмечены А. Н. Даниловым [12]. А. В. Покровским [27] установлено, что при виварном разведении

Помесячный прирост абсолютных размеров черепа

№ п/п	Признак	Возраст, мес			
		2	3	4	5
1	Кондилобазальная длина	10,0 / 1,0	1,0 / 2,5	1,0 / 4,0	0,4 / 2,0
2	Длина лицевой части черепа	11,0 / 0,6	1,4 / 1,6	0,8 / 7,1	0,3 / 0,4
3	Длина мозговой части черепа	7,8 / 4,2	0,6 / 1,5	1,3 / 5,2	0,8 / 2,3
4	Длина верхней дастемы	13,1 / —0,6	1,6 / 1,9	1,9 / 7,1	—1,3 / 1,2
5	Длина верхнего зубного ряда	6,9 / 3,1	0,9 / 0,9	1,4 / 4,4	1,3 / 2,3
6	Скуловая ширина	9,8 / 2,4	0,3 / 0,1	0,4 / 5,5	0,2 / 3,4
7	Ширина в области барабанных камер	7,7 / 0,3	0,8 / 2,2	1,0 / 3,7	0,0 / 1,6
8	Межглазничная ширина	—1,0 / 0,9	2,8 / —1,6	—3,2 / 2,6	—1,3 / —0,9
9	Наибольшая высота черепа	6,3 / —1,6	—0,9 / 1,3	2,4 / 4,7	1,0 / 2,2
	Число наблюдений	14 / 63	679 / 529	36 / 37	22 / 24

Примечание. В числителе — *D. t. torquatus*, знаменателе — *D. t. chionopaes*.

D. t. chionopaes имеют достоверно большую массу тела, чем *D. t. torquatus*, в 30-, 45- и 90-дневном возрасте.

Наши результаты не согласуются с данными С. И. Огнева [25], который показал, что черепа взрослых леммингов *D. t. torquatus* крупнее, чем черепа животных якутского подвида. В распоряжении С. И. Огнева была ограниченная выборка леммингов (13 экз.) якутского подвида, поэтому мы склонны объяснить этот факт как случайное явление. Но так как в нашем распоряжении не было представительных природных выборок из мест отлова зверьков-основателей, то возможны и другие объяснения.

Динамика возрастных изменений размеров черепа у изученных подвидов различна. У *D. t. torquatus* значительное увели-

Таблица 1

у двух подвидов копытного лемминга, %

Возраст, мес							
6	7	8	9	10	11	12	12 и старше
3,5 / 2,2	0,3 / 1,1	2,2 / 2,6	1,0 / 1,0	1,2 / 1,2	1,4 / 0,7	1,1 / 0,5	0,4 / 0,2
3,1 / 1,8	0,0 / 0,4	2,9 / 1,4	0,4 / 0,2	0,7 / 1,2	—0,4 / 1,2	0,4 / —0,7	0,7 / 0,1
3,8 / 2,9	0,5 / 2,2	1,7 / 4,6	2,0 / 3,1	2,0 / 1,4	—3,2 / —0,25	2,3 / —0,2	0,0 / —0,8
5,3 / 1,5	0,2 / 2,3	1,5 / 3,0	2,2 / —1,0	0,7 / 1,4	—2,0 / —1,5	2,3 / 0,4	0,3 / 0,3
0,8 / 2,4	0,1 / 1,2	3,4 / 2,2	—0,1 / —0,7	—0,8 / 1,1	—0,4 / 2,2	0,3 / —1,6	1,0 / 0,8
4,9 / 1,9	0,3 / 0,8	2,9 / 1,3	1,8 / —1,0	0,9 / 2,4	—1,7 / —1,4	1,8 / 2,6	—0,7 / —0,4
1,5 / 0,3	0,6 / 2,3	2,9 / —2,4	0,8 / 2,4	—2,0 / 1,1	0,3 / —0,2	1,3 / 0,1	1,3 / —1,0
0,0 / 0,2	2,1 / 0,9	0,0 / 0,2	3,1 / —0,9	0,8 / —1,4	—0,7 / 1,2	0,5 / —3,0	—1,5 / —5,4
2,9 / 1,4	1,6 / 2,3	2,0 / 1,9	2,4 / —1,1	1,4 / 0,2	—2,6 / 0,4	1,6 / 0,1	0,2 / —0,8
16 / 25	42 / 33	27 / 12	22 / 48	25 / 24	23 / 6	24 / 9	49 / 9

чение размеров черепа обнаружено на ранних этапах его формирования, затем наблюдается стабилизация параметров. Период интенсивного роста черепа у этого подвида отмечается в первые два месяца жизни животных. Затем у трех- и пятимесячных зверьков рост практически приостанавливается. У шести- и восьмимесячных наблюдается еще два пика увеличения абсолютных размеров черепа (даже межглазничной ширины). После этого периода помесячный прирост небольшой, тем не менее абсолютные размеры черепа продолжают увеличиваться до десяти месяцев, хотя и не на большие величины (от 0,7 до 2,0 %) (рис. 1, *а*, табл. 1). Затем рост черепа прекращается, о чем свидетельствуют отрицательные значения прироста.

Таблица 2

Изменчивость кондилобазальной длины черепа у копытного лемминга в постнатальном онтогенезе, мм

Возраст, мес	*D. t. torquatus*				*D. t. chionopaes*			
	n	Lim	σ	*M±m*	*n*	Lim	σ	*M±m*
1	8	21,6—27,3	2,75	25,70±0,97	4	27,3—32,1	2,25	28,83±1,13
2	14	26,3—31,3	1,40	28,26±0,37	63	25,4—31,8	1,65	28,50±0,21
3	678	25,5—33,0	0,90	28,54±0,12	529	25,0—33,3	1,40	29,20±0,14
4	36	26,3—31,7	1,29	28,84±0,22	37	27,6—34,7	1,62	30,53±0,27
5	22	25,8—31,5	1,52	28,97±0,32	24	29,1—33,7	1,31	31,13±0,27
6	11	28,8—32,0	1,09	29,99±0,33	25	27,6—34,7	1,50	31,80±0,30
7	33	28,6—34,1	1,58	30,09±0,28	33	30,0—35,3	1,33	32,14±0,23
8	27	30,3—34,1	1,53	30,75±0,29	12	30,7—35,5	1,54	32,97±0,44
9	22	29,1—34,4	1,62	31,04±0,34	48	31,2—35,2	1,47	32,66±0,21
10	25	29,7—33,4	1,01	31,41±0,20	24	30,4—35,4	1,28	33,05±0,26
11	23	28,9—33,0	1,14	30,98±0,24	16	31,8—34,8	0,80	33,29±0,20
12	24	28,4—34,9	1,67	31,32±0,34	9	31,2—34,5	1,01	33,03±0,34
13	49	29,3—35,0	1,54	31,44±0,22	9	31,2—34,5	1,01	33,03±0,34

У якутских леммингов увеличение параметров черепа происходит более равномерно. Наибольший прирост у них наблюдается в четырехмесячном возрасте с небольшими пиками в восьми- и девятимесячном возрасте (рис. 1, *б*, см. табл. 1). У этого подвида рост черепа в основном заканчивается, видимо, к восьми месяцам.

Таким образом, период увеличения размеров черепа уральского подвида более растянут (до 9—10 мес.), чем у якутского (до 8 мес). Но тем не менее череп у последнего достоверно крупнее во все изученные возрастные периоды (рис. 2, табл. 2—5).

Общий прирост размеров черепа по большинству признаков за весь изученный период онтогенеза у уральских леммингов оказался выше по большинству признаков, чем у якутских. Приведем общий прирост (к показателю в месячном возрасте) размеров (числитель) и изменения индексов (знаменатель) у двух подвидов копытного лемминга в постнатальном онтогенезе, %:

Подвид	Признаки черепа (№ признака см. в табл. 1)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
D. t. torquatus	22,3	22,9	21,0	28,2	17,1	21,9	15,1	1,3	17,1
	—	+0,5	—0,8	+6,5	—6,0	+0,9	—5,2	—13,4	—2,5
D. t. chionopaes	14,6	16,3	28,3	16,9	16,9	14,5	10,8	3,0	11,1
	—	+0,8	—1,3	+0,3	—1,3	+1,4	—5,0	—12,3	—4,0

У *D. t. torquatus* общий прирост кондилобазальной длины, длины лицевой и мозговой частей черепа, скуловой ширины примерно одинаков (от 21 до 22,9 %). Несколько выше этот показатель для длины верхней диастемы — 28,2 %. Длина верх-

Таблица 3

Изменчивость краниологических признаков у *D. t. chionopaes* в постнатальном онтогенезе

Возраст, мес	Размеры, мм				Индексы, %		
	n	Lim	σ	*M±m*	Lim	σ	*M±m*
Длина лицевой части черепа							
1	4	17,2—20,0	1,25	18,28±0,63	62,3—64,9	0,92	63,8±0,55
2	63	16,6—20,7	1,05	18,39±0,13	62,9—66,7	0,79	64,5±0,10
3	529	15,7—21,4	0,89	18,67±0,12	61,3—67,2	0,80	64,6±0,10
4	37	17,6—22,0	1,95	20,01±0,32	62,1—65,9	0·93	64,6±0,15
5	24	18,2—21,8	0,93	20,09±0,19	62,1—66,0	0,91	64,5±0,18
6	25	18,3—22,1	0,96	20,45±0,19	62,6—66,8	1,04	64,4±0,21
7	33	19,0—22,8	0,93	20,54±0,16	62,2—65,7	0,96	63,9±0,17
8	12	20,4—22,2	0,96	20,83±0,28	60,3—65,4	1,26	63,2±0,36
9	48	19,2—23,0	0,90	20,78±0,13	62,1—66,1	0,99	63,9±0,14
10	24	19,4—22,6	0,83	21,13±0,17	61,9—66,3	1,02	63,9±0,21
11	16	20,1—22,8	0,71	21,39±0,18	62,9—66,8	1,12	64,2±0,28
12	9	19,6—22,4	0,84	21,24±0,28	63,2—65,6	0,83	64,2±0,28
>12	9	20,1—22,1	0,77	21,26±0,26	62,4—66,6	1,14	64,3±0,38
1	4	9,9—12,1	1,04	10,55±0,52	35,4—37,7	0,93	36,3±0,35
2	63	9,1—11,9	0,67	10,11±0,06	33,3—37,1	0,79	35,5±0,10
3	529	8,8—12,6	0,64	10,26±0,10	31,0—38,2	0,73	35,4±0,10
4	37	9,7—12,9	0,65	10,79±0,11	33,3—37,8	0,93	35,3±0,15
5	24	10,2—12,1	0,51	11,04±0,10	34,0—37,9	0,89	35,5±0,18
6	23	9,3—12,6	0,68	11,36±0,14	33,1—37,3	0,90	35,6±0,18
7	35	10,6—12,8	0,56	11,61±0,10	34,3—37,8	0,99	36,1±0,17
8	12	10,8—13,5	0,78	12,14±0,29	34,6—39,7	1,26	36,8±0,36
9	48	10,5—13,2	0,72	11,76±0,10	33,8—37,7	1,0	36,0±0,14
10	24	10,8—13,1	0,62	11,92±0,13	34,3—38,0	1,03	36,0±0,21
11	16	11,1—12,5	0,41	11,98±0,10	33,2—37,7	1,23	35,9±0,31
12	9	11,1—12,9	0,61	11,87±0,20	34,3—36,8	0,81	35,8±0,27
>12	9	10,9—12,4	0,50	11,78±0,17	33,3—37,6	1,17	35,6±0,39
Длина верхней диастемы							
1	4	9,9—12,4	1,08	10,85±0,54	35,1—38,6	1,18	37,2±0,45
2	63	9,1—12,6	0,80	10,78±0,10	34,9—42,1	1,22	37,9±0,16
3	529	8,6—13,3	0,7	10,98±0,11	32,6—40,2	1,20	38,01±0,10
4	37	10,0—13,9	0,75	11,76±0,12	33,3—41,3	1,72	38,3±0,29
5	24	10,3—13,5	0,75	11,90±0,15	35,4—40,4	1,34	38,2±0,27
6	25	10,0—13,2	0,72	12,08±0,14	35,7—40,0	14,1	38,7±0,28
7	33	11,6—14,3	0,83	12,36±0,14	33,9—42,6	1,78	38,3±0,31
8	12	12,1—13,8	0,70	12,73±0,20	35,9—40,6	1,35	38,6±0,39
9	48	11,5—14,3	0,71	12,60±0,10	35,8—40,8	1,05	38,5±0,15
10	24	12,0—13,8	0,47	12,78±0,10	33,6—41,7	1,50	38,5±0,31
11	16	11,9—13,4	0,47	12,59±0,12	35,9—40,1	1,04	37,8±0,26
12	9	11,6—13,9	0,82	12,64±0,27	35,6—40,2	1,33	38,3±0,44
>12	9	11,6—13,5	0,65	12,68±0,22	36,0—40,1	1,33	38,3±0,44
Длина верхнего ряда зубов							
1	4	6,2—6,8	0,29	6,38±0,14	21,2—24,7	1,08	22,8±0,41
2	63	6,0—7,6	0,34	6,58±0,04	20,9—25,8	1,06	23,1±0,14
3	529	5,6—7,7	0,30	6,64±0,08	20,3—26,1	1,03	22,9±0,08

Возраст, мес	Размеры, мм				Индексы, %		
	n	Lim	σ	M±m	Lim	σ	M±m
4	37	6,1—7,7	0,40	6,93±0,06	20,9—24,6	0,85	22,7±0,14
5	24	6,5—7,6	0,28	7,09±0,06	21,7—24,1	0,57	22,8±0,12
6	25	6,6—8,1	0,36	7,26±0,07	21,0—26,8	1,15	22,8±0,23
7	33	6,6—7,8	0,31	7,17±0,05	21,1—23,7	0,87	22,3±0,15
8	12	7,0—8,0	0,33	7,33±0,10	20,6—24,4	1,02	23,3±0,29
9	48	6,8—8,7	0,39	7,28±0,06	20,5—24,7	0,93	22,2±0,13
10	24	6,4—8,0	0,42	7,36±0,08	20,2—24,0	0,83	22,2±0,17
11	16	6,9—8,3	0,44	7,52±0,11	20,9—24,7	1,40	22,6±0,35
12	9	6,8—7,7	0,27	7,40±0,09	20,4—23,9	0,97	22,4±0,32
>12	9	7,0—7,9	0,28	7,46±0,09	21,6—23,9	0,64	22,5±0,21
Скуловая ширина							
1	4	17,6—19,1	0,75	18,23±0,38	59,5—67,1	2,86	64,1±1,17
2	63	16,5—21,0	1,02	18,66±0,13	61,3—69,5	1,88	65,3±0,25
3	529	16,3—22,0	1,0	18,67±0,12	60,1—70,7	1,62	64,5±0,11
4	37	17,3—22,9	1,29	16,69±0,21	60,1—69,6	1,98	64,3±0,33
5	24	18,7—22,5	1,09	20,35±0,22	62,2—68,1	1,48	65,4±0,30
6	25	17,9—23,0	1,20	20,74±0,24	60,6—68,2	1,71	65,1±0,34
7	33	18,6—22,8	0,97	20,90±0,17	61,9—67,6	1,82	65,0±0,32
8	12	20,1—22,8	1,26	21,17±0,36	59,6—66,4	2,46	64,2±0,71
9	48	19,0—23,7	1,25	20,97±0,18	60,1—67,4	1,93	64,1±0,28
10	24	18,5—23,5	1,21	21,47±0,25	60,9—69,9	2,02	64,9±0,41
11	16	19,5—22,4	0,96	21,17±0,24	59,3—67,2	2,55	63,6±0,64
12	9	20,0—22,8	0,96	21,73±0,32	61,4—69,4	2,17	65,7±0,72
>12	9	20,5—21,9	0,47	20,87±0,16	58,8—66,6	2,79	63,2±0,56
Ширина черепа в области барабанных камер							
1	4	13,4—15,2	0,76	14,20±0,38	47,4—52,4	1,92	50,1±0,73
2	63	13,2—16,8	0,71	14,24±0,09	46,4—53,9	1,62	50,1±0,21
3	529	12,0—17,0	0,60	14,56±0,11	44,8—55,5	1,70	50,4±0,15
4	37	13,0—16,8	0,92	15,00±0,15	45,4—54,1	2,23	49,2±0,37
5	24	13,7—16,3	0,83	15,34±0,17	46,6—51,9	1,65	49,3±0,34
6	25	13,7—17,5	0,89	15,39±0,18	43,9—52,4	1,87	48,3±0,37
7	33	13,7—16,2	0,57	15,74±0,10	46,3—52,2	1,41	49,0±0,25
8	12	14,3—16,5	0,76	15,36±0,22	44,5—50,3	1,66	46,4±0,52
9	48	14,3—17,4	0,81	15,73±0,12	44,0—51,1	1,68	48,2±0,25
10	24	14,7—18,0	0,93	15,99±0,19	43,5—53,0	2,10	47,8±0,43
11	16	13,6—17,1	1,0	15,86±0,25	42,8—51,8	2,42	47,6±0,60
12	9	15,0—16,7	0,54	15,88±0,18	46,0—50,2	2,83	48,0±0,94
>12	9	14,7—17,2	0,79	15,73±0,26	44,0—49,8	2,01	47,6±0,67
Межглазничная ширина							
1	4	4,0—4,6	0,25	4,33±0,12	12,5—16,8	1,47	15,4±0,56
2	63	3,7—4,7	0,21	4,37±0,03	11,6—17,5	1,0	15,3±0,13
3	529	3,7—4,9	0,23	4,30±0,06	11,8—16,9	0,62	14,8±0,8
4	37	4,0—5,0	0,24	4,41±0,04	12,7—15,5	0,89	14,4±0,15
5	24	4,1—4,8	0,19	4,37±0,04	12,3—15,1	0,72	14,0±0,15

Окончание табл. 3

Возраст, мес	Размеры, мм				Индексы, %		
	n	Lim	σ	M±m	Lim	σ	M±m
6	25	4,1—4,7	0,18	4,36±0,04	12,6—14,8	0,65	13,7±0,13
7	33	4,0—4,7	0,22	4,40±0,04	12,2—15,3	0,79	13,7±0,14
8	12	4,3—4,7	0,21	4,41±0,06	12,6—14,3	0,56	13,4±0,09
9	48	4,0—4,7	0,23	4,37±0,03	11,9—15,1	0,83	13,4±0,12
10	24	3,9—4,8	0,18	4,31±0,03	11,9—13,8	0,51	13,0±0,10
11	16	4,1—4,5	0,16	4,36±0,04	11,8—14,0	0,52	13,1±0,13
12	9	3,7—4,8	0,41	4,23±0,10	10,3—14,7	1,24	12,8±0,41
>12	9	4,2—4,8	0,19	4,46±0,06	12,4—15,4	1,24	13,5±0,30
Наибольшая высота черепа							
1	4	9,3—10,8	0,65	9,90±0,32	36,6—37,1	1,21	34,6±0,46
2	63	8,9—11,7	0,64	9,74±0,08	27,1—39,5	1,48	34,2±0,20
3	529	8,5—11,4	0,53	9,87±0,09	30,6—37,0	1,32	34,1±0,11
4	37	9,2—11,4	0,51	10,33±0,08	29,1—36,2	1,49	33,8±0,23
5	24	9,4—11,8	0,56	10,56±0,11	31,7—36,3	1,23	33,9±0,25
6	25	9,6—11,7	0,51	10,68±0,10	30,7—36,5	1,87	34,8±0,37
7	33	10,0—12,1	0,46	10,93±0,08	32,1—35,6	0,88	34,0±0,15
8	12	10,6—11,7	0,56	11,14±0,16	30,4—36,9	1,89	34,2±0,60
9	48	10,2—12,2	0,55	11,02±0,08	30,5—36,6	1,21	33,8±0,18
10	24	10,3—12,0	0,60	11,04±0,12	31,3—35,7	1,22	32,9±0,25
11	16	9,8—12,2	0,51	11,08±0,13	31,3—36,3	1,42	32,6±0,36
12	9	10,9—12,1	0,61	11,09±0,20	29,4—36,2	2,24	33,5±0,75
>12	9	10,2—11,5	0,39	11,00±0,13	31,6—34,8	1,35	33,2±0,48

него зубного ряда, ширина черепа в области барабанных камер и наибольшая высота черепа характеризуются примерно одинаковым (но меньшим) общим приростом (17,1; 15,1; 17,1 % соответственно).

Для большинства краниометрических признаков якутского подвида характерен более низкий прирост, чем у уральского. Исключение составляет длина мозговой части черепа, общий прирост которой у якутских зверьков больше, чем у *D. t. torquatus* с Полярного Урала (28,3 и 21,0 % соответственно). Так как большинство признаков лицевого отдела

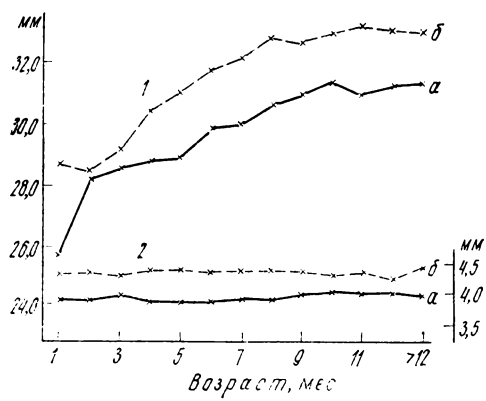


Рис. 2. Изменение кондилобазальной длины (*1*) и межглазничной ширины (*2*) черепа с возрастом у *D. t. torquatus* (*а*) и *D. t. chionopaes* (*б*)

Таблица 4

Изменчивость краниологических признаков у *D. t. torquatus* в постнатальном онтогенезе

Возраст, мм	n	Размеры, мм			Индексы, %		
		Lim	σ	M±m	Lim	σ	M±m
Длина лицевой части черепа							
1	8	14,2—17,2	2,75	16,53±0,51	61,9—65,7	1,26	64,4±0,44
2	14	16,9—19,7	1,40	18,43±0,21	62,9—66,7	1,09	65,0±0,30
3	678	16,3—21,0	1,89	18,59±0,10	60,7—68,6	2,60	65,12±0,10
4	36	16,0—20,5	1,29	18,74±0,14	60,9—67,2	1,06	65,00±0,18
5	22	16,7—21,0	1,52	18,80±0,24	62,8—67,2	1,44	65,2±0,31
6	11	18,5—21,0	1,09	19,39±0,20	61,5—66,0	1,19	64,7±0,30
7	33	18,6—22,3	1,58	19,39±0,19	60,2—66,7	1,17	64,6±0,21
8	27	19,6—22,2	1,53	19,96±0,20	61,6—66,9	1,24	65,0±0,24
9	22	18,9—22,1	1,62	20,04±0,20	62,6—66,1	1,06	64,6±0,23
10	25	18,5—21,6	1,01	20,18±0,13	62,3—66,6	0,99	64,2±0,19
11	23	18,8—21,8	1,14	20,10±0,13	62,6—67,7	1,23	65,1±0,25
12	24	18,4—22,9	1,67	20,17±0,21	62,7—66,8	0,85	64,7±0,17
>12	49	19,3—22,1	1,54	20,31±0,13	62,4—66,9	1,06	64,6±0,15
Длина мозговой части черепа							
1	8	7,4—10,1	1,32	9,18±0,47	34,2—38,1	1,2	35,6±0,42
2	14	9,2—11,8	0,69	9,90±0,18	33,3—36,5	0,96	35,0±0,27
3	678	8,3—11,6	1,82	9,96±0,08	31,2—28,8	1,51	34,90±0,06
4	36	8,7—11,4	0,59	10,09±0,10	32,8—36,9	1,06	35,00±0,18
5	22	9,1—11,2	0,62	10,17±0,13	32,8—39,1	1,35	35,1±0,29
6	11	9,8—11,4	0,53	10,56±0,16	34,0—36,8	0,91	35,2±0,23
7	13	10,0—11,8	0,55	10,61±0,10	33,3—39,8	1,17	35,4±0,21
8	27	10,4—13,1	0,71	10,79±0,14	33,1—38,4	1,26	35,1±0,24
9	22	9,9—12,3	0,79	11,00±0,17	33,9—37,4	1,03	35,7±0,22
10	25	10,3—12,1	0,53	11,22±0,11	33,4—37,2	1,05	35,8±0,21
11	23	10,1—12,1	0,61	10,86±0,13	32,3—37,3	1,42	35,0±0,29
12	24	9,9—12,1	0,75	11,11±0,15	32,2—37,3	0,85	35,3±0,17
>12	49	10,0—12,9	0,74	11,11±0,11	33,1—37,6	1,06	35,3±0,15
Длина верхней диастемы							
1	8	7,2—10,0	1,29	9,14±0,46	32,2—36,9	1,67	35,4±0,59
2	14	9,3—12,0	0,82	10,34±0,22	34,6—40,0	1,56	36,6±0,42
3	678	9,0—13,6	1,31	10,51±0,05	32,2—41,3	1,56	36,8±0,06
4	36	9,5—12,1	0,63	10,71±0,11	34,2—39,7	1,22	37,1±0,20
5	22	9,2—12,0	0,65	10,57±0,14	34,6—38,3	1,08	36,5±0,23
6	11	9,9—12,0	0,56	11,13±0,17	35,8—38,5	0,91	37,1±0,23
7	33	10,3—13,0	0,78	11,15±0,14	35,3—39,6	1,21	37,0±0,21
8	27	10,4—12,8	0,71	11,32±0,14	33,3—39,2	1,40	36,8±0,27
9	22	10,8—12,7	0,67	11,57±0,14	35,9—39,2	1,16	37,6±0,25
10	25	10,5—13,4	0,69	11,65±0,14	34,1—41,1	1,59	36,4±0,31
11	23	10,9—12,1	0,58	11,42±0,08	35,2—38,7	0,93	37,1±0,19
12	24	10,8—13,1	0,62	11,68±0,13	34,2—39,2	1,32	37,7±0,27
>12	49	10,5—12,9	0,64	11,72±0,09	35,2—40,1	1,15	37,3±0,16

Продолжение табл. 4

Возраст, мес	n	Размеры, мм			Индексы, %		
		Lim	n	M±m	Lim	σ	M±m
Длина верхнего ряда зубов							
1	8	5,5—6,6	0,52	6,38±0,18	21,6—28,0	2,27	25,0±0,80
2	14	6,3—7,4	0,34	6,82±0,09	22,0—26,3	1,48	24,2±0,41
3	678	5,8—8,2	0,39	6,88±0,07	22,2—27,3	0,75	24,1±0,08
4	36	6,2—7,9	0,40	6,98±0,07	19,8—28,5	1,18	24,2±0,20
5	22	6,3—7,8	0,38	7,07±0,08	23,3—25,5	0,68	24,4±0,14
6	11	6,7—7,4	0,22	7,13±0,07	21,5—25,3	1,09	23,8±0,27
7	33	6,8—7,9	0,33	7,36±0,08	22,5—24,8	0,80	23,7±0,14
8	27	6,9—8,9	0,43	7,12±0,06	22,3—26,5	1,05	23,9±0,20
9	22	6,7—8,1	0,37	7,35±0,08	22,2—25,7	0,85	23,8±0,18
10	25	6,8—8,1	0,39	7,41±0,07	21,7—25,6	0,88	23,5±0,18
11	23	6,6—8,6	0,41	7,38±0,08	22,0—26,1	1,15	23,8±0,24
12	24	6,7—8,3	0,48	7,40±0,10	21,7—25,8	1,0	23,5±0,20
>12	49	7,0—8,2	0,37	7,47±0,05	22,2—25,7	0,78	23,8±0,11
Скуловая ширина							
1	4	14,8—18,1	1,50	17,11±0,53	63,9—68,5	1,45	66,4±0,55
2	14	17,2—20,5	0,95	18,79±0,25	63,8—69,5	1,77	66,5±0,51
3	678	16,5—21,6	0,98	18,84±0,12	60,2—71,8	1,80	66,0±0,20
4	36	16,7—21,0	1,04	18,91±0,17	61,2—70,2	2,15	65,6±0,36
5	22	16,7—21,5	1,37	18,88±0,29	61,3—68,2	2,16	65,0±0,46
6	11	18,6—20,9	0,64	19,81±0,19	64,0—68,2	1,21	66,1±0,36
7	33	19,3—22,6	1,16	19,87±0,20	62,1—68,7	1,74	66,1±0,31
8	27	19,9—22,3	1,32	20,44±0,25	62,0—71,7	2,58	66,2±0,53
9	22	18,9—23,3	1,36	20,80±0,29	63,1—73,8	2,34	67,0±0,50
10	25	19,2—22,3	0,80	20,98±0,16	62,5—71,4	2,13	65,6±0,42
11	23	18,6—22,8	1,09	20,63±0,23	63,4—69,9	1,78	66,2±0,37
12	24	19,8—23,9	1,17	21,0±0,24	60,8—72,1	2,46	67,0±0,51
>12	49	19,8—23,5	1,19	20,86±0,17	62,7—71,3	1,86	66,5±0,27
Ширина в области барабанных камер							
1	8	11,2—14,1	1,44	13,31±0,51	49,8—54,2	1,48	51,8±0,52
2	14	13,1—16,2	0,61	14,33±0,18	48,7—65,2	1,77	51,7±0,51
3	678	9,6—16,5	0,70	14,21±0,10	33,2—72,9	1,70	49,70±0,15
4	36	13,1—16,5	0,76	14,35±0,13	46,6—55,2	1,87	49,8±0,31
5	36	13,1—16,7	0,90	14,35±0,19	46,2—52,7	2,96	50,0±0,63
6	11	14,0—15,3	0,35	14,56±0,11	46,2—51,4	1,21	49,8±0,52
7	33	14,1—16,3	0,77	14,65±0,13	45,7—52,4	1,60	48,8±0,28
8	27	13,8—17,5	1,03	15,07±0,20	44,5—53,3	2,0	49,0±0,38
9	22	13,8—17,4	1,05	15,19±0,22	44,7—54,2	2,67	49,0±0,57
10	25	13,0—16,3	1,15	14,88±0,23	41,1—51,9	2,16	46,6±0,43
11	33	13,7—16,2	0,73	14,93±0,15	45,4—52,5	2,15	45,9±0,45
12	24	13,8—17,3	0,86	15,12±0,18	44,2—52,1	2,03	49,1±0,41
>12	49	14,2—17,6	0,82	15,32±0,12	44,4—53,5	1,90	48,8±0,27

Окончание табл. 4

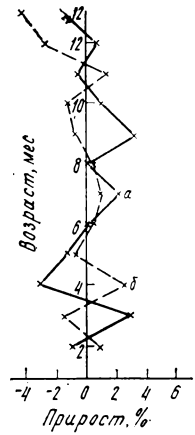
Возраст, мес	n	Размеры, мм			Индексы, %		
		Lim	σ	M±m	Lim	σ	M m
		Межглазничная ширина					
1	8	3,6—4,1	0,20	3,93±0,07	12,2—16,5	1,83	15,4±0,65
2	14	3,4—4,1	0,23	3,89±0,06	11,8—15,3	1,13	13,8±0,30
3	678	3,3—4,8	0,22	4,00±0,06	11,6—16,6	1,82	14,0±0,07
4	36	3,3—4,4	0,28	3,87±0,05	11,4—15,7	1,04	13,4±0,17
5	22	3,4—4,3	0,25	3,82±0,05	11,8—15,4	1,00	13,2±0,21
6	11	3,3—4,1	0,23	3,82±0,07	11,4—13,9	2,08	12,7±0,18
7	33	3,6—4,4	0,28	3,90±0,05	11,5—15,8	0,85	13,0±0,15
8	27	3,4—4,3	0,23	3,90±0,04	11,1—15,4	1,0	12,7±0,19
9	22	3,4—4,5	0,26	4,02±0,06	10,9—15,1	0,91	13,0±0,19
10	25	3,8—4,3	0,23	4,05±0,05	11,6—15,2	0,84	13,0±0,16
11	23	3,7—4,6	0,26	4,02±0,05	11,1—15,0	1,15	13,6±0,24
12	24	3,5—4,5	0,32	4,04±0,06	11,1—15,2	1,17	13,3±0,24
>12	49	3,5—4,5	0,25	3,98±0,04	11,3—14,5	0,86	12,7±0,12
		Наибольшая высота					
1	8	7,7—9,6	1,02	9,35±0,36	35,0—38,1	0,99	36,4±0,35
2	14	9,3—11,3	0,11	9,94±0,11	33,2—37,4	1,12	35,2±0,30
3	678	9,0—11,0	0,49	9,85±0,08	31,5—38,8	1,90	34,5±0,10
4	36	8,4—11,6	0,52	10,09±0,09	32,4—36,9	1,20	35,0±0,20
5	22	9,2—11,2	0,57	9,99±0,12	31,9—36,5	1,40	34,5±0,30
6	11	9,7—11,0	0,32	10,28±0,10	32,4—36,1	0,72	34,3±0,29
7	33	10,1—11,5	0,52	10,44±0,09	32,5—36,4	1,06	34,8±0,19
8	27	10,1—11,9	0,57	10,90±0,10	33,1—36,2	0,93	34,7±0,18
9	22	10,0—11,7	0,40	10,65±0,11	33,3—38,5	1,52	35,2±0,32
10	25	10,3—11,7	0,35	11,05±0,07	33,4—36,7	0,89	34,7±0,20
11	23	9,7—11,4	0,46	10,76±0,10	33,0—36,7	1,07	34,4±0,22
12	24	10,5—12,8	0,56	10,93±0,11	33,1—37,4	1,01	35,5±0,26
>12	49	10,2—12,0	0,46	10,95±0,06	32,9—37,4	1,01	34,7±0,15

черепа имеет низкий прирост (14,5—16,9 %), а мозговая часть незначительно увеличивается в высоту (на 11,1 %) и ширину (на 10,8 %), то общий прирост кондилобазальной длины черепа якутских леммингов осуществляется в основном за счет удлинения мозговой капсулы (общий прирост ее составляет 28,3 %).

