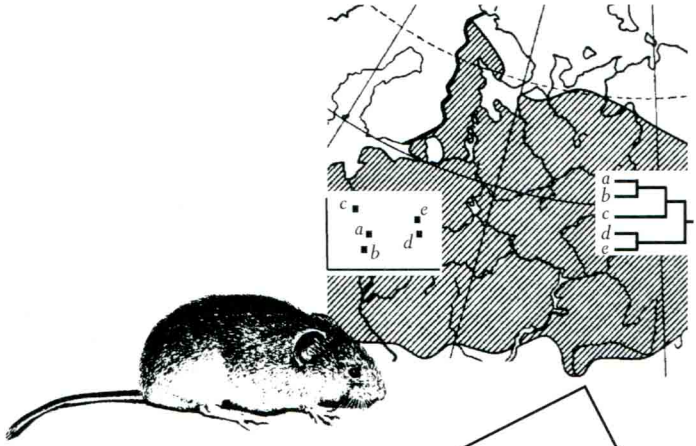
А.Г.Васильев, И.А.Васильева,
В.Н.Большаков

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА

(ХРОНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД)



Труды ученых УрО РАН

серия "Биология"

Издательство "Екатеринбург"

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское Отделение
Институт экологии растений и животных

А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА

(ХРОНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД)

Екатеринбург
2000

Материалы монографии подготовлены в ходе исследований, проведенных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (98-04-48594)

ISBN 5-88464-022-6

УДК 574.3:575.82
ББК 28.081
В 191

Ответственный редактор д.б.н. И.М. Хохуткин
Рецензент д.б.н., проф. Ю.И. Новоженов

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). — Екатеринбург, Изд-во «Екатеринбург», 2000. — 132 с.

В монографии впервые обобщены результаты хроно-географического анализа популяционной структуры и внутривидовой дифференциации двух модельных видов млекопитающих. В основу книги положены материалы, полученные в ходе многолетних популяционно-морфологических и фенетических исследований авторов на Урале и прилегающих территориях. В книге рассмотрены фундаментальные проблемы, связанные с изучением роли и эффективности пространственной изоляции как фактора внутривидовой дифференциации и микроэволюции. На примере разных таксономических групп животных показано, что влияние изоляции расстоянием на процесс экологической, морфологической и феногенетической диверсификации популяций на сплошном участке ареале может быть сопоставимо по эффективности с действием полной изоляции. Авторами проведен корреляционный анализ географических расстояний, морфологических и генетических дистанций между популяционными группировками на основе оригинальных многолетних данных по модельным видам животных. Обсуждаются результаты эволюционно-экологического анализа репаративных популяционных процессов на разных уровнях видовой иерархии: от внутрипопуляционных группировок различного ранга до резко дифференцированных подвидов. Полученные авторами результаты вносят существенный вклад в развитие фундаментальных представлений о становлении и механизмах поддержания устойчивости популяционной структуры вида в условиях усиления антропогенного пресса на природные популяции. Книга представляет интерес для экологов, эволюционистов, популяционных морфологов и генетиков, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов, а так же широкого круга читателей, которым небезразличны проблемы эволюционной экологии и фенетики популяций.

Табл. 35, Рис. 20, Библиограф. 177 назв.

© Коллектив авторов, 2000

© Оформление. Издательство «Екатеринбург», 2000

ПРЕДИСЛОВИЕ

Научное мировоззрение возникает не на пустом месте. Мысль о том, что внутривидовая дифференциация протекает на наших глазах, причем судьба каждой популяции неповторима, так как на земном шаре нет двух совершенно одинаковых в экологическом отношении мест, а поэтому каждая популяция исторически формируется в уникальной среде с неповторимой констелляцией условий, вполне могла принадлежать Станиславу Семеновичу Шварцу, хотя на бумаге и не была им так сформулирована. Иными словами, неонтологический анализ механизмов эволюционного процесса принципиально осуществим.

Академик С.С.Шварц создал эволюционно-экологическую мировоззренческую основу для понимания исторической неповторимости судьбы каждой популяции (Шварц, 1969, 1980). Он раньше других осознал то, что эволюционные процессы в большей мере замешаны на экологических, а уже потом на генетических явлениях. Достаточно вспомнить его крылатые фразы: «Виды не потому виды, что не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды» или «популяция есть форма существования вида». Эти мысли можно понимать буквально, а можно видеть за ними стратегию развития эволюционной экологии. Некоторые коллеги утверждают, что эволюционная экология не сводится только к популяционной биологии и должна описывать еще и эволюцию сообществ. Авторы книги не намерены оспаривать это, так как решение очевидно. Однако, следуя С.С.Шварцу, важно разобраться сначала с эволюционными процессами, зарождающимися на уровне популяций, а уже потом переходить к одновременно с этим протекающей коэволюции видов в сообществах и эволюции экосистем.

Метологической основой наших исследований явились фенетические подходы (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Яблоков, Ларина, 1985), опирающиеся на использование фенов — дискретных состояний неметрических пороговых признаков скелета мелких млекопитающих (Grüneberg, 1952, 1963; Berry, 1963, 1990), проявление которых в значительной степени обусловлено эпигенетическими явлениями (Уоддингтон, 1964; Шишкин, 1984). Об ограничениях и перспективных возможностях фенетики популяций, включая косвенную генетическую интерпретацию фенетических различий, много написано в нашей книге. Приобретенный авторским коллективом более чем двадцатипятилетний опыт фенетических исследований природных популяций и лабораторных колоний млекопитающих позволил уточнить некоторые понятия фенетики, концептуально и методически привести в соответствие российское и западное течения, использующие фенетические и неметрические аспекты анализа популяций.

Вероятнее всего, идея эволюционно-экологического анализа устойчивости популяционной структуры вида, основанная на хроногеографическом подходе, возникла и вызрела у авторов в неспешных разговорах в долгие теплые вечера у костра на берегу р.Сакмары во время экспедиционно-полевых работ в Оренбуржье. Первая такая экспедиционная поездка состоялась в 1972 году, а последняя — в 1997. В основу книги положены многолетние сборы данных о популяционной структуре модельного вида — рыжей полевки, на Южном Урале в Башкортостане, Оренбургской и Самарской областях. Период наблюдений за одной из популяций — сакмарской, охватывает 25 лет. Важно было попытаться количественно изучить общие закономерности и пути становления и поддержания популяционной структуры вида. Наконец, нужно отметить, что изучение популяционной структуры вида тесно связано с проблемой его популяционной организации. Об этом также пойдет речь в книге.

Важный фактор и одно из условий эволюционного процесса — пространственная изоляция. Это сегодня считается азбучной истиной. Однако обычно речь идет о полной пространственной изоляции — островной изоляции, а теоретически описанная Сьюэлом Райтом изоляция расстоянием (isolation by distance) в лучшем случае относится к категории малоизученных явлений, а в худшем исследуется только теоретически на простых математических моделях. О роли изоляции расстоянием и о количественном соотношении этой формы с полной изоляцией по их эффективности также много говорится в нашей книге. Мы постарались подробно изложить конкретные методы и подходы, а также обосновать их преимущества перед традиционными на конкретных примерах. О том, в какой мере нам удалось решить поставленные перед собой задачи, судить читателю, но есть уверенность, что именно пространственно-временной анализ популяционной структуры вида позволит всем тем, кто задумает это проделать на своих объектах, установить, в какой мере повторяются и являются общими обнаруженные нами эволюционно-экологические процессы.

Материалы, положенные в основу книги, были получены авторами в исследованиях, которые выполнялись при поддержке РФФИ в рамках проекта 98-04-48594. Часть работ выполнена при поддержке ФЦП «Интеграция». Авторы благодарны судьбе, что им посчастливилось работать вместе с академиком С.С.Шварцем и под его руководством. Его научные идеи по-прежнему в значительной мере актуальны и служили путеводной нитью в исследованиях авторского коллектива при создании книги. Особую благодарность авторы выражают чл.-корр. РАН, проф. А.В.Яблокову, проф., д.б.н. Н.В.Глотову и д.б.н. В.М.Заха-

рову за добрые советы и полезные критические замечания в области фенетической методологии и теории эволюции. За любезно предоставленные коллекционные материалы для исследований авторы благодарят доктора Фредерику Шпиценбергер (Dr. Friederike Spitzenberger) и Национальный Музей Естественной Истории Австрии (Naturhistorisches Museum, Wien, Österreich).

Авторы сердечно благодарны всем коллегам, дружеская поддержка и помощь, а часто и критические замечания которых позволили подготовить книгу: к.б.н. К.И.Бердюгину, В.И.Беляеву, Ю.К.Галактионову, д.б.н. Э.А.Гилевой, к.б.н. Н.Г.Евдокимову, В.М.Ефимову, к.б.н. А.Р.Карагезяну, д.б.н. Н.И.Лариной, д.б.н. О.А.Лукьянову, д.б.н Н.М.Любашевскому, к.б.н. Г.В.Оленеву, В.П.Позмоговой, к.б.н. А.В.Покровскому, к.б.н. Н.С.Ростовой, д.б.н. Л.Ф.Семерикову, к.б.н. В.И.Стариченко, к.б.н. В.И.Фалееву, к.б.н. М.И.Чепракову, к.б.н. А.А.Цветковой, к.б.н. Л.П.Шаровой, сотрудникам лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных ИЭРиЖ УрО РАН, а также нашим добровольным помощникам — студентам Уральского, Воронежского, Саратовского и Карагандинского университетов, чей труд содействовал сбору и обработке материала для этой книги.

ВВЕДЕНИЕ

Начиная с исследований мировых научных школ С.С.Четверикова, Ф.Г.Добржанского и С.Райта, фундаментальные представления о становлении и поддержании популяционной организации и популяционной структуры вида основывались в основном на данных популяционной генетики, а механизмы их устойчивости при этом рассматривались через призму явлений динамического адаптационного полиморфизма, закона Харди-Вайнберга, генетического дрейфа или генетико-автоматических процессов. Осознание необходимости включения в эту концепцию экологических подходов и взглядов, а также эколого-генетического и эволюционно-экологического синтеза представлений о популяционной структуре вида пришло позднее (Lerner, 1965; Шварц, 1965, 1967, 1969, 1980; Глотов, 1975, 1988; Яблоков, 1966; Яблоков и др., 1981 а; Северцов, 1990; Васильев, Большаков, 1994). Уральской школой эволюционной экологии были сформулированы пионерные взгляды на популяцию как форму существования вида (Шварц, 1969), представляющую собой с одной стороны единицу эволюционного процесса, а с другой — единую биохорологическую эколого-генетическую систему, исторически адаптирующуюся к данной констелляции абиотических и биотических условий и теоретически способную к бесконечному существованию (Шварц, 1980). Были вскрыты некоторые экологические механизмы эволюционного преобразования популяций, поддержания популяционного гомеостаза и формирования популяционной структуры вида в ходе микроэволюционного процесса (Шварц, 1967), однако до настоящего времени отсутствует целостная концепция популяционной организации и структуры вида. В мировой практике до сих пор рассматриваются лишь атрибуты популяционной организации: число, масштабы и типы популяций, а также сама по себе популяционная структура вида и ее особенности, но до сих пор неясно, как поддерживается целостность популяционной организации и структуры вида в пределах ареала; каковы механизмы ее устойчивости на сплошных участках ареала без видимых изолирующих барьеров, в быстро меняющихся условиях среды и, особенно, при антропогенной трансформации естественных экосистем. **Проблема** состоит в том, *каким образом популяции, являясь открытыми генетическими системами, устойчиво сохраняют свои особенности и свойства в пространстве и во времени*, каковы принципы и фундаментальные механизмы устойчивости популяционной организации вида. Авторский коллектив на протяжении многих лет проводит исследования в этом направлении, продолжая традиции уральской школы экологов.