Особо следует отметить стабильность межглазничной ширины черепа. У обоих подвидов этот признак имеет минимальный общий прирост (1,3—3,0 %), т. е. уже к месячному возрасту он стабилизируется, достигая своего максимального значения, и практически не изменяется с возрастом (см. табл. 2—4, рис. 2).

Таким образом, общий прирост размеров черепа у *D. t. torquatus* примерно одинаков как в длину, так и в ширину, причем в относительно равной мере наблюдается прирост и лицевой, и мозговой частей. У *D. t. chionopaes* общий прирост черепа

Рис. 3. Помесячный прирост межглазничной ширины у *D. t. torquatus* (*а*), *D. t. chionopaes* (*б*)



осуществляется за счет удлинения его мозговой части, а прирост большинства остальных параметров значительно меньше. У обоих подвидов общий прирост длины зубного ряда практически одинаков и очень рано происходит стабилизация размеров межглазничной ширины.

Динамику возрастных изменений согласованно отражает помесячный прирост размеров черепа (см. рис. 1—3, табл. 1). Следует отметить, что при изучении возрастных изменений черепа у обеих форм мы имеем дело не с прямым слежением за одними и теми же особями в процессе развития, а с выборками, относящимися к определенному возрасту. Поэтому при оценке прироста отдельных параметров черепа по малым выборкам в силу случайных причин и индивидуальной изменчивости могут появляться также и отрицательные значения, что и наблюдается в нашем случае. Максимум прироста приходится на первые месяцы жизни зверьков. Однако, если небольшая относительная скорость прироста большинства из изученных параметров у номинативного подвида наблюдается на втором месяце жизни, то у якутского в основном на четвертом. Этот факт особенно наглядно иллюстрирует графики помесячного прироста некоторых наиболее важных признаков (см. рис. 1, 3). Анализ кривых приводит к следующим заключениям. Общая их особенность — значительная скорость прироста в первые месяцы жизни и замедление темпов прироста к старшим возрастам. Другая важная черта — относительная неравномерность прироста разных признаков по мере их формирования. Иными словами, как уже отмечали, отдельные параметры черепа изменяются неравномерно, даже если сделать значительную скидку на влияние случайных факторов формирования выборок. В связи с последним замечанием хорошей иллюстрацией могут служить кривые помесячного прироста размеров ширины межглазничного промежутка (см. рис. 3). Относительное постоянство размеров этого признака вполне очевидно. Об этом говорит уже то, что общий прирост признака от месячного возраста до максимального низок (1,3—3,0 %). В то же самое время остальные размерные показатели черепа с возрастом заметно увеличиваются.

Полученные факты позволяют с разных позиций охарактеризовать возрастные изменения черепа копытного лемминга.

Значение коэффициентов вариации краниологических признаков

№ п/п	Признак	Возраст,				
		1	2	4	5	6
1	Кондилобазальная длина	10,7 / 7,8	5,0 / 5,8	4,5 / 5,3	5,2 / 4,2	3,6 / 4,7
2	Длина лицевой части черепа	8,8 / 6,9	4,4 / 5,7	4,4 / 9,6	5,9 / 4,6	3,4 / 4,8
3	Длина мозговой части черепа	14,4 / 9,8	7,0 / 6,7	5,9 / 6,0	6,0 / 4,6	5,0 / 6,0
4	Длина верхней диастемы	14,1 / 9,9	7,9 / 7,4	5,9 / 6,3	6,1 / 6,3	5,1 / 6,0
5	Длина верхнего ряда зубов	3,1 / 4,5	5,0 / 5,2	5,3 / 5,7	5,4 / 4,0	3,0 / 5,0
6	Скуловая ширина	8,7 / 4,2	5,0 / 5,6	5,5 / 6,5	7,2 / 5,4	3,2 / 5,8
7	Ширина в области барабанных камер	10,8 / 5,4	4,7 / 5,0	5,3 / 6,1	6,2 / 5,5	2,4 / 5,8
8	Межглазничная ширина	5,1 / 5,8	6,0 / 4,7	7,3 / 5,5	6,6 / 4,3	6,0 / 4,1
9	Наибольшая высота	10,9 / 6,7	4,1 / 6,6	5,2 / 5,0	5,7 / 5,3	3,1 / 4,8
	Число наблюдений	8 / 7	14 / 63	36 / 37	22 / 24	16 / 25

Примечание. Не включены трехмесячные, так как выборка в этой группе на теле — якутский.

Изменения размеров черепа с возрастом у изученных подвидов носят разный характер, заключающийся в том, что у *D. t. chionopaes* наблюдаются быстрый рост в первые месяцы и быстрая стабилизация большинства признаков, а у *D. t. torquatus* формирование основных размеров черепа происходит раньше, но период перехода к полной стабилизации параметров более растянут, что приводит к тому, что к концу полного формирования череп якутских зверьков становится значительно крупнее, чем ямальских.

Наблюдаемая разница в динамике не может быть с уверенностью приписана лишь их подвидовой принадлежности. Однако большие размеры черепа *D. t. chionopaes* не вызывают сомнений, так как они наблюдаются у зверьков всех возрастов, начиная с трехмесячного.

Таблица 5

у двух подвидов копытного лемминга разного возраста

мес.

7	8	9	10	11	12	>12
5,2/4,1	5,0/4,7	5,2/4,5	3,2/3,9	5,7/2,4	5,3/4,1	4,9/3,1
5,7/4,5	5,1/4,6	4,6/4,3	3,3/1,9	3,7/3,3	5,1/4,0	4,5/3,5
5,2/4,3	6,5/6,4	5,2/6,0	4,7/5,2	5,6/3,4	6,7/5,1	6,6/4,8
7,0/6,7	6,3/5,5	5,8/5,6	5,9/3,4	3,3/3,7	5,3/6,5	5,4/5,1
4,6/4,3	5,9/4,6	5,1/5,3	4,5/5,6	6,6/5,9	6,5/3,6	4,9/3,8
5,8/4,6	6,4/5,9	6,5/6,0	3,8/5,6	5,3/4,5	5,6/4,4	5,7/3,3
5,2/3,6	6,8/5,0	6,9/5,1	7,7/5,8	4,9/6,3	5,7/4,3	5,3/5,0
7,2/5,0	5,9/4,8	6,4/5,1	5,7/4,5	6,6/3,5	7,9/9,6	6,2/4,2
4,2/5,2	5,4/5,0	4,2/4,9	3,2/5,4	4,2/4,6	5,2/5,4	4,2/3,6
42/33	27/12	22/48	25/24	23/16	24/9	49/9

порядок величин больше, чем в остальных случаях; в числителе — уральский, знамена-

Важно в этой связи рассмотреть изменчивость параметров черепа в отногенетическом аспекте. Нужно учитывать тот факт, что в первый месяц жизни зверьки растут очень быстро и в этой выборке могут быть представлены несколько разные стадии развития черепа, что ведет к некоторому искусственному увеличению вариации. Большие коэффициенты вариации действительно наблюдаются по большинству признаков в выборках месячного возраста у обоих подвидов. Поэтому лучше рассматривать изменчивость признаков, начиная с выборки двухмесячного возраста.

Анализ значений коэффициентов вариации (табл. 5) всех признаков у обоих подвидов показывает, что начиная с двухмесячного возраста уровни изменчивости размеров отдельных признаков колеблются в небольших пределах случайным обра-

зом. Например, коэффициенты вариации кондилобазальной длины черепа у обоих подвидов колеблются по возрастам от 3,2 до 5,3 % у *D. t. torquatus* и от 2,4 до 5,8 у *D. t. chionopaes*. Коэффициенты вариации других признаков варьируют несколько больше, но в пределах 6—8 %. Это типичный уровень вариации краниометрических признаков для млекопитающих [50]. Можно предположить, что с возрастом вариация признаков будет несколько уменьшаться, однако на нашем материале это не прослеживается. Даже наиболее старые зверьки имеют примерно тот же уровень вариации признаков, что и двухмесячные. Существенных различий в изменчивости по отдельным признакам при попарном сравнении подвидов не обнаружено.

Пропорции черепа (см. табл. 2—4) более стабильны и с возрастом изменяются меньше, чем абсолютные значения признаков. Череп номинативной формы характеризуется относительно пропорциональным увеличением лицевой и мозговой частей, но при этом происходит заметное уменьшение относительной величины мозговой капсулы и удлинение диастемы. Череп якутских зверьков в процессе развития имеет тенденцию к несколько непропорциональному увеличению лицевого отдела по сравнению с мозговой частью. Кроме того, уменьшение относительных размеров мозговой капсулы у него выражено в меньшей степени.

Как и следовало ожидать, с возрастом сильно уменьшается индекс ширины межглазничного промежутка, причем примерно на одинаковую величину у обоих подвидов (13,4 % у *D. t. torquatus* и 12,3 % у *D. t. chionopaes*). Обе формы характеризуются пропорциональным увеличенем размеров скуловой ширины. Однако относительная величина этого признака значимо меньше у якутской формы практически во всех возрастных группах.

Н. Н. Воронцовым [4] было показано, что при переходе грызунов от белкового к клетчатковому корму уменьшается размер мозговой капсулы и удлиняется лицевая часть черепа, особенно ростральная. Копытные лемминги, основной пищей которых являются грубые корма (осоки, пушица, полярные древесные растения и т. д.) [13, 14, 39], характеризуются типичными чертами строения черепа грызунов — потребителей клетчатковой пищи. Скуловые дуги широко расставлены, довольно мощные, что связано с развитием жевательной мускулатуры, обеспечивающей значительные усилия при перетирании исключительно растительного корма. Питание постоянно обильными, легко добываемыми кормами, кроме относительного уменьшения размеров мозговой капсулы (особенно к старшим возрастным группам), обусловливает у леммингов усиление прочности межглазничного промежутка (его возрастная стабильность, несомненно, связана с особой важностью этого признака для биохимических свойств черепа) за счет появления межглазничных «ребер жесткости», а также других гребней на черепе. Такие

закономерности прослежены и на других видах грызунов [2, 10, 18, 19, 32, 37, 43].

В связи с изучением возрастных изменений копытного лемминга в условиях вивария существует возможность подойти к решению задач, связанных с выделением критериев возраста для определения возрастных групп на природном материале. В силу неравномерности роста и развития костей и частей черепа их соотношение [1, 3] и общая «степень зрелости» черепа [21] могут служить основой для разработки критериев определения возраста.

Возраст природного материала определяют, как правило, по целому комплексу признаков, которыми являются масса и размеры тела, сточенность зубов, окостенение скелета, степень срастания черепных швов, состояние генеративных органов, тимуса и т. д. Этот подход весьма оправдан, хотя и дает очень приближенные результаты.

У копытных леммингов из природных популяций по оценке массы и длины тела, стадии линьки шкурки и другим признакам выделяют четыре возрастные группы [13]: I — молодые (1 мес), II — полувзрослые (до 3—4 мес), III — взрослые (4—8 мес), IV — старые (обычно зимовавшие особи, 9—10 мес и более). Сведения о размерах черепа взрослых и перезимовавших (старых) животных не многочисленны. Обычно указывается только кондилобазальная длина [11, 14]. Имеются сведения и о некоторых других размерных признаках черепа зверьков этой возрастной группы [12, 25, 41, 45, 47].

В связи с изложенным мы сделали попытку сравнить полученные нами данные о возрастных изменениях размеров и пропорций черепа копытного лемминга из лабораторных колоний (табл. 6) с литературными данными по природным популяциям этого вида.

Сравнение наших и литературных данных показывает в основном соответствие оценок возраста для возрастных групп животных из природных популяций, приведенных Т. Н. Дунаевой [14], и для лабораторных колоний леммингов. Несмотря на незначительный процент ежемесячного прироста параметров черепа с 6—8-месячного возраста, череп копытного лемминга продолжает увеличиваться (за исключением ширины черепа в области барабанных камер и ширины межглазничного промежутка) до старости, что характерно и для некоторых других видов грызунов: полевки-экономки [24], серого сурка [43], малого суслика [2]. Тем не менее основных размеров взрослых животных череп копытных леммингов достигает в возрасте 8—9 мес. Конкретные данные по размерам черепа разновозрастных леммингов, приведенные нами, могут быть использованы в качестве дополнительных критериев возраста зверьков, относящихся к возрастным группам молодых, полувзрослых и взрослых животных (см. табл. 6). Наибольшую перспективу

Размеры черепа *D. t. torquatus* (числитель) и *D. t. chionopaes* разного возраста, мм

№ п/п	Признак	Возраст,		
		1	2—3	4—9
1	Кондилобазальная длина	22,70±0,97 / 28,83±1,13	28,53±0,12 / 29,12±0,15	29,88±0,12 / 31,51±0,28
2	Длина лицевой части	16,53±0,51 / 18,28±0,63	18,58±0,10 / 18,65±0,12	19,35±0,08 / 20,32±0,23
3	Длина мозговой части	9,18±0,47 / 10,55±0,52	9,96±0,08 / 10,24±0,10	10,50±0,05 / 11,27±0,13
4	Длина верхней диастемы	9,14±0,46 / 10,85±0,54	10,51±0,08 / 10,96±0,11	11,05±0,05 / 12,09±0,15
5	Длина верхнего ряда зубов	6,38±0,18 / 0,38±0,14	6,88±0,07 / 6,63±0,08	7,15±0,03 / 7,12±0,07
6	Скуловая ширина	17,11±0,53 / 18,23±0,38	18,84±0,12 / 18,67±0,12	19,73±0,10 / 20,45±0,23
7	Ширина в области барабанных камер	13,31±0,51 / 14,20±0,38	14,21±0,10 / 14,52±0,11	14,68±0,07 / 15,38±0,16
8	Межглазничная ширина	3,93±0,07 / 4,33±0,12	4,00±0,66 / 4,31±0,06	3,89±0,02 / 4,39±0,04
9	Наибольшая высота черепа	9,35±0,36 / 9,90±0,32	9,85±0,08 / 9,86±0,09	10,39±0,04 / 10,66±0,10
	Число наблюдений	8 / 4	692 / 592	151 / 131

имеет при определении возраста оценка скульптурированности черепа. Специальная разработка оценочной шкалы «степени зрелости» черепа [21] не входила в нашу задачу. Однако особенности формирования костных гребней, изменение конфигурации костей, а также степень их срастания позволят, на наш взгляд, выработать достаточно надежную шкалу определения принадлежности природных зверьков к той или иной возрастной группе.

Выявленная в лабораторных колониях леммингов в те или иные возрастные периоды общая зрелость черепа соответствует данным, полученным на природных популяциях. Поэтому наши краниометрические данные по конкретным виварным колониям двух форм леммингов могут быть использованы как дополнительные критерии определения возраста животных в природе.

Таблица 6

(знаменатель)
($M \pm m$)

мес.	
10—12	>12
31,24±0,15 / 32,90±0,24	31,44±0,22 / 33,00±0,34
20,15±0,10 / 21,05±0,18	20,31±0,13 / 21,21±0,26
11,06±0,07 / 11,83±0,13	11,11±0,11 / 11,78±0,13
11,58±0,07 / 12,65±0,18	11,72±0,09 / 12,68±0,22
7,40±0,05 / 7,35±0,08	7,47±0,05 / 7,46±0,05
20,87±0,12 / 21,20±0,23	20,88±0,17 / 20,87±0,16
14,98±0,11 / 15,81±0,18	15,32±0,12 / 15,73±0,26
4,03±0,03 / 4,34±0,06	3,98±0,04 / 4,46±0,06
10,91±0,05 / 11,04±0,13	10,95±0,06 / 11,00±0,13
72 / 97	49 / 9

Таким образом, возрастные изменения в размерах, пропорциях, структуре черепа и характере прироста его отдельных элементов имеют ряд специфических черт у изученных подвидов. Эта специфичность сопровождается, как правило, высокой внутригрупповой коррелированностью большинства краниометрических показателей у обеих изученных форм копытных леммингов [32, 36]. Аналогичные высокие корреляции обнаружены и у полевок [15, 38, 42].

На основании изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Полувзрослые, взрослые и старые особи якутской формы *D. t. chinopaes* имеют более крупный череп, чем *D. t. torquatus* с Полярного Урала, причем разница с возрастом несколько увеличивается. Череп копытных леммингов растет в основном до 8—9 мес. Наиболее интенсивный рост наблюдается в первые месяцы жизни, затем он постепенно замедляется, одновременно начинается формирование гребней и усиление скульптурированности черепа в целом.

2. Общий прирост размеров черепа на прослеженном отрезке постнатального развития выше по большинству признаков у номинативного подвида. Максимальный прирост у *D. t. torquatus* приурочен к двухмесячному, а у *D. t. chionopaes* к четырехмесячному возрасту.

3. Возрастные изменения пропорций носят слабо выраженный характер. Наблюдается некоторая непропорциональность роста мозговой капсулы и лицевого отдела: с возрастом относительные размеры мозговой капсулы уменьшаются, а относительные размеры лицевого отдела увеличиваются, что касается в первую очередь длины верхней диастемы. Межглазничная ширина достигает максимального размера к месячному возрасту, поэтому ее индекс с возрастом уменьшается.

4. Вариабельность краниометрических признаков копытного лемминга относительно невелика и не зависит от возраста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Башенина Н. В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. 1953. Т. 32, № 4. С. 730—748.

2. Белянин А. Н., Денисов В. Н. Географическая изменчивость хромосомных наборов малого суслика (*Cytellus pygmaeus*) в Поволжье // Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс, 1975. С. 118—129.

3. Виноградов Б. С. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae // Изв. I Петроградской обл. станции защиты растений от вредителей. Л., 1924. С. 74—81.

4. Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967.

5. Гилева Э. А. *B*-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга // Докл. АН СССР. М., 1973. С. 952—955.

6. Гилева Э. А. Кариотип *Dicrostonyx torquatus chionopaes* и необычный хромосомный механизм определения пола у палеарктических леммингов // Докл. АН СССР. М., 1975. С. 697—700.

7. Гилева Э. А. К вопросу об адаптивном значении хромосомной изменчивости у млекопитающих // Фауна, экология и изменчивость млекопитающих. Свердловск, 1978. С. 40—41.

8. Гилева Э. А., Лобанова Н. А. Комплексная хромосомная изменчивость у копытного лемминга и систематика рода *Dicrostonyx* // Первый Международный конгресс по млекопитающим. М., 1974. Т. 1. С. 137.

9. Гилева Э. А., Прушинская Н. М., Большаков В. Н. Влияние числа *B*-хромосом на краниометрические показатели у копытного лемминга // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 19—24.

10. Гладкина Т. С., Мейер М. Н., Мокеева Т. М. Морфофизиологические особенности двух подвидов степной пеструшки (*Lagurus lagurus abacanicus*) // Зоол. журн. 1962. Т. 41, № 2. С. 260—274.

11. Громов И. М., Поляков И. Л. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae). М.: Наука, 1977. Т. 3, № 8.

12. Данилов А. Н. О различиях материковых подвидов копытных леммингов // Инф. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980. С. 64—66.

13. Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок п-ва Ямал // Тр. Ин-та географии АН СССР. М., 1948. С. 78—144.

14. Дунаева Т. Н. К экологии леммингов в северо-западной Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, № 2. С. 18—27.

15. Канеп С. В. Корреляционная структура черепа некоторых серых полевок // Внутривидовая изменчивость позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966. С. 229—235.

16. Козловский А. И. Соматические хромосомы леммингов родов *Myopus, Lemmus, Dicrostonyx* // Первый Международный конгресс по млекопитающим. М., 1974. С. 280.

17. Козловский А. И. Кариологическая дифференцпация северо-восточных подвидов копытных леммингов // Докл. АН СССР. М., 1974. Т. 219, № 4. С. 981—984.

18. Кошкина Т. В., Халанский А. С. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции у этого вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, № 2. С. 3—14.

19. Кучерук В. В., Кулик И. Л. Анализ популяции водяной крысы по краниологическим признакам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, № 4. С. 43—51.

20. Лакин Г. В. Биометрия. М.: Высш. школа, 1973.

21. Ларина Н. И., Лапшов В. А. Методика выделения возрастания групп у некоторых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1974. Т. 2, № 4. С. 92—97.

22. Малыгин В. М. Сравнительно-морфологический анализ видов поле-

вок из группы *Microtus arvalis* (*Rodentia*, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 57, № 7. С. 1062—1072.

23. Мейер М. Н. О возрастной изменчивости малого суслика // Зоол. журн. Т. 36, № 9. С. 1280—1285.

24. Овчинникова Н. А. О некоторых морфологических изменениях грызунов в зрелом возрасте // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных. Свердловск, 1966. С. 199—201.

25. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: АН СССР, 1948. Т. 6.

26. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961.

27. Покровский А. В. Размножение и рост копытного лемминга в виварии // Инф. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1975. С. 32.

28. Покровский А. В., Гилева Э. А. Хромосомные наборы и гибридизация двух подвидов копытного лемминга // Проблемы генетики и селекции в Западно-Сибирском регионе. Тюмень, 1976. С. 20—25.

29. Прушинская Н. М. Изменчивость размеров и пропорций черепа копытного лемминга // Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978. С. 18—21.

30. Прушинская Н. М. Изменчивость числа *B*-хромосом у номинального подвида копытного лемминга // Вопросы генетики и селекции на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1979. С. 20—21.

31. Прушинская Н. М. Возрастная изменчивость краниологических признаков у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 59—66.

32. Прушинская Н. М. Корреляционные зависимости краниометрических показателей у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 74.

33. Прушинская Н. М. Хромосомная и морфологическая изменчивость у двух подвидов копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 и *D. t. chionopaes* All., 1914: Автореф. канд. дис. Свердловск, 1983.

34. Прушинская Н. М., Большаков В. Н., Бененсон И. Е., Гилева Э. А. О соотношении хромосомной и морфологической изменчивости (на примере копытного лемминга) // Общая биология. 1979. № 6. С. 889—897.

35. Прушинская Н. М., Большаков В. Н., Бененсон И. Е., Гилева Э. А. Изменчивость краниологических признаков у двух подвидов копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 18—36.

36. Прушинская Н. М., Большаков В. Н., Гилева Э. А. Изменчивость корреляционной структуры черепа копытного лемминга // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 37—52.

37. Разоренова А. П. Возрастная изменчивость рыжих полевок // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Вып. 5. С. 23—28.

38. Россолимо О. А. О корреляциях отдельных размеров черепа рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. Т. 41, № 8. С. 1267—1269.

39. Сдобников В. М. Количественные соотношения популяций обского и копытного леммингов // Зоол. журн. 1955. Т. 34, № 6. С. 1424—1427.

40. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих (отр. зайцеобразные и грызуны). М.: Высш. школа, 1977. С. 1—494.

41. Тавровский В. А., Егоров О. В., Кривошеев В. Г. и др. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971.

42. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1959. Т. 9, № 2. С. 137—141.

43. Червякова В. П., Червяков В. Д. Возрастные изменения в черепе серого сурка (*Marmota baibacina*) // Зоол. журн. 1973. Т. 52, № 7. С. 1055—1062.

44. Чернявский Ф. Б. Экологические наблюдения над копытным и сибирским леммингом о. Врангеля // Зоол. журн. 1969. Т. 48, № 5. С. 752—756.

45. Чернявский Ф. Б. О характере географической изменчивости не-

которых видов млекопитающих Северо-Восточной Сибири (Клинальная изменчивость и концепция вида) // Общая биология. 1972. Т. 33, № 4. С. 437—450.

46. Чернявский Ф. Б. Популяционные циклы сибирского и копытного леммингов на о. Врангеля // Тезисы докл. II териологического конгресса (20—27.07.78). Брно, 1978. С. 278.

47. Чернявский Ф. Б., Козловский А. И. Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx, Rodentia*) о. Врангеля // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 2. С. 266—273.

48. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике (Млекопитающие). Свердловск: УФАН СССР, 1963. Т. 1, № 33. С. 1—132.

49. Шварц С. С., Большаков В. Н. Экология субарктических *Micromammalia* Западной Сибири и их роль в экосистемах // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 3—20.

50. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих // Тр. Ин-та морфологии животных. М., 1966. С. 1—363.

51. Gileva E. A. Chromosomal diversity and an aberrant genetic system of sex-determination in the arctic lemming *Dicrostonyx torq.* Pall., 1779 // Genetica. 1980. V. 52, N 53. P. 99—103.

52. Gileva E. A., Chebotar N. A. Fertile XO males and females in the varying lemming *Dicrostonyx torqliatus torquatus* Pall., 1779. A. unique genetic system of sex determination // Heredity. V. 42, N 1. P. 67—77.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

А. В. БОРОДИН

ПОСТРОЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ КЛАССИФИКАЦИЙ РЕЦЕНТНЫХ И ИСКОПАЕМЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ С ПРИМЕНЕНИЕМ РАЗЛИЧНЫХ АЛГОРИТМОВ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Построение классификаций компьютерными методами, как правило, предполагает, что все операционные таксономические единицы подразумеваются существующими на одном временном срезе. Поэтому невозможно построение дендрограмм, включающих как современные, так и ископаемые формы, так как в одних случаях ископаемые формы могут представлять тупиковую ветвь развития, а в другом — предковую форму какого-либо современного таксона. Данные палеонтологии могут использоваться при анализе дендрограмм в тех случаях, когда в качестве исходных используются признаки современных животных на разной стадии морфологической сложности и эволюционировавших в исследуемых таксонах по одним закономерностям. Палеонтологические данные в этом случае служат для проверки узловых точек. Хорошим объектом для подобных исследований являются полевки.