ВВЕДЕНИЕ

Проблемы изучения популяционной структуры вида, выявления внутривидовой дифференциации и устойчивости фенооблика популяций тесно связаны с проблемой анализа популяционного биоразнообразия, так как формирование популяционной структуры вида — исторически длительный процесс, сопряженный со становлением диверсификации популяций и внутривидовой дивергенции (Alberch, 1980; Васильев, 1983). При этом популяционная структура вида и картина внутривидового разнообразия относительно устойчиво поддерживается в пространстве и во времени (Северцов, 1990). Под *популяционной диверсификацией* нами понимается процесс, направленный на наибольшее приспособление популяций к местным условиям, сопровождающийся возникновением устойчивых генетических, эпигенетических, фенотипических и экологических (в самом широком смысле, включая поведение) различий между ними, по которым и возможно оценить уровень внутривидовой дифференциации (Васильев,1983). Строго говоря, популяционная структура вида — во многом результат этого исторического процесса. Поэтому наиболее адекватное представление о популяционной структуре вида можно получить при последовательном изучении диверсификации популяций в пределах ареала. Если дифференциация популяций означает констатацию факта их неоднородности и абстрактную меру различий, то диверсификация характеризует содержание этих различий, природу этого расхождения. Удачные попытки фенетического и морфометрического анализа популяционной структуры вида неоднократно предпринимались как зоологами (Яблоков, Баранов, Розанов, 1981а, 1981б, 1981 в; Новоженов, 1982; Валецкий, 1987; Глубоковский, 1995), так и ботаниками (Мамаев, Махнев, 1982,1988; Семериков, 1986).

Другой важный момент заключается в том, что в силу случайных колебаний условий среды в разных участках ареала в разные годы, необходим параллельный сбор информации из изучаемых популяционных группировок. Это предполагает синхронный сбор популяционных проб из разных участков ареала в течение нескольких лет для получения адекватного представления о масштабах хронографической изменчивости каждой популяционной группировки по сравнению с географической изменчивостью. Такой подход к анализу внутрипопуляционной изменчивости можно назвать *хроно-географическим*. Он включает в себя возможность оценки степени устойчивости фенооблика популяций в пространстве и во времени, а следовательно, и потенциальную возможность выявить устойчивость популяционной структуры в пределах ареала конкретного вида.

Напомним, что проявление фенов неметрических признаков в фенотипе в значительной степени определяется внутренней средой организма, пороговыми эффектами в ходе развития (Grüneberg, 1963; Berry, Searle, 1963; Астауров, 1974; Захаров, Яблоков, 1985; Васильев, 1988),

т.е. зависит от поведения эпигенетической системы (Шишкин, 1984), или эпигенотипа по терминологии К.Х. Уоддингтона (Уоддингтон,1947, 1964). Поэтому по комплексу фенов неметрических признаков можно косвенно определить порядок эпигенетических различий между популяционными группировками, тем самым получая возможность приблизительно оценить степень не только морфологической, но и феногенетической диверсификации (Васильев, 1988, 1992).

Диверсификации популяций и становлению популяционной структуры вида способствует пространственная изоляция, которая в случае островной изоляции прекращает или резко ослабляет генетический обмен между популяциями. Это обстоятельство, в свою очередь, в разных условиях обитания и при разных векторах давления отбора неотвратимо должно приводить к адаптивному расхождению эпигенетических систем популяций и проявляться в усилении их феногенетического, морфологического и экологического своеобразия. Однако, как правило, полная изоляция встречается редко, и в большинстве случаев в пределах видового ареала осуществляется тот или иной генетический обмен между смежными популяциями. В этой связи чрезвычайно важен ответ на вопрос: какие биологические механизмы, кроме существования единой популяционной эпигенетической системы, обладающей буферными свойствами, могут обеспечивать и поддерживать феногенетическое своеобразие популяций, а следовательно, и популяционную структуру вида в условиях постоянного генетического обмена. Тем не менее, формирующаяся в ходе процесса внутривидовой дифференциации уникальность эпигенетической системы локальной популяции должна постоянно нарушаться в ходе скрещиваний с мигрантами из смежных соседних популяций. Априори не ясно, какие популяционно-экологические, эколого-генетические и эпигенетические механизмы популяционной диверсификации приводят к устойчивому сохранению популяционных особенностей и поддержанию феногенетического «своеобразия» смежных соседних популяций. Иными словами, каковы механизмы поддержания устойчивости фенооблика популяций в пространстве и во времени; как обеспечивается устойчивость популяционной структуры вида в ареале. Цель настоящей книги состоит в том, чтобы попытаться наметить пути решения этой проблемы.

ГЛАВА 1
ОЧЕРК МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ

В основу книги положены многолетние сборы материала из популяций модельных видов. Для проведения хроно-географического фенетического анализа устойчивости популяций в пространстве и во времени материал из природных популяций модельного вида — рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), целенаправленно собирался с 1972 г. по 1997 г. на Южном Урале (Оренбургская область, Башкирия), в Южном Предуралье (Самарская область) и на Среднем Урале (Свердловская, Челябинская области). Общее число репрезентативных аллохронных и аллотопных выборок по данному виду составило 38, причем, далеко не все полученные на этом материале данные использованы в этой книге.

Одна из популяций — сакмарская (окрестности г. Кувандык, Оренбургская область, пойменный лес р.Сакмары), выбранная в качестве общей ключевой точки как для географических, так и хронографических сравнений, изучалась с небольшими перерывами с 1972 по 1996 г. Наряду с этим ежегодно параллельно исследовались несколько выборок, взятых на разном удалении от основной популяции по трансектам с запада на восток и с юга на север, протяженностью до 500 км.

Другой модельный вид — красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall.). Сборы популяционных проб этого вида проводились авторами в островных борах Челябинской области (1973-1977 гг.) и в Казахстане в реликтовом Каркаралинском бору (1973), а также на Камчатке и о.Беринга (1974). Авторы благодарят Н.Г. Евдокимова за помощь в сборе коллекционного материала.

С целью оценить устойчивость реализации фенов неметрических признаков на заведомо разных в генетическом отношении группах животных использованы материалы экспериментальных работ, проведенных в 1983 г. совместно с В.И. Стариченко и Н.М. Любашевским на линейных домовых мышах (BALB/c, CBA, C57BL/6J) и рендомбредном стоке нелинейных мышей. Общий объем изученного материала в каждом конкретном случае упомянут в тексте и соответствующих таблицах.

Репрезентативные популяционные пробы (выборки) собраны за короткие отрезки времени в летний сезон (обычно в июле-начале августа) на основе массового неизбирательного вылова животных. Для этого отлов грызунов проводили разными способами: канавками, ловушками «Геро», специальными проволочными капканчиками и живоловушками различных конструкций. Учеты относительной численности зверьков в популяции проводили методом ловушко-линий, используя по 50 или 100 ловушек «Геро», отстоящих друг от друга на 4-5 м., в

течение трех суток непрерывного вылова (Формозов, 1937; Кузякин, 1962; Кучерук и др., 1963). На месте отлова у животных определяли пол и репродуктивное состояние. Учитывали число родовых пятен в матках самок, участвовавших в размножении, а также число и степень развитости эмбрионов. Участие в размножении самцов косвенно оценивали по массе семенника. В работе использовали метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Массу тела зверьков измеряли с точностью до 100 мг., а органов: сердца, почек, печени до 2 мг. Использовали следующие морфофизиологические показатели: индексы массы сердца, печени, почки (в промилле), а также индексы длины кишечника и его слепого отдела (в процентах).

Определение относительного возраста и выделение возрастных групп проводили по комплексу признаков, учитывая степень развития тимуса, вес и размеры тела, состояние генеративной системы, скульптурированность черепа и формирование его дефинитивных структур, а также стадию стертости коронок и формирования корней зубов (Кошкина,1955; Тупикова и др.,1970). На основании этих признаков у лесных полевок выделяли четыре возрастные группы: 1 — juvenis (до 1 месяца); 2 — subadultus (1,5-2 месяца); 3 — adultus (2,5-5 месяцев); 4 — senex (более 8 месяцев). Последняя группа состоит из перезимовавших животных. По соотношению зверьков этих возрастных групп изучали особенности возрастной структуры в сравниваемых популяциях (Шварц, 1965 а). Это же позволяло контролировать у них степень синхронности сезонной фенологической фазы популяционного цикла. В дальнейшем краниологическом и фенетическом анализе группу самых молодых зверьков обычно не использовали. Возраст изученных экспериментальных групп линейных мышей составлял 1,5 мес. (44-47 дней.)

Для статистической обработки материала брали естественные группы одного и того же пола и относительного возраста. Все случаи объединения данных по полу были обусловлены либо отсутствием достоверных различий между полами, либо возможностью ими пренебречь из-за их незначительности (Sjøvold, 1973, 1977).

Общие размеры тела и его частей у полевок, а также их пропорции сравнивали по общепринятым показателям: длина тела, хвоста, ступни и уха в миллиметрах. Для оценки краниометрических различий использовали обычно 8-12 стандартных промеров черепа в различном наборе: кондилобазальная длина, длина лицевой и мозговой частей, альвеолярная длина верхнего и нижнего зубного рядов, длина диастемы, межглазничная ширина, скуловая ширина, наибольшая (лямбдоидальная) ширина, высота черепа на уровне слуховых барабанов, длина носовых костей, длина резцовых отверстий, наибольшая длина черепа (Виноградов и др., 1952; Громов и др., 1963 и др.). Индексы черепных промеров рассчитывали по отношению к кондилобазальной длине в процентах.

Окраску шкурок грызунов исследовали методом колориметрирования с помощью фотометра ФМ-1, предназначенного для измерения коэффициентов яркости светорассеивающих объектов (Покровский и др., 1962). Применяли два показателя окраски: белизну и оттенок (%).

В работе использован метод жесткого сканирования формы и размеров нижней челюсти М.Фестинга (Festing, 1972), который часто именуется «генетический мандибулярный тест» Фестинга, так как был исходно разработан для многомерной морфометрической идентификации линейных животных. Метод Фестинга допускает возможность косвенной генетической интерпретации выявляемых с его помощью морфометрических различий (Thorpe, 1981; Thorpe et al., 1982; Lovell, Festing, 1982; Lovell et al., 1984).

Детали снятия основных промеров и примеры использования данного метода изложены в соответствующих разделах. В основу данного метода положен линейный дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти (Festing, 1972; Thorpe, 1981; Thorpe et al., 1982; Lovell et al., 1984). Хорошо известно, что дискриминантный анализ основан на максимизации отношения межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, то есть одновременно нацелен на поиск таких признаков и их сочетаний, которые крайне мало варьируют внутри выборки, но максимально, как это только возможно, различают разные выборки друг от друга (Blackith, Reyment, 1971; Reyment, Blackith, 1984). Наряду с дискриминантным анализом и расчетом расстояний Махаланобиса в работе использованы также и другие методы многомерной статистики: факторный и кластерный анализ (Андерсон, 1963; Кульбак, 1967, Рао, 1968; Иберла, 1980; Ким и др, 1989; Дэвис, 1990).

Фенетическое изучение популяционных группировок включало три этапа: 1 — поиск фенов и подсчет их частот; 2 — предварительную выбраковку фенов, коррелирующих с полом, возрастом, размерами тела и друг с другом для снятия возможных артефактов смещения оценок, обусловленных этими факторами; 3 — расчет фенетических дистанций по комплексу частот и их дальнейшую многомерную ординацию. На первом этапе на основе изучения проявлений внутрииндивидуальной изменчивости билатеральных структур по регулярному дискретному нарушению билатеральной симметрии осуществляли поиск устойчивых дискретных состояний неметрических признаков — фенов скелета и подсчет их частот. Иногда встречаются и не билатеральные дискретные вариации. Чаще всего фены неметрических признаков черепа млекопитающих представляют собой дискретные вариации в его строении: наличие или отсутствие определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, появление дополнительных костных структур, выпадение или редукция определенных костных структур и др. (Яблоков, Ларина, 1985). Краткое описание фенов, включающее кодовую аббревиатуру приведено нами в специальном каталоге (табл.1).

Таблица 1. Каталог фенов неметрических признаков, использованных в работе по модельным видам грызунов (1 — рыжая полевка, 2 — красная полевка, 3 — домовая мышь)

Кость черепа Название признака	Фен (состояние признака)	Код	Номера видов
Предчелюстная кость (Os praemaxillare)			
1. Foramen praeorbitale. Предглазничное отверстие.	удвоенное	FPodu	1,2,3
2. Foramen premaxillare ventralis. Вентральное отверстие предчелюстной кости.	отсутствие удвоенное	FPmve(-) FPmdu	2 2
3. Foramen praemaxillare medium. Медиальное предчелюстное отверстие.	наличие	FPmme	2
4. Foramen praemaxillare intermedium. Промежуточное предчелюстное отверстие.	наличие	FPmim	2
5. Foramen praemaxillare posterior. Заднее предчелюстное отверстие	наличие	FPmpo	1
Носовая кость (Os nasale)			
6. Sutura nasofrontalis. Лобно-носовой шов.	вогнутый выпуклый	SNf1 SNf2	1 2
Лобная кость (Os frontale)			
7. Foramen orbitalis anterior. Переднее орбитальное отверстие.	наличие	FOran	1
8. Foramen frontale anterior. Переднелобное отверстие.	наличие	FFran	1,2,3
9. Foramen frontale. Лобное отверстие.	удвоенное	FFrdu	1,2,3
10. Foramen frontale accessorium. Дополнительное лобное отверстие.	впереди внизу сзади	FFracan FFracve FFracpo	1 1 1
11. Foramen ethmoideum. Решетчатое отверстие.	удвоенное	FEtdu	1,2
12. Os interfrontale. Межлобная кость.	наличие	OIf	3
13. Sutura interfrontalis. Межлобный шов.	без расшир.	SIf1	3
14. Fontanellum frontalis. Лобная фонтанель в виде "звезды".	наличие	FoFr	3
Теменная кость (Os parietale)			
15. Fenestra parietalis. Окно в области височно-теменного шва.	наличие	FeP	1
16. Ossiculum interparietalis. Обособление фрагмента теменной кости в межтеменном шве.	наличие	OcIp	3
Чешуйчатая кость (Os squamosum)			
17. Foramen temporale. Височное отверстие.	отсутствие наличие удвоенное	FTm(-) FTm FTmdu	1,2 3 2
18. Meatus temporalis. Височный ход.	отсутствие удвоенное	MeTm(-) MeTmdu	1,2 1
19. Meatus temporalis superior. Верхнее положение височного хода.	наличие	MeTmsu	1

Таблица 1. Продолжение.

Кость черепа Название признака	Фен (состояние признака)	Код	Номера видов
20. Foramen squamosis orbitalis. Орбитальное отверстие чешуйчатой кости.	наличие	FSqor	*2*
21. Processus postglenoideus abnorm Постгленоидный отросток имеет дорзальный бугорок.	наличие	PrPgab	*1*
Затылочная кость (Os occipitale)			
22. Foramen occipitalis. Отверстие на затылочной кости в сочленовной ямке.	одиночное	FOcsi	*2*
23. Foramen condylare superior. Верхнее мыщелковое отверстие.	наличие	FCnsu	*1,2*
24. Foramen condylare inferior. Нижнее мыщелковое отверстие.	наличие	FCnif	*1*
25. Foramen hypoglossum. Подъязычное отверстие.	одиночное удвоенное	FHgsi FHgdu	*2* *1*
26. Foramen hypoglossum laterale. Боковое подъязычное отверстие.	наличие	FHgla	*1,2*
27. Foramen basioccipitale laterale. Боковые отверстия на вентральной поверхности затылочной кости.	наличие	FBola	*1*
Сосцевидная кость (Os mastoideum)			
28. Fenestra mastoidea. Окно на сосцевидной кости.	наличие удвоенное	FeMs FeMsdu	*1,2,3* *3*
Верхнечелюстная кость (Os maxillare)			
29. Foramen maxillare. Верхнечелюстное отверстие.	отсутствие удвоенное	FMx(-) FMxdu	*2,3* *2,3*
30. Foramen maxillare I. "Скуловое" верхнечелюстное отверстие.	наличие	FMxI	*1*
31. Foramen maxillare II. "Вентрально-скуловое" верхнечелюстное отверстие.	наличие	FMxII	*1,3*
32. Foramen maxillare III. "Латеральное" верхнечелюстное отверстие.	наличие	FMxIII	*1*
33. Foramen maxillare IV. "Предзубное" верхнечелюстное отверстие.	наличие	FMxIV	*1*
34. Foramen maxillare V. "Небное" верхнечелюстное отверстие.	наличие	FMxV	*1*
35. Foramen maxillare VI. "Альвеолярное" верхнечелюстное отверстие.	наличие	FMxVI	*3*
36. Третий верхний коренной зуб (M^3).	отсутствие	M^3 (-)	*3*
Небная кость (Os palatinum)			
37. Fenestra palatina. Окно на небной кости.	наличие переднее среднее заднее	FePl FePlan FePlim FePlpo	*2* *1* *1* *1*
38. Foramen palatinum posterior. Задненебные отверстия.	наличие	FPlpo	*2*
39. Margo palatinus posterior. Задний край неба.	замкнут открыт	MgPl1 MgPl2	*2* *1*
40. Sutura palatomaxillaris bifurcatus Вильчатая форма небноверхнечелюстного шва.	наличие	SPmxbf	*2*

Таблица 1. Окончание.

Кость черепа Название признака	Фен (состояние признака)	Код	Номера видов
Переднеклиновидная кость (Os praesphenoideum)			
41. Foramen praesphenoidalis lateralis. Боковое отверстие на переднеклиновидной кости.	наличие	FPsla	*2*
42. Radix metopticus. Заглазничный корень.	редукция	RdMp(-)	*3*
Основная клиновидная кость (Os basishenoideum)			
43. Foramen basispenoidale medium. Медиальное клиновидное отверстие.	наличие	FBsme	*1,3*
44. Fenestra basispenoidale mediale. Окно на клиновидной кости.	наличие	FeBsme	*1*
45. Foramen alare accessorium. Дополнительное отверстие в области крыльного отверстия.	наличие	FAlac	*3*
46. Foramen rotundum accessorium anterior Переднее дополнительное круглое отверстие.	наличие	FRacan	*1,2,3*
47. Foramen ovale accessorium anterior Переднее дополнительное овальное отверстие.	наличие	FOvacan	*2*
48. Foramen ovale+Foramen rotundum Слияние овального и круглого отверстий.	наличие	FOv+FR	*2,3*
49. Foramen ovale+Foramen lacerum laterale. Слияние овального и бокового рваного отверстий.	наличие	FOv+ FLcla	*3*
50. Lamina longituda foraminis ovalis. Продольная перегородка овального отверстия.	наличие	LlnFOv	*1,2*
51. Lamina transversa foraminis ovalis. Поперечная перегородка овального отверстия.	наличие	LtvFOv	*1,2*
52. Foramen alisphenoideum accessorium. Дополнительные крылоклиновидные отверстия.	наличие	FAsac	*2*
Нижнечелюстная кость (Os mandibulare)			
53. Foramen mentale Подбородочное отверстие.	удвоенное	FMtdu	*1,2,3*
54. Foramen mentale superior. Верхнее подбородочное отверстие.	наличие	FMtsu	*1*
55. Foramen mentale mediale. Срединное подбородочное отверстие.	наличие	FMtme	*1*
56. Foramen mentale lingvale. Внутреннее подбородочное отверстие.	наличие удвоенное	FMtlg FMtlgdu	*1,2* *1*
57. Foramen mentale anterior. Переднее околорезцовое подбородочное отверстие.	наличие	FMtan	*1,2*
58. Foramen mentale laterale. Боковое подбородочное отверстие.	наличие	FMtla	*2*
59. Foramen mandibulare massetericum. Отверстие на массетерной площадке нижней челюсти.	наличие	FMbmst	*2*
60. Foramen mandibulare	удвоенное	FMbdu	*3*
61. Третий нижний коренной зуб (M_3).	отсутствие	M_3(-)	*3*
Бедренная кость (Os femur)			
62. Foramen femoralis I. Отверстие на бедренной кости в области шейки.	удвоенное	FFmIdu	*3*
63. Foramen femoralis II. Отверстие на бедренной кости в области диафиза.	наличие	FFmII	*3*

Поиск фенов и классификацию материала при подсчете их частот в выборках проводили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 при увеличении (4 x 12,5). Некоторые состояния неметрических признаков, использованных нами, гомологичны уже описанным другими авторами для других видов (Berry,Searle, 1963; Sjøvold, 1977; Hartman, 1980; Andersen, Wiig, 1982; Васильев, 1982, 1984; Sikorski, Bernshtein, 1984; Васильев и др.,1986, 1996, 1999; Markowski,1993 и др.). Отсутствие общепринятой международной латинской номенклатуры неметрических признаков черепа и их устойчивых дискретных состояний — фенов, вынуждает ограничиться рабочими латинизированными названиями с привлечением общепринятых латинских наименований. Кодировка фенов неметрических признаков, приведенная в каталоге, некоторых таблицах и подписях к рисункам идентична. Нумерация признаков на рисунках и в таблицах встречаемости фенов также совпадает, что позволяет с помощью каталога фенов идентифицировать тот или иной фен. Рисунки со схемой расположения фенов неметрических признаков на черепе и костях скелета для каждого модельного вида помещены в соответствующих методических частях глав, где излагаются материалы по этим видам.

Фены подсчитывали на левой и правой сторонах черепа отдельно как «наличие» или «отсутствие», а частоты встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон (Астауров,1974; Hartman, 1980). В некоторых специально оговоренных случаях использовали расчет частот фенов не на сторону тела, а на особь.

Связь проявления фенов с полом, возрастом и размерами тела оценивали на основе непараметрических коэффициентов корреляции Спирмена. После проведения такой процедуры часть признаков, проявивших связь с указанными факторами, исключали из дальнейшего анализа, что уменьшает вероятность получить артефакты за счет смещения оценок, обусловленных названными причинами, и повышает надежность косвенной генетической интерпретации фенетических различий. Множественные сравнения выборок для отдельных признаков проведены с помощью G-критерия (Sokal, Rholf, 1981).