В эволюционной биологии все шире применяются кладистический подход и компьютерные методы построения филогении. Примером является пакет программ PHYLIP, созданный Фельзенштейном [10]. Он предназначен для построения и анализа филогений на основании разных типов исходных данных. На выбор объектов для нашей работы повлияло появление новых нетривиальных данных по ДНК-ДНК-гибридизации некоторых видов родов *Alticola* и *Clethrionomys* [5]. Пользуясь случаем, автор приносит благодарность Э. А. Гилевой за помощь в освоении пакета программ и за критические замечания в ходе обсуждения результатов работы.

Филогения подтрибы *Clethrionomyina* (как, впрочем, и всего подсемейства *Microtinae*) не может считаться удовлетворитель-

но изученной хотя бы потому, что ее систематика претерпевает периодические преобразования. Это проявляется и в существенных изменениях ранга уже известных таксонов и в первоописаниях новых видов [4, 6—8]. Поэтому любой материал, дополняющий или позволяющий проанализировать с новых позиций уже известную информацию о филогении и эволюции этой группы, представляет несомненный интерес, тем более что результаты подобной работы могут сказываться на понимании филогении и таксонов более высокого ранга.

В работе использованы шесть видов полевок: *Clethrionomys glareolus*, *Cl. rutilus*, *Cl. rufocanus*, *Alticola macrotis lemminus*, *A. argentatus*, *Dicrostonyx torquatus*. В качестве внешней группы была выбрана лабораторная форма *Mesocricetus auratus*.

Традиционная основа систематики полевок — комплекс морфологических признаков, среди которых основная нагрузка приходится на признаки, описывающие внешний вид зверьков (экстерьер), признаки, характеризующие особенности черепа и зубов. Поэтому для получения дистанций, отражающих степень сходства интересующих нас видов, выбрали признаки, использующиеся для построения определительных таблиц и входящие в диагноз видов. Существенный недостаток — не всегда диагностичные признаки какого-либо таксона обсуждаются в описании других таксонов. Это привело к некоторой потере информации, так как мы были вынуждены остановиться только на признаках, обсуждающихся в описании всех выбранных видов.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ПРОГРАММ

Из всего многообразия возможностей пакета PHYLIP мы выбрали две программы обработки дискретных признаков: DOLLOP и PENNY. На наш выбор повлияло и то, что в этих программах на результат не сказывается порядок видов в вводимой матрице. Как и в большинстве программ пакета, работающих на данных по дискретным признакам, в них заложен принцип парсимонии, т. е. минимизации числа эволюционных преобразований признаков. Поскольку нам неизвестны публикации на русском языке с использованием указанных программ, будет целесообразно дать их краткую характеристику, основываясь на документации пакета программ [10].

Метод, лежащий в основе программ DOLLO и DOLLOP, назван в честь Л. Долло, поскольку он одним из первых отметил, что в процессе эволюции значительно труднее приобрести сложные свойства, чем утратить их. Алгоритм объясняет наличие состояния 1 путем разрешения одного перехода от анцестрального состояния от 0 к 1 и многих возможных реверсий от 1 к 0. Программа пытается минимизировать число необходимых реверсий. Условия, предъявляемые методом:

1. Мы знаем, какое состояние является анцестральным.

2. Признаки эволюционируют независимо друг от друга.

3. Различные линии развития эволюционируют независимо.

4. Возможность будущего изменения $0 \rightarrow 1$ мала в рамках эволюционного времени.

5. Возможность реверсий также мала, но больше, чем возможность прямых изменений, так что многие реверсии более легко осуществимы по сравнению с одним прямым изменением.

6. Сохранение полиморфизма для обоих состояний (0 и 1) весьма невероятно.

7. Длины сегментов истинного дерева не настолько неравны, чтобы два изменения на протяжении длинного сегмента были настолько же вероятны, как одно на коротком.

Другой режим работы программы DOLLOP основан на методе парсимонии сохранения полиморфизма для обоих состояний. Метод предполагает, что мы можем объяснить модель состояний не более чем одним происхождением ($0 \rightarrow 1$) состояния 1 с сохранением полиморфизма на протяжении многих сегментов дерева (насколько это необходимо), сопровождаемого потерей состояния 0 или 1, где необходимо. Программа пытается минимизировать общее число полиморфных признаков, где каждое полиморфное состояние считается один раз для каждого сегмента дерева, в котором оно находится. Требования метода по первым четырем пунктам такие же, как в первом случае, и принципиально отличаются в последующих:

5. Сохранение полиморфизма маловероятно, но все же более вероятно, чем прямые изменения, так что легче предположить больше полиморфных состояний, чем даже одно дополнительное прямое изменение.

6. Когда состояние 1 достигнуто, проявление состояния 0 вновь совершенно невероятно, гораздо менее вероятно, чем множественное сохранение полиморфного состояния (полиморфизма).

7. Длины сегментов истинного дерева не настолько неравны, что нам легче предположить сохранение возможности событий, происходящих в обоих из двух длинных сегментов, чем сохранение одного в коротком сегменте.

Таким образом, первый вариант программы допускает множество реверсий признаков в ходе эволюции и невозможность повторного достижения прогрессивного состояния, а второй отрицает, по сути дела, возможность возврата признака в анцестральное состояние, предполагая сохранение его полиморфности на длительных отрезках.

Программа PENNY находит все наиболее парсимоничные филогении по дискретным признакам, проявляющимся в двух состояниях по критерию Wagner, Camin-Socal и смешанному критерию парсимонии [10].

Метод парсимонии по алгоритму Camin-Socal основан на

допущении, что изменения $0 \rightarrow 1$ разрешены, а изменения $0 \leftarrow 1$ нет. Вариант использования алгоритма Wagner позволяет оба типа изменений (это при допущении, что 0 — предковое состояние, хотя программа позволяет переназначить предковое состояние для конкретного признака). Критерием для обоих вариантов служит поиск дерева, которое требует минимального числа изменений.

ТРЕБОВАНИЯ МЕТОДОВ

1. Предковое состояние известно (Camin-Socal) или неизвестно (Wagner).
2. Различные признаки эволюционируют независимо.
3. Эволюция отдельных линий независима.
4. Изменение $0 \rightarrow 1$ более вероятно, чем обратное (Camin-Socal), или равновероятно (Wagner).
5. Оба типа изменений априори невероятны сверх эволюционного времени.
6. Другие типы эволюционных событий, так же как и сохранение полиморфизма, гораздо менее вероятны, чем изменение $0 \rightarrow 1$.
7. Скорость эволюции в разных линиях достаточно низка, так что два изменения на протяжении длинного сегмента дерева значительно менее вероятны, чем одно изменение в коротком сегменте.

Для нахождения всех наиболее парсимоничных деревьев в программе использован метод точного поиска, позволяющий обходиться без построения всех возможных вариантов дендрограмм [10]. В отличие от DOLLOP филогении, построенные в программе PENNY, основаны на условии необратимости изменения признака в одном случае (Camin-Socal) и на равновероятности перехода значения выраженности признака в другом (Wagner).

По завершении работы программы распечатаны наиболее парсимоничные деревья и для каждой дендрограммы приведены данные о том, изменение каких признаков, в каком направлении и на каком участке обусловливают ее топологию.

Таким образом, используемые программы позволяют построить возможные варианты филогении по выбранным признакам в нескольких вариантах алгоритма эволюции этих признаков (морфогенеза).

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ЗУБНЫХ ПРИЗНАКОВ ПОЛЕВОК В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ И В ОНТОГЕНЕЗЕ

Современные представления об эволюции полевок основаны прежде всего на палеонтологических данных по морфологии зубов (время появления и эволюция таких экстерьерных призна-

ков, как окраска, интенсивность обволошенности отдельных участков тела и так далее, не может быть проверено палеонтологическими данными). Поэтому вначале во всех вариантах работы программ построены дендрограммы только по зубным признакам. В дальнейшем при обсуждении филогений, построенных по разным алгоритмам, мы будем исходить из логичности эволюции в этих деревьях зубных признаков с учетом палеонтологической летописи.

Для аргументации предложенных ниже вариантов филогении признаков необходимо дать краткую характеристику палеонтологических данных и закономерностей их проявления в обсуждаемых таксонах.

В качестве предковой формы полевковых в работе рассматривается гипотетическая корнезубая форма с бугорчатой жевательной поверхностью. В качестве предка современных *Clethrionomys* и *Alticola* рассматриваются ископаемые *Pliomys* — бесцементные корнезубые полевки. Собственно говоря, временем появления этих родов считают появление незначительных отложений наружного цемента во входящих углах плиомисных зубов. В дальнейшем шло увеличение количества цемента во входящих углах. Развитие гипсодонтности у разных видов шло несколько по-разному. Уже в раннем плейстоцене предковая форма красно-серой полевки была более гипсодонтной, чем *Cl. ex. gr. glareolus-rutilus* [1]. К концу среднего плейстоцена она уже практически обрела характеристики, сопоставимые с современной красно-серой полевкой. В целом для этого рода можно сказать, что в линии *Cl. rufocanus* шли процессы увеличения гипсодонтности за счет отодвигания на более поздние онтогенетические стадии времени образования корней, увеличения количества наружного цемента во входящих углах и усложнения рисунка жевательной поверхности зубов путем замыкания эмалевых петель, а на M_1 усложнения параконидного отдела. Для полевок *Cl ex. gr. rutilus-glareolus* эти процессы менее выражены (кроме, пожалуй, увеличения количества цемента во входящих углах). Род *Alticola* появляется в среднем плейстоцене [6], и остается неясным, принадлежали ли его предковые корнезубые формы роду *Clethrionomys* или *Pliomys*. Возможно несколько вариантов толкования их происхождения. Они могли отделиться от ранних малоцементных *Clethrionomys* или выделились в качестве самостоятельной ветви еще на уровне *Pliomys*, и на корнезубой стадии их эволюции у них начал откладываться наружный цемент. Некоторые морфологические различия зубов подрода *Aschizomys* от других позволяют предложить возможные разные пути возникновения. В частности, это касается широкого дентинового слияния передней непарной петли M^3 с последующими элементами зуба. На этот признак внимание автора обратил А. К. Агаджанян, считающий, что в данном случае мы имеем принципиально разные пути эволю-

ции зуба (устное сообщение). Речь идет о том, что ширина дентинового слияния в этом месте во многом определяется тем, как предковая форма прошла стадию марки на этом месте. Если усложнение жевательной поверхности и переход к гипсодонтности начались по пути отодвигания стадии замыкания марки в онтогенезе, то на этом месте изначально должен быть сформирован глубокий входящий угол; если же образование марки проходило на ранних стадиях онтогенеза и в ходе эволюции весь процесс развития марки просто отодвигался на более ранние онтогенетические стадии, то после ее стирания должно оставаться широкое дентиновое слияние, что мы наблюдаем в подродах *Alticola* и *Platicranius*. Кроме того, следует сказать, что если морфотипическая изменчивость рисунка жевательной поверхности коренных зубов *A. macrotis* сопоставима с морфотипической изменчивостью полевок рода *Clethrionomys*, то для *A. argentatus* характерны гораздо более сложные морфотипы.

Dicrostonyxiny, судя по всему, очень рано отделились от общего ствола развития полевок и уже в позднем плиоцене обладали рядом прогрессивных характеристик зубных признаков, большая часть которых характерна только для этой трибы. Уже в то время они были бескорнезубыми, а по степени усложненности рисунка жевательной поверхности и дифференциации эмали превосходили и некоторые современные формы полевок. Предковая корнезубая форма копытных леммингов в настоящее время неизвестна; копытные лемминги имеют бескорневые, бесцементные зубы с резко дифференцированной эмалью, а по количеству режущих эмалевых краев превосходят практически всех полевок.

Поскольку выраженность многих признаков в разных таксонах часто обусловлена возрастными изменениями, рассмотрим на примере M_1 развитие интересующих нас признаков в онтогенезе. Зуб корнезубой полевки сначала закладывается как бугорчатозубый: верхняя часть коронки с двумя рядами бугорков (как у зубов хомяков). При прорезывании зуба эти бугорки стачиваются, образуя жевательную поверхность с довольно сложным рисунком (из-за ювенильной складчатости), но с широко слитыми дентиновыми полями. Отложений цемента во входящих углах на этой стадии еще нет. Перед замыканием нижней части конидов (еще на стадии бескорнезубости) начинается формирование отложений наружного цемента во входящих углах. Дентиновые поля на этой стадии, как правило, слиты больше, чем у взрослых особей, но количество входящих и выходящих углов уже в пределах видовой изменчивости для взрослых особей. На стадии сформированных корней идет процесс изоляции дентиновых полей и дальнейшее увеличение наружного цемента во входящих углах. На сильно стертой коронке проявляются архаичные признаки: параконидный отдел более упрощенной формы, чем у более молодых особей,

появляются вновь широкие дентиновые слияния между другими элементами зуба.

При анализе эволюции зубов полевок на ископаемом материале видно, что процесс гипсодонтности в обратной зависимости от онтогенетических изменений. Каждая последующая эволюционная стадия исключала последнюю онтогенетическую стадию предковой формы. Процесс усложнения рисунка жевательной поверхности шел, вероятно, независимо, и в качестве его резерва можно рассматривать ювенильную складчатость зуба. Сопоставляя онтогенез зуба с палеонтологическими данными по эволюции отдельных форм, можно сказать, что эволюция зубов полевок шла по типу «ювенилизации онтогенеза», т. е. бугорчатозубая стадия отодвигается на самые ранние онтогенетические стадии, замедляется переход к образованию корней вплоть до полного их необразования.

ВЫБРАННЫЕ ПРИЗНАКИ И ИХ ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ОБРАБОТКА

Большие затруднения обычно вызывают проблемы формализации морфологических признаков и выбора метрики расчета дистанций для построения дендрограмм, наиболее адекватно отражающей действительную филогению таксонов. При использовании данных ДНК-ДНК-гибридизации эти проблемы снимаются, поскольку величина, характеризующая сходство (различие) исследуемых форм, получается в результате эксперимента. Для морфологических признаков эти проблемы остаются, особенно при использовании одновременно метрических и качественных признаков. Ранее, при построении дендрограммы по комплексу определительных морфологических признаков некоторых подродов подсемейства Microtinae, мы использовали балльную оценку степени выраженности признака от 0 до 9 баллов [2, 3]. Но в этом случае остается открытым вопрос о корректности одномасштабной балльной оценки разнокачественных признаков. Поэтому, на наш взгляд, предпочтительней выбор дискретных признаков, проявляющихся в нескольких состояниях (желательно в двух).

Выбранные признаки подразделяются на экстерьерные (1), описывающие особенности внешнего вида (они в свою очередь могут быть разделены на признаки окраски, особенностей разных частей тела и признаки, характеризующие пропорции); признаки черепа и скелета (2) (в данном случае мы вынуждены ограничиться лишь немногими черепными признаками); признаки зубов (3), описывающие рельеф жевательной поверхности, высоту коронки зуба, выраженность корней, выраженность дентиновых траков, толщину и структуру эмали.

Большинство из них не могут быть описаны только двумя состояниями. Программа FACTOR в пакете PHYLIP позволяет выразить дискретные состояния признака, проявляющегося в нескольких состояниях в бинарной форме (0 и 1). Мы посчитали возможным отнести к категории «дискретных состояний» крайние значения и наиболее часто встречающиеся варианты проявления признака в ряду непрерывной изменчивости его выраженности.

Процедура перевода более чем двух состояний признака в бинарную форму означает, собственно говоря, создание матрицы новых признаков (факторов), отличающихся по количеству от исходной, так как каждый признак для каждого вида выражается количеством факторов в состоянии 0 или 1, исходя из всех возможных состояний признака. Для этого требуются указания соседних состояний выраженности признаков. Кроме того, для ряда ниже обсуждающихся программ необходимо указание анцестрального состояния признака. Именно на этом этапе вносится наибольший элемент субъективности, так как чаще всего оценка взаимосвязи состояний выраженности признака зависит только от личного видения исследователя. Поэтому мы считаем необходимым более детально остановиться на описании выбранных признаков.

Источниками для описания признаков послужили классические работы по системе полевок [6, 7], а при выборе признаков зубов (наряду с вышеупомянутыми работами) использованы данные [11] и опыт работы автора этой статьи [1, 9].

Экстерьерные признаки

Признаки разных частей тела

1 — длина хвоста. Для обсуждающихся видов полевок этот признак описывается терминами «незаметен» — A (род *Dicrostonyx*), «меньше одной трети длины тела» — B (*Mesocricetus auratus*), «около одной трети длины туловища» — C (*Clethrionomys rutilus*, *Cl. rufocanus*, *Alticola macrotis lemminus*), «до половины и больше длины тела» — D (*Cl. glareolus*, *A. argentatus*). Из всех возможных вариантов мы остановились на D → C → B → A, исходя из того, что длинный хвост более архаичный признак, и у предковой формы как хомяков, так и полевок, логичней предположить длинный хвост, который укорачивался в процессе эволюции в отдельных таксонах, чем вторичное увеличение длины хвоста у отдельных представителей;

2 — выраженность ушной раковины. В данном случае этот признак реализуется только в двух состояниях: «хорошо выражена» — A (все кроме копытного лемминга») и «не видна из шерсти» — B (*Dicrostonyx torquatus*). В качестве исходного рассматривается состояние A;

3 — выраженность первого пальца передней лапы: «есть, хорошо развит» — А (*Mesocricetus*, *Dicrostonyx*), «маленький, уплощенный закругленный» — В (род *Clethrionomys*), «зачаточный уплощенный» — С (род *Alticola*). Исходя из общих соображений, в качестве исходного в данном случае следует рассматривать состояние А, а состояние С производное от В;

4 — выраженность когтя первого переднего пальца: «хорошо выражен» — А (*Dicrostonyx*), «может отсутствовать» — В (*Clethrionomys, Mesocricetus*), «отсутствует» — С (*Alticola*). По аналогии с предыдущим в данном случае выбрана последовательность от максимального проявления признака к минимальному;

5 — длина когтей средних пальцев передней лапы. В данном случае признак имеет только два значения: «больше длины пальцев» — А (*Dicrostonyx*), «меньше длины пальцев» — В (все остальные);

6 — когти третьего и четвертого пальцев зимой срастаются и раздваиваются, образуя «копытце»,— В (*Dicrostonyx*), когти не срастаются — А (все остальные);

7 — обволошенность подошвы: «покрыта шерстью только пятка» — А (все, кроме копытного лемминга), «шерстью покрыта вся подошва» — В (*Dicrostonyx*);

8 — мозолей на подошве не заметно — В (*Dicrostonyx*), мозоли на подошве есть — А (все остальные);

9 — обволошенность хвоста: хвост покрыт относительно редким волосяным покровом — А (*Cl. glareolus*). Хвост покрыт густым волосяным покровом — В (все остальные);

10 — концевые волосы хвоста образуют кисточку — А (*Cl. rutilus*), кисточка на конце хвоста не выражена — В (все остальные).

Окраска шкуры животного

11 — сезонный диморфизм: «не проявляется» — А (*Mesocricetus auratus*), «слабо выражен» — В (род *Clethrionomys, A. argentatus*), «ярко выражен» — С (*D. torquatus, A. m. lemminus*);

12 — окраска спины и боков: «спина и бока одинакового цвета» — А (*M. auratus*, род *Alticola*), «окраска спины заходит на бока, переход плавный» — В (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*, *D. torquatus*), «окраска спины не заходит за бока» — С (*Cl. rufocanus*). В этом случае мы выбрали следующую последовательность: А → В → С;

13 — наличие полосы на спине. Полоса на спине есть — А (*D. torquatus*), полоса на спине отсутствует — В (все остальные);

14 — окраска хвоста «однотонная» — А (*A. argentatus*), «слабо двуцветная» — В (*M. auratus*, *D. torquatus*, *Cl. rutilus*, *A. m. lemminus*), «резко двуцветная» — С (*Cl. glareolus*, *Cl.*

rufocanus). В этом случае мы довольно произвольно выбрали последовательность A → B → C;

15 — пятно на груди: «может быть» — A (*M. auratus*), «не бывает» — B (все остальные);

16 — пятна на боках: «могут быть» — A (*M. auratus*), «не бывает» — B (все остальные);

17 — темная поперечная полоса на шее: «есть» — A (*D. torquatus*), «нет» — B (все остальные);

18 — пятна на других частях тела: «могут быть» — A (*M. auratus*, *D. torquatus*), «не выражены» — B (все остальные).

Признаки черепа

19 — заглазничные отростки: «отсутствуют» — A (*M. auratus*), «выражены слабо» — B (род *Alticola*, *Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*, «выражены хорошо» — C (*Cl. rufocanus*) «развиты очень сильно» — D (*D. torquatus*). И в этом случае мы выбрали последовательность от наименьшего проявления признака к наибольшему: A → B → C → D, хотя, учитывая то, что признак мог формироваться параллельно в ветви *Clethrionomyini Dicrostonyxini*, возможна последовательность D ← A → B → C;

20 — межглазничное пространство: «с раздваивающимся гребнем» — A (*M. auratus*), «два слабо выраженных валика» — B (род *Alticola*, *Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), «хорошо выраженные валики» — C (*Cl. rufocanus*), «ярко выраженные валики» — D (*D. torquatus*). Как и в случае с предыдущим признаком, наиболее вероятны два варианта: A → B → C → D и D ← A → → B → C. В работе использован первый вариант;

21 — костное небо. По совокупности признаков, описывающих костное небо, среди рассматриваемых видов можно выделить три типа строения костного неба: «крицетусный» — A (*M. auratus*), «лемминговый» — B (*D. torquatus*), «клетриономисный» — C (роды *Alticola* и *Clethrionomys*). Наиболее вероятная связь между признаками в данном случае B ← A → C.

Признаки зубной системы

22 — зубы бугорчатые — A (*M. auratus*), зубы призматические — B (все остальные);

23 — зубы с корнями, коронка зуба низкая, корни закладываются рано — A (*M. auratus*), коронка зуба высокая, корни закладываются примерно в возрасте трех месяцев — B (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), корни закладываются позже — C (*Cl. rufocanus*), зубы без корней — D (*D. torquatus*, род *Alticola*) По палеонтологическим данным, предковая форма копытных леммингов была бескорнезубой уже около двух миллионов лет тому назад, а род *Alticola* перешел на эту эволюционную стадию где-то на рубеже ранне-среднего плейстоцена. Но поскольку

ку формальное проявление признака одинаковое у тех и у других, то проявление признака рассматривалось в последовательности A → B → C → D;

24 — отложения наружного цемента во входящих углах. Наружный цемент не откладывается — A (*M. auratus*, *D. torquatus*), наружный цемент заполняет существенно меньше половины входящего угла — B (*A. argentatus*). Наружный цемент заполняет входящие углы примерно до половины — C (*A. m. lemminus*, *Cl. glareolus*), наружный цемент заполняет входящие углы больше чем до половины — D (*Cl. rutilus*, *Cl. rufocanus*). Выраженность признака рассматривалась в последовательности A → B → C → D;

25 — время достижения дентиновых траков M_1 жевательной поверхности зуба в онтогенезе зуба. Дентиновые траки на коронке не выражены — A (*M. auratus*), дентиновые траки есть и достигают жевательной поверхности зуба после или во время закладки корней — B (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), дентиновые траки доходят до жевательной поверхности до закладки корней — C (*Cl. rufocanus*), корни не закладываются, дентиновые траки не сразу доходят до жевательной поверхности — D (род *Alticola*). Дентиновые траки практически сразу доходят до жевательной поверхности зуба — E (*D. torquatus*). Зная раннее отделение копытных леммингов от клетриономиин, мы сочли возможным расположить признаки в следующей последовательности: E ← A → B → C → D, хотя исходя из формальных соображений стадия E должна быть после D;

26 — положение траков на коронке M_1. Траки не развиты на всех конидах зуба — A (*M. aurtus*), траки развиты на передней и задней непарных дентиновых призмах — B (роды *Clethrionomys* и *Alticola*). Траки развиты на всех конидах — C (*D. torquatus*). Поскольку расположение траков на коронке, время их появления как в онтогенезе, так и в эволюционном масштабе у копытных леммингов и клетриономиин различно, мы предлагаем схему C ← A → B, хотя по выраженности признака следовало бы остановиться на схеме A → B → C;

27 — возрастные изменения рисунка жевательной поверхности. Хорошо выражены, за счет стачивания бугорков — A (*M. auratus*), хорошо выражен, при стачивании коронки меняются величина входящих углов и степень слияния дентиновых призм — B (род *Clethrionomys*, *A. m. lemminus*), слабо заметны — C (*A. argentatus*), не заметны — D (*D. torquatus*). Исходя из палеонтологических данных и предполагаемых филетических связей мы остановились на схеме D ← A → B → C, хотя по степени выраженности признака следовало бы выбрать схему A → B → C → D;

28 — толщина эмали на стенках конидов не дифференцирована по толщине — A (*M. auratus*), слабо дифференцирована по мимомисному типу (более тонкая — передняя эмалевая стен-

ка конида) — B (род *Clethrionomys*, *A. m. lemminus*), слабо дифференцирована по микротусному типу (более тонкая задняя эмалевая стенка конида) — C (*A. argentatus*), дифференциация по дикростониксному типу (сильная редукция задней эмалевой стенки конида) — D (*D. torquatus*). С учетом филогении признака следует выбрать схему D ← A → B → C;

29 — типы эмали. Эмаль не дифференцирована, слой тангенциальной эмали только у основания коронки — A (*M. auratus*). На переднем кониде тангенциальная, на заднем ламмелярная эмаль — B (род *Cleothrionomys*, *A. m. lemminus*), тангенциальная эмаль на передней стенке конида и заходит на вершину задней стенки — C (*A. argentatus*). Тангенциальная на передней стенке и незначительное присутствие тангенциальной эмали на вершине задней стенки конида — D (*D. torquatus*). Для построения дендрограммы была выбрана схема D ← A → → B → C, хотя не исключаются варианты D ← A → B и D ← ← C ← A ← B;

$$\begin{array}{c} A \\ \downarrow \\ C \end{array}$$

30 — строение параконидного отдела. Параконидный отдел исходного типа (бугорчатый) — A (*M. auratus*), параконидный отдел усложнен, но его дентиновые поля, как правило, слиты — B (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*, *A. m. lemminus*), как правило, отделяется один дентиновый треугольник — C (*A. argentatus*), параконидный отдел усложнен не более двух раз, все элементы могут быть изолированы — D (*Cl. rufocanus*), параконидный отдел усложнен более двух раз, его элементы изолированы — E (*D. torquatus*). В качестве наиболее удовлетворяющей всем требованиям схемы мы выбрали последовательность E ← A → B → D;

$$\begin{array}{c} B \\ \downarrow \\ C \end{array}$$

31 — слияние основных дентиновых треугольников. Бугорки сливаются при сильной сточенности коронки — A (*M. auratus*), дентиновые поля основных треугольников, как правило, слиты — B (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), как правило, изолированы — C (*Cl. rufocanus*, *A. m. lemminus*), дентиновые треугольники изолированы — D (*A. agrentatus* (может быть слияние), *D. torquatus*). В данном случае серебристая полевка и копытный лемминг, принадлежащие к разным трибам, имеют одинаковую выраженность признака, здесь уместна схема по степени развитости признака: A → B → C → D;

32 — слияние дентиновых полей с параконидным отделом. По этому признаку выбранные виды можно расположить в следующей последовательности: A (*M. auratus*) → B (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*) → C (*A. m. lemminus*) → D (*Cl. rufocanus*) → E (*A. argentatus*, *D. torquatus*);

33 — слияние передней непарной петли M^3 с последующим

дентиновым полем. Широкое дентиновое слияние непарной петли M^3 из полевок характерно в данном случае только для *A. argentatus*. С учетом других морфологических особенностей зуба и палеонтологических данных мы выбрали следующую схему: B (*A. argentatus*)←*A* (*M. auratus*)→C (род *Clethrionomys*, *A. m. lemminus*)→D (*D. torquatus*);

34 — количество изолированных дентиновых полей на M_2. Копытный лемминг принципиально отличается по этому показателю от других полевок, в связи с этим мы выбрали следующую схему: D (*D. torquatus*)←A (*M. auratus*)→B (*Cl. rutilus, Cl. glareolus, A. m. lemminus*)→C (*A. argentatus*), E (*Cl. rufocanus*);

35 — рисунок жевательной поверхности M_3. По этому показателю, на наш взгляд, наиболее подходящая схема: D (*D. torquatus*)←A (*M. auratus*)→B (род *Clethrionomys*)→C (род *Alticola*);

36 — количество дентиновых полей M^1 и M^2. В данном случае из полевок только у копытных леммингов дентиновых полей на M^1 больше пяти, а на M^2 — больше четырех.

В результате по каждому признаку мы имеем следующие варианты соседних состояний выраженности признака (:перед символом — указание анцестрального состояния):

1. D:C C:B B:A .:D, 2. A:Б .:A, 3. A:B B:C .:A, 4. A:B B:C .:A, 5. A:B .:A, 6. A:B, 7. A:B, 8. A:B .:A, 9. A:B, 10. A:B, 11. A:B B:C, 12. A:B B:C, 13. A:B B:C, 14. A:B B:C .:C, 15. A:B, 16. A:B, 17. A:B, 18. A:B, 19. A:B B:C C:D, 20. A:B B:C C:D .:A, 21. A:B A:C, 22. A:B .:A, 23. A:B B:C C:D .:A, 24. A:B B:C C:D .:A, 25. A:B B:C C:D A:E .:A, 26. A:C A:B .:A, 27. A:B B:C A:D .:A, 28. A:B B:C A:D .:A, 29. A:B B:C A:D .:A, 30. A:B A:E B:C B:D .:A, 31. A:B A:E B:C B:D .:A, 32. A:B B:C C:D D:E .:A, 33. A:B A:C A:D .:A, 34. A:B B:C B:E A:D .:A, 35. A:B B:C A:D .:A, 36. A:B A:C ,:A.

По состоянию выраженности признака для каждого вида была построена следующая матрица:
7×36

Mesocricet BAABBAAABBAABBAABAAAAAAAAAAAAAAAAAAA
C. rutilus CABBBAAABABBBBBBBBBCBBDBBBBBBBBCBBB
C. glareol DABBBAAAABBBBCBBBBBBCBBCBBBBBBBBCBBB
C. rufocan CABBBAAABBBCBCBBBBCCCBCDCBBBBDCDCEBB
A. m. lemm. CACCBAAABBCABBBBBBBBCBDBDBBBBDCCCBBB
A. argentat DACCBAAABBBABABBBBBBCBDBDBCCCCDEBCCB
D. torquat ABAAABBBBBCBABBBAADDBBDAECDDDEEEDDDC

Для семи видов по тридцати шести признакам указано конкретное состояние этого признака для данного вида.

В результате обработки исходных данных программой

FACTOR с учетом всех возможных состояний признаков получена следующая матрица:

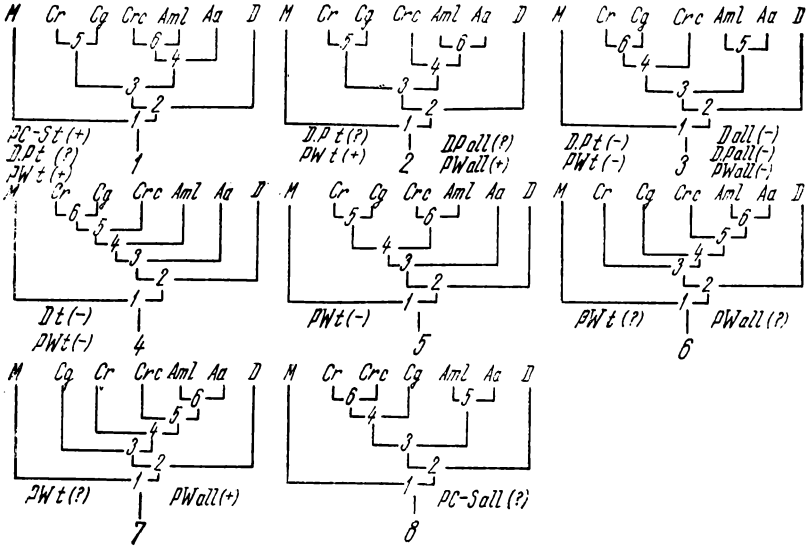
7×80

Mesocricet 11000010100011000010100010000000000000000000000000
00000000000000000000000000000
C. rutilus 10001010100010101010101111100100011100111100001100
10010010001000100001010001001 0
C. glareol 00001010100001101010001111101100011100110100001100
10010010001000100001010001001 0
C. rufocan 10001010100011101110001111110110011110111110001100
10010010101100111001010101001 0
A. m. lemm 10001111100011110010101011111001000111211001110 0
11001010010101100111001010101001 0
A. argentat 00001111100011100010111111100100011111110011100111
01101101100101011111001100110 10
D. torquat 11110000011111111000101100111111101111000000110001
00100100010001111100100010010 1

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обработку материала проводили в двух вариантах. В одном использовали только признаки зубов. Это объясняется тем, что топологию дерева анализировали с точки зрения соответствия поведения признаков палеонтологическим данным. Во втором варианте использовали все признаки. Это явилось своеобразной проверкой устойчивости топологии деревьев.

Прежде чем перейти к описанию дендрограмм, напомним основные правила, описывающие эволюцию зубов полевок, которая идет от низко- к высококоронковому зубу и далее к бескорневому: дентиновые траки у древних форм слабо развиты и не доходят до жевательной поверхности, в ходе эволюции высота дентиновых траков увеличивается, они доходят до жевательной поверхности на все более ранних онтогенетических стадиях; широко слитые противопоставленные дентиновые призмы дентиновых полей смещаются относительно друг друга, входящие углы становятся все более глубокими, дентиновые поля разобщаются; на M_1 происходит увеличение количества граней дентиновых призм за счет усложнения параконидного отдела; если в ходе эволюции в филетической линии наружный цемент не начал откладываться во входящих углах до перехода к бескорневому зубу, он не появится в дальнейшем в этой филетической группе; от недифференцированной по толщине эмали на передней и задней стенках конида процесс может идти в сторону утолщения задней стенки конида (мимомисный тип) или в сторону утолщения передней и редукции задней, для многих форм известен переход от мимомисного типа через вторичное упрощение ко второму типу дифференциации эмали. Эти положения — контрольные при анализе полученных филогений.



Варианты дендрограмм, построенные по разным алгоритмам эволюции признаков:

PC-S — обязательный однонаправленный переход, PW — возможность равновероятного перехода, DP — возможность сохранения полиморфизма, D — предпочтение реверсий, t — только по признакам зубов, all — по всем признакам; (+), (—), (?) — степень соответствия изменения признаков в дереве палеонтологическим данным

Из соображения экономии места в статье, дендрограммы приведены не для каждого из вариантов в отдельности (они в некоторых случаях повторяются), а на схеме приведены все возможные варианты из полученных наиболее парсимоничных деревьев. Рядом с каждой дендрограммой указаны варианты обработки, по которым они были получены.

Дендрограммы, построенные программой DOLLOP с предпочтением реверсий в ходе эволюции (*3*, *4*), следует исключить из рассмотрения, так как в них предполагается реверсия образования корней, развитости трака и отложений цемента в филогенезе рода *Clethrionomys* (т. е. этот род получается дочерним по отношению к современным *Alticola*, что противоречит палеонтологическим данным), как в дендрограмме, построенной только по признакам зубов, так и в дендрограмме по всем признакам.

Дендрограммы, построенные в программе DOLLOP с предположением сохранения полиморфности (четыре наиболее парсимоничных дерева), могут быть приняты, если рассматривать возрастные изменения отдельных признаков корнезубых полевок как проявление полиморфизма. Дендрограмма *1* предполагает сохранение полиморфного состояния образования корней и слияния дентиновых полей параконидного отдела с дентино-

выми полями основных треугольников от узла 1 до узла 2, далее в ветви 2 — *D. torquatus* переход к бескорнезубому состоянию и полностью изолированным дентиновым полям, а от узла 3 и дальше эти признаки распределены в соответствии с филогенией признаков, приведенных выше. Между узлами ветвления 2 и 3 предполагаются полиморфное состояние признака количества цемента во входящих углах и слияние передней непарной петли M^3 с последующей.

Дендрограмма *2* построена с теми же допущениями и, кроме того, от узла 3 до узла 4 полиморфными считаются слияние дентиновых полей параконида, а также дентиновых полей основных треугольников. Поскольку признаки, описывающие величину дентиновых слияний, являются одним из показателей сложности рисунка жевательной поверхности, то из этого следует, что у предковых форм полиморфизм включал в себя и более прогрессивные (сложные) морфотипы по сравнению с современным обликом зуба взрослого животного. Палеонтологическими данными это не подтверждено.

Дендрограмма *3* предполагает те же признаки в полиморфном состоянии, что и в предыдущих дендрограммах для отрезка 1—2. На отрезке между узлами 2—3 к ним добавляется время достижения траком жевательной поверхности слияния элементов параконидного отдела и слияния основных треугольников. От узла 3 до узла 4 в полиморфное состояние переходит один из признаков обилия цемента во входящих углах. В данном случае нельзя принять этот вариант из-за того, что недопустимо понятие полиморфности признака времени достижения трака жевательной поверхности.

На дендрограмме *5* полиморфизм предполагается между узлами 1 и 2 для выраженности корней и слияния дентиновых полей параконида с дентиновыми полями основных треугольников, от узла 2 до узла 3 полиморфным рассматривается время прохождения трака до жевательной поверхности, как и в дендрограмме 3, что не совсем согласуется с представлениями, основанными на палеонтологических данных. И на отрезке между узлами 3 и 4 полиморфным рассматривается количество цемента во входящих углах.

Использование в качестве исходных данных зубных признаков (вместе с черепными и экстерьерными) в режиме допущения сохранения полиморфизма в программе DOLLOP дало два наиболее парсимоничных дерева, по топологии соответствующие 2 и 3 (см. схему). Дендрограмма *2* в этом случае построена при условии полиморфности признаков, сформированности корней между узлами 1—2—3—4 и полиморфного состояния признаков обилия отложений цемента во входящих углах на отрезках 2—3—4 и 2—3—5. Кроме того, предполагается полиморфизм признака слияния передней непарной петли M^3 от узла 2 до узла 6. В дендрограмме, топологически соот-

ветствующей дендрограмме *3*, сохраняется допущение о полиморфности признаков сформированности корней и слияния передней непарной петли M^3. Вместо признаков обилия цемента во входящих углах в качестве полиморфных рассматриваются слияние элементов параконидного отдела и слияние дентиновых полей основных треугольников, а также время достижения трака жевательной поверхности в онтогенезе. Подобный вариант, как уже отмечалось, подразумевает наличие у предковых форм в узлах ветвления более сложных вариантов, чем у типичных для современных лесных полевок. Подобное допущение (по отношению к признаку времени достижения трака жевательной поверхности) противоречит палеонтологическим данным.

Использование в программе PENNY алгоритма однозначного перехода от 0 к 1 без возможности реверсии или сохранения полиморфности признака дало по одному наиболее парсимоничному дереву и в случае использования только зубных признаков (дендрограмма *1*), и при использовании всех признаков (дендрограмма *8*). С точки зрения эволюции зубных признаков оба дерева не противоречат палеонтологическим данным. Обращает на себя внимание существенное отличие топологии полученных дендрограмм. Дендрограмма, полученная только на основании зубных признаков, совпадает по топологии с дендрограммами по зубным признакам при допущении возможности сохранения полиморфного состояния признака и при возможности равновероятного перехода к 0 или к 1. Дендрограмма *8*, при получении которой использовались все признаки, принципиально отличается от всех остальных положением ветви *Cl. rufocanus*. Объясняется это тем, что в данном случае красно-серая полевка оказалась гораздо более похожей на красную по признакам хвоста и отложению цемента во входящих углах. Возможно, существенное изменение топологии дерева вызвано неправомерностью применения к большинству экстерьерных признаков алгоритма обязательного однонаправленного перехода. Как видно из дендрограмм *2* и *3*, при использовании алгоритма возможности сохранения полиморфного состояния признака топологии дерева, полученного только на основании зубных признаков, не отличается от дендрограммы, построенной по всем признакам (это относится и к дендрограммам, построенным с допущением равновероятного перехода). По алгоритму равновероятного перехода выраженности признака в состояние 0 или 1 построено семь наиболее парсимоничных деревьев. Дендрограммы *3—5* не соответствуют палеонтологическим данным, так как предполагают эволюцию зуба полевок от бескорнезубого нецементного к корнезубому с отложением цемента во входящих углах. В дендрограмме *7* подразумевается возможность равновероятного перехода на отрезке от узла 2 до узла 5 признака количества цемента во входящих

углах, а для признаков, описывающих слияние дентиновых полей параконида и слияние основных дентиновых треугольников и параконидного отдела с нижележащими элементами на отрезке от узла 3 до узла 6. В принципе это не противоречит эмпирическим данным. Дендрограмма *6* предполагает сохранение возможности равновероятного перехода для всех признаков, описывающих степень слияния дентиновых полей жевательной поверхности, а уменьшение количества цемента во входящих углах зуба рода *Alticola* как реверсию. Дендрограмма *2* по этому алгоритму предполагает сохранение равновероятного перехода для интервала между узлами 1—2. Для признаков, описывающих варианты слияния дентинового поля параконидного отдела с другими дентиновыми полями,— от узла 1 до узла 3 и частично до узла 6. Для признаков, описывающих количество цемента во входящих углах, от узла 2 до узла 3 и частично до узла 4. И для выраженности дентиновых слияний параконидного отдела и слияний основных дентиновых треугольников — от узла 3 до узла 6. Дендрограмма *1* предполагает сохранение равновероятного перехода для признаков корнезубости от узла 1 до узла 3 и частично до узла 4. Для признаков слияния дентинового поля параконида с другими элементами зуба — от узла 1 до узла 3 и частично до узла 4. Для признака слияния передней непарной петли — от узла 2 до узла 4. И для признака времени дохождения дентинового трака до жевательной поверхности — от узла 3 до узла 6.

Дендрограммы, построенные по всем признакам по этому алгоритму (*2*, *3*, *6*, *7*), по топологии и характеру изменений признаков совпадают с дендрограммами, построенными с использованием только зубных признаков.

Большинство признаков, для которых требуется предположение полиморфности или равновероятного перехода в полученных дендрограммах, изменяются в онтогенезе корнезубых полевок. На наш взгляд, с учетом особенностей соотношения онтогенеза зуба с эволюцией возрастные изменения признаков зубов в данном случае можно рассматривать как полиморфизм.

Ни одна из полученных дендрограмм не соответствует по топологии молекулярной филогении, полученной по данным ДНК-ДНК-гибридизации [5]. В качестве возможных вариантов филогении указанных форм по морфологическим признакам могут рассматриваться дендрограммы *1* (все три алгоритма только по зубным признакам), *2* (алгоритм сохранения полиморфизма и равновероятного перехода по признакам не только зубов, но и всех остальных), *6* и *7* (алгоритм равновероятного перехода).

Использованные в данной работе зубные признаки позволяют рассматривать выбранные виды как надвидовые категории. Все признаки конкретизированы до подродового уровня. Например, не введены признаки, отличающие *Cl. rufocanus* от

Cl. sikotanensis, не заданы признаки, отличающие *D. torquatus* от других видов этого рода, и т. д. Для того чтобы говорить конкретно о видовом уровне, необходимо было бы включать в анализ все виды, входящие в рассматриваемые рода. Возможно, это — одно из вероятных объяснений несовпадения топологии деревьев, построенных по данным ДНК-ДНК-гибридизации и морфологическим признакам.

Общими чертами филогений, построенных на основании морфологических данных и молекулярной филогении по данным ДНК-ДНК-гибридизации, являются отделение копытных леммингов в самостоятельную ветвь сразу за внешней группой и положение *Cl. rufocanus* по отношению к *A. macrotis* (вплоть до выделения их также в самостоятельную ветвь) (дендрограмма *1*). Это, возможно, служит подтверждением большей степени родства этих двух видов, чем считалось до недавнего времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бородин А. В. История полевок рода *Clethrionomys* Западно-Сибирской низменности // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 21—32.

2. Бородин А. В., Рыбников Д. Е. Оценка морфологических и молекулярных дистанций на примере грызунов подсемейства полевок // Проблемы макроэволюции. М., 1988. С. 34.

3. Бородин А. В., Рыбников Д. Е. Исследование молекулярных и морфологических характеристик для построения классификационных схем на примере некоторых хомякообразных // Млекопитающие в экосистемах. Свердловск, 1990. С. 5—6.

4. Галкина Л. И., Епифанцева Л. Ю. Новый вид горной полевки из Забайкалья (Rodentia, Cricetidae) // Вестник зоологии. 1988. № 2. С. 30—33.

5. Гилева Э. А., Рыбников Д. Е., Мирошниченков Г. П. ДНК-ДНК-гибридизация и филогенетические отношения в двух родах полевок, *Alticola* и *Clethrionomys* (Microtinae: Rodentia). // Доклады АН СССР. М., 1990. Т. 311, № 2. С. 477—480.

6. Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977 (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8).

7. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7.

8. Павлинов И. Я. Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во МГУ, 1987.

9. Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986.

10. Felsenstein J. PHYLIP 3.2 Manual. University of California Herbarium, Berkeley. California, 1989.

11. Königswald W. Von Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren Arvocolidae (Rodentia) // Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1980. N 539. S. 1—129.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

А. Г. ВАСИЛЬЕВ, Л. П. ШАРОВА

СООТНОШЕНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ И ХРОНОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ НА УРАЛЕ

Хорошо известно, что землеройки, обладая высоким уровнем метаболизма, характеризуются и значительной устойчивостью процессов обмена [15, 18, 20, 25]. Принято считать, что такие особенности жизнедеятельности, обеспечивая высокую автономность существования и развития при нормальном пищевом рационе, предопределяют и их значительную фенотипическую устойчивость [4, 11, 16]. С этих позиций представляют интерес оценка и соотношение между собой масштабов хронографической, географической и некоторых других основных форм изменчивости морфологических признаков [14] на примере типичного представителя землероек — обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.), ареал которой на Урале проходит через разные природные зоны с широким диапазоном условий обитания.

Изучение морфологической изменчивости землероек по отдельно взятым признакам неоднократно предпринималось многими авторами [1—3, 5, 6, 13, 19]. Особый интерес в этой связи представляет применение методов многомерного статистического анализа к изучению морфологической изменчивости, так как именно такой подход позволяет по всему комплексу признаков получить единую количественную оценку соотношения разных форм изменчивости в понимании А. В. Яблокова [14]. Хорошо известен мандибулярный тест Фестинга [17], который используется для определения генотипической однородности и линейной принадлежности мышей и основан на применении дискриминантного анализа формы и размеров нижней челюсти с использованием большого числа промеров. Недавно Торпом с соавторами [24] показана перспективность применения этого подхода и для сравнения и классификации природных популяций мышей, различающихся по робертсоновским перестройкам. Авторам удалось на основе «обучающих» групп, созданных из животных, которые были точно кариотипированы, определять принадлежность к тому или иному кариотипу отдельных зверь-

ков, взятых из разных музейных коллекций, используя многомерный анализ формы и размеров их нижней челюсти. Этот подход также успешно применен Сиэлом и Торпом при морфометрическом сравнении кариотипически различных географических рас обыкновенной бурозубки в Англии [22]. Как показано в обзоре использования методов многомерного морфометрического анализа Реймента с соавторами, дискриминантный анализ широко используется в самых разных популяционных и таксономических работах, позволяя по изменчивости формы и размеров объекта, описываемых по большому числу признаков, надежно различать популяции и таксоны разного уровня. Все сказанное убеждает в необходимости применения дискриминантного анализа и в нашем исследовании при изучении морфологической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале. Поэтому цель настоящей работы состояла в изучении соотношения различных форм изменчивости у обыкновенной бурозубки и попытке выявления на основе этого популяционной структуры вида на Урале с использованием методов многомерного морфометрического анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение изменчивости морфологических признаков обыкновенной бурозубки проведено на 367 экз. перезимовавших животных обоих полов. Использованы материалы летних полевых сборов (июнь-июль) за разные годы, хранящиеся в зоологическом музее Института экологии растений и животных УрО РАН. В силу большой взаимной географической удаленности популяционная самостоятельность сравниваемых поселений бурозубок не вызывает сомнений. Для удобства изложения материала каждой популяции дано условное наименование. Расположение выборок из популяций указано на карте Уральского региона (рис. 1). Всего изучено 12 популяций: 1 — илекская (окр. г. Илек, Оренбургская область), 2 — сакмарская (окр. г. Кувандык, Оренбургская обл.), 2 — иремельская (гора Иремель, Башкортостан), 4 — шугунякская (оз. Шугуняк, Кунашакский р-он Челябинской обл.), 5 — шалинская (окр. пос. Шаля, Свердловская обл.), 6 — верхотурская (окр. г. Верхотурье, Свердловская обл.), 7 — косьвинская (гора Косьвинский Камень, Свердловская обл.), 8 — чистопская (гора Чистоп, Свердловская обл.), 9 — ванзеватская (пос. Ванзеват, Тюменская обл.), 10 — полноватская (пос. Полноват, Тюменская обл.), 11 — ниязьминская (пос. Ниязмы, Тюменская обл.), 12 — салехардская (гора Красный Камень, Тюменская обл.), С каждого зверька сняты 12 морфологических характеристик: 1 — масса тела, 2 — длина тела с головой, 3 — длина хвоста, 4 — длина ступни, 5 — кондилобазальная длина черепа, 6 — ширина черепа, 7 — высота черепа, 8 — длина рострума, 9 — ширина рострума, 10 — пред-

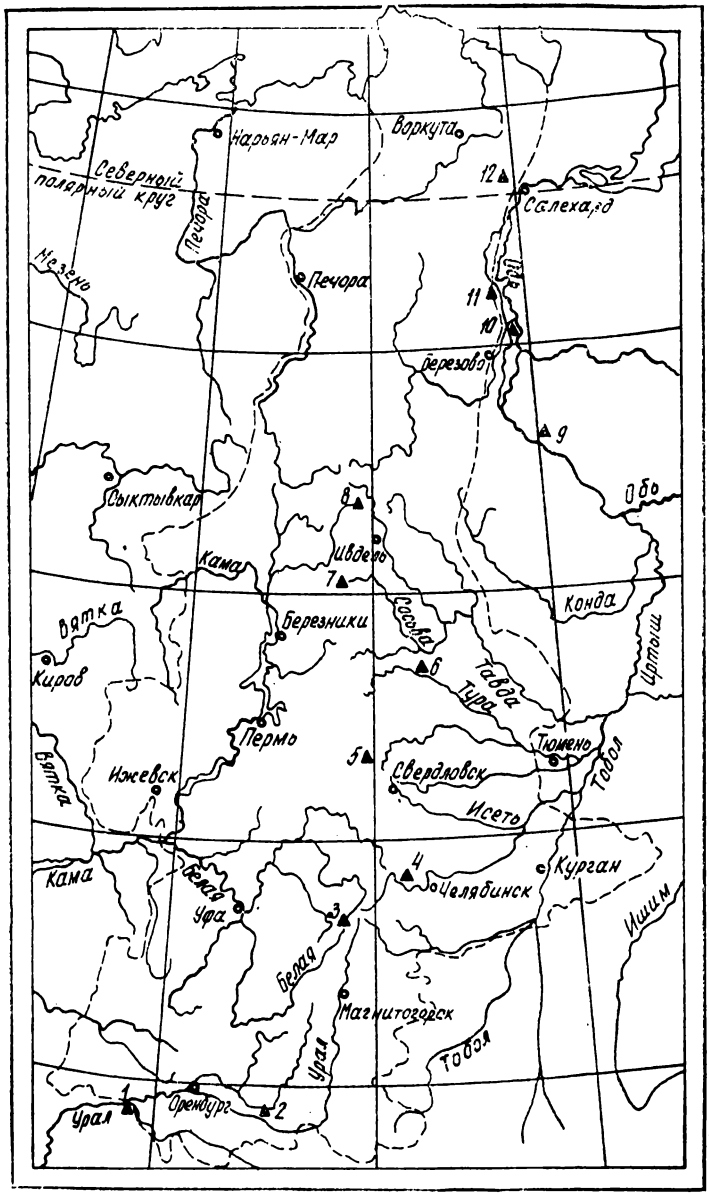


Рис. 1. Места взятия выборок обыкновенной бурозубки на Урале:
Популяции: *1* — илекская (1974 г.), *2* — сакмарская (1974, 1976—1978 гг.), *3* — иремельская (1979 г.), *4* — шугунякская (1975 г.), *5* — шалинская (1975 г.), *6* — верхотурская (1979 г.), *7* — косьвинская (1978 г.), *8* — чистопская (1979 г.), *9* — ванзеватская (1965 г.), *10* — полноватская (1965 г.), *11* — нязьминская (1965 г.), *12* — салехардская (гора Красный Камень, 1960—1962 гг.)

глазничная ширина, 11 — межглазничная ширина, 12 — длина верхнего ряда зубов [12]. Наряду с традиционными методами статистической обработки в работе использован один из основных методов многомерной статистики — дискриминантный анализ (с переходом к канонической системе координат), основанный на максимизации отношения межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, что позволяет наилучшим образом различить выборки с наименьшей потерей информации [7—9]. Важное достоинство метода — возможность графического отображения степени сходства сравниваемых выборок в пространстве меньшей размерности, образованном каноническими дискриминантными функциями [7, 9, 21]. В качестве меры морфометрических различий между выборками использовали обобщенное расстояние Махаланобиса (квадратный корень из D^2). Кластерный анализ с построением дендрограммы отношений сходства-различия между выборками проводился методом невзвешенного парного связывания групп с использованием средней арифметической — UPGMA [23].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Важнейшая первоначальная задача при изучении морфологической изменчивости — оценка соотношений ряда форм изменчивости, связанных с возрастными, сезонными, половыми, хронографическими и другими различиями. В свою очередь, исследование популяционной структуры вида, основанное на анализе морфологической изменчивости, предполагает определение степени устойчивости фенооблика группировок в пространстве и во времени, выявление и соотношение масштаба внутри- и межпопуляционных различий.

Следует сразу подчеркнуть, что сезонные и возрастные различия не могли исказить результаты нашего дальнейшего исследования, так как мы специально использовали лишь однородные в возрастном отношении материалы по перезимовавшим особям, собранные в середине лета. Различия, связанные с полом, наиболее детально рассмотрены при сравнении животных сакмарской популяции (табл. 1). Дискриминантный анализ позволил выделить наиболее важные сочетания признаков, характеризующих морфологическую специфику полов. Как видно из табл. 1, вклад в различия по полу у всех экстерьерных признаков пренебрежимо мал, т. е. перезимовавшие самцы и самки по общему габитусу тела в середине лета практически не отличаются друг от друга. Различия по краниологическим признакам как более устойчивые по сравнению с экстерьерными признаками проявляются отчетливее. Череп у самцов отличается сочетанием более широких мозговой и ростральной частей с отно-

Таблица 1

Сравнение самцов и самок сакмарской популяции обыкновенной бурозубки по комплексу экстерьерных и краниометрических признаков (дискриминантный анализ)

Признак	Первая каноническая переменная	Выборка	
		Самцы $n=50$	Самки $n=17$
Масса тела	0,025	10,45±0,16	10,29±0,77
Длина тела	—0,005	73,04±0,80	73,17±1,50
Длина хвоста	0,050	42,20±0,42	39,64±0,69
Длина ступни	0,040	12,50±0,10	12,29±0,11
Кондилобазальная длина черепа	—0,050	19,65±0,04	19,66±0,08
Ширина черепа	0,402	9,82±0,05	9,45±0,09
Высота черепа	—0,075	5,93±0,02	5,95±0,06
Длина рострума	0,009	4,58±0,06	4,47±0,10
Ширина рострума	0,374	2,18±0,002	2,10±0,05
Предглазничная ширина	0,525	2,83±0,02	2,80±0,30
Межглазничная ширина	—0,384	3,94±0,01	3,95±0,04
Длина верхнего ряда зубов	—0,513	8,28±0,03	8,41±0,06

Таблица 2

Вклад экстерьерных и краниометрических признаков в первые три канонические переменные при сравнении самцов и самок сакмарской популяции в разные годы

Признак	Канонические переменные		
	I	II	III
Масса тела	—0,010	0,014	—0,051
Длина тела	—0,008	0,001	0,012
Длина хвоста	0,003	0,042	—0,033
Длина ступни	—0,060	0,069	0,037
Кондилобазальная длина черепа	0,229	—0,050	0,206
Ширина черепа	0,003	0,440	0,050
Высота черепа	—0,200	0,174	0,647
Длина рострума	0,553	—0,087	0,159
Ширина рострума	0,184	0,427	0,267
Предглазничная ширина	0,106	0,640	0,367
Межглазничная ширина	—0,712	—0,070	0,478
Длина верхнего ряда зубов	—0,215	—0,403	0,272
Изменчивость вдоль канонической переменной, %	81,3	14,2	4,4

сительно укороченным верхним рядом зубом ($\chi^2=25{,}0$; $d.f.=12$; $p<0{,}025$).

Представляло интерес сопоставить различия между полами в разные, экологически контрастные годы. Для этого проведено сравнение зверьков обоих полов в сакмарской популяции, отловленных в 1976 и 1977 гг. (табл. 2, рис. 2). В результате дискриминантного анализа на I и II канонические переменные пришлось 95,5 % изменчивости, объясняющей различия между сравниваемыми выборками. Различия вдоль третьей канонической переменной статистически недостоверны ($\chi^2=10{,}9$; $d.f.=10$; $p>0{,}05$), поэтому изменчивостью вдоль третьей оси вполне можно пренебречь. Важно подчеркнуть, что землеройки, отловленные в 1976 г., родились в год сильнейшей засухи в Оренбургской области [10]. Поэтому сравнение этих животных с перезимовавшими в 1977 г. позволяет оценить размах хронографической изменчивости, пожалуй, близкий к максимальному. Наглядно представить основной смысл изменчивости вдоль первых канонических осей позволяет рис. 2. Хорошо видно, что различия между выборками разных лет максимальны вдоль первой канонической переменной, тогда как вдоль второй наибольший разброс наблюдается между самцами и самками. Таким образом, можно полагать, что изменчивость вдоль первой канонической переменной в основном характеризует хронографические различия, а вдоль второй — половые. Наибольший противоположный вклад в первую каноническую переменную вносят два признака: длина рострума и межглазничная ширина черепа (см. табл. 2). Животные обоих полов, родившиеся в засушливый год, отличаются от перезимовавших землероек 1977 г. относительно увеличенной межглазничной шириной черепа и укороченным рострумом, т. е. некоторой в большей степени выраженной ювенильностью черепа. Выявленные хронографические различия статистически достоверны ($\chi^2=201$; $d.f.=14$; $p<0{,}001$). Различия между полами так же, как и в предыдущем варианте расчета (см. табл. 1), в основном связаны с шириной мозговой и ростральной частей черепа и относительной длиной верхнего ряда зубов. Изменчивость вдоль второй оси ($\chi^2=35{,}1$; $d.f.=12$; $p<0{,}001$), характеризующая различия, связанные с полами, таким образом, приблизительно в пять раз меньше, чем изменчивость, связанная с максимальным размахом хронографических различий (см. табл. 2).