Фенетические дистанции, или средняя мера дивергенции (mean measure of divergence — MMD) между выборками и их средние стандартные отклонения (mean standard deviation — MSD) рассчитывали по формулам, предложенным Хартманом (Hartman, 1980). Иногда использовали формулу Смита (Grewal,1962; Berry, 1963; Sjøvold, 1977). Различия статистически значимы на уровне $p < 0,05$ при $MMD > 2MSD$. Меры средней фенетической уникальности (MMU) для каждой выборки подсчитывали как сумму MMD данной выборки

со всеми остальными, отнесенную к числу сравниваемых пар выборок, в отличие от Р.Берри, использовавшего сумму (Berry,1964). В некоторых случаях при сравнении выборок использовали показатель сходства (г) Л.А.Животовского (1979).

С целью дальнейшей ординации сравниваемых групп матрицу фенетических дистанций (MMD) обрабатывали в ходе многомерного неметрического шкалирования методом минимального «стресса» Краскела (Kruskal, 1964). Хорошо известно, что дистанции в матрице MMD не всегда удовлетворяют некоторым аксиомам метрики (в частности, правилу треугольника), поэтому перед процедурами многомерного анализа: методом главных координат и кластерным анализом необходимо осуществить «выравнивание» матрицы фенетических дистанций. Это и было проведено с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального «стресса» Краскела (Kruskal, 1964).

Многомерное неметрическое шкалирование матрицы фенетических дистанций проводили с помощью программы MDSCALE (NTSYS-pc). Затем шкалированная матрица дистанций для получения собственных чисел и собственных векторов обрабатывалась методом главных координат (Дэвис, 1990). С этой целью проведены двойное центрирование новой матрицы и вычисление собственных чисел и собственных векторов с помощью программ DECENTER и EIGEN. Все процедуры многомерного неметрического шкалирования, многомерной ординации методом главных координат и кластерного анализа (метод ближайшего соседа и UPGMA) выполнены с помощью статистического пакета NTSYS-pc (Rohlf, 1988).

Статистическая обработка проведена с помощью пакетов прикладных программ ECOSTAT (Version 1.0) и PHEN (Version 3.0) которые были разработаны д.б.н. О.А.Жигальским, д.б.н. А.Г.Васильевым и д.б.н. О.А.Лукьяновым в Институте экологии растений и животных УрО РАН, а также NTSYS-pc (Version 1.1-1.40/440) (Rohlf, 1988).

ГЛАВА 2
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ И НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ЛИНЕЙНЫХ МЫШЕЙ

В процессе решения целого ряда задач эволюционной экологии, популяционной биологии и систематики возникает необходимость оценки генетического разнообразия популяций. За небольшим исключением эту оценку приходится выполнять косвенными методами, пытаясь по разнообразию фенотипов судить о генетических внутри- и межпопуляционных различиях. При работе с гетерогенными природными популяциями очень трудно вычленить, какая доля их общего фенотипического разнообразия обусловлена генетическими факторами, а какая — условиями среды в процессе развития. В то же время представляется возможным выяснить это на относительно однородных в генетическом отношении модельных объектах — линиях лабораторных мышей.

Используя животных разных инбредных линий, заведомо генетически различных, и экспериментально изменяя условия их содержания в процессе развития, можно приблизиться к решению этой проблемы. Методологически выяснение относительной роли генотипических и средовых факторов в изменчивости конкретных признаков сводится к сопоставлению внутри- и межлинейных различий. Хотя следует помнить, что фенотипическая реакция высокоинбредных линейных животных, в силу их специфической эпигенетической конституции, теоретически должна быть более контрастной по сравнению с гетерогенными природными популяциями, где эпигенетические процессы забуферены в значительно большей степени (Grüneberg, 1963; Berry, 1963). С другой стороны, именно эти свойства линейных животных и позволяют вычленить генотипическую компоненту фенотипической изменчивости.

Экспериментальное изучение устойчивости проявления фенов неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей

Возможность использования неметрических вариаций признаков скелета для изучения межлинейной дифференциации и правомерность генетической интерпретации получаемых различий обоснована, как известно, еще в работах английских генетиков 50-60-х годов и обобщена Грюнебергом (Grüneberg, 1963), сформулировавшим представление о пороговой «квазинепрерывной» природе этой изменчивости. Берри и Сиэл позднее назвали это явление «эпигенетическим полиморфизмом»,

подчеркивая роль эпигенетических пороговых органичений в онтогенетическом проявлении дискретных вариаций неметрических признаков (Berry, Searle, 1963). Резкие различия в частотах многих признаков между разными инбредными линиями мышей и связь их проявления с рядом крупных мутаций позволили сделать вывод о том, что рассматриваемые признаки находятся под генетическим контролем. Однако было обнаружено и влияние некоторых средовых факторов, в основном, особенностей материнской физиологии на частоты отдельных признаков (Searle, 1954a). Дальнейшими специальными исследованиями было экспериментально установлено влияние несбалансированной материнской диеты на проявление неметрических признаков скелета у мышей C57BL и A (Searle,1954 б; Deol, Truslove, 1957). Известны попытки использовать методы количественной генетики в применении к пороговым признакам скелета, в которых показана высокая наследуемость этих вариаций (Hilborn, 1974; Self, Leamy, 1978), однако схемы количественных методов регрессионного анализа, включая регрессию потомков на среднего родителя мало приемлемы для дискретных вариаций, имеющих пороговую природу (Mather, 1953; Мазер, Джинкс, 1985). Более точными поэтому являются ранние оценки Грюнеберга, который использовал корреляцию этих вариаций с проявлением крупных мутаций, генетическая природа которых изучена в деталях. Наш подход принципиально не отличается от анализа, предложенного Грюнебергом, и в качестве реперов для оценки масштаба генетических различий используются межлинейные различия.

Решение вопроса о степени устойчивости проявления неметрических пороговых признаков к средовым воздействиям имеет принципиальное методическое значение для исследователей природных популяций и требует специальной экспериментальной проверки на модельных объектах. В этой связи нами было проведено экспериментальное изучение влияния условий пренатального развития через изменение нейроэндокринного статуса материнского организма на изменчивость неметрических признаков скелета у потомства мышей линии BALB/c и сопоставление этих данных с уровнем межлинейных различий. Таким образом, можно было оценить соотношение средовых и генотипических факторов в варьировании фенов неметрических пороговых признаков скелета мышевидных грызунов.

Эксперименты проведены, как уже отмечалось ранее, совместно с В.И.Стариченко и Н.М.Любашевским (Васильев и др., 1986) в марте-апреле 1983 г. на мышах линии BALB/c, разводимых в виварии Института экологии растений и животных УрО РАН с 1968 г. (исходный материал был получен из питомника лабораторных животных АМН СССР

«Столбовая»). В качестве факторов применены: включение в диету метилтиоурацила (МТУ) — ингибитора щитовидной железы; инъекции гормональных препаратов (паратиреоидина — ПТГ и адренокортикотропного гормона — АКТГ), а также два режима охлаждения, экстремальные по отношению к природным ситуациям. Опыты поставлены на взрослых, ранее не рожавших самках. Период спаривания при соотношении полов 3:1 продолжался 7 сут., после чего самки были отсажены и разделены на шесть групп по 20 животных в группе, соответственно применяемому воздействию: контроль, включение в пищу МТУ (25 мг на особь), инъекции ПТГ (7 ед. на животное), инъекции АКТГ (2 ед. на животное), холод I (содержание при температуре от -15 до 20°С в течение 4-5 ч в сутки). холод II (содержание при температуре от -2 до -4°С в течение 5-6 ч в сутки). МТУ давали ежедневно с пищей. Инъекции гормонов делали подкожно через день. Воздействия начинали сразу после прекращения периода спаривания и продолжали до появления потомства. Содержание животных групповое: по 5-6 самок в клетке. Незадолго до родов беременных самок изолировали. Потомство каждой самки забивали в 45-дневном возрасте. Животных взвешивали, определяли массу бедренной кости, измеряли длину лобной кости и длину резцового отверстия. Черепа и бедренные кости классифицировали по комплексу фенов неметрических признаков. Объемы выборок в каждой экспериментальной группе по каждому признаку приведены в соответствующих таблицах.

Из неметрических признаков использованы в основном черепные. Общепринятая латинская номенклатура этих признаков в мировой литературе не разработана. В первоисточниках даются условные латинизированные английские названия, однако мы сочли наиболее приемлемым дать фенам неметрических признаков скелета мыши латинскую основу кодировки. Список кодированных названий фенов и схема их расположения на черепе и бедренной кости линейных мышей приведены на рисунке 1. Краткие описания и латинские названия фенов неметрических признаков линейных мышей приведены в каталоге в главе 1. Детальное описание большинства состояний неметрических признаков дано в ряде предшествующих работ английских генетиков (см.обзор Grüneberg, 1963). В некоторых случаях нами использованы альтернативные фены по отношению к уже описанным состояниям неметрических признаков (minor non-metric variants). Весь имеющийся скелетный материал классифицировали по фенам 25 признаков. Методы подсчета частот фенов и расчета на их основе фенетических дистанций изложены в главе 1. Предварительная оценка связи признаков с полом не дала положительных результатов в возрасте 45 дней, что позволило объединить материалы по самцам и самкам.

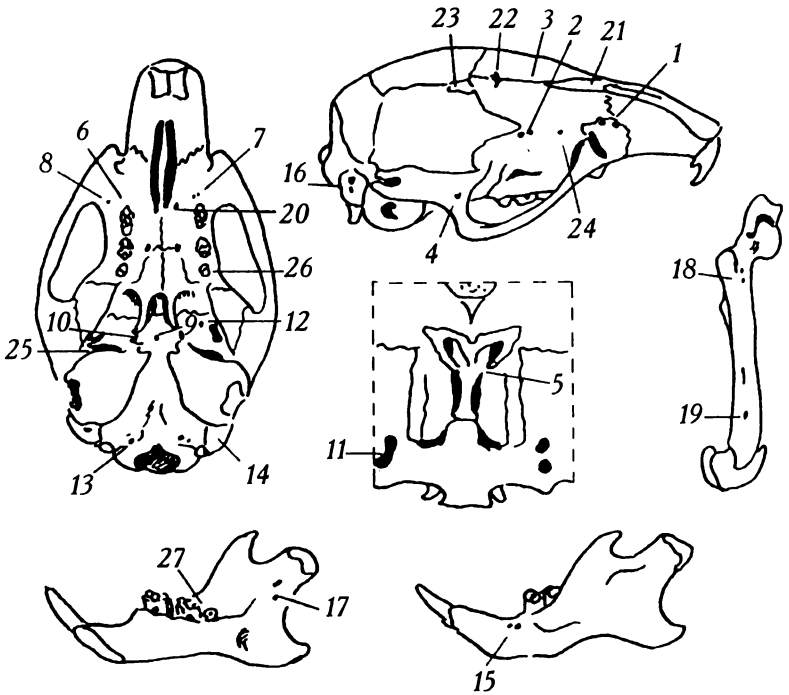


Рис. 1. Схема размещения фенов неметрических пороговых признаков на черепе линейных мышей. Фены: 1-FPodu, 2-FFrdu, 3-SIf1, 4-FTm, 5-RdMp(-), 6-FMx(-), 7-FMxdu, 8-FMxII, 9-FBsme, 10-FAlac, 11-FOv+FR, 12-FRacan, 13-FHgsi, 14-FeMs(-), 15-FMtdu, 16-FMsdu, 17-FMbdu, 18-FFmIdu, 19-FFmII, 20-FMxVI, 21-OIf, 22-FnFr, 23-OcIp, 24-FFran, 25-FOv+FLcla, 26-M^3(-), 27-M_3(-). Расшифровка кодовых обозначений приведена в каталоге фенов (см. Глава 1).

Для оценки масштаба изменений, вызванных экспериментальными (средовыми) воздействиями, проведено сопоставление их с уровнем межлинейных (генотипических) различий по тем же весовым, размерным и неметрическим признакам. С этой целью изучен скелетный материал и весовые и размерные характеристики от 45-дневных животных двух других инбредных линий: CBA и C57BL/6J, а также проанализирована выборка из колонии лабораторных мышей стадного разведения («нелинейных»). Животные C57BL/6J взяты в виварии Института экологии растений и животных УрО РАН, где разводятся с 1968 г. (исходный материал получен из питомника лабораторных животных «Столбовая»). Мыши CBA и нелинейные получены непосред-

ственно из питомника АМН «Рапполово». Поскольку этот материал был собран в августе-сентябре, то для получения сравнимых данных повторно взята выборка исходной линии BALB/c (все четыре выборки одинакового объема). Это позволило оценить влияние комплекса неконтролируемых сезонных факторов в линии BALB/c.

Потомство самок, подвергшихся экспериментальным воздействиям, во всех группах имеет выраженную тенденцию к измельчанию (табл. 2). Наиболее сильно это проявилось в группах «МТУ» и «ПТГ». Уменьшение массы тела в этих опытах по своему масштабу совпадает с данными Диола и Траслов (Deol, Truslove, 1957), полученными при содержании беременных самок на несбалансированной диете.

Таблица 2. Весовые и краниометрические характеристики сравниваемых групп животных (самцы + самки).

Группа	n	Масса тела, г	Масса бедренной кости, мг	Длина лобной кости, мм	Длина резцового отверстия, мм
BALB/c (весна):	26	19,67±0,37	47,0±0,5	6,69±0,03	5,20±0,01
Контроль	13	16,69±0,46	36,9±0,7	6,50±0,06	4,05±0,04
МТУ	45	18,70±0,23	42,6±0,4	6,58±0,03	5,10±0,02
АКТГ	25	17,48±0,40	38,8±0,7	6,50±0,03	5,00±0,03
ПТГ	17	18,77±0,48	43,6±0,7	6,63±0,06	5,13±0,04
Холод I	48	18,41±0,21	41,4±0,4	6,59±0,03	5,16±0,04
Холод II					
BALB/c (осень):	40	15,30±0,26	30,6±0,4	6,51±0,03	4,88±0,02
CBA	40	17,73±0,47	35,8±0,6	6,60±0,03	4,19±0,02
C57BL/6J	40	13,24±0,32	31,9±0,5	7,24±0,04	4,51±0,03
Нелинейные	40	14,25±0,32	33,1±0,5	6,44±0,06	4,64±0,02

Меньше всего отличается от контроля группа «холод I», которая при сохранении той же тенденции к уменьшению массы тела и размеров черепа статистически не отличается от контрольной по большинству признаков, кроме массы бедренной кости. Наибольший диапазон различий между экспериментальными группами и контролем по весовым характеристикам можно соотнести как с масштабом различий между животными разных линий, так и с различиями, обнаруживаемыми при сравнении весенней и осенней контрольных групп внутри линии BALB/c. Животные осеннего времени меньше весенних. По краниометрическим признакам различия между экспериментальными группами и контролем в целом несколько меньше, чем между линиями, и не превышают сезонных различий.

При сравнении экспериментальных групп мышей BALB/c с контрольной по частотам фенов отдельных неметрических признаков только в 13 случаях из 100 возможных обнаружено статистически значимое

изменение частот, т.е. в 87,0% случаев частоты признаков оказались устойчивыми по отношению к примененным воздействиям (табл. 3). Изменение частоты встречаемости при сравнении весенних и осенних животных отмечено лишь по трем признакам (см. табл. 3,4).

Таблица 3. Встречаемость фенов неметрических признаков в контрольной и экспериментальных группах мышей линии BALB/c, %

Номер призн.	Контроль n = 52	МТУ n = 26	АКТГ n = 90	ПТГ n = 50	Холод I n = 34	Холод II n = 96
1	21,2	26,9	7,8	10,0	8,8	13,5
2	71,2	61,3	60,0	62,0	50,0	47,9
3	3,9	23,1	4,4	4,0	5,9	2,1
4	28,8	30,8	28,9	36,0	32,4	35,4
5	0,0	7,7	12,4	0,0	5,9	3,1
6	5,8	0,0	7,8	4,0	17,6	16,7
7	26,9	23,1	17,8	16,0	14,7	17,7
8	67,3	69,2	66,7	66,0	64,7	65,6
9	50,0	53,8	80,0	64,0	64,7	58,3
10	16,0	16,7	6,9	0,0	0,0	8,3
11	16,0	8,3	19,3	14,0	12,1	10,6
12	72,5	72,0	70,8	76,0	64,7	61,1
13	40,4	38,4	51,7	35,4	38,2	54,2
15	11,5	15,4	8,9	12,0	11,8	15,8
17	34,6	30,8	43,3	38,0	47,1	29,5
18	62,2	69,2	60,0	60,0	50,0	60,4
19	68,6	61,5	73,3	64,0	73,5	62,5
20	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0
23	9,6	11,5	6,7	2,0	8,8	15,6
24	1,9	3,8	1,1	0,0	5,9	4,2

Расчет средних фенетических дистанций между контрольной и экспериментальными группами проведен двумя способами: по комплексу из 20, а также из 25 признаков (табл. 5). В линии BALB/c 5 признаков из 25 имеют частоту встречаемости, равную нулю. Включение их в расчет оправдано лишь для сопоставления внутрилинейных дистанций с межлинейными. Однако на внутрилинейном уровне, согласно рекомендациям Съевальда (Sjøvold,1973, 1977), использование этих пустых признаков (dummy variants) недопустимо.

Статистически значимые различия наблюдаются при сравнении контроля лишь с группами АКТГ и Холод I. Примечательно, что группа МТУ, не отличаясь от контроля, существенно удалена от всех остальных

экспериментальных групп. Эти данные указывают на разнонаправленность изменения частот признаков разных экспериментальных групп и некоторую специфичность действия факторов. Близкие эффекты изменения частот достигаются при действии АКТГ и охлаждения. МТУ, по-видимому, оказывает противоположное по сравнению с другими факторами действие. Обращает на себя внимание слабое воздействие МТУ на неметрические признаки при его сильном влиянии на размеры тела. Напротив, группы АКТГ и Холод I, мало отличающихся от контроля по весо-размерным характеристикам, в наибольшей степени отличаются от него по неметрическим признакам. К этому следует добавить, что фенетическая дистанция между весенними и осенними животными линии BALB/c, отличающимися по размерам, оказалась незначимой и составила 0,014 ± 0,012 (по 20 признакам) и 0,002 ± 0,011 (по 25).

Таблица 4. Встречаемость фенов неметрических признаков у линейных и нелинейных мышей (осенние выборки)

Номер признака	BALB/c n = 80	C57BL/6J n = 80	CBA n = 80	Нелинейные n = 80
1	17,5	16,3	12,5	13,8
2	63,8	37,5	26,3	37,5
3	17,5	80,0	10,0	20,0
4	23,8	47,5	37,5	42,5
5	5,1	100,0	12,0	31,2
6	6,3	36,3	53,8	28,6
7	33,8	2,5	1,3	5,0
8	73,8	40,0	63,8	71,3
9	42,5	7,5	84,6	12,5
10	10,3	19,0	0,0	5,2
11	32,9	3,8	75,0	35,1
12	76,3	42,5	68,8	37,5
13	48,8	32,5	15,0	41,3
14	0,0	17,5	0,0	2,6
15	15,0	37,5	16,3	11,3
16	0,0	0,0	18,8	2,6
17	36,7	2,5	8,8	17,5
18	62,0	52,5	63,8	62,5
19	53,2	45,0	90,0	43,0
20	0,0	3,8	43,8	5,0
21	0,0	85,0	85,0	0,0
22	0,0	17,5	12,5	0,0
23	6,3	0,0	0,0	1,3
24	3,8	21,3	48,8	13,8
25	0,0	20,0	0,0	0,0

Таблица 5. Фенетические дистанции (MMD) по комплексу фенов неметрических признаков между контрольной и экспериментальными группами мышей линии BALB/c. В верхней треугольной матрице дистанций содержатся результаты расчетов по 20 признакам, а в нижней — по 25. В скобках — усредненные среднеквадратические отклонения (MSD).

Группа	Контроль	МТУ	АКТГ	ПТГ	ХолодI	ХолодII
Контроль	—	-0,003 (*0,021*)	0,041 (*0,011*)	0,022 (*0,014*)	0,040 (*0,018*)	0,015 (*0,011*)
МТУ	-0,019 (*0,020*)	—	0,037 (*0,018*)	0,049 (*0,021*)	0,051 (*0,025*)	0,036 (*0,018*)
АКТГ	0,024 (*0,011*)	0,016 (*0,017*)	—	0,030 (*0,011*)	-0,001 (*0,015*)	0,027 (*0,018*)
ПТГ	0,007 (*0,014*)	0,023 (*0,020*)	0,016 (*0,011*)	—	-0,002 (*0,008*)	0,045 (*0,011*)
Холод I	0,019 (*0,017*)	0,022 (*0,023*)	-0,020 (*0,014*)	-0,015 (*0,017*)	—	0,001 (*0,014*)
Холод II	0,004 (*0,010*)	0,015 (*0,017*)	0,016 (*0,007*)	0,028 (*0,011*)	-0,010 (*0,014*)	—

Межлинейные фенетические дистанции (по 25 признакам) на порядок превышают максимальные различия, полученные в эксперименте (рис. 2). Наиболее удалена от других линия C57BL/6J. Колония мышей стадного разведения (нелинейных) занимает промежуточное положение между инбредными линиями, приближаясь к BALB/c. Значительные различия между линиями CBA, BALB/c и A по частотам неметрических признаков скелета хорошо известны из литературы (Grüneberg, 1963; Howe, Parsons,1967). Сходный уровень различий обнаружил Р.Берри при сравнении диких домовых мышей из географически очень удаленных районов (Berry,1964). Аналогичные результаты получены нами при сравнении разных популяций красной полевки (*C. rutilus*), принадлежащих разным подвидам (Васильев, 1982). В свою очередь фенетические дистанции между экспериментальными группами внутри линии BALB/c можно соотнести по своей величине с различиями между поселениями рыжей полевки (*C.glareolus*) на сплошном участке ареала, удаленными друг от друга на расстояние 30-80 км (Васильев,1982), а также с оценками, полученными М.Сикорским (Sikorski,1982) для изолированных поселений полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в Варшаве.

Таким образом, наши данные на первый взгляд не согласуются с результатами опытов Диола и Траслов (Deol,Truslove,1957), в которых параллельно с уменьшением размеров тела произошло существенное изменение частот большинства признаков. Специальный расчет фе-

нетических дистанций, основанный на опубликованных ими данных, показал, что исключение признаков, заведомо связанных с размерами тела (удалены 8 признаков), дает заметное снижение уровня различий в целом (табл.6). Это свидетельствует о неоднозначности реакции разных признаков на изменение материнской диеты.