В нашем распоряжении имелся материал из сакмарской популяции, собранный за четыре года: 1974, 1976—1978. Это позволило изучить хронографическую изменчивость перезимовавших особей самцов обыкновенной бурозубки, добытых в указанные годы. В ходе дискриминантного анализа выявлены три статистически значимых канонических переменных (табл. 3), что позволило рассмотреть трехмерную проекцию векторов выборочных средних (рис. 3). На рис. 3 стрелками указаны направления

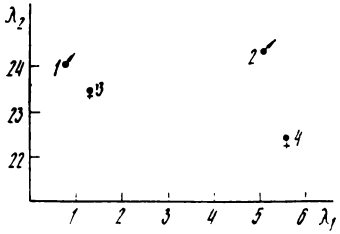


Рис. 2. Сравнение самцов и самок сакмарской популяции в разные годы (дискриминантный анализ):

Выборки: *1* — самцы (1976 г.), *2* — самки (1976 г.), *3* — самцы (1977 г.), *4* — самки (1977 г.)

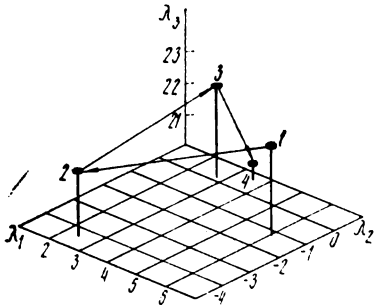


Рис. 3. Хронографическая изменчивость фенооблика самцов из сакмарской популяции (дискриминантный анализ):

Выборки разных лет: *1* — 1974, *2* — 1976, *3* — 1977, *4* — 1978

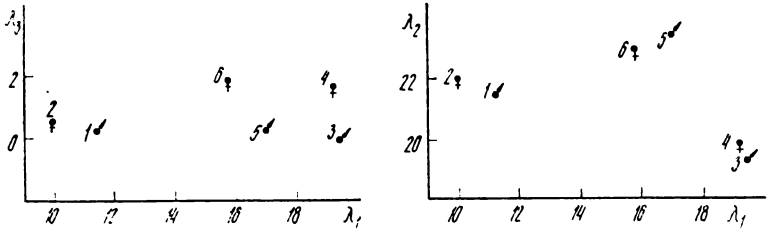


Рис. 4. Соотношение половых, хронографических и географических различий (дискриминантный анализ):

Северная популяция (ниязьминская): *1* — самцы, *2* — самки; южная (сакмарская); *3* — самцы (1976 г.), *4* — самки (1976 г.), *5* — самцы (1977 г.), *6* — самки (1977 г.); λ_1 — λ_3 — первые три канонические переменные

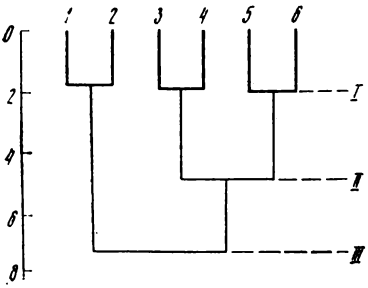


Рис. 5. Кластерный анализ половых, хронографических и географических различий у обыкновенной бурозубки (метод UPGMA, по [23]):

Номера выборок (*1—6*) те же, что на рис. 4; уровни различий: *I* — половых, *II* — хронографических, *III* — географических

Таблица 3

Хронографическая изменчивость самцов сакмарской популяции по комплексу экстерьерных и краниометрических признаков (дискриминантный анализ)

Признак	Канонические переменные		
	I	II	III
Масса тела	—0,002	0,056	—0,066
Длина тела	—0,003	0	0,009
Длина хвоста	0,013	0	0,006
Длина ступни	—0,083	0,031	0,091
Кондилобазальная длина черепа	0,253	—0,545	—0,008
Ширина черепа	—0,083	0,154	0,153
Высота черепа	—0,136	0,205	0,359
Длина рострума	0,401	0,175	—0,120
Ширина рострума	0,326	0,492	0,803
Предглазничная ширина	0,159	0,302	—0,144
Межглазничная ширина	—0,696	0,202	—0,394
Длина верхнего ряда зубов	—0,358	0,478	—0,015
Изменчивость вдоль канонической переменной, %	49,5	34,8	15,70
Собственные числа	2,05	1,44	0,65

Таблица 4

Соотношение уровня географических, хронографических и половых различий по комплексу экстерьерных и краниометрических признаков на примере сравнения южной и северной популяций обыкновенной бурозубки (дискриминантный анализ)

Признак	Канонические переменные		
	I	II	III
Масса тела	0,036	0,037	—0,066
Длина тела	—0,022	—0,005	0,017
Длина хвоста	—0,008	—0,014	—0,059
Длина ступни	0,069	0,009	0,030
Кондилобазальная длина черепа	0,027	—0,177	0,202
Ширина черепа	0,054	—0,003	—0,588
Высота черепа	—0,126	0,111	0,014
Длина рострума	0,447	—0,427	0,143
Ширина рострума	—0,584	—0,684	0,260
Предглазничная ширина	—0,211	—0,223	—0,533
Межглазничная ширина	—0,599	0,420	0,325
Длина верхнего ряда зубов	0,175	0,280	0,376
Изменчивость вдоль канонической переменной, %	81,4	14,0	2,8
Собственные числа	10,71	1,85	0,37

хронографических изменений в ряду последовательных лет сравнения. Обращает на себя внимание резкое уклонение выборки 1976 г., зверьки которой, как уже отмечалось ранее, родились в засушливый, экологически контрастный год. В целом, анализируя «траекторию» хронографических изменений от года к году, можно заметить тенденцию возврата фенотипического облика зверьков к исходному году сравнения. Эти результаты можно рассматривать как косвенное свидетельство в пользу ненаправленного колебания выборок разных лет в сакмарской популяции возле популяционной средней. Важно отметить, что развитие животных в условиях сильной засухи существенно сказалось на фенооблике зверьков, приведя к формированию резко аномальных фенотипов. Разброс координат центроидов выборок, взятых в «экологически нормальные» годы, далекие от каких-либо экстремумов, показывает нормальный масштаб хронографической изменчивости.

Крайними в этом случае можно, по-видимому, считать выборки 1974 и 1977 гг., которые характеризуют наибольший «нормальный» диапазон хронографической изменчивости сакмарской популяции.

Особую важность для нашего исследования представляет сопоставление размаха географических, хронографических и половых различий. Для этого сравнения взяты две группы проб обыкновенной бурозубки: северная — ниязьминская популяция (самцы и самки отдельно) и южная — сакмарская популяция, представленная уже описанными выше выборками двух контрастных по экологическим условиям лет (1976 и 1977 гг.), разделенными по полу.

Дискриминантный анализ этих выборок по комплексу тех же признаков позволил выявить три статистически значимых канонических переменных (табл. 4). Как видно из табл. 4, изменчивость вдоль первой канонической переменной составляет наибольшую долю общей дисперсии — 81,8 %. На рис. 4, где графически изображены проекции выборочных центроидов в пространстве первой и второй, а также первой и третьей канонических переменных, хорошо видно, что наибольший разброс вдоль первой оси наблюдается между северной и южной популяциями. Это указывает на то, что изменчивость вдоль первой канонической оси обеспечена в основном размахом географических различий. Анализируя рис. 4, можно заметить, что вдоль второй оси наиболее различаются друг от друга выборки разных лет из сакмарской популяции. В свою очередь это можно интерпретировать как то, что изменчивость вдоль второй канонической оси характеризует в основном размах хронографических различий. Наконец, рассуждая аналогичным образом, нетрудно заметить, что и различия вдоль третьей канонической переменной объясняются в основном различиями, связанными с полом. В пользу предложенной картины объяснения изменчивости вдоль

канонических осей говорят следующие факты. Так, ранее (при анализе хронографической изменчивости бурозубки в сакмарской популяции) отмечено, что зверьки в контрастные по условиям годы отличались по межглазничной ширине и длине ростромов. Эти же признаки дают значительный вклад в изменчивость второй канонической переменной, характеризующей, по нашему мнению, хронографическую изменчивость в данном сравнении (см. табл. 4). То же самое можно сказать о вкладе признаков в различия по третьей канонической переменной, которая, по нашему предположению, характеризует в основном изменчивость, связанную с полом. Ранее мы дважды показали, что различия, связанные с полом, определяются соотношением ширины мозговой и ростральной частей черепа и длины верхнего ряда зубов. Как видно из табл. 4, те же признаки, с теми же сочетаниями признаков дают наибольшие вклады в третью каноническую переменную и в данном случае.

В этой связи интересно проанализировать матрицу обобщенных расстояний Махаланобиса между сравниваемыми выше выборками с использованием одного из наиболее распространенных методов кластерного анализа — UPGMA [23]. В итоге кластерного анализа, как видно на рис. 5, четко выделились три уровня различий. На первом уровне выявляются различия, связанные с полом. Второй отражает хронографические различия. Наибольшие различия связаны с географическим своеобразием северной и южной популяций. Следовательно, и в этом случае подтверждается ранее высказанная нами интерпретация направлений изменчивости вдоль канонических осей.

Таким образом, можно достаточно обоснованно говорить о существовании определенной иерархии уровней изменчивости по комплексу морфологических признаков обыкновенной бурозубки. Это позволяет приблизиться к количественной оценке соотношения основных форм изменчивости, о которых мы говорили ранее. Опираясь на данные табл. 4, можно увидеть, что изменчивость вдоль третьей канонической оси, составляющая всего 2,8 % ($p<0{,}05$) от общей дисперсии и характеризующая в основном половые различия, почти в тридцать раз меньше размаха географических различий вдоль первой канонической переменной. В свою очередь, по-видимому, максимально возможная хронографическая изменчивость (вторая каноническая переменная) более чем в пять раз меньше размаха географической (см. табл. 4). Нужно сказать, что предложенная схема в значительной степени абстрактна, хотя и дает возможность приблизительной количественной оценки соотношения разных форм изменчивости. Например, изменчивость, связанная с полом, безусловно, также входит в виде слабых взаимодействий и в дисперсию вдоль первых двух переменных (см. рис. 4), но в «чистом» виде проявляется только в направлении третьей оси (см. табл. 4). Поэтому, если при изучении географической изменчи-

вости можно по большому счету пренебречь половыми различиями, то хронографическую изменчивость следует по возможности учитывать.

Выявленные соотношения разных форм изменчивости вынуждают нас в дальнейшем анализировать материал, однородный по полу, а также ввести в сравнение данные, характеризующие «нормальный» размах хронографической изменчивости. Последнее необходимо, в свою очередь, для того, чтобы можно было соотнести географическую изменчивость с хронографической, а также чтобы иметь своеобразную точку отсчета, меру устойчивости фенооблика популяции во времени при межпопуляционных сравнениях. Для дальнейшего анализа географической изменчивости и популяционной структуры обыкновенной бурозубки на Урале мы использовали материалы по перезимовавшим самцам (представители этого пола в географических выборках заметно преобладают).

Сравнение зверьков из 12 географических точек с учетом двух выборок из сакмарской популяции, характеризующих размах «нормальной» хронографической изменчивости, показало следующее (табл. 5). Как видно из табл. 5, уже первые три канонические дискриминантные функции описывают 86,0 % общей дисперсии. Основной вклад в характеристику географической изменчивости дает первая каноническая переменная — 61,8 %. Примечательно, что ни один из экстерьерных признаков не дал существенного вклада в различение выборок по всем трем первым каноническим переменным. Таким образом, при описании географической изменчивости наиболее информативными оказались в своем большинстве краниометрические признаки и их сочетания (пропорции). Фенооблик южных землероек в целом, судя по первой канонической переменной, наиболее существенно отличается от северных сочетанием широкого ростума с увеличенной межглазничной шириной черепа.

Кластерный анализ обобщенных расстояний Махаланобиса между всеми сравниваемыми выборками (табл. 6), проведенный методом UPGMA, позволил несколько упростить и проанализировать довольно сложную картину географической изменчивости и популяционной иерархии и приблизиться к пониманию популяционной структуры обыкновенной бурозубки на Урале (рис. 6).

На рис. 6 четко видны два крупных кластера, образованные выборками из южной и северной групп популяций. В пределах северной группы выделились также два кластера. Один объединяет собственно северные популяции бурозубок, а другой представлен в основном средне-уральскими выборками. Примечательно, что верхотурская популяция занимает промежуточное положение между собственно северной и средне-уральской группировками. Во всяком случае, резкой границы между средне-уральской и северными популяциями обнаружить нельзя.

Таблица 5

Географическая изменчивость обыкновенной бурозубки на Урале по комплексу экстерьерных и краниометрических признаков (дискриминантный анализ по самцам)

Признак	Канонические переменные		
	I	II	III
Масса тела	—0,019	0,015	—0,009
Длина тела	0,009	0,007	—0,003
Длина хвоста	0,007	0,014	—0,022
Длина ступни	—0,015	0,018	—0,010
Кондилобазальная длина черепа	—0,005	—0,759	—0,149
Ширина черепа	—0,055	0,170	—0,150
Высота черепа	—0,005	0,230	0,074
Длина рострума	—0,185	0,410	0,017
Ширина рострума	0,767	0,253	—0,734
Предглазничная ширина	—0,077	0,045	0,028
Межглазничная ширина	0,597	—0,072	0,597
Длина верхнего ряда зубов	—0,110	0,319	0,229
Изменчивость вдоль канонической переменной, %	61,8	13,4	10,8
Собственные числа	6,05	1,31	1,06

Таблица 6

Обобщенные расстояния Махаланобиса между выборками самцов обыкновенной бурозубки Урала по комплексу экстерьерных и краниометрических признаков

Выборки	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	2,75	3,57	4,17	5,16	4,11	4,71	5,23	2,78	2,96	4,83	5,40	5,05
2		2,46	3,78	5,77	4,89	5,30	5,47	3,48	3,64	4,69	5,21	6,07
3			4,64	4,93	4,53	4,99	5,38	3,80	3,03	3,30	4,18	5,41
4				7,25	6,86	7,50	7,76	5,70	4,44	5,65	6,19	7,68
5					2,39	2,89	3,77	4,40	3,87	3,24	4,22	3,10
6						1,14	2,44	3,19	3,47	3,62	4,35	2,08
7							1,55	3,60	4,03	4,12	4,74	1,90
8								4,19	4,47	4,48	4,82	2,95
9									3,72	4,45	5,21	3,96
10										2,65	2,98	4,20
11											2,24	4,23
12												5,28

Примечание. 1 — илекская, 2 — сакмарская (1974 г.), 3 — сакмарская (1977 г.), 4 — шугунякская, 5 — верхотурская, 6 — ванзеватская, 7 — полноватская, 8 — ниязьминская, 9 — иремельская, 10 — шалинская, 11 — косьвинская, 12 — чистопская, 13 — салехардская (гора Красный Камень).

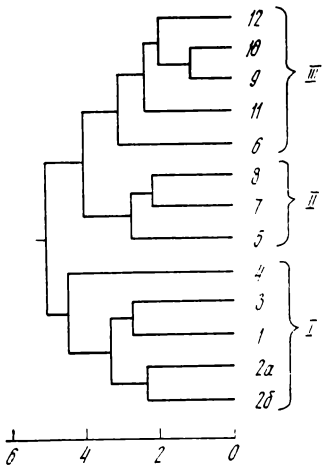


Рис. 6. Кластерный анализ обобщенных расстояний Махаланобиса между популяциями обыкновенной бурозубки на Урале:

Популяции: *1* — **илекская**, *2 а, б* — **сакмарская** (1974, 1977 гг.), *3* — иремельская, *4* — шугунякская, *5* — шалинская, *6* — верхотурская, *7* — косьвинская, *8* — чистопская, *9* — ванзеватская, *10* — полноватская, *11* — ниязьминская, *12* — салехардская (гора Красный Камень); кластеры: *I* — южноуральский, *II* — средне-уральский, *III* — северо-уральский

Поэтому весьма условным следует считать и название кластеров II и III (северо-уральского и средне-уральского). Скорее, можно говорить об относительно единой северной группе популяций.

В пределах южно-уральской группы обращает на себя особое внимание близость двух выборок разных лет из сакмарской популяции, которые образуют самостоятельный кластер. Довольно близки к этой популяции две другие: илекская (еще одна популяция из Оренбуржья) и иремельская (соседняя с сакмарской популяция из Башкирии). Несколько в стороне от них расположена шугунякская популяция обыкновенной бурозубки из северной части Челябинской обл. Примечательно то, что уровень хронографических различий вполне сопоставим, а иногда и превышает уровень межпопуляционных различий между географически близкими или смежными популяциями землероек (см. рис. 6). Проведенный анализ морфологической изменчивости убеждает в существовании двух географических форм землероек: южно-уральской и северо-уральской, уровень различий между которыми достигает подвидового. В своем исследовании мы, однако, не ставим перед собой задачу детального таксономического описания этих группировок. Тем не менее можно полагать, что на Урале обитает не один подвид *S. araneus araneus*, как это считалось ранее [12]. Южная форма обитает, по-видимому, на территории Оренбургской обл., Башкирии и западной части Челябинской обл. Восточнее, в районе Джабык-Карагайского бора, возможно, встречается уже *S. araneus tomensis* Ognev, 1921. Северная форма населяет Свердловскую, Пермскую области, возможно, Коми АССР, а также северо-запад Тюменской обл., доходя до Ямало-Ненецкого национального округа.

В заключение следует подчеркнуть, что обыкновенная бурозубка, как удалось убедиться, обладает в значительной степени лабильным фенообликом. Как уже говорилось, хронографическая изменчивость может быть сопоставима с различиями между соседними популяциями. Тем не менее при крупномасштабных

географических сравнениях у этого вида размах географической (межпопуляционной) изменчивости значительно превышает диапазон хронографической (внутрипопуляционной), что позволяет выявить популяционную структуру вида при изучении его внутривидовой дифференциации. Существование двух географических форм обыкновенной бурозубки, выявленных нами на Урале по комплексу морфометрических признаков, подтверждается некоторыми кариотипическими различиями между ними, обнаруженными А. Т. Габитовой (см. стр. 11 сборника).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Викторов Л. В. Сезонно-возрастные изменения веса и размеров тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*S. araneus*) из Калининской области // Уч. зап. Рязан. пед. ин-та. 1971. Вып. 105. С. 53—77.

2. Долгов В. А. Краниометрия и закономерности географической изменчивости краниометрических признаков палеарктических бурозубок (Mammalia, *Sorex*) // Исследования по фауне Советского Союза. Млекопитающие. М., 1972. Т. 13. С. 150—186. (Тр. Зоол. музея МГУ.)

3. Долгов В. А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ, 1985.

4. Захаров В. М. Анализ стабильности индивидуального развития как метод определения оптимальных условий развития // ДАН СССР. 1982. Т. 267, № 4. С. 1016—1018.

5. Ивантер Э. В. Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки в свете ее сезонной и возрастной экологии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 36—94.

6. Ивантер Э. В. Популяционная изменчивость мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975.

7. Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекка У. Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финасы и статистика, 1989.

8. Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967.

9. Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. М.: Наука, 1968.

10. Шарова Л. П. Влияние засухи на состояние популяции землероек поймы р. Сакмары Оренбургской области // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. Вып. 122. С. 96—106. (Тр. Ин-та ИЭРиЖ УрО АН СССР).

11. Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения // Тр. Ин-та биологии. УФАН СССР. Свердловск, 1962. Вып. 29. С. 45—51.

12. Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири (определитель). Новосибирск: Наука, 1971.

13. Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1989.

14. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966.

15. Crowcroft P. The life of the shrew. L.: Max Reinhardt, 1957.

16. Dehnel A. Studies on the genus Sorex L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklod. 1949. Sect. C. V. 4. P. 17—102.

17. Festing M. F. W. A multivariate analysis of subline divergence in the shape of the mandible in C57B1 / Cr. mice // Genet Res. 1973. V. 21. P. 121—132.

18. Hanski I. Food consumption, assimilation and metaboluc rate in six species of shrews from Finland (*Sorex* and *Neomys*) // Ann. Zool. Fennici. 1984. V. 21. P. 157—165.

19. Hausser J., Jammot D. Étude biometrique des Machoires chez

les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Memmalia, Insectivora) // Mammalia. 1974. V. 38. P. 324—343.

20. Randolph J. C. Ecological energetics of a homeothermic predator the short-tailed shrew // Ecology. 1973. V. 54. P. 1166—1187.

21. Reyment R. A., Blackith R. E., Campbell N. A. Multivariate morphometrics. L.: Academi Press, 1984.

22. Searle J. B., Thorpe R. S. Morphometric variation of the common shrew (Sorex araneus) in Britain, in relation to karyotype and geography // J. Zool. L., 1987. V. 212. P. 373—377.

23. Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. San Francisco: Freeman and Company, 1973.

24. Thorpe R. S., Corti M., Capanna E. Morphometric divergence of Robertsonian populations / species of Mus: A multivariate analysis of size and shape // Experientia. 1982. V. 38. P. 920—923.

25. Vogel P. Energy consumption of European and African shrews // Acta Theriol. 1976. V. 21. P. 195—206.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

М. И. ЧЕПРАКОВ

ОСОБЕННОСТИ МОРФООБЛИКА ЛАБОРАТОРНЫХ КОЛОНИЙ ЛЕММИНГОВ И ПРОЯВЛЕНИЕ МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ НА ФОНЕ ЭТИХ ОСОБЕННОСТЕЙ

Изучая изменчивость морфометрических признаков (промеры тела и черепа) настоящих леммингов (род *Lemmus*) в лабораторных условиях, мы обратили внимание на то, что значения некоторых признаков у леммингов в лаборатории бывают нетождественны значениям для выборок из природы. Нам представляется, что возникновение особенностей морфооблика лабораторных леммингов может идти как за счет проявления особенностей группы основателей (эффект основателя или выборки), так и за счет возникновения морфологических приспособлений к лабораторным условиям у животных, рожденных в виварии. На основе собственных материалов по лабораторным колониям и литературных данных по природным популяциям четырех видов настоящих леммингов мы делаем попытку проанализировать возможные причины особенностей морфооблика лабораторных колоний леммингов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в 1977—1985 гг. в виварии Института экологии растений и животных УрО АН СССР. Норвежский лемминг (*Lemmus lemmus*) пойман в Лапландском заповеднике, сибирский (*L. sibiricus*) — в Большеземельской тундре и на о. Врангель, желтобрюхий (*L. chrysogaster*) — на Чукотском полуострове (пос. Певек), амурский (*L. amurensis*) — в Якутии (пос. Чульман). Количество основателей лабораторных колоний следующее: у норвежского — 10, сибирского — 8 и 7, желтобрюхого — 11, амурского — 7. Леммингов содержали в стандартных условиях [14].

Измерения тела и черепа проводили по общепринятой методике [3, 16]. Индексы хвоста и стопы вычисляли по отношению к длине тела, а индексы промеров черепа — по отношению к

Таблица 1

Экстерьерные показатели взрослых леммингов, мм

Признак			Источник данных
Длина тела	Длина хвоста	Длина стопы	
	Норвежский		
125,5±2,5	13,8±0,5	17,7±0,2	[2,9]
130,7	—		
134,5±1,1	15,2±0,2	17,0±0,1	[7]
120,3±1,2	16,7±0,3	17,3±0,1	Наши данные
	Сибирский		
130,5±1,5	13,0±0,6	16,7±0,4	[2]
129,0±2,0	14,9±0,5	17,1±0,3	[8]
104,8	12,8	15,3	[12]
128,6±1,5	14,8±0,2	17,4±0,1	Наши данные
	Желтобрюхий		
125,8±1,9	14,6±0,5	16,6±0,2	[13]
124,4±1,5	14,4±0,6	17,1±0,2	[18]
128,0±1,0	15,9±0,3	17,4±0,1	Наши данные
	Амурский		
96,0±2,6	12,3±0,8	15,0±0,2	[15]
112,6±1,0	12,0±0,5	15,0±0,3	[18]
105,3±2,4	15,0±0,5	15,6±0,2	Наши данные

кондилобазальной длине в процентах. Так как коэффициент корреляции кондилобазальной длины с остальными краниометрическими промерами, кроме межглазничной ширины, у леммингов очень высок (0,7 и более), то в работе рассмотрены только индексы этих промеров.

Для анализа использовали данные по леммингам лабораторных колоний в возрасте старше шести месяцев, потому что возраст основателей — не меньше шести месяцев и материалы из природы охватывают, как правило, животных перезимовавших, т. е. аналогичного возраста. Количество животных в выборках из вивария отдельно для экстерьерных и краниометрических признаков следующее: для норвежского соответственно 114 и 116, для сибирского из Большеземельской тундры — 61 и 65, с о. Врангеля — 36 и 22, для желтобрюхого — 97 и 102, для амурского — 20 и 19. Величина выборок из природы (данные из литературы) менялась в пределах 7—213.

Материал обрабатывали с помощью дисперсионного анализа. Для оценки значимости различий между выборками по отдельным признакам использовали метод множественных сравнений Шеффе [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экстерьерные характеристики леммингов представлены в табл. 1. Для норвежского лемминга длина тела в условиях лаборатории меньше нежели в природе ($p<0,05$). Четко это прослеживается при сравнении с результатами, полученными Г. Д. Катаевым, которые собраны в Лапландском заповеднике — местности, откуда завезены основатели лабораторной колонии. Длина хвоста у норвежских леммингов, выращенных в виварии, оказалась больше, чем в выборках из природы ($p<0,05$). Соответственно индекс хвоста у животных в виварии больше ($13,9\pm0,2$), чем в природе ($11,6\pm0,5$, $p<0,05$). В то же время длина стопы оказалась сходной (см. табл. 1).

Основатели лабораторной колонии норвежского лемминга, также как и лемминги, родившиеся и выросшие в виварии, отличаются от леммингов из природных популяций меньшей длиной тела ($118,4\pm1,3$), большей длиной ($16,3\pm0,4$) и индексом ($13,8\pm0,4$) хвоста ($p<0,05$). Возможно, в данном случае проявился эффект основателя (выборки).

Для сибирского лемминга отсутствуют различия по длине тела и длине стопы у животных из природы и лаборатории при сравнении с данными Б. С. Виноградова [2] и К. И. Копеина [8]. Данные В. Г. Кривошеева и О. Л. Россолимо [12] явно занижены за счет включения в класс взрослых более молодых животных, о чем говорит величина нижнего предела изменчивости. По данным этих авторов, она равна 80 см, по материалам других авторов,— 120. Сравнивая наши результаты по величине хвоста сибирского лемминга с данными Б. С. Виноградова [2], можно наблюдать более мелкий хвост у леммингов в природе. Однако данные К. И. Копеина [8] указывают на то, что в природных популяциях длина хвоста может быть не меньше, чем наблюдаемая нами в лабораторных условиях. Решающим в этом спорном вопросе, на наш взгляд, являются материалы В. Г. Кривошеева и О. Л. Россолимо [12], которые собраны в Большеземельской тундре — местности, откуда завезены основатели лабораторной колонии. Для сравнения длины хвоста мы воспользовались данными по животным, имеющим такую же длину тела, как и в этой природной выборке. Длина хвоста у лабораторных сибирских леммингов, имеющих среднюю длину тела 107 мм (полутора-двухмесячных), равна $12,9\pm0,3$, т. е. не отличается от длины хвоста у животных из природы. Индекс хвоста у леммингов из Большеземельской тундры равен 12,2. По нашим данным, у взрослых сибирских леммингов индекс хвоста колеблется от 11,1 до 12,2 и в среднем составляет $11,5\pm0,3$, что не слишком отличается от значения в природе. Таким образом, мы приходим к выводу, что сибирские лемминги, родившиеся и выросшие в условиях вивария, имеют сходные длину и индекс хвоста по сравнению с живот-

ными из природы. Длина стопы у сибирских леммингов имеет тенденцию быть больше в виварии, чем в природе ($0{,}05<p<0{,}10$).

Основатели лабораторной колонии сибирского лемминга отличаются на уровне тенденции от леммингов, родившихся в виварии, и от леммингов из природных популяций большими длиной и индексом хвоста ($16{,}0\pm0{,}6$ и $12{,}8\pm0{,}6$; $0{,}05<p<0{,}10$). В данном случае можно считать, что эффект основателя не сработал и у этого вида происходит уменьшение длины и индекса хвоста при переходе от основателей к их потомкам либо, что реакция в виде увеличения длины и индекса хвоста при перенесении из природы в лабораторию проявилась у основателей колонии, а у их потомков произошло затухание этой реакции.

При сравнении данных по желтобрюхому и амурскому леммингам мы констатировали отсутствие значимых различий по длине тела у животных из природы и лаборатории, в то время как длина хвоста у амурского в лаборатории значимо больше, чем в природе, а у желтобрюхого различия выражены в форме тенденции. Менее выраженное увеличение длины хвоста у желтобрюхого лемминга хорошо видно при сопоставлении индекса хвоста: у желтобрюхого в природе он равен $11{,}6\pm0{,}3$, а в лаборатории — $12{,}4\pm0{,}2$, у амурского — $11{,}6\pm0{,}4$ и $14{,}2\pm0{,}6$ соответственно. Длина стопы у обоих видов имеет тенденцию быть больше в лаборатории, чем в природе.

Желтобрюхие лемминги — основатели лабораторной колонии — имеют экстерьерные характеристики, более сходные с леммингами, родившимися и выросшими в виварии, нежели с леммингами из природных популяций: длина тела — $129{,}1\pm2{,}7$, длина хвоста — $15{,}6\pm0{,}7$, длина стопы — $17{,}7\pm0{,}2$. Возможно, проявился эффект основателя.

Основатели лабораторной колонии амурского лемминга отличаются на уровне тенденции от леммингов, родившихся в виварии, меньшей длиной стопы ($14{,}9\pm0{,}3$), по размерам которой основатели близки к леммингам из природы. Лемминги, рожденные в лаборатории, имеют достоверно более высокий индекс стопы ($14{,}8\pm0{,}2$) по сравнению с основателями ($13{,}9\pm0{,}3$) на фоне отсутствия различий по длине тела. Длина хвоста ($14{,}3\pm0{,}6$) и индекс хвоста ($13{,}4\pm0{,}8$) у основателей более близки к таковым леммингов из лаборатории.