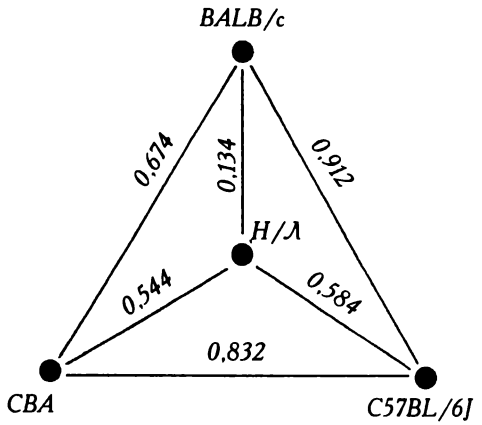


Рис.2. Фенетические дистанции (MMD) между линиями BALB/c, CBA, C57BL/6J и нелинейными мышами стадного разведения из «Рапполово».

Таблица 6. Фенетические дистанции между контрольной и экспериментальными группами мышей C57BL по данным Диола и Траслов (Deol,Truslove, 1957). В верхней треугольной матрице выше диагонали представлены дистанции, рассчитанные по 19 признакам (удалены признаки, заведомо связанные с размерами), а в нижней — по 27. В скобках — значения усредненных среднеквадратических отклонений.

Группа	Контроль (диета 86)	Овес	Пшеница	Гречиха	Ячмень
Контроль (диета 86)	—	0,176 (*0,002*)	0,073 (*0,003*)	0,116 (*0,003*)	0,064 (*0,005*)
Овес	0,269 (*0,002*)	—	0,031 (*0,003*)	0,036 (*0,004*)	0,065 (*0,006*)
Пшеница	0,111 (*0,002*)	0,054 (*0,002*)	—	0,028 (*0,004*)	0,013 (*0,006*)
Гречиха	0,180 (*0,003*)	0,055 (*0,003*)	0,029 (*0,003*)	—	0,031 (*0,007*)
Ячмень	0,120 (*0,005*)	0,077 (*0,005*)	0,008 (*0,007*)	0,025 (*0,006*)	—

Относительно небольшое влияние средовых факторов на неметрические признаки, выявленное в наших экспериментах, также во многом может быть связано со спецификой набора признаков, жестко зависящих от общих размеров животных. Действительно, как уже упоминалось, группы (МТУ и ПТГ), для которых характерно наибольшее уменьшение размеров, не отличаются от контроля по комплексу неметрических признаков, а наименее изменившиеся по размерам (АКТГ и Холод I) достоверно отличаются от контроля. Кроме того, в специально проведенном сравнении массы тела животных, проявивших и не проявивших признак в фенотипе, связь с размерами не обнаружена ни по одному из использованных нами признаков. Таким образом, можно полагать, что одна из главных причин, приводящих к несоответствию выводов, — различие в составе использованных признаков.

Очевидно, что глубинные механизмы влияния примененных воздействий на процессы развития плода через изменение нейроэндокринного статуса материнского организма отличны от механизмов влияния трофических факторов, использованных в классических работах Сиэла, Диола и Траслов (Searle, 1954a, 1954b; Deol, Truslove, 1957), хотя в обоих случаях и происходит неспецифическое уменьшение размеров животных. И наконец, нельзя исключить наличия генетической специфики линии по реактивности системы изучаемых признаков на средовые воздействия (взаимодействие генотип-среда). Однако опыты Сиэла, Диола и Траслов были поставлены на мышах линии C57BL, которая считается низкореактивной, устойчивой к стрессирующим воздействиям вообще, а использованная нами линия BALB/c относится к числу высокоэмоциональных, не устойчивых к стрессу (Бородин и др., 1976; Беляев и др., 1977). Поэтому скорее следовало бы ожидать противоположных результатов.

Обнаруженная нами относительно более высокая, чем это считалось ранее, устойчивость частот встречаемости неметрических признаков к средовым воздействиям и теоретически заведомо большая забуференность эпигенетической системы в природных популяциях по сравнению с инбредными линиями (Berry, 1964) позволяют проводить более надежную генетическую интерпретацию обнаруживаемых в природе межпопуляционных различий по комплексу неметрических признаков при условии относительной независимости их от общих размеров животных.

Сравнение устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии

Если в фенетике млекопитающих уже давно в качестве косвенных маркеров внутри- и межпопуляционных генетических различий используются частоты дискретных вариаций неметрических признаков — фенов (Berry, Searle, 1963; Яблоков,1980; Яблоков,Ларина,1985), то в последнее время для идентификации и мониторинга линейных животных начал широко применяться генетический «мандибулярный тест» М.Фестинга (Festing,1973; Lovell et al., 1984), основанный на применении дискриминантного анализа формы и размеров нижней челюсти. После исследований М.Фестинга (Festing, 1972,1973; Lovell, Festing,1982) на линейных животных возникла возможность использования предложенного им «мандибулярного теста» не только для целей генетического мониторинга и идентификации линий мышей и крыс, но и для оценки генетической дифференциации природных популяций (Thorpe, 1981; Thorpe et al.,1982). В основе этого метода, как известно, лежит многомерный статистический анализ формы и размеров нижней челюсти по комплексу линейных промеров, снятых при строго определенной ориентации челюсти относительно жестко фиксированных осей координат. Структура изменчивости размеров и формы мандибулы животных разных линий резко различается, поэтому в пространстве канонических дискриминантных переменных каждая линия занимает по отношению к другим вполне определенную область, что и позволило Фестингу успешно идентифицировать особей разных линий. Аналогичным образом показана возможность разграничения в пространстве канонических осей выборок из природных популяций *Mus musculus*, различающихся числом хромосом в результате робертсоновских перестроек (Thorpe et al.,1982). Возможность генетической интерпретации различий, выявляемых с помощью морфометрического анализа формы мандибулы, продемонстрирована в серии феногенетических и морфогенетических исследований (Atchley. 1987; Atchley et al.,1985 а,б; Bailey, 1985 и др). Все эти данные открывают перспективу более широкого применения «мандибулярного теста» для оценки генетической дифференциации популяций у других видов грызунов, как это имеет место для неметрических вариаций в строении скелета (Berry,1963, 1964; Hartman, 1980; Sikorski, 1982; Васильев, 1982, 1984; Васильев и др., 1986, 1992, 1999). Однако для такого оптимистического вывода, на наш взгляд, принципиальное значение имеет решение вопроса о степени устойчивости формы мандибулы к разнообразным средовым факторам в процессе развития.

Аналогичная задача выше ставилась нами в отношении неметрических признаков: показана относительно высокая устойчивость проявления целого ряда неметрических признаков к факторам среды в пренатальном развитии. Эти экспериментальные воздействия были обусловлены, с одной стороны, их заведомым влиянием на процессы роста, минерального обмена и остеогенеза плода (применение химической блокады щитовидной железы путем включения в диету матери ингибитора щитовидной железы — метилтиоурацила — МТУ, а также инъекций беременным самкам паратиреоидного гормона — ПТГ, участвующего в кальциевом обмене). С другой стороны, в эксперимент были включены факторы, изменяющие общий эндокринный статус материнского организма (инъекции адренокортикотропного гормона — АКТГ и содержание при пониженных температурах, что обычно отражается на морфофизиологических характеристиках потомства). Весь этот экспериментальный материал позволяет также выявить, какова устойчивость формы мандибулы к тем же самым средовым воздействиям, а следовательно, оценить надежность применения «мандибулярного теста» Фестинга для идентификации линейных животных, эмбриональное развитие которых проходило в разных условиях. Другая цель состоит в сопоставлении чувствительности указанных двух методов для косвенного выявления генетической дифференциации природных популяций грызунов. Подробные сведения об источниках материала, его объеме и условиях проведения экспериментов приведены в предыдущем разделе главы. Здесь необходимо лишь указать особенности предложенной нами модификации снятия промеров с нижней челюсти у линейных мышей.

Промеры нижней челюсти, кроме одного, соответствуют предложенным Фестингом (Festing,1972). Исключение касается наибольшей высоты дорсально-орального края резцовой части мандибулы — признак 3 (рис. 3), который у Фестинга представляет собой наибольшую высоту в области резца. После удаления мягких тканей в ходе препарирования мандибулы у сравнительно молодых 1,5-месячных животных резец часто искусственно смещается вдоль резцового канала, что может привести к артефактам при измерении. По этой причине произвели замену промера. Способ измерений также модифицировали. Ветвь мандибулы помещали буккальной стороной к источнику света в проекционном аппарате. Увеличенное в 6,5 раза изображение челюсти проецировали на миллиметровую бумагу и ориентировали стандартным образом относительно вычерченных на бумаге осей координат. Ориентацию изображения производили так, чтобы ось абсцисс проходила через две наиболее выдающиеся в вентральном направлении точки: соответствующие части «симфизиального» (подбородочного) бугра и уг-

лового отростка, а ось «ординат» (по указанной выше причине) через точку, соответствующему признаку 3 (см. рис. 3). Об относительной устойчивости формы мандибулы судили по соотношению внутри- и межлинейных различий, количественно выраженных расстояниями Махаланобиса, которые в свою очередь сравнивали с соответствующими фенетическими дистанциями по комплексу фенов неметрических пороговых признаков скелета, вычисленными выше.

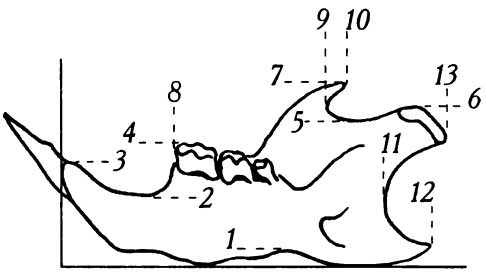


Рис. 3. Схема снятия промеров нижней челюсти линейных мышей по методу Фестинга (модификация наша). 1-13 — номера промеров.

Проведенное сравнение позволило обнаружить следующее. Поскольку на три первые дискриминантные канонические переменные приходится более 90% всей дисперсии: I — 65,0%, II — 19,7%, III — 7,5%, можно считать, что уже две первые переменные содержат основную информацию о своеобразии формы мандибулы в сравниваемых выборках мышей. Как и следовало ожидать, опираясь на работы Фестинга, все три изученные линии мышей резко различаются по изменчивости размеров и формы нижней челюсти. В плоскости первых двух канонических переменных диаграммы рассеивания объектов, принадлежащих разным линиям, четко локализованы в определенных областях и не перекрываются (рис. 4). «Нелинейные» животные занимают промежуточное положение, а полигон разброса этой группы частично накладывается на зоны варьирования сравниваемых линий. Следует, однако, заметить, что группа «нелинейных» мышей отличается от всех остальных по третьей канонической оси. Примечательно, что по форме мандибулы мыши из осенней выборки BALB/c ближе к развивающимся в сходных условиях одного сезона и синхронно с ней взятым животным других линий, чем мыши весенне-летней контрольной группы этой же линии, выращенные в другой сезон. Ранее мы уже отмечали, что весенне-летние животные линии BALB/c больше по размерам и массе тела, чем осенние. Развитие одной и той же линии в условиях разных сезонов сопровождается изменением не только общих размеров, но и формы мандибулы.