Если в природе различия по длине тела между сибирским, норвежским и желтобрюхим леммингами не выражены, то в лаборатории у норвежского этот признак меньше, чем у двух других видов. Длина тела у амурского как в природе, так и в лаборатории меньше, чем у других видов. В природе индексы хвоста у всех четырех видов сходные, в лаборатории же у норвежского и амурского этот индекс выше, чем у сибирского и желтобрюхого. Длина стопы у наиболее крупных — норвежского,

Таблица 2

Размеры и пропорции черепа взрослых леммингов

Кондилобазальная длина, мм	Межглазничная ширина, мм	Индексы ширины, %			Источник данных
		межглазничной	скуловой	затылочной	
Норвежский (вместо + следует ±)					
29,2+0,1	3,79+0,02	12,9+0,1	66,2+0,5	48,5+0,3	[24]
30,8+0,2	3,89+0,01	12,6	67,8	—	[9]
30,7+0,3	3,89+0,02	12,3+0,2	67,1+1,1	49,3+0,7	[21]
31,4	—	—	67,2	—	[7]
30,4+0,1	3,97+0,02	13,0+0,1	64,3+0,2	49,5+0,1	Наши данные
Сибирский					
29,7+0,2	3,93+0,03	12,6+0,1	68,0+0,7	50,9+0,5	[24]
29,9—31,9	—	—	66,8—69,2	—	[12]
31,8+0,2	4,01+0,02	12,7+0,1	65,9+0,3	51,5+0,2	Наши данные
Желтобрюхий					
32,9+0,3	3,70+0,05	11,3+0,2	67,0+0,8	49,5+0,5	[18]
32,2+0,1	3,87+0,02	12,0+0,1	63,8+0,2	49,5+0,1	Наши данные
Амурский					
25,6+0,6	—	—	65,5	—	[15]
26,4+0,3	3,40+0,08	12,9+0,3	65,0+0,8	50,0+0,8	[18]
27,6+0,2	3,60+0,04	13,1+0,2	63,5+0,3	51,0+0,3	Наши данные

Индекс длины			Индекс высоты			Источник данных
диастемы	верхнего зубного ряда	нижнего зубного ряда	в области барабанных камер	в области костного неба	мозговой части	
Норвежский						
33,2±0,2	25,6±0,2	25,2±0,2	32,6±0,2	28,3±0,2	27,4±0,2	[24]
33,0±0,6	26,7±0,4	25,8±0,4	32,3±0,4	27,4±0,5	26,8±0,4	[21]
33,3±0,1	26,9±0,1	25,6±0,1	31,7±0,1	27,5±0,1	26,4±0,1	Наши данные
Сибирский						
32,6±0,3	26,1±0,2	25,3±0,2	33,8±0,3	29,1±0,3	27,9±0,2	[24]
33,6±0,2	26,4±0,1	24,6±0,2	32,1±0,1	27,9±0,1	27,1±0,1	Наши данные
Желтобрюхий						
32,2±0,4	26,4±0,3	24,0±0,3	32,2±0,3	24,6±1,0	27,1±0,2	[18]
33,4±0,1	26,7±0,1	24,8±0,1	32,6±0,1	27,7±0,1	26,0±0,1	Наши данные
Амурский						
29,9±0,8	27,7±0,6	25,8±0,5	36,7±0,6	26,5±0,7	29,2±0,6	[18]
31,8±0,3	26,6±0,2	25,1±0,2	36,4±0,3	27,8±0,2	28,8±0,2	Наши данные

сибирского и желтобрюхого леммингов и в природе, и в лаборатории сходная и больше, чем у амурского.

Размеры и пропорции черепа леммингов в лаборатории и в природе представлены в табл. 2. Средние значения кондилобазальной длины у норвежского лемминга в природе лежат в пределах от 29 до 31 мм (по данным различных авторов), а общее среднее составляет 30,5 мм, что совпадает с величиной этого промера у данного вида в лаборатории. Среднее значение этого промера у сибирского лемминга в выборках из природы меняется от 30 до 32 мм. Для леммингов из Большеземельской тундры (откуда завезены основатели лабораторной колонии) оно составляет 30,9±0,6 и меньше значения, полученного на виварных животных на уровне тенденции. У желтобрюхого лемминга кондилобазальная длина в лаборатории также на уровне тенденции меньше, чем в природе ($0{,}05<p<0{,}10$). У амурского величина этого признака в виварии больше, чем в природе ($p<0{,}05$). Если в природе различия по кондилобазальной длине между сибирским и норвежским леммингами слабо выражены, то в лаборатории эти различия проявляются отчетливо: величина признака у сибирского значительно больше, чем у норвежского. Кондилобазальная длина у желтобрюхого также больше, чем у норвежского, и более сходна с ее значением у сибирского. У амурского величина этого признака наименьшая как в природе, так и в лаборатории.

Межглазничная ширина у всех видов леммингов по данным из лаборатории достоверно выше, чем по данным из природных популяций ($p<0{,}05$). Как в природе, так и в лаборатории величина этого признака у амурского меньше, чем у желтобрюхого, а у последнего меньше, чем у норвежского и сибирского леммингов.

Индекс межглазничной ширины у желтобрюхого и норвежского леммингов в виварии выше по сравнению с природой ($p<0{,}05$). У амурского и сибирского его увеличение в лаборатории не наблюдается, так как наряду с увеличением межглазничной ширины у них увеличивается и кондилобазальная длина. Величина этого индекса как в лаборатории, так и в природе у желтобрюхого лемминга ниже, чем у других видов ($p<0{,}05$).

Индекс скуловой ширины у всех видов в лаборатории значительно меньше, чем в природе ($p<0{,}05$). В природе, так же как в лаборатории, у сибирского этот индекс выше, чем у других, а у амурского он наименьший.

Значения индекса затылочной ширины у леммингов в виварии достоверно не отличаются от значений в выборках из природы ($p<0{,}05$). Различия между видами в виварии сохраняются: у сибирского и амурского величина этого индекса выше, чем у норвежского и желтобрюхого, индексы которых сходны.

У сибирского, желтобрюхого и амурского леммингов индекс длины диастемы в виварии выше, чем в природе ($p<0{,}05$).

У норвежского таких различий нет. В лаборатории, так же, как и в природе, величина этого индекса у амурского достоверно меньше, чем у других видов (см. табл. 2).

У всех видов леммингов, кроме амурского, значения индекса длины верхнего зубного ряда в выборках из вивария и из природы сходны. У амурского имеется тенденция к более низкому значению этого индекса в виварии по сравнению с природой ($0{,}05<p<0{,}10$). Если при сравнении природных выборок более высоким индексом среди прочих видов выделяется амурский лемминг, то при сравнении лабораторных выборок межвидовые различия не выражены.

У желтобрюхого лемминга значение индекса длины нижнего зубного ряда в виварии достоверно больше, чем в природе ($p<0{,}05$). У сибирского и амурского, напротив, имеется тенденция к уменьшению этого индекса в виварии. У норвежского значения индекса в выборках из природы и лаборатории наиболее близки. Данные из природы не подтверждают вывода о наибольшем значении этого индекса у норвежского лемминга по сравнению с другими видами, который можно сделать при сравнении виварных выборок.

Значения индекса высоты в области барабанных камер у амурского и желтобрюхого леммингов в лабораторных условиях достоверно не отличаются от значений в выборках из природы. У норвежского и сибирского в виварии этот индекс значительно меньше по сравнению с данными из природы ($p<0{,}01$). Если в природе величина этого индекса у норвежского и желтобрюхого сходная, то в лаборатории у первого она ниже, чем у второго. Если в природе у сибирского значение этого индекса выше, чем у желтобрюхого, то в лаборатории его значения у них не различаются. У амурского этот индекс больше, чем у других видов, как в природе, так и в лаборатории.

Индекс высоты в области костного неба у норвежского лемминга в природе и лаборатории сходный. У сибирского величина этого индекса в виварии меньше, чем в природе ($p<0{,}05$). А у желтобрюхого, напротив, в лабораторной колонии этот индекс выше, чем в выборке из природы ($p<0{,}01$). У амурского направленность различий такая же, как и у желтобрюхого, но проявляются эти различия лишь в форме тенденции. В итоге, если в выборках из природы индекс высоты в области костного неба наибольший у сибирского, меньше у норвежского и еще меньше у амурского и желтобрюхого, то в выборках из лабораторных колоний межвидовые различия по этому индексу отсутствуют.

Для всех видов леммингов можно отметить в той или иной степени выраженное уменьшение индекса мозговой части черепа в виварии. У амурского это уменьшение проявляется в форме тенденции, а у норвежского, сибирского и желтобрюхого леммингов оно достоверно ($p<0{,}05$). По материалам из при-

родных популяций так же, как и по данным из лаборатории, наибольшее значение индекса наблюдается у амурского лемминга, наименьшее — у норвежского и желтобрюхого, а у сибирского — промежуточное.

Те особенности в размерах и пропорциях черепа, которые свойственны норвежским леммингам, выращенным в лаборатории (по сравнению с животными из природы), имеются уже у основателей лабораторной колонии. Это и большая межглазничная ширина (4,00±0,08), и меньшие индексы скуловой ширины (65,2±0,8) и высоты мозговой части (26,4±0,3). Следовательно, нельзя исключать возможность проявления эффекта основателя (выборки) в данном случае. По другим признакам основатели сходны как с леммингами из природы, так и с леммингами из вивария.

У желтобрюхого лемминга основатели лабораторной колонии по особенностям строения черепа ближе к леммингам, родившимся в виварии, и отличаются от животных из природных выборок большими значениями таких признаков, как межглазничная ширина (3,85±0,05) и ее индекс (12,1±0,2), индекс высоты в области костного неба (27,0±0,3) и индекс длины диастемы (33,1±0,4), и меньшими значениями таких признаков, как индексы скуловой ширины (62,4±0,5) и высоты мозговой части (25,7±0,2). Вполне возможно проявление эффекта основателя и в этом случае.

У сибирского лемминга также основатели уже обладают такими особенностями строения черепа (по сравнению с леммингами из природы), как бо́льшие межглазничная ширина (4,09±0,04) и индекс длины диастемы (33,2±0,3) и меньшие индексы скуловой ширины (66,4±0,7), высоты в области барабанных камер (32,3±0,3) и костного неба (28,1±0,3), высоты мозговой части (26,4±0,2). В случае с индексом длины диастемы различия проявляются в форме тенденции. Проявление эффекта основателя в случае с сибирским леммингом вполне возможно. В свою очередь, основатели отличаются от леммингов, родившихся в лаборатории, большим индексом длины верхнего зубного ряда (27,3±0,3) и меньшим индексом затылочной ширины (50,0±0,4). Изменение этих признаков можно рассматривать как реакцию вида на лабораторные условия.

Основатели лабораторной колонии амурского лемминга отличаются от животных из природных популяций большими кондилобазальной длиной (27,4±0,4), межглазничной шириной (3,77±0,02) и ее индексом (13,8±0,2), индексом длины диастемы (31,2±0,3) и меньшим значением индекса скуловой ширины (63,2±0,5). Лемминги, родившиеся в лаборатории, отличаются от животных из природы теми же особенностями, за исключением того, что межглазничная ширина у них увеличена в меньшей степени и ее индекс схож с индексом у леммингов в природе. Индекс длины верхнего зубного ряда у основателей

Таблица 3

Размеры и пропорции тела и черепа взрослых сибирских леммингов с о. Врангель

Признак	Источник данных				
	[16, 17]	[6]	[13]	[10]	Наши данные
Длина, мм					
тела	134,9±1,1	143,1±0,8	139,2±2,4	135,1±2,1	139,1±2,0
хвоста	15,9±0,2	14,0±0,2	14,7±0,4		18,2±0,4
стопы	17,5±0,2	17,9±0,1	17,6±0,2	—	18,4±0,2
кондилобазальная	34,1±0,3	33,9±0,1	—	33,2±0,4	36,1±0,2
Межглазничная ширина	3,90±0,05	4,00±0,03	—	—	4,22±0,03
Индекс, %					
межглазничной ширины	11,4±0,1	11,8±0,1	—	—	11,7±0,1
скуловой ширины	67,5±0,3	69,3±0,7	—	69,9±0,7	64,4±0,2
затылочной ширины	52,4±0,2	—	—	—	51,9±0,3
длины диастемы	32,6±0,3	—	—	34,3±0,4	33,4±0,2
длины верхнего зубного ряда	27,6±0,2	—	—	28,6±0,3	26,5±0,3
длины нижнего зубного ряда	26,0±0,2	—	—	—	26,0±0,2
высоты в области барабанных камер	33,7±0,3	—	—	—	33,1±0,2
высоты в области костного неба	28,2±0,2	—	—	—	30,6±0,2
высоты мозговой части	28,3±0,2	—	—	—	27,4±0,2

(27,5±0,2) такой же, как у леммингов из природы, и больше, чем у животных из лаборатории. Следовательно, уменьшение индекса длины верхнего зубного ряда у амурских леммингов, родившихся в виварии, по сравнению с основателями можно рассматривать как реакцию на лабораторные условия. Остальные особенности лабораторных животных этого вида могут быть обусловлены эффектом основателя.

До настоящего момента для получения краниометрической характеристики сибирского лемминга мы пользовались только данными по номинативному подвиду (*L. s. sibiricus*), теперь же для полноты картины мы проанализируем материалы по другому подвиду этого вида, обитающему на о. Врангель и отличающемуся от номинативного подвида большими размерами (*L. s. portencoi*). Размеры и пропорции тела и черепа сибирских леммингов с о. Врангель из природных популяций и лабораторной колонии представлены в табл. 3. По длине тела животные из природы и лаборатории не различаются. Длина хвоста и стопы у леммингов в виварии больше, чем в природе ($p<0,05$). Однако, если увеличение длины хвоста у леммингов из лаборатории приводит к значимому увеличению его индекса (13,1±±0,3, против 10,7±0,2, по данным из природы), то различия по индексу стопы незначительны (13,2±0,3 — в лаборатории и 12,7±0,2 — в природе). У леммингов из лаборатории кондилобазальная длина и межглазничная ширина больше, чем у животных из природы ($p<0,01$). У лабораторных животных также выше индекс высоты в области костного неба и меньше индексы длины верхнего зубного ряда, скуловой ширины и высоты мозговой части ($p<0,05$). Некоторые особенности в размерах и пропорциях тела и черепа, которыми лемминги из лаборатории отличаются от животных в природе, присущи основателям лабораторной колонии и могут быть связаны с эффектом основателя. Это большие длины стопы (19,7±0,4), кондилобазальная длина (35,3±0,5), межглазничная ширина (4,13±0,04) и высота в области костного неба (29,6±0,3). Зато значения длины (16,3±0,8) и индекса (11,3±0,5) хвоста у основателей сходны со значениями у леммингов из природы и меньше, чем у лабораторных животных. Индекс длины верхнего зубного ряда у основателей (28,9±0,4) и леммингов из природы также сходен, в то время как у родившихся в виварии он значимо ниже. Индекс скуловой ширины (66,3±0,8) у основателей меньше, чем у животных из природных популяций, но выше, чем у рожденных в лаборатории. Следовательно, как реакцию на лабораторные условия, проявляющуюся у животных, рожденных в лаборатории, у сибирского лемминга с о. Врангель можно рассматривать увеличение длины хвоста и его индекса и уменьшение индексов скуловой ширины и длины верхнего зубного ряда.

В среднем у леммингов нет различий между животными из

Таблица 4

Средние значения размеров (мм) и пропорций тела и черепа (%) леммингов в различных условиях

Показатель	Лемминги		
	Природные	Основатели	Лабораторные
Длина			
тела	126	125	124
хвоста	14,0	15,7	16,1
стопы	16,8	17,2	17,2
кондилобазальная	30,9	31,5	31,6
Индексы длины			
хвоста	11,3	12,7	13,0
стопы	13,4	13,8	13,9
диастемы	32,3	32,7	33,1
верхнего зубного ряда	26,9	27,6	26,6
нижнего зубного ряда	25,3	25,5	25,2
Индексы ширины			
скуловой	67,2	64,7	64,4
межглазничной	12,2	12,7	12,5
затылочной	50,3	50,1	50,7
Индексы высоты мозговой части	27,9	27,1	27,1
костного неба	27,2	27,9	28,3
барабанных камер	33,8	33,4	33,2
Межглазничная ширина	3,76	3,96	3,93

лаборатории и животными из природных популяций по длине тела, индексам верхнего и нижнего зубных рядов, индексу затылочной ширины ($p<0,05$, табл. 4).

Зато лабораторные животные имеют в среднем по видам большие длину хвоста и стопы и их индексы, большие кондилобазальную длину и межглазничную ширину и индексы длины диастемы, высоты в области костного неба, межглазничной ширины и меньшие индексы скуловой ширины, высоты в области барабанных камер и мозговой части по сравнению с животными из природы ($p<0,05$). Основатели лабораторных колоний в среднем по видам имеют такие же размеры и пропорции тела и черепа, как и лемминги, родившиеся в лаборатории, за исключением большего индекса длины верхнего зубного ряда и меньшего индекса затылочной ширины ($p<0,05$). Большим индексом длины верхнего зубного ряда основатели отличаются не только от животных, рожденных в лаборатории, но и от леммингов из природных популяций. Индекс же затылочной ширины у леммингов в природе имеет промежуточное значение и не отличается от его значений как у основателей, так и у рожденных в лаборатории. Следовательно, подавляющее большинство отличий в размерах и пропорциях тела и черепа, которыми лем-

минги из лаборатории отличаются от животных из природы, присутствует у основателей.

На первый взгляд, все эти особенности можно рассматривать как результат проявления эффекта основателя (выборки). Однако мы считаем, что нельзя также исключать возможность возникновения уже у основателей морфологических приспособлений, связанных с условиями существования в неволе. Животным, привезенным из природы, требуется время для того, чтобы оставить после себя потомство и стать основателями, поэтому в группу основателей попадали, как правило, животные, прожившие в лаборатории не менее полугода. На наш взгляд, такой срок может быть достаточным для возникновения морфологических приспособлений у основателей. Если учесть, что основателями чаще всего становились животные, еще не закончившие свой рост к моменту их привоза в лабораторию, то возможность возникновения у них морфологических приспособлений будет еще более вероятной. Однонаправленность отклонений отдельных признаков у основателей всех четырех видов леммингов во всех пяти колониях по сравнению с животными из природы, на наш взгляд, служит дополнительным косвенным доказательством в пользу возможности возникновения этих отклонений в результате адаптации основателей к лабораторным условиям. Такими отклонениями являются увеличение длины и индекса хвоста, межглазничной ширины и уменьшение индексов скуловой ширины и высоты мозговой части.

Известно, что повышение температуры окружающей среды приводит к увеличению длины хвоста у лабораторных мышей и крыс [20, 22—25]. Подобная реакция была установлена и для узкочерепной полевки, и оленьего хомячка [4, 26]. Среднемесячная температура воздуха в помещении, где мы разводили леммингов, менялась в пределах от 12 до 19 °С, что значительно превышает температуру, зафиксированную в убежищах леммингов в природе — близкую к 0 °С [11]. Хотя у леммингов непосредственно не установлено влияние температуры на длину хвоста, но нам представляется возможным, что увеличение длины и индекса хвоста леммингов в лабораторных условиях может быть связано именно с более высокой температурой среды. Большая величина индекса хвоста в лаборатории по сравнению с природой отмечена у обыкновенной полевки [1].

Считается, что очень сильное расширение скуловых дуг у леммингов по сравнению с полевками связано с прокладыванием ходов в снегу [19]. Уменьшение индекса скуловой ширины у леммингов в лаборатории может быть связано с ограничением их роющей деятельности. Увеличение межглазничной ширины и уменьшение индекса высоты мозговой части у леммингов в лаборатории может быть коррелятивно связано с изменениями индекса скуловой ширины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаруженные нами особенности морфооблика леммингов из лабораторных колоний по сравнению с животными из природы в подавляющем большинстве случаев свойственны уже основателям этих колоний. В тех случаях, когда эти особенности возникают за счет разнонаправленных изменений признака в колониях отдельных форм леммингов, их надо считать связанными, скорее, с проявлением эффекта основателя (выборки). В тех же случаях, когда изменения морфометрических признаков имеют одну и ту же направленность во всех пяти колониях (длина и индекс хвоста, межглазничная ширина и индексы скуловой ширины и высоты мозговой части), на наш взгляд, их следует рассматривать в качестве приспособлений, возникающих у леммингов в процессе их адаптации к лабораторным условиям и проявляющихся, как правило, в полной мере уже у основателей. В некоторых случаях процесс возникновения приспособлений к лабораторным условиям на уровне основателей может быть, видимо, незавершен, и тогда приспособления уже возникают у животных, родившихся и выросших в лаборатории, как это можно наблюдать у сибирского лемминга с о. Врангель для таких признаков, как длина и индекс хвоста и индекс скуловой ширины. В других случаях (например, в случае с длиной и индексом хвоста у сибирского лемминга из Большеземельской тундры) реакция проявляется у основателей и перестает проявляться у их потомков, рожденных в лаборатории.

Межвидовые различия по морфометрическим признакам в основном достаточно устойчивы и проявляются так же отчетливо на выборках из лаборатории, как и из природы, даже на фоне изменений морфооблика, свойственных животным из лабораторных колоний. Некоторые межвидовые различия проявляются у животных либо только из природы, либо только из лаборатории. Таксономическая ценность таких различий спорная.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Башенина Н. В. Основные пути адаптации мышевидных грызунов (*Myomorpha, Rodentia*): Дис. ... докт. биол. наук. М., 1972.

2. Виноградов Б. С. Материалы по систематике и морфологии грызунов. III. Заметки о палеарктических леммингах (*p. Lemmus*) // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. 1925. Т. 24, № 1—2. С. 52—73.

3. Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.

4. Гладкина Т. С., Мокеева Т. М. Влияние экспериментальных условий засухи на разные подвиды узкочерепной полевки // Тр. ВИЗР. М., 1970. Т. 30. С. 205—227.

5. Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976.

6. Земская А. А., Россолимо О. Л., Сидорова Г. А. К биологии сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr., 1792) на о. Врангель // Вестн. зоологии. 1977. № 3. С. 11—15.

7. Катаев Г. Д. Мелкие млекопитающие горных районов Кольского полуострова: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

8. Копеин К. И. Экология популяций большой узкочерепной полевки и обского лемминга на Ямале: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1958.

9. Кошкина Т. В., Халанский А. С. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции у этого вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, № 2. С. 3—14.

10. Кривошеев В. Г. Амурский лемминг (*Lemmus amurensis* Vinogradov, 1924) — плейстоценовый реликт Восточной Сибири // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986. С. 169—181.

11. Кривошеев В. Г., Варич А. А., Уманцева Н. Д., Кривошеева В. П. Механизмы физической терморегуляции сибирского лемминга и субарктических популяций красной полевки и полевки-экономки // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975. С. 119—144.

12. Кривошеев В. Г., Россолимо О. Л. Внутривидовая изменчивость и систематика сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr., 1792) Палеарктики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, № 1. С. 5—17.

13. Кривошеев В. Г., Уманцева Н. Д. Эколого-физиологические исследования сибирского и копытного леммингов (*Lemmus sibiricus* Kerr., *Dicrostonyx torquatus* Pallas, Rodentia, Cricetidae) //Экология полевок и землероек на северо-востоке Сибири. Владивосток, 1979. С. 50—69.

14. Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979.

15. Рубина М. А., Успенский И. А., Куликов А. А. Новые данные об амурской лемминге (*Lemmus amurensis* Vinogr., 1924) // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1973. С. 77—80.

16. Чернявский Ф. Б. Новые данные о географической изменчивости сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) в пределах Палеарктики // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 12. С. 1865—1867.

17. Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984.

18. Чернявский Ф. Б., Кривошеев В. Г., Ревин Ю. Г. и др. О распространении, систематике и биологии амурского лемминга (*Lemmus amurensis*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 7. С. 1077—1084.

19. Hinton M. A. C. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and ecstinct. L.: Brit. Mus., 1926.

20. Knudsen B. Growth and reproduction of house at three different temperatures // Oikos. 1962. V. 13, N 1. P. 1—14.

21. Kratochvil J., Barus V., Tenora F., Wiger R. The growth of the skull during postnidal development of *Lemmus lemmus* (Mammalia, Rodentia) // Prirodovedne prace ustavii. Ceskoslavenske akademi ved Brne. 1977. V. 4. P. 3—33.

22. Ogle C. Climatic influence on the growth of the male albino mouse // Am. J. Physiol. 1934. V. 107, N 3. P. 635—640.

23. Przibram H. Die Umwelt des Keimplasmas // Arch. Mikroscop. Anat. Entwicklungs Mechanik. 1925. V. 104, N 3. P. 434—648.

24. Sidorowicz J. Problems of the morphology and zoogeography of representatives of the genus *Lemmus* (Link 1795) the Palaearctic // Acta theriol. 1960. V. 4, N 5. P. 55—80.

25. Sumner F. B. Some effects of external conditions in the white mous // J. Exper. Zool. 1909. V. 7, N 3. P. 97—155.

26. Thorington R. W. Labilyty of tail length of the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis* // J. Mammal. 1970. V. 51, N 1. P. 52—59.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

Ю. Л. ВИГОРОВ

О НЕРАВНОМЕРНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДОВ НАСТОЯЩИХ КРЫС ПО РАЗНЫМ СИСТЕМАМ ПРИЗНАКОВ

Важнейшая особенность эволюции — относительная независимость темпов преобразования разных структур организма [6] — хорошо видна при изучении крыс подрода *Rattus*. Цель данной статьи — проиллюстрировать это явление, чтобы задуматься о возможной его связи с присущими крысам проявлениями высокой экологической пластичности.

Основу морфологического раздела статьи составляют результаты сравнения крыс, отловленных автором в Прибалтике, центре России, Бахчисарае, Поти, Ташкенте, на Урале, Дальнем Востоке, а также крыс, хранящихся в зоологических музеях МГУ, Санкт-Петербурга и Ташкента, Института экологии растений и животных УрО РАН в Екатеринбурге. Опыты по поведению крыс в стрессовых условиях провели на экспериментальной базе «Черноголовка» Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова и в Екатеринбурге по модифицированной автором методике «открытого поля» [3, 4]. Дискриминантный анализ морфологических признаков в канонической системе координат выполнен по программе, написанной И. Е. Бененсоном для ЭВМ СМ-3. Кластерный анализ признаков выполнен на IBM PK.

Неравномерность темпов преобразования признаков, обнаруженная, например, для органов пищеварительной системы [5], заметна у крыс, если сравнивать друг с другом признаки внутри какого-либо морфологического, поведенческого, биохимического, цитогенетического или иного их набора. Например, на рис. 2 [5] показано, что отдельные органы пищеварительной системы пасюка, если сравнивать его с другими видами грызунов, находятся на совершенно разных уровнях специализации. Изучение даже одной и той же системы признаков приводит разных авторов к разным выводам. Так, в статье Т. С. Бекасовой [2] приведена схема эволюции кариотипа в подроде *Rattus*. Малая, серебристобрюхая и полевая крысы (*R. exulans*, *argentiventer*,

R. losea) причислены на схеме к одному и тому же хромосомному типу. Изучение особенностей структуры хромосом крыс Вьетнама [11] позволило выделить в подроде *Rattus* группы видов, а малую и серебристобрюхую крыс отнести к другой кариотипической группе, чем полевую крысу. Наоборот, лесная (*R. koratensis*) и серебристобрюхая (*R. argentiventer*) крысы, объединенные Као Ван Шунгом [11] в одну группу, отнесены Т. С. Бекасовой [2] к разным ветвям схемы эволюции кариотипов.

Неплохой пример несогласованной изменчивости внутри системы признаков крыс — результаты изучения генетических дистанций по наборам случайно выбранных белков с помощью метода электрофореза. Один из зоологов пришел даже к удручающему выводу: «...результаты этих работ настолько не согласуются друг с другом, что количество предложенных филогенетических древ практически равно количеству публикаций» [17, с. 30].

Это не совсем так, ибо нередко совпадают и результаты разных биохимических методов. Разные авторы после изучения аминокислотного состава трансферринов, состава митохондриальной ДНК и электрофоретического анализа изоферментов по 45 локусам показали, например, что кариотипические формы черной крысы различаются между собой меньше, чем все они отличаются от пасюка [21]. Однако генетические дистанции между видами крыс, рассчитанные по разным наборам белков методом М. Нея, могут быть совершенно разными. Так, судя по частотам аллелей 45 локусов, пасюк и малая крыса образуют группу, весьма удаленную от разных географических и хромосомных форм черной крысы [21]. Напротив, при изучении изоферментного полиморфизма по 28 локусам генетические дистанции между пасюком и черной крысой оказались меньше, чем от каждого из этих видов до *R. exulans* [24]. Расположение видов крыс зависело от использованного в этой работе метода анализа — по числу диагностических признаков или же с помощью генетических дистанций М. Нея, хотя в целом результаты этих двух методов совпадали. Генетические дистанции М. Нея коррелируют также с иммунологическими дистанциями, определенными по альбуминам крыс [[21]. Тем не менее между генетическими дистанциями, рассчитанными для пар видов *norvegicus — rattus*, *norvegicus — exulans*, *rattus — exulans* разными коллективами исследователей [21, 24], наблюдается, скорее, отрицательная корреляция.

Отчасти различия в результатах определения генетических связей между видами крыс можно объяснить тем, что эти дистанции зависят от пропорции взятых в анализ «быстро» и «медленно» эволюирующих локусов, кодирующих изоферменты, о скорости эволюции которых очень мало известно [24]. Другую важную причину различий в генетических дистанциях можно

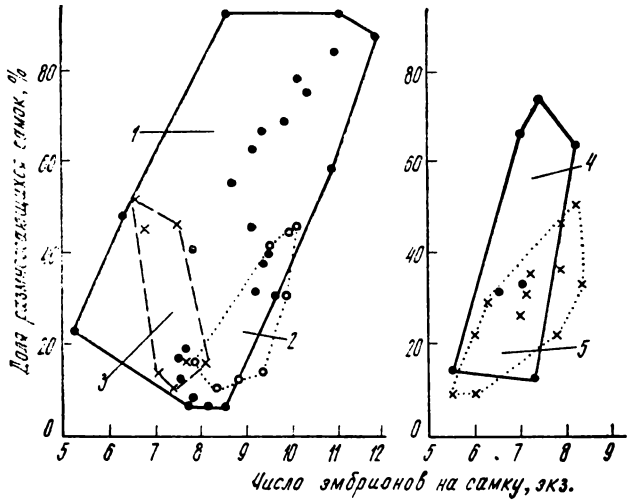


Рис. 1. Зависимость между средней для выборок плодовитостью и долей размножающихся самок крыс:

1 — западные, *2* — восточные пасюки, *3* — черные, *4* — дикие, *5* — синантропные туркестанские крысы

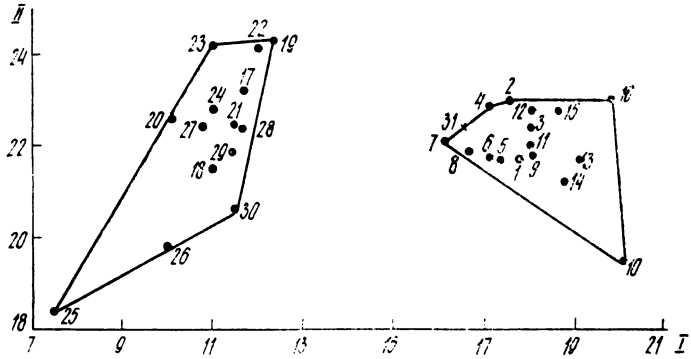


Рис. 2. Расположение средних размеров серой, черной и туркестанской крыс на плоскости канонических осей (I и II):

Выборки черных крыс: *1* — Берлин, *2* — Гданьск, *3* — Югославия, *4* — северо-запад РСФСР, *5* — Белоруссия, *6* — Латвия, *7* — центр РСФСР, *8* — Ельня (Смоленская обл.), *9* — Марийская АССР, *10* — Мангышлак, *11* — Крым, *12* — Поти, *13* — Кавказ, *14* — Ленкорань, *15* — Китай (*R. r. sladeni*), *16* — Пакистан (*R. r. alexandrinus*). Выборки пасюков: *17* — Берлин, *18* — Гданьск, *19* — полуодомашненные крысы К. Л. Ляпуновой, *20* — Одесса (1906 г.), *21* — Кубань (станица Голубицкая), *22* — Поти, *23* — Екатеринбург, *24* — Ташкент, *25* — Монголия, *26* — Забайкалье, *27* — Сахалин, *28* — Владивосток, *29* — Итуруп, *30* — Северо-Восточный Китай и Северная Корея, *31* — туркестанские крысы

видеть в том, что разные группы исследователей сравнивали разные (географически и исторически) наборы видовых форм (например, группа Пастера — французские и индонезийские выборки, а Баверстока — крыс Юго-Восточной Азии и Австралии).

Хорошо видна несогласованная изменчивость крыс и по характеристикам размножения. На рис. 1 показано, как соотносятся средние для выборок плодовитость (число эмбрионов на самку или размер выводка) и число самок, участвующих в размножении. Для построения этого графика привлечены разнообразные литературные источники, многие из которых приведены в книге «Серая крыса» [17]. Характеристики размножения туркестанской крысы взяты из таблиц книги Г. С. Давыдова [8]. У номинативного и восточного подвидов пасюка связь между параметрами размножения реализуется в разном диапазоне значений признаков. У номинативного подвида крысы от выборки к выборке сильнее варьирует число размножающихся самок. Напротив, у туркестанской крысы доля беременных самок в разные месяцы года сильнее варьирует у дикой популяции. В отличие от этих видов, у черной крысы связь между параметрами размножения отрицательная.

По данным Као Ван Шунга [11, табл. 4], хорошо видно, насколько различаются между собой восемь видов крыс Вьетнама по распределению доли самок, приносящих в течение жизни то или иное число выводков. По этим распределениям можно выделить группы видов *flavipectus* — *koratensis* — *losea*, *norvegicus* — *argentiventer*, а также *R. molliculus* — *Bandicota*. По другому параметру — среднему или максимальному числу эмбрионов — виды из этих разных групп могли попасть в одну группу (*R. losea* и *R. molliculus*) или, наоборот, виды одной группы (*norvegicus* — *argentiventer*, *losea* — *flavipectus*) могли попасть в разные.

Сравнивая некоторые органы генеративной системы, используемые при мечении территории, можно получить неодинаковое расположение видов в тех случаях, если взяты признаки самцов или самок. Мы рассчитали методом UPGMA (средней связи) эвклидовы дистанции между тремя видами крыс по шести признакам — результатам измерений препуциальных желез [22]. При расчете по размерам желез самцов *R. rattus* и *R. lutreolus* оказались в одной группе и отличались от пасюка, в то же время как при расчете по размерам препуциальных желез самок в один кластер попали серая и черная крысы.

Неравномерность преобразований видна и среди характеристик газообмена и терморегуляции крыс. Сопоставляя литературные данные, П. А. Пантелеев [15] пришел к выводу о том, что синантропные крысы *Rattus* не выделяются среди грызунов высокой степенью химической терморегуляции. Пасюка и черную крысу он отнес ко второй группе видов, имеющих среднюю

интенсивность химической терморегуляции, а туркестанскую — к третьей — с низкой интенсивностью химической терморегуляции. Однако по разным характеристикам химической терморегуляции и черная и серая крысы попадают то во вторую, то в третью группы.

Мы попытались разобраться в отношениях видов по данным о потреблении крысами кислорода, опубликованным в книгах А. Д. Слонима [18, табл. 29, рис. 55] и П. А. Пантелеева [15, табл. 26]. Для 18 географических и видовых форм крыс по шести признакам (газообмен при 10, 15, 20, 15 и 30 °С) и эвклидовым дистанциям построены дендрограммы методами средней связи (UPGMA), ближайшего соседа, центроидным и медианным. Оказалось, что по признакам, взятым в качестве независимых, пасюки, испытанные в разных местах Европы (от Мурманска и Санкт-Петербурга до Крыма, Сухуми и Апшерона), и белые крысы чаще всего составляют несколько близких групп. К ним ближе всех незокии. Дистанции *norvegicus* — *rattoides* были сравнимы с дистанциями между выборками пасюков (Саратов — Апшерон) и гораздо больше, чем между некоторыми формами пасюка и незокией. В то же время разные географические и окрасочные формы черной крысы попадали в наиболее удаленные друг от друга кластеры, а в один кластер с *R. rattus alexandrinus*, испытанной в Санкт-Петербурге, попали испытанные там же белые крысы *R. norvegicus*.

При использовании разных методических подходов на внутривидовом уровне их результаты иногда хорошо совпадают. Классический пример этого — результаты изучения популяций черной крысы на Галапагосских островах [25]. В этой работе выявлен высокий уровень соответствия между результатами морфометрического, фенетического (по неметрическим вариациям костей) и изоферментного анализов по 37 локусам. Другой пример неплохого соответствия — дифференциация пасюка на Урале. С помощью цитогенетического анализа и сравнения вторичной структуры ДНК обнаружены различия между существующими менее сотни лет колониями пасюков Уфы и Екатеринбурга [13, 20]. Дискриминантный анализ по наборам внешних размеров тела или черепа позволил установить, что морфологическая дифференциация пасюков Уфы и Екатеринбурга тоже весьма существенна. Крысы Башкирии и Среднего Урала различаются ничуть не меньше, чем крысы этих двух и более южных популяций (Кубани, Поти или Ташкента). В то же время морфологическая дифференциация черной крысы не коррелирует с ее кариотипической эволюцией [2].

Сравнивая виды крыс по разным системам признаков, гораздо чаще видишь случаи несовпадения результатов классификации. Несколько примеров несовпадения результатов изучения генетических дистанций между крысами по изоферментам и результатов межвидовых скрещиваний приведены в книге «Серая

крыса» [17, гл. 1]. По нашим данным (рис. 2), дискриминантный (канонический) анализ размеров 30 выборок самцов по пяти экстерьерным признакам показал, что размеры туркестанской крысы тяготеют к размерам черной и оба вида достаточно удалены от выборок пасюка. Такой же результат получен и по восьми размерам черепа. В то же время известно, что кариотипическую дифференциацию черной крысы считают первой ступенью эволюции к другим видам подрода [10]. Из ее кариотипа выводят кариотип серой, из которого, в свою очередь,— кариотип туркестанской крысы [2]. Напомним о сходстве туркестанской крысы и пасюка по некоторым характеристикам размножения или химической терморегуляции.

Разная дифференциация крыс по разным системам признаков видна даже в том случае, если ограничиться видами одной и той же страны, например, Таиланда или Вьетнама. К примеру, по данным Маршалла [23], легко построить график, на котором соотнесены индексы хвоста 23 видов крыс с индексом длины черепа (% от длины тела). На этом графике в одну и ту же группу видов попали, например, пасюк и серебристобрюхая крыса, помещенные Т. С. Бекасовой [2] на разные ветви схемы эволюции кариотипа. Напротив, близкие по кариотипу крысы *R. exulans*, *R. argentiventer* и *R. losea* были удалены на этом графике друг от друга не меньше, чем, например, такие далекие виды, как *R. rattus* и *R. Edwardsi*. Напротив, довольно схожие по кариотипу *losea* и *nitidus* были почти идентичны и по соотношению морфологических индексов.

Метод, с помощью которого мы сравнили поведение крыс, позволяет улавливать довольно тонкие генетические, экологические (иногда лишь родовые) различия в работе системы «быстрого реагирования», т. е. существенные для выживания зверьков особенности работы нейрофизиологических и поведенческих систем даже в первые секунды встречи с новой и опасной обстановкой [3, 4]. На рис. 3 показан результат сравнения серии видовых форм крыс по средним для выборок характеристикам «горизонтальной активности» — числу 20-сантиметровых квадратов ярко освещенной площадки, пересеченных зверьками за 6 мин опыта, и «вертикальной активности» — числу вставаний вверх (подобно суслику) или подпрыгиваний за это же время. Дифференциация поведения в хромосомно-дифференцированном подроде *Rattus* была приблизительно такой же, как у хромосомно-дифференцированных серых полевок или песчанок *Meriones* и приблизительно такой же, как у хромосомно-мономорфных полевок *Alticola*. С другой стороны, у крыс она больше, чем у хромосомно-дифференцированных мышовок, слабо хромосомно-дифференцированных лесных полевок и хромосомно-мономорфных настоящих леммингов. Следовательно, скорости дифференциации двух систем признаков — хромосомной и поведенческой — у грызунов так же различны, как и скорости морфо-

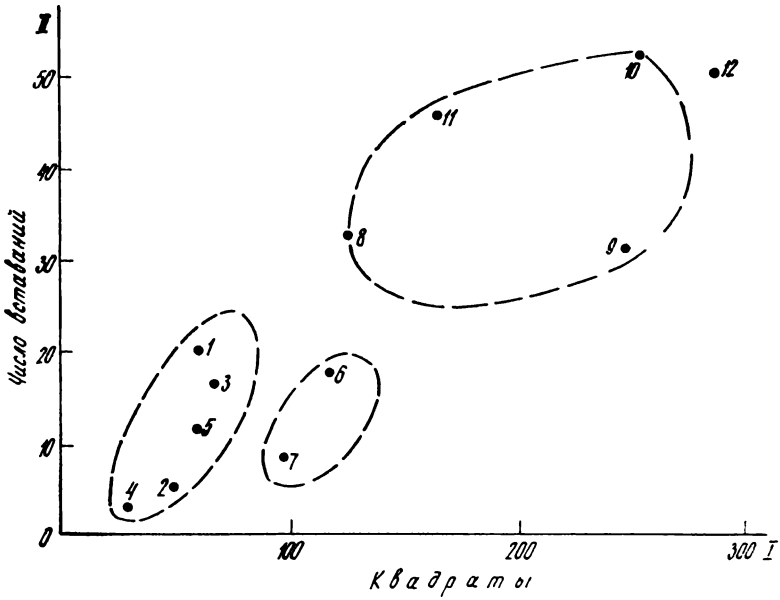


Рис. 3. Соотношение между средними горизонтальной (*I*) и вертикальной (*II*) активностью (за 6 мин) видовых форм крыс в стрессовых условиях:

1 — пасюки Итуруп (самцы), *2* — полуодомашненные пасюки К. Л. Ляпуновой (самцы), *3* — то же (самки), *4* — то же (крысята), *5* — белые лабораторные пасюки (самки), *6* — незокии (самцы), *7* — то же (самки), *8* — корабельные черные крысы (самцы), *9* — то же (крысята), *10* — черные крысы «Калинкино» (Липецкая обл., самцы), *11* — то же (самки), *12* — вьетнамские крысы Эдвардса

логической и хромосомной эволюции [7]. Дифференциация поведения не соответствует и таксономической близости видов крыс. На рис. 3 видно, что по соотношению двух параметров поведения пластинчатозубая ближе к серой крысе, а черная — к вьетнамской крысе Эдвардса. Судя по этим характеристикам, поведение в стрессовых условиях больше отражает образ жизни, чем родственные отношения крыс.

Последний пример выявления видовых различий, результат которых не совпадает с результатами других классификаций крыс,— оценка гетерозиготности популяций. Уровень гетерозиготности может коррелировать с размером популяции и у одного и того же вида (например, у черной крысы) может варьировать от 0,8 до 6 %, т. е. перекрывать видовые различия. Но по его средним величинам видна тенденция. При усреднении результатов работ по этому вопросу [21, 24, 25] выделяются три группы видов: первый уровень гетерозиготности от 2,1 до 2,3 % (*R. norvegicus*, *R. tiomanicus*, *R. exulans*), второй — 4,1—5 % (*R. rattus*, *R. argentiventer*), третий — 8,8 % (*R. diardii*). Интересно, что два близких по гетерозиготности вида первой группы

(*R. norvegicus* и *R. tiomanicus*) соответствуют одной ветви, а принадлежащая той же группе *R. exulans* — другой ветви на схеме эволюции кариотипов, составленной Т. С. Бекасовой [2]. Не соответствует средняя для вида гетерозиготность также и образу жизни крыс.

Противоречия в классификациях крыс могут быть вызваны сочетанием нескольких причин. Одна из них — сформулированное Н. И. Вавиловым общее правило относительности систематических признаков. Другая — случайности при подборе изоферментов для оценки генетических дистанций, из-за которых расчет дистанций делают не по одинаковым наборам «быстро» и «медленно» эволюционирующих признаков. При использовании кладистических методов не учтены также баланс сходств и различий, неравномерность эволюции и не преодолены затруднения, с которыми встречается кладистический анализ на уровне близких видов, особенно по разным категориям признаков [9, 14]. Весьма серьезной причиной несовпадения результатов может быть неравномерность генетических преобразований в центральных и периферических популяциях [12]. В связи с этим стоит учитывать, что большая часть мировых ареалов серой и черной крыс является периферией видовых ареалов. Именно здесь разные виды крыс вступают в новые для них конкурентные, эпизоотологические и другие отношения между собой и с другими обитателями урбанизированных и агроэкосистем, которые в течение последних тысячелетий создает человек. Векторы отбора и неравномерность преобразований здесь крыс должны быть совершенно иными, чем в центральных популяциях.

Специализация мышей и крыс не достигает высокой степени. Среди них преобладает универсальный тип животного, и этим объясняют легкость приспособления представителей семейства к жизни в самых разнообразных условиях [1]. Судя по данным Э. А. Гилевой [7, табл. 2, 7], скорость изменения числа и формы хромосом у мышей больше, чем у хомяков и песчанок, но вдвое меньше, чем у полевок. Если не считать домовую мышь, скорость хромосомной эволюции у пасюка значительно меньше, чем средняя скорость для 19 видов Muridae, и на порядок меньше, чем средняя скорость хромосомной эволюции хомяков и полевок. Три вида настоящих крыс (серая, черная и туркестанская) проявляют весьма посредственные возможности химической терморегуляции. Характер питания этих видов представляет собой варианты одной и той же пищевой стратегии всеядного грызуна, которая качественно не отличается от всеядности обыкновенного хомяка, ондатры, свиньи или человека. Эти виды крыс не выделяются среди других грызунов и какими-либо уникальными характеристиками размножения или морфологической изменчивостью. Колонизационный успех синантропных крыс связывают не с генетическим полиморфизмом, а с фенотипической пластичностью [25].

Синантропность и некоторые черты относительно высокой экологической валентности крыс интересно связать с явлением эволюционной гетерохронии признаков [5, 19]. Мы показали, что это явление наблюдается у крыс внутри каждой системы признаков, а в виде гетеробатмии — при сопоставлении разных систем. А. С. Северцов [16] рассматривает роль этого явления при адаптивной радиации таксона, когда часть дочерних групп попадает в пограничные аберрантные субзоны. Адаптация к этим условиям увеличивает гетеробатмию, чем снимает ряд ограничений, которые накладывает на эволюцию система биологических структурных координаций. Это позволяет внедриться в новую адаптивную зону, сформировать новую систему координаций и, усовершенствовав адаптации, уменьшить значение гетеробатмии. Если такая система представлений окажется приложимой к историческому времени, то интересно сопоставить виды и популяции крыс с неодинаковой исторической судьбой. В первую очередь стоит сравнить популяции крыс из локуса видового обилия (Сулавеси, Тайваня, провинции Фуцзянь и Гуандун в Китае) с популяциями в районах древнейшего земледелия, т. е. районах формирования новой адаптивной субзоны — сельскохозяйственных экосистем. Весьма своеобразными для крыс могут быть также условия в форпостных популяциях севера, пустынных районов, в трюмах кораблей и складах портов, на заводах по термической обработке мусора и некоторых местах, где особенно интенсивно проводят дератизацию. Интересно сравнить и форпостные популяции пасюков с разной исторической судьбой (например, в Мурманске, на Ямале и в Якутии). Можно считать, что в складывающихся под воздействием человека урбанизированных и агроэкосистемах неравномерность исторических преобразований признаков крыс (наряду с гетерозисными и другими явлениями) создает бесконечную цепь невидимых барьеров, которые приходится брать, совершенствуя дератизацию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аргиропуло А. И. Фауна СССР. Млекопитающие. Мыши. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 3, вып. 5.

2. Бекасова Т. С. Эволюция кариотипа крыс подрода *Rattus* (*Rodentia, Muridae*) // Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток, 1984. С. 140—158.

3. Вигоров Ю. Л. О способе анализа и сравнения ориентировочно-исследовательского поведения полевок // Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979. С. 54—74.

4. Вигоров Ю. Л. О видовых и экологических различиях ориентировочно-исследовательского поведения серии форм мелких грызунов // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980. С. 61—81.

5. Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы у грызунов и принцип компенсации функций // Докл. АН СССР. 1961. Т. 136, № 6. С. 1494—1497.

6. Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25, № 3. С. 295—324.
7. Гилева Э. А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука, 1989.
8. Давыдов Г. С. Млекопитающие (грызуны) // Фауна Таджикской ССР. Душанбе, 1988. Т. 20. С. 1—314.
9. Емельянов А. Ф., Расницын А. П. Систематика, филогения, кладистика // Природа. 1991. № 7. С. 26—37.
10. Иосида Т. Популяционная генетика черной крысы *Rattus rattus* // Вопросы общей генетики. М., 1981. С. 75—91.
11. Као Ван Шунг Грызуны Вьетнама (*Rodentia, Mammalia*). Фауна, систематика, зоогеография, экология и практическое значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990.
12. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.
13. Мирошниченко Г. П., Вальехо-Роман К. М., Гилева Э. А. Внутривидовая изменчивость организации генетического материала у серой крысы *Rattus norvegicus* Berk. // Докл. АН СССР. 1976. Т. 226, № 4. С. 947—950.
14. Павлинов И. Я. Кладистические методы в эволюционных исследованиях // Эволюционные генетические исследования млекопитающих. Владивосток, 1990. Ч. 1. С. 79—92.
15. Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: Наука, 1983.
16. Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990.
17. Серая крыса: систематика, экология, регуляция численности. М.: Наука, 1990.
18. Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.
19. Тахтаджан А. Л. Об эволюционной гетерохронии признаков // Докл. АН АрмССР. 1946. Т. 5, № 3. С. 79—86.
20. Яснова М. В., Гилева Э. А. Хромосомный полиморфизм в двух синантропных популяциях серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.) // Генетика. 1976. Т. 12, № 11. С. 165—168.
21. Baverstock P. R., Adams M., Maxson L. R., Yosida T. H. Genetic differentiation among karyotypic forms of the black rat, *Rattus rattus* // Genetics. 1983. V. 105, N 4. P. 969—983.
22. Mallick S. A. Observations on the preputial glands of three species of *Rattus* //J. Mamalogy. 1991. V. 72, N 1. P. 198—201.
23. Marchall J. T. Family Muridae: rats and mice // Mammals of Thailand, Bangkok: Assoc. Conserv. Wildlife, 1977. P. 396—487.
24. Pasteur N., Worms J., Tohari M., Iscandar D. Genetic differentiation in Indonesian and French Rats of the subgenus Rattus // Biochemical Systematics and Ecology. 1982. V. 10, N 2. P. 191—196.
25. Patton J. L., Yang S. Y., Myers P. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galapagos archipelago, Ecuador // Systematic Zoology. 1975. V. 24, N 3. P. 296—310.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

П. А. КОСИНЦЕВ, Е. Н. БОРОДИНА, А. В. БОРОДИН

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЗАЙЦА-БЕЛЯКА (*LEPUS TIMIDUS* L., 1758) ЛЕСОСТЕПНОГО ЗАУРАЛЬЯ

Описание основных краниологических признаков — составная часть любой работы, посвященной систематике млекопитающих. Гораздо реже череп становится основным объектом исследования. Несмотря на это, сейчас имеется огромная литература, где рассматривается возрастная, половая, географическая и хронографическая изменчивость краниологических признаков на внутри- и межпопуляционных уровнях. В этом плане заяц-беляк является в некотором роде исключением. Изучению изменчивости краниологических признаков посвящено три работы: К. П. Паавера [3], О. Л. Россолимо [4] и Ю. А. Филипченко [5]. Наибольший интерес имеет работа О. Л. Россолимо [4], где анализируется изменчивость семи морфометрических признаков осевого черепа по всему ареалу вида. Изменчивость нижней челюсти подробно до сих пор не рассматривалась. Знание закономерностей ее изменчивости имеет важное значение прежде всего для палеонтологических исследований, так как в ископаемом материале в относительно целом состоянии из черепа сохраняется именно нижняя челюсть. Поэтому первостепенное значение имеет изучение проявлений в размерах нижней челюсти полового диморфизма, возрастной и географической изменчивости, роли отдельных признаков в межпопуляционной и межвидовой дифференциации. Нижняя челюсть служит одним из основных объектов, по которому производится видовая идентификация ископаемых зайцев, а для этого необходимо значение предела изменчивости диагностичных признаков у рецентных видов.

Несомненно, что в одной небольшой работе невозможно охватить все перечисленные аспекты, поэтому цель данной работы — изучение в этом плане изменчивости краниологических признаков у одного вида (*Lepus timidus* L.) в пределах относительно небольшой однородной территории — лесостепного Зауралья.

Данные по краниологии зайца-беляка лесостепного Зауралья имеются только в работе О. Л. Россолимо [4], где приводятся пределы изменчивости и средние значения (с указанием ошибок) семи признаков осевого черепа для двух выборок из Челябинской обл., $n=26$ и Курганской обл., $n=11$. В результате анализа этих признаков по всему ареалу вида О. Л. Россолимо приходит к выводу о мозаичной форме изменчивости зайца-беляка в лесостепной и степной зонах Зауралья, Западной Сибири и Казахстана. По мнению исследователей [1, 2], заяц-беляк лесостепного Зауралья относится к подвиду *L. t. sibiricorum* Johans, 1923.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ АНАЛИЗА

Имеющийся в нашем распоряжении материал представлен четырьмя выборками: 1) 16 черепов (10♂, 4♀ и 2 без указания пола) и 14 нижних челюстей (9♂, 3♀ и 2 без указания пола) с севера Челябинской обл. (Буринский р-н и восточная часть Каслинского); 2) 10 черепов (3♂, 3♀ и 4 без указания пола) и 10 нижних челюстей (3♂, 3♀, 4 без указания пола) с юга Челябинской обл. (Троицкий р-он); 3) 52 черепа (30♂, 20♀, 2 без указания пола) и 46 нижних челюстей (23♂, 23♀) с севера Курганской обл. (Катайский р-он); 4) 26 черепов (11♂, 13♀, 2 без указания пола) и 24 нижних челюсти (11♂, 11♀, 2 без указания пола). Все они происходят из районов с лесостепными ландшафтами из Зауральской провинции лесостепной зоны. Наименьшее расстояние между выборками 1 и 3 — около 70 км, 1 и 4 — около 350 км. Между выборками 1 и 2, 2 и 3 расстояние около 230 км, а между 2 и 4, 3 и 4 около 280 км. Между ними отсутствуют какие-либо физические барьеры, кроме расстояния.

Всего было промерено 104 черепа и 94 нижних челюсти. Все они визуально определены как «взрослые». Анализ материала с известным индивидуальным возрастом * показал, что к этой группе визуально относятся все особи с возрастом старше 6 мес. Для изучения изменчивости осевого черепа взяты общеупотребимые признаки [2], а для изучения нижней челюсти — признаки, в наибольшей степени характеризующие ее форму и размеры, а также размеры некоторых зубов.

Череп: 1 — основная его длина, 2 — кондилобазальная его длина, 3 — скуловая ширина, 4 — длина верхнего ряда коренных зубов, 5 — длина верхней диастемы, 6 — длина носовых частей, 7 — ширина носовых костей, 8 — ширина носового отверстия, 9 — длина твердого неба, 10 — ширина *foramen incisivum*, 11 — длина *foramen incisivum*, 12 — длина скуловой дуги.

* Авторы приносят глубокую благодарность сотруднику Института экологии растений и животных УрО РАН В. В. Павлинину за возможность ознакомиться с этим материалом.

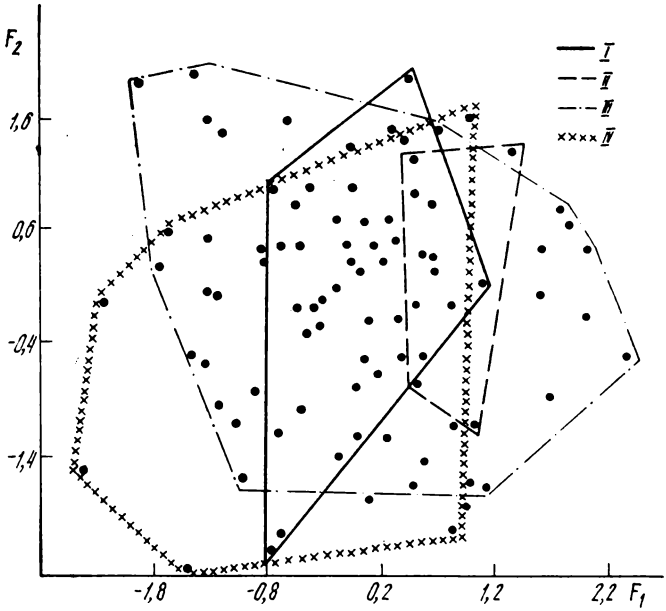


Рис. 1. Графическая интерпретация различий между выборками по признакам осевого черепа в пространстве первых двух факторных осей (F_1 и F_2):

Здесь и на рис. 3, 4, 6: *I—IV* — выборки

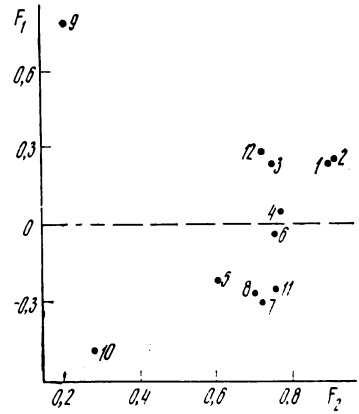


Рис. 2. Распределение признаков осевого черепа в пространстве первых двух факторных осей (F_1 и F_2):

Номера признаков см. в тексте

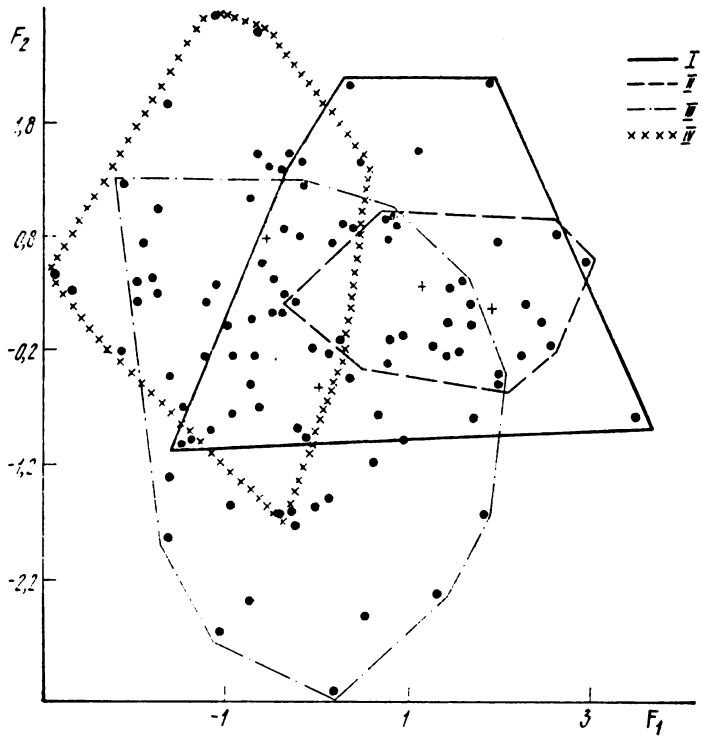


Рис. 3. Графическая интерпретация различий между выборками по признакам осевого черепа в координатах дискриминантных функций:
F_1 — функция 1, F_2 — функция 2

Нижняя челюсть: 13 — альвеолярная длина зубного ряда, 14 — альвеол, длина P_3 — P_4, 15 — длина диастемы, 16 — высота диастемы на уровне подбородочного отверстия, 17 — высота за P_3, 18 — высота перед M_1, 19 — длина от альвеолы I_1 до заднего края альвеолы M_3, 20 — длина от подбородочного отверстия до переднего края диастемы, 21 — длина от подбородочного отверстия до заднего края альвеолы M_3, 22 — длина от подбородочного отверстия до переднего края альвеолы P_3, 23 — длина от подбородочного отверстия до переднего края альвеолы M_1, 24 — толщина челюсти под M_1, 25 — ширина I_1, 26 — переднезадний поперечник I_1, 27 — длина P_3, 28 — ширина P_3, 29 — высота нижней челюсти у P_3.