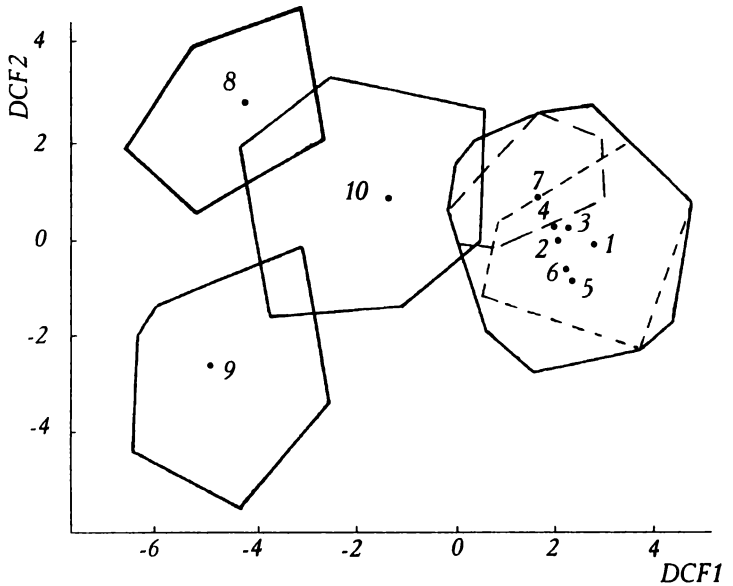


Рис. 4. Дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти линейных мышей. 1-7 — различные экспериментальные группы, включая контроль (1), в линии BALB/c; 8 — CBA; 9 — C57BL/6J; 10 — группа нелинейных рэндомбредных мышей из «Рапполово». DCF1-DCF2 — дискриминантные канонические функции.

Расстояние Махаланобиса (Mahalanobis,1936) между осенней и летней выборками BALB/c довольно велико и достигает более половины средней величины межлинейных дистанций, приближаясь к уровню различий между инбредными и нелинейными животными. Для групп мышей BALB/c, подвергшихся экспериментальным воздействиям, также характерно некоторое смещение центров тяжести выборок в плоскости первых двух канонических осей по сравнению с контрольной группой. Однако по размаху изменчивости они не вышли за пределы области, характерной для линии: по крайней мере эти сдвиги не превышают межсезонных различий в данной линии. Инъекции ПТГ, АКТГ и включение в диету матери МТУ неспецифически повлияли в направлении, совпадающем с изменением действия сезонных факторов от лета к осени. Напротив, содержание беременных самок при низкой температуре, несмотря на аналогичное неспецифическое уменьшение размеров потомства, имеет несколько отличный морфогенетический эффект (рис. 4).

Таким образом, форма нижней челюсти у мышей линии BALB/c оказалась устойчивой к влиянию примененных средовых факторов в пренатальном развитии. Это, по-видимому, указывает не только на принципиальную возможность использования генетического «мандибулярного теста» для идентификации и генетического мониторинга линий при различных условиях содержания животных, но и на возможность использования метода для косвенного изучения генетической дифференциации природных популяций грызунов из экологически различающихся участков ареала.

Если сравнить данные по влиянию условий пренатального развития на форму нижней челюсти с результатами, полученными ранее на этом же материале, по влиянию тех же экспериментальных воздействий на неметрические характеристики скелета, то в общих чертах картины взаимоотношений между выборками, полученные двумя разными методами, хорошо согласуются друг с другом. В обоих случаях внутрилинейные различия, вызванные влиянием внешних условий, не достигают уровня межлинейных. В то же время соотношение масштабов внутри- и межлинейных различий, выраженных расстояниями Махаланобиса для морфометрических признаков мандибулы и фенетическими дистанциями для неметрических характеристик скелета, свидетельствует в пользу несколько большей устойчивости последних. Относительная устойчивость неметрических показателей к одним и тем же средовым воздействиям заметно выше по сравнению с морфометрическими. Таким образом, эти данные позволяют предполагать, что для косвенного выявления генетической дифференциации природных популяций метод оценки фенетических дистанций по частотам фенов неметрических признаков скелета более эффективен и чувствителен, чем «генетический мандибулярный тест» Фестинга.

ГЛАВА 3
ИЗОЛЯЦИЯ РАССТОЯНИЕМ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Пространственная изоляция является важным звеном современной географической теории видообразования (Майр, 1968; Левонтин, 1978). Роль этого микроэволюционного фактора сводится к ограничению панмиксии и тем самым к прекращению нивелировки генетических различий между популяциями. Наиболее распространено представление, что пространственная изоляция не направляющий фактор эволюции, а лишь способствует ей и только ускоряет ее протекание (Завадский,1968; Майр,1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977). В литературе существует описание самых разных форм пространственной изоляции, и все ее выделяемые формы можно свести к двум основным типам изолирующих барьеров: ландшафтно-географическим и экологическим. Однако с эволюционно-генетических позиций принято говорить о том, что изолирующие барьеры могут обеспечить полную (абсолютную) или неполную (относительную) изоляцию. Полная пространственная изоляция, как уже отмечалось, — явление довольно редкое. Значительно чаще встречаются случаи относительной изоляции. В качестве одного из ее вариантов на сплошных участках ареала можно рассматривать изоляцию расстоянием (Wright,1943).

Следует подчеркнуть, что термин «изоляция расстоянием» (isolation by distance), введенный С.Райтом для описания модельной ситуации, которая подразумевает отсутствие давления естественного отбора и относительно равномерное распределение особей в пространстве, не строго подходит для реальных природных условий. Лучше говорить об изоляции пространством в широком смысле слова. В реальной природной обстановке поселения организмов относительно разобщены, и группы особей обмениваются генетической информацией не равновероятно. Кроме того, вектор давления отбора для разных смежных поселений может быть неоднозначен. Понимая изоляцию расстоянием таким образом, мы склонны принять сам термин, но учитывать изменение его трактовки для реальных природных условий.

При рассмотрении изоляции расстоянием можно говорить о двух противоположных процессах, способствующих ее возникновению. С одной стороны, существует постоянный обмен генетической информацией между смежными группировками за счет миграции и нивелировка возникающих различий между популяциями, с другой — воздействие отбора, создающего в каждой популяции свою аранжировку генома и, соответственно, свой фенооблик. При достаточном удалении популяций и сильном разнонаправленном отборе в каждой из них теоретически возможно ожидать проявление эффекта изоляции расстоянием.

Каждая популяция генетически уникальна, если она действительно является исторически сложившейся панмиктической совокупностью (Глотов, 1975). Следовательно, каждая популяция уже по определению в той или иной степени генетически дифференцирована от других. Степень генетической дифференциации может быть разной. Предполагается, что она тем выше, чем дольше сопоставляемые популяции подвержены давлению разнонаправленного естественного отбора при отсутствии генетического обмена между ними (Оленов, 1959; Тимофеев-Ресовский и др., 1977, и др.).

В целом, как уже говорилось выше, с эволюционно-экологических позиций можно представить популяционную диверсификацию как процесс, направленный на наибольшее приспособление популяций к местным условиям, сопровождающийся возникновением экологических, генетических и фенотипических различий между ними. Собственно, по этим свойствам и можно оценить проявление диверсификации и уровень дифференциации популяций. Далеко зашедшая диверсификация ведет к возникновению необратимых особенностей, изменяющих отношение популяции к среде, т.е. к образованию подвидов (Шварц, 1969, 1973, 1980). Эта стадия фактически отражает начальные этапы внутривидовой дивергенции, а в дальнейшем и видообразования.

Становление внутривидовой дифференциации популяций — длительный, обусловленный отбором исторический процесс, а явление диверсификации — результат этого процесса. Поэтому очевидно, что мера дифференциации связана с интенсивностью давления отбора и отражает в конечном итоге результат его работы. Изучая относительную дифференциацию популяций (меру различий), мы тем самым оцениваем в той или иной степени и действенность отбора в историческом масштабе времени.

Все сказанное позволяет определить достаточно важную задачу, возникающую при изучении внутривидовой дифференциации популяций с разной степенью пространственной изоляции. Следует выяснить, в какой мере изоляция расстоянием и изоляция за счет изолирующих барьеров соотносятся по эффективности влияния на процесс дифференциации.

Эффективность влияния изоляции расстоянием на дифференциацию популяций

Возможность количественно оценивать степень дифференциации популяций с помощью фенетического подхода указывает реальный путь к исследованию влияния пространственной изоляции на процесс дифференциации популяций, в том числе и влияния изоляции расстоянием. Насколько нам известно, в литературе отсутствуют примеры прямой или косвенной оценки влияния изоляции расстоянием на процесс дифференциации популяций. Основоположник представлений об изоляции расстоянием (isolation by distance)

Сьюэлл Райт, а также многие его последователи в области популяционной генетики рассматривают это явление исключительно теоретически на основе построения математических моделей (Ли, 1978). Прямые доказательства роли пространственной изоляции в формообразовании как необходимого, но не ведущего фактора микроэволюции не всегда являются строгими, часто основываются на качественных сопоставлениях или умозрительных заключениях. Количественная оценка давления пространственной изоляции на природные популяции, кроме теоретического математического моделирования, специально не проводилась. Отсутствие подобных исследований на наш взгляд объясняется логическим принятием пространственной изоляции как фактора микроэволюции, не требующим для большинства исследователей прямых доказательств, равно как и методическими затруднениями при выполнении подобных исследований.

Используем для подхода к решению этих вопросов некоторые материалы, касающиеся фенетической оценки дифференциации популяций рыжей полевки в Оренбургской области, полученные нами ранее (Васильев, 1982, 1984а, 1984б). Напомним, что специфика пространственного размещения рыжей полевки в рассматриваемом регионе заключается в усилении стенотопности вида, строгой его приуроченности к пойменным лесам (Большаков, Васильев, 1975,1978). Рыжая полевка, будучи лесным видом, избегает степных стаций, поэтому поток мигрантов перемещается в основном вдоль пойменных лесных «коридоров».

Фенетический анализ был проведен в этом случае по 23 фенам неметрических пороговых признаков черепа (Васильев,1984а), причем набор признаков в основном перекрывается с тем, который используется при анализе популяций рыжей полевки в данной работе (рис. 5). Из 23 признаков не используются в настоящее время 5 из-за сложностей при их классификации в западных популяциях рыжей полевки. Все вычисления фенетических дистанций ранее выполнялись по формуле Смита (Berry, 1963, 1964), а относительные частоты фенов подсчитываться по методике Берри в расчете на особь, а не на сторону тела (табл. 7). Специальный анализ показал, что если при расчете частостей на особь оценки MMD отличаются мало, то величины среднеквадратических отклонений иногда значительно выше, чем при расчете частостей на сторону тела. Нужно отметить, что несмотря на грубость вычисления среднего квадратического отклонения по формуле Берри, эта процедура дает многократный запас надежности. Если оценки MMD по формуле Берри достоверны, то по формуле Хартмана (Hartman, 1980), которую мы используем в подавляющем большинстве расчетов в настоящей работе, эти оценки будут заведомо высоко статистически достоверными. Таким образом, можно в равной мере сопоставлять величины MMD, вычисленные по формуле Хартмана в последние годы с данными, которые были получены нами ранее (Васильев, 1982, 1984а).