Для статистической обработки промеров черепа использовали программу, разработанную в ВЦ ИЭРиЖ УрО АН СССР. Поскольку задачи работы имеют как классификационную, так и дискриминантную сторону, были выбраны методы факторного, кластерного и дискриминантного анализов. При интерпретации данных факторов анализа рассматривали только факторы, на

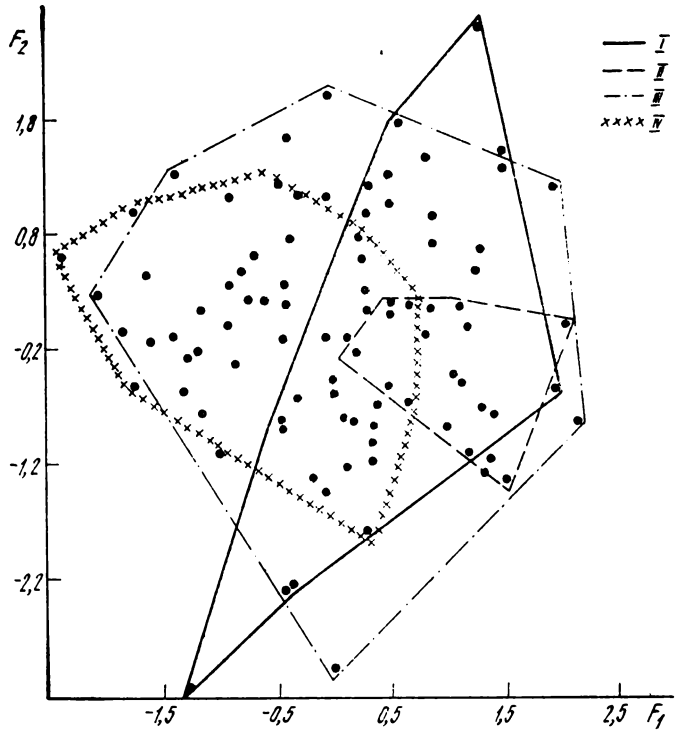


Рис. 4. Графическая интерпретация различий между выборками по признакам нижней челюсти в пространстве первых двух факторных осей (F_1 и F_2)

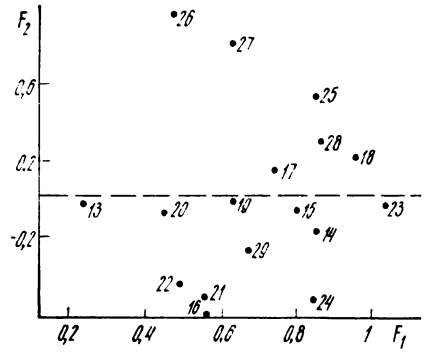


Рис. 5. Распределение признаков нижней челюсти в пространстве первых двух факторных осей (F_1 и F_2) (объяснение в тексте)

которые приходится более 75 % общей дисперсии, а значимыми для фактора признаками считались те, чей вклад в фактор был более 0,50. По указанным выше причинам осевой череп и нижнюю челюсть анализировали отдельно.

Имеющийся в нашем распоряжении материал не позволяет рассмотреть все формы изменчивости. В каждой выборке материал представлен за ряд лет, что не позволяет описать хронографическую изменчивость. Возрастную изменчивость также не анализировали, так как был выделен всего один возрастной класс — «взрослые». Подобная группировка материала позволяет в неявном виде учесть хронографическую и возрастную изменчивость.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Череп. Факторный анализ. На первые четыре фактора приходится 76 % общей дисперсии, из них на первые два — 60 %. Вклад более 0,50 в формирование первого фактора внесли все признаки, кроме 9 и 10 (они в основном участвовали в формировании второго фактора). Вклад признаков в формирование остальных факторов, за одним исключением (вклад признака 10 в фактор 4 — 0,65) — менее 0,50. Особи в координатных осях первого и второго факторов образуют единую группу (рис. 1). График нагрузок двух первых факторов приведен на рис. 2.

Дискриминантный анализ. Выделено три дискриминантных функции, но статистически значимы только первые две. Выборки в их координатах значительно перекрываются (рис. 3). Наибольший вклад в значение первой дискриминантной функции вносит кондилобазальная длина. Ее стандартизированный коэффициент 1,07, значения коэффициентов остальных признаков менее 0,71. Наибольший вклад в значения второй дискриминантной функции вносит основная длина; стандартизированный коэффициент равен —1,68, значения остальных коэффициентов менее 0,737.

Нижняя челюсть. Факторный анализ. На первые пять факторов приходится 76 % общей дисперсии, из них на первые два — 52 %. Вклад (более 0,50) в формирование первого фактора внесло 11 признаков (14, 15, 17—19, 23—25, 27—29), второго — четыре признака (16, 25—27), третьего — два признака (19 и 20), четвертого и пятого — по одному признаку (соответственно 22 и 13). Вклад признаков в остальные выделившиеся факторы, за одним исключением (вклад признака 13 в фактор шесть — 0,61), менее 0,50. Особи в осях первого и второго факторов образуют единую группу (рис. 4). График нагрузок первых двух факторов приведен на рис. 5.

Дискриминантный анализ. Выделено три дискриминантных функции, но статистически значимы только две. Рас-

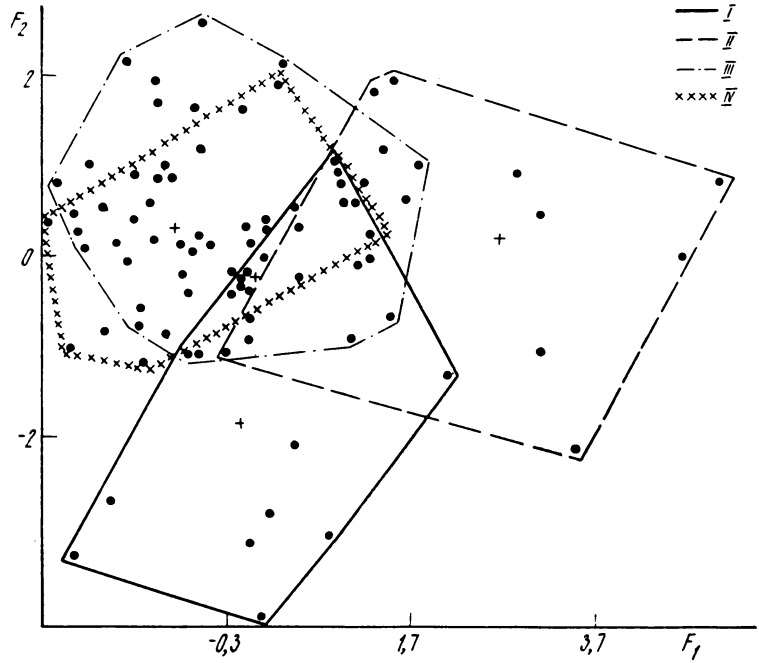


Рис. 6. Графическая интерпретация различий между выборками по признакам нижней челюсти в координатах дискриминантных функций F_1 и F_2

пределение особей в их координатах показывает, что полной дискриминации выборок нет (рис. 6). Следует отметить, что на нижней челюсти выборки дискриминируются существенно лучше, чем по черепу. Наибольший вклад в значение первой дискриминантной функции вносят два признака — 21 и 27. Их стандартизированные коэффициенты соответственно равны —1,03 и 1,26. Значения остальных коэффициентов менее 0,84. Наибольший вклад во вторую функцию вносят три признака — 15, 18 и 28. Соответствующие стандартизированные коэффициенты равны —1,38; 1,37 и —1,21. Остальные коэффициенты имеют значения меньше 0,74.

Для изучения проявления полового диморфизма в размерах нижней челюсти выполнен дискриминантный анализ трех выборок: самцов, самок и особей без указания пола. Выделено две статистически значимых функции, в координатах которых все три выборки сильно перекрываются, а особей неопределенного пола нельзя достоверно отнести к какому-либо полу. Наибольший вклад в значения первой дискриминационной функции вносят три признака: 22, 25 и 27. Их стандартизированные коэффициенты равны 0,96; —1,02 и 2,19. Значения остальных — менее 0,82. В значении второй функции наибольший вклад вно-

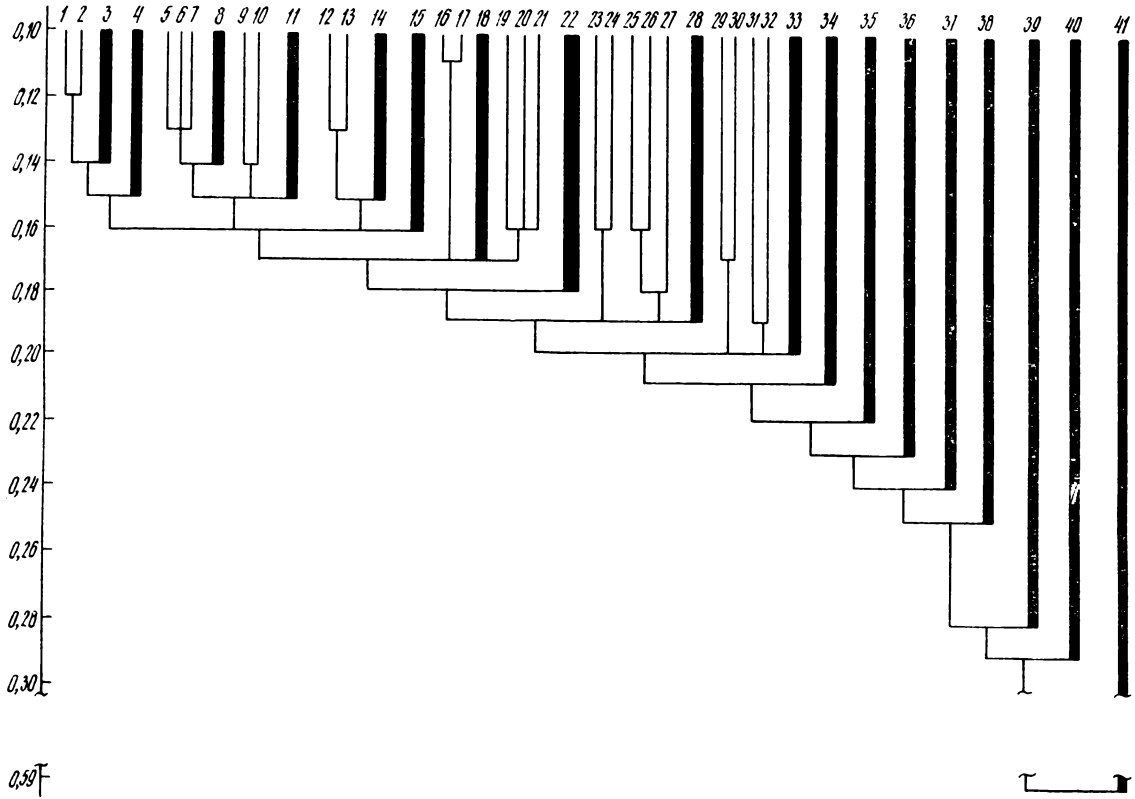


Рис. 7. Дендрограмма сходства особей по суперпризнакам нижней челюсти (объяснение в тексте)

сят два признака — 18 и 25. Соответствующие стандартизированные коэффициенты равны 1,23 и —1,03. Остальные имеют значения менее 0,89.

Кластерный анализ. В качестве исходных данных взяты координаты объектов в факторном пространстве по пяти первым факторам, полученным в ходе анализа признаков нижней челюсти. Результаты представлены в виде дендрограммы (рис. 7). Кластеров, содержащих особей одной только группы (пол или выборка), нет.

В факторном анализе признаков осевого черепа выделено четыре основных фактора, причем вклады признаков в формирование факторов 3 и 4 очень небольшие. В факторном анализе признаков нижней челюсти выделено пять основных факторов, а вклады признаков в формирование факторов 3—5 заметно больше. Это свидетельствует о меньшей корреляции изученных признаков на нижней челюсти по сравнению с осевым черепом. На это же указывают графики нагрузок первых двух факторов (см. рис. 2 и 5). Однако и по осевому черепу и по нижней челюсти рассмотренные выборки в факторных осях представляют собой единую группу. В кластерном анализе рассмотрены особи по «суперпризнакам», т. е. параметрам, характеризующим в целом нижнюю челюсть (их доля — 76 % общей дисперсии).

На дендрограмме (рис. 7) утолщенной линией выделены кластеры, в которые входят несколько особей с одинаковой дистанцией; 1—41 — номера кластеров, I—IV — номера выборок. Получилось следующее распределение особей.

1 (II — 1?); *2* (II — 1♂); *3* (I — 2♂, III — 3♂, IV — 1?); *4* (I — 1♂1♀, III — 3♂); *5* (III — 1♀); *6* (III — 1♂); *7* (IV — 1♀); *8* (III — 1♂, IV — 1♂1♀); *9* (III — 1♀); *10* (IV — 1♂); *11* (III — 1♀1♂); *12* (I — 1♂); *13* (II — 1♀); *14* (III — 2♀, IV — 3♂1♀1?); *15* (II — 2♀, III — 1♂1♀, IV — 1♂1♀); *16* (I — 1♀); *17* (III — 1♂); *18* (I — 1♂, II — 1♂, III — 3♀, IV — 2♀); *19* (III — 1♀); *20* (III — 1♀); *21* (III — 1♀); *22* (II — 1♀1?, III — 1♀2♂, IV — 1♂); *23* (I — 1?); *24* (III — 1♀); *25* (III — 1♂); *26* (II — 1♂); *27* (I — 1♂); *28* (III — 2♂3♀; IV — 2♂2♀); *29* (III — 1♂); *30* (IV — 1♂); *31* (III — 1♀); *32* (III — 1♂); *33* (I — 1♂, II — 1?, III — 3♂); *34* (I — 1♂, III — 1♀, IV — 1♀); *35* (III — 1♂, IV — 1♂); *36* (I — 1♀, III — 1♂); *37* (III — 1♂); *38* (I — 1♂, II — 1?); *39* (IV — 1♀); *40* (I — 1?); *41* (III — 1♂).

В результате получена дендрограмма, где равнозначными кластерами являются и отдельные особи и их совокупности. Причем в эти совокупности попадают особи разного пола и из различных выборок (см. рис. 7). Это указывает на отсутствие различий по рассмотренным признакам в строении нижней челюсти между полами и разными выборками. Результаты дискриминантного анализа показывают, что, не зная распределения особей по выборкам, можно говорить о значительном сходстве зайцев-беляков Зауралья. При анализе признаков осевого чере-

па за пределами основного «облака» оказывается 11—12 особей (см. рис. 3), т. е. 10—11 % от всей выборки; нижней челюсти (см. рис. 6) — 13—14 особей, т. е. 14—15 % от всей выборки. По строению нижней челюсти (см. рис. 6) наиболее схожи особи из более удаленных выборок (3 и 4, расстояние около 280 км), чем из близко расположенных (например, выборки 1 и 3, расстояние 70 км). Это свидетельствует о том, что различия (сходство) в строении нижней челюсти зайца-беляка лесостепного Зауралья слабо связаны с изоляцией расстоянием, т. е. направленность в изменении ее размеров отсутствует. Это согласуется с выводом О. Л. Россолимо [4] о мозаичной изменчивости краниологических признаков зайца-беляка в лесостепной зоне.

Для того чтобы определить, насколько основные дискриминирующие признаки различаются в разных выборках, их средние значения сравнивали по t-критерию. Оказалось, что по признакам (1 и 2) осевого черепа выборка 4 статистически достоверно (на 1 % или 0,1 %-м уровне значимости) отличается от всех остальных, тогда как по распределению особей в координатах дискриминантных функций все выборки значительно перекрываются (см. рис. 3). Это же отмечено и для выборки 2. Для основных дискриминирующих признаков нижней челюсти (15, 18, 21, 27, 28) статистически значимые различия имеются только в единичных случаях (в пяти из 30 парных сравнений), хотя выборки заметно различаются (см. рис. 6).

Таким образом, результаты сравнения выборок по отдельным признакам не соответствуют результатам сравнения по совокупности признаков. Дискриминантный анализ признаков нижней челюсти и осевого черепа показал, что первые особи имеют большую изменчивость, чем вторые (см. рис. 3, 6).

Результаты всех трех видов анализа краниологических признаков зайца-беляка лесостепного Зауралья хорошо согласуются между собой и позволяют сделать следующие выводы.

1. Изменчивость морфологических признаков нижней челюсти выше, чем осевого черепа.

2. Половой диморфизм в размерах нижней челюсти выражен слабо.

3. В относительно однородной среде, при рассмотренных масштабах изоляции расстоянием, различия в размерах нижней челюсти не зависят от расстояния между выборками.

4. По краниологическим признакам зайцы-беляки лесостепного Зауралья однородны. Их изменчивость имеет ненаправленный, т. е. мозаичный [4] характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гуреев А. А. Фауна СССР. Зайцеобразные. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3, вып. 10.

2. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 4.

3. Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1965.

4. Россолимо О. Л. Очерк географической изменчивости черепа зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) // Млекопитающие. М., 1979. Т. 18. С. 215—240.

5. Филипченко Ю. А. Изменчивость и наследственность черепа у млекопитающих // Русский архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Спб., 1916. Т. 1, вып. 2. С. 311—403.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3
Рыбников Д. Е. Изменчивость структуры генома в двух родах полевок Microtinae, Rodentia 4
Габитова А. Т., Москвитина Н. С. Внутри- и межпопуляционная изменчивость краниометрических признаков обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в хромосомно моно- и полиморфных популяциях 11
Васильев А. Г., Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье 37
Прушинская Н. М., Большаков В. Н., Гилева Э. А. Изменчивость краниологических признаков копытного лемминга в постнатальном онтогенезе 52
Бородин А. В. Построение филогенетических классификаций рецентных и ископаемых млекопитающих с применением различных алгоритмов эволюционных изменений морфологических признаков . . 75
Васильев А. Г., Шарова Л. П. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале 94
Чепраков М. И. Особенности морфооблика лабораторных колоний леммингов и проявление межвидовых различий на фоне этих особенностей 109
Вигоров Ю. Л. О неравномерной дифференциации видов настоящих крыс по разным системам признаков 123
Косинцев П. А., Бородина Е. Н., Бородин А. В. Изменчивость краниологических признаков зайца-беляка (*Lepus timidus* L., 1758) лесостепного Зауралья 133

УДК 575.852

Изменчивость структуры генома в двух родах полевок — Microtinae, Rodentia. Рыбников Д. Е. // Морфологичнская и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Приведены результаты исследования структуры генома в двух группах полевок. Обсуждается взаимосвязь между особенностями структуры генома, морфологическими и цитогенетическими характеристиками. Авторы пришли к выводу о том, что изменения соотношений кинетических фракций вряд ли обязательны при молекулярных преобразованиях, сопровождающих процессы видообразования.

Табл. 1. Библиогр. 23 назв.

УДК 599.363+591.5+575.2

Внутри- и межпопуляционная изменчивость краниометрических признаков обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в хромосомно моно- и полиморфных популяциях. Габитова А. Т., Москвитина Н. С. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

На основании описания хромосомных наборов обыкновенной бурозубки из Южно-Уральского заповедника (Башкирия, Белорецкий р-он) и заповедника Малая Сосьва (Тюменская обл., Советский р-он) в хромосомно поли- и мономорфной популяциях соответственно проведено сравнительное изучение уровня внутрипопуляционной изменчивости краниометрических признаков. Для исследования межпопуляционной изменчивости использовали три географически удаленные популяции (дополнительно к названным двум выше — Телецкое озеро).

Табл. 5. Ил. 2. Библиогр. 54 назв.

УДК 575.22 : 591.525

Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье. Васильев А. Г., Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Методами популяционной морфологии (многомерный краниометрический анализ) и фенетики (оценка фенетических дистанций по комплексу фенов неметрических признаков черепа) изучены внутривидовая дифференциация и популяционная структура обыкновенной слепушонки в Южном Зауралье. Установлены относительно высокая устойчивость фенооблика популяций во времени и высокое соответствие морфометрического облика взаимному географическому положению выборок, что связывается с тем, что ведущим фактором популяционной дифференциации этого малоподвижного вида — землероек является исторически складывающаяся экологическая уникальность каждого местообитания. При этом выявлена скрытая эпигенетическая структурированность вида и на ее основе описаны вероятные пути исторического формирования изученного участка ареала. Имеющиеся факты убеждают в значительной устойчивости популяционной структуры вида в пространстве и во времени, а также свидетель-

ствуют о постепенном и последовательном освоении слепушонкой Южного Зауралья.

Табл. 6. Ил. 4. Библиогр. 21 назв.

УДК 599. 323.4

Изменчивость краниологических признаков копытного лемминга в постнатальном онтогенезе. Прушинская Н. М., Большаков В. Н., Гилева Э. А. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Описаны результаты изучения изменчивости девяти общепринятых краниологических признаков у двух подвидов копытного лемминга: *Dicrostonyx torquatus torquatus* Pall., 1779 (номинативный подвид) и *D. t. chionopaes* Allen, 1914 (якутский подвид), 972 и 833 экз. соответственно, в постнатальном онтогенезе, родившихся в экспериментальном виварии Института экологии растений и животных УрО АН СССР. Все лемминги были распределены на 12 возрастных групп с интервалом в один месяц и в группу 13 включены животные старше года. Анализ изменчивости проводили без учета пола по каждому подвиду отдельно.

Показано, что увеличение большинства признаков черепа у копытного лемминга в основном заканчивается к восьмидесятимесячному возрасту, причем у якутского подвида этот период несколько сжат.

Наибольший прирост наблюдали в первые два-четыре месяца жизни зверьков. Межглазничная ширина достигает своих максимальных размеров в первый месяц онтогенеза. У взрослых копытных леммингов якутского подвида размеры черепа бо́льшие, чем у номинативного, по шести из изученных признаков, причем кондилобазальная длина и межглазничная ширина больше во всех тринадцати изученных возрастных группах. По длине зубного ряда и наибольшей высоте черепа подвиды не различаются. Вариабельность абсолютных размеров и индексов невелика и укладывается в пределы, характерные для других грызунов. Выявленная на лабораторных колониях копытных леммингов общая зрелость черепа в разные возрастные периоды соответствует общепринятому делению грызунов на возрастные группы и наряду с другими критериями может быть использована в качестве дополнительного для установления возраста зверьков из природных популяций.

Табл. 6. Ил. 4. Библиогр. 52 назв.

УДК 509.323.4

Построение филогенетических классификаций рецентных и ископаемых млекопитающих с применением различных алгоритмов эволюционных изменений морфологических признаков. Бородин А. В. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

В разных вариантах работы программ DOLLOP и PENNY пакета программ PHYLIP [7] для шести видов полевок *Cl. rutilus, Cl. glareolus, A. macrotis lemminus, A. argentatus, D. torquatus)* и *M. auratus* в качестве внешней группы построено восемь вариантов топологии дендрограмм. Выбор видов обусловлен нетривиальными данными по ДНК-ДНК-гибридизации для этих видов.

Варианты работы программ рассматриваются как разные алгоритмы эволюции признаков. В качестве возможных вариантов филогении выбрано четыре дерева, при построении которых преобразования признаков не противоречили палеонтологическим данным. По топологии ни одна из полученных дендрограмм полностью не совпала с молекулярной филогенией. Общими являются — отдельная ветвь развития копытных леммингов и возможная большая степень родства *Cl. rufocanus* и *A. macrotis*, чем это предполагалось до недавнего времени.

Библиогр. 11 назв.

УДК 575.22 : 591.551

Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале. Васильев А. Г., Шарова Л. П. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Количественно соотнесены масштабы хронографической (внутрипопуляционной) и географической (межпопуляционной) изменчивости экстерьерных и краниометрических признаков и на основе этого сделана попытка выявить популяционную структуру обыкновенной бурозубки на Урале с использованием методов многомерного морфометрического анализа. Установлена неожиданно высокая лабильность фенооблика у обыкновенной бурозубки: хронографическая изменчивость может быть сопоставима с различиями между соседними или смежными популяциями. Анализ географической изменчивости краниометрических признаков позволяет предположить, что на территории Урала обитают, по крайней мере, два подвида обыкновенной бурозубки.

Табл. 6. Ил. 6. Библиогр. 25 назв.

УДК 599.323.4 : 591.471.4

Особенности морфооблика лабораторных колоний леммингов и проявление межвидных различий на фоне этих особенностей. Чепраков М. И. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Экстерьерные и краниометрические характеристики взрослых леммингов, рожденных в лаборатории, и основателей лабораторных колоний (собственные данные) сравнивали с характеристиками животных из природных популяций, взятыми из литературы. Также оценивали устойчивость межвидовых различий по сравниваемым признакам. В работе использованы материалы по четырем видам настоящих леммингов: сибирскому, норвежскому желтобрюхому и амурскому. Сибирский лемминг представлен двумя подвидами. Установлены особенности морфооблика лабораторных колоний леммингов по сравнению с животными из природы. В подавляющем большинстве случаев эти особенности свойственны уже основателям лабораторных колоний. Однако автор считает, что обнаруженные особенности морфооблика лабораторных леммингов связаны не только с эффектом основателя (выборки). По мнению автора, в тех случаях, когда изменения морфометрических признаков имеют одну и ту же направленность во всех пяти колониях всех четырех видов, их следует рассматривать в качестве приспособлений к лаборатор-

ным условиям, которые проявляются в полной мере уже у основателей.

Межвидовые различия по большей части достаточно устойчивы и проявляются даже на фоне изменений морфооблика, возникающих у животных в лаборатории.

Табл. 4. Библиогр. 26 назв.

УДК 591.5 : 599.323.4

О неравномерной дифференциации видов настоящих крыс по разным системам признаков. Вигоров Ю. Л. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Проведенное по большим коллекциям изучение морфологических признаков настоящих крыс Евразии позволило выявить диагностические для видов соотношения признаков, видоспецифические реакции размеров тела и черепа на климатические условия местности и оценить дистанции между серой, черной, туркестанской и малой крысами. Морфологическая дифференциация пасюка на Урале соответствует данным о его цитогенетической и биохимической дифференциации, в то время как морфологические различия разных видов крыс не соответствуют их различиям по поведению в стрессовых условиях «открытого поля», характеристикам их размножения, характеру питания и цитогенетическим характеристикам. Эти противоречия в близости видов по разным категориям признаков объясняются неравномерностью темпов преобразования органов или проявлением принципа гетеробатмии. Дифференциация крыс, четко заметная и по-разному идущая на разных участках видовых ареалов, вероятно, послужит обоснованию географически дифференцированной тактики дератизации и поможет осветить действительную причину немалой экологической пластичности и синантропности видов крыс.

Ил. 3. Библиогр. 25 назв.

УДК 591.15 : 591.471.4 : 599.325.1

Изменчивость краниологических признаков зайца-беляка (*Lepus timidus* L., 1758) **лесостепного Зауралья.** Косинцев П. А., Бородина Е. Н., Бородин А. В. // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Проведен факторный, дисперсионный и кластерный анализы по 12 признакам на осевом черепе и 17 признакам из нижней челюсти четырех выборок зайца-беляка лесостепного Зауралья (Челябинская и Курганская области). Общий объем материала: 104 осевых черепа и 94 нижних челюсти.

Методами факторного, дисперсионного и кластерного анализов изучали половую и географическую изменчивость. Полученные результаты согласуются друг с другом и позволяют сделать следующие выводы.

1. Изменчивость нижней челюсти выше, чем черепа.

2. Половой диморфизм в размерах нижней челюсти выражен слабо.

3. В относительно однородной среде, при рассмотренных масштабах изоляции расстоянием, различия в размерах нижней челюсти не зависят от расстояния между выборками.

4. По краниологическим признакам зайцы-беляки лесостепного Зауралья однородны. Их изменчивость имеет мозаичный характер.

Ил. 7. Библиогр. 5 назв.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендовано к изданию ученым советом Института экологии растений и животных и НИСО УрО РАН по плану выпуска 1992 г.

Редактор **С. С. Гаврилова**
Художник **М. Н. Гарипов**
Техн. редактор **Е. М. Бородулина**
Корректоры **Н. В. Каткова, А. В. Курленко**

НИСО № 231(90)—1779. Сдано в набор 20.04.92. Подписано в печать 31.08.92. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Печать высокая. Гарнитура литературная. Усл. п. л. 9,5. Уч.-изд. л. 11,5. Тираж 600. Заказ 144.
Цена с — 1779.

620219, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202.
Институт экологии растений и животных.
Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.