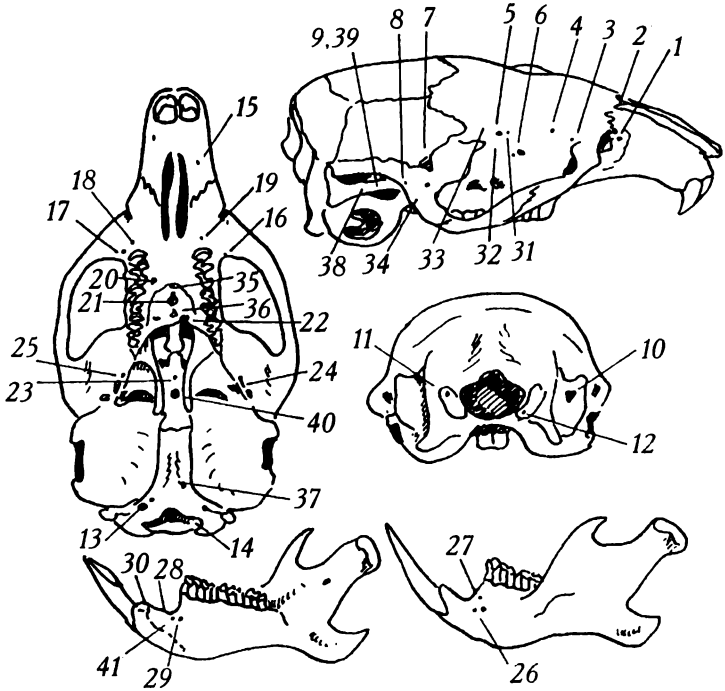


Рис. 5. Схема расположения фенов неметрических пороговых признаков на черепе рыжей полевки. Фены: 1-FPodu, 2-SNf1, 3-FOran, 4-FFran, 5-FFrdu, 6-FEtdu,7-FeP, 8-MeTmsu, 9-MeTm(-), 10-FeMs, 11-FCnsu, 12-FCnif, 13-FHgdu, 14-FHgla, 15-FPmpo, 16-FMxI, 17-FMxII, 18-FMxIII, 19-FMxIV, 20-FMxV, 21-FePlim, 22-MgPl2, 23-FBsme, 24-LtvFOv, 25-FRacan, 26-FMtdu, 27-FMtsu, 28-FMtme, 29-FMtlg, 30-FMtan, 31-FFracan, 32-FFracve, 33-FFracpo, 34-FTm(-), 35-FePlan, 36-FePlpo, 37-FBola, 38-PrPgab, 39-MeTmdu, 40- FeBsme, 41-FMtlgdu. Расшифровка кодовых обозначений приведена в каталоге фенов (см. Глава 1).

Выявление дифференциации популяционных группировок на сплошном участке ареала проводилось на основе сравнения кратковременно взятых синхронных проб рыжей полевки на большом пространственном отрезке пойменных лесов р.Урал. В первом варианте исследований отлов зверьков проводился за двадцатидневный срок в июле 1977 г. в шести точках сбора, удаленных друг от друга примерно на 30-40 км. (рис. 6, *1-6*). Общая протяженность пространственного отрезка между крайними пробами составила около 200 км. Расстояние в 30-40 км

*Таблица 7. Фенетические дистанции (MMD) между сакмарской и приуральской популяциями рыжей полевки в Оренбургской области в разные годы. * — сравнение выборки из приуральской популяции проводилось с выборкой из поселения «пойма-2» сакмарской популяции. В остальные годы в сакмарской популяции бралась выборка из поселения «пойма-1».*

Годы	MMD	Стандартное отклонение
Сравнение по Смиту (Berry, 1963, 1964):		
1972	0,075	0,028
1976	0,075	0,021
1977	0,060	0,019
1972-1977	0,070	0,023
Повторное сравнение по Хартману (Hartman, 1980):		
1972	0,0867	0,0236
1972*	0,0809	0,0249

между пробами было выбрано не случайно. Первая проба взята из популяции, условно названной приуральской (окрестности пос. Приуральск — на рис. 6, *1*), которая в течение ряда лет сравнивалась с изолированной от нее тридцатикилометровым Сакмаро-Уральским степным водоразделом — сакмарской популяцией (окр. г.Кувандык, пойменный лес р. Сакмары — см. рис. 6, *I*). Расстояние, разделяющее две заведомо изолированные популяции рыжей полевки, сравнительно невелико и не превышает 30 км, однако благодаря мощному ландшафтно-экологическому барьеру — степному водоразделу, пространственная изоляция между ними по уровню приближается к полной. Полная изоляция сакмарской и приуральской популяций возникла исторически недавно — в XVIII в. (Иванов, 1949). Первая проба поэтому может служить общей точкой отсчета различий для сопоставления двух вариантов пространственной изоляции: изоляции расстоянием и полной изоляции за счет ландшафтно-экологической преграды. Мы, таким образом, могли соотнести уровень дифференциации двух полностью изолированных популяций с дифференциацией группировок, изолированных расстоянием. Следовательно, появлялась возможность косвенно определить, в какой мере давление фактора пространственной изоляции сказывается на процессе диверсификации популяций. Это же сравнение позволяло оценить эффективность влияния изоляции расстоянием на процесс диверсификации популяций на сплошном участке ареала.

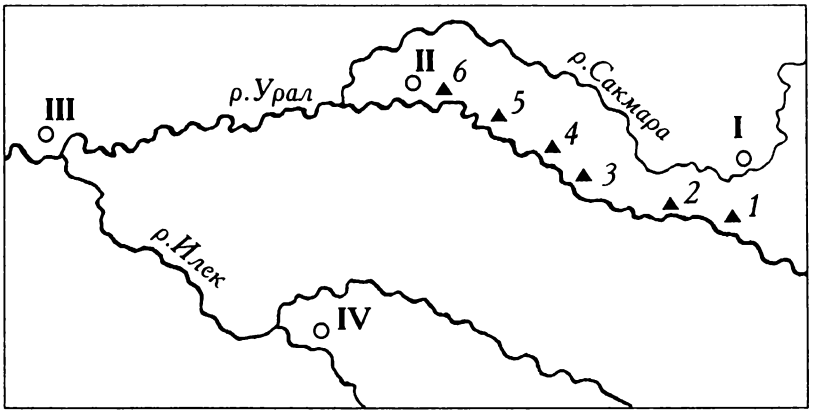


Рис. 6. Схема расположения выборок из популяций рыжей полевки. Популяционные пробы: 1 — приуральская, 2 — верхнеозерская; 3 — беляевская, 4 — красногорская, 5 — островная, 6 — каменноозерская (оренбургская). Популяции: I — сакмарская, II — оренбургская, III — илекская, IV — шубарагашская.

Трехлетнее попарное сравнение полностью изолированных сакмарской и приуральской популяций, проведенное на синхронно взятых пробах (июльские пробы 1972,1976,1977 гг.), показало существенные различия между ними (табл. 7).

Среднее значение показателя дифференциации или MMD составило 0,070 (за разные годы эта величина колебалась от 0,060 до 0,075, т.е. оказалась относительно устойчивой). Для сопоставления оценок, полученных предыдущим методом анализа, и тем, который используется нами в настоящее время, было проведено повторное сравнение выборок 1972 года по набору из 29 признаков (табл. 7 и 8).

Наряду с выборкой из того же поселения полевок «пойма-1» из сакмарской популяции, что и в предыдущем сравнении, с приуральской популяцией дополнительно сравнивали выборку из сакмарского поселения «пойма-2». Ниже мы подробнее опишем специфику этих двух поселений (микропопуляций, субпопуляций или демов) сакмарской популяции. Межпопуляционные фенетические дистанции (MMD), вычисленные по Хартману, варьировали от 0,081 до 0,087 и были лишь не на много выше, чем в предыдущем анализе. Полученные величины различий статистически достоверны ($p < 0,01$) и мало колеблются. Нет сомнений в том, что выборки из приуральской и сакмарской популяций принадлежат разным совокупностям. Р.Берри (1964) при исследовании популяций домовой мыши в Англии выявил в среднем на

Таблица 8. Сравнение приуральской популяции (1) с двумя поселениями (2 — пойма-1, 3 — пойма-2) сакмарской популяции рыжей полевки по частотам фенов отдельных признаков (1972 г.).
** — ρ < 0,05; ** — ρ < 0,01. n — общее число изученных сторон. и — признаки являются не билатеральными. Приведены фенетические дистанции (MMD) по отдельным признакам.*

Фен	Встречаемость фенов, %			Сравниваемые пары выборок:			
	1 n = 50	2 n = 74	3 n = 38	MMD (1-2)	Хи-квадрат (1-2)	MMD (1-3)	Хи-квадрат (1-3)
1	0,00	8,33	2,63	0,0919	2,68	-0,0390	0,41
2	62,50	50,00	40,54	0,0046	1,08	0,1156	2,71
3	16,67	14,29	14,29	-0,0494	0,12	-0,0636	0,07
4	57,14	57,14	30,56	-0,0622	0,00	0,2018	3,73
5	16,67	28,81	50,00	-0,0055	0,92	0,3898	*5,87
6	0,00	3,39	2,63	-0,0304	0,50	-0,0461	0,34
7	0,00	0,00	2,86	-0,0928	0,06	-0,0786	0,15
8	15,38	23,53	8,11	-0,0770	0,25	-0,0364	0,63
9	0,00	21,88	27,03	0,4379	*5,98	0,6191	**8,38
10	30,00	9,68	8,33	0,1478	2,16	0,2056	2,67
11	10,80	66,67	64,71	1,1212	**9,12	1,0395	**8,74
13	80,00	34,48	55,88	0,6553	*6,07	0,0931	1,74
14	20,00	3,45	14,71	0,1681	2,30	-0,0934	0,24
15	33,33	43,84	34,21	-0,0127	0,76	-0,0666	0,00
16	29,17	65,28	55,26	0,4610	**9,44	0,1981	*3,96
17	50,00	72,22	76,32	0,1513	3,77	0,2234	*4,34
18	70,83	73,97	63,16	-0,0478	0,11	-0,0435	0,34
19	41,67	28,77	31,58	0,0192	1,35	-0,0241	0,63
20	66,67	69,57	47,37	-0,0503	0,08	0,0756	2,13
21и	11,11	25,00	15,79	-0,0582	0,57	-0,1507	0,03
22	66,67	57,14	42,86	-0,0506	0,38	0,1092	2,09
23и	0,69	0,00	5,26	-0,1624	0,21	-0,1996	0,02
24	0,00	2,70	7,89	-0,0679	0,18	0,0316	1,38
25	23,53	16,67	26,32	-0,0515	0,38	-0,0811	0,02
26	4,17	5,48	0,00	-0,0543	0,00	0,0316	1,47
27	0,00	4,17	0,00	-0,0072	0,86	-0,0653	0,03
28	25,00	10,96	10,53	0,0887	2,62	0,0756	2,13
29	33,33	53,42	42,11	0,1005	2,84	-0,0373	0,44
30	33,33	31,51	42,11	-0,0521	0,04	-0,0373	0,44

признак такие же величины различий между Хэмпширской и Пемброкширской выборками, удаленными приблизительно на 200 км. Можно полагать, что устойчивые различия между двумя соседними изолированными популяциями рыжей полевки по частотам фенов в разные годы указывают на их устойчивую эпигенетическую специфику, а следовательно, косвенно отражают и генетические различия между ними.

Всего, как уже отмечалось, было взято шесть последовательных проб, удаленных друг от друга на расстояние, сопоставимое с дистанцией между рассмотренными выше пространственно изолированными сакмарской и приуральской популяциями. Пространственно выборки расположены следующим образом: первая проба, как уже говорилось, взята в приуральской популяции; вторая — в окрестностях села Верхнеозерное; третья — пос. Беляевка; четвертая — в 3 км. западнее пос. Красногор; пятая — в 1 км юго-западнее села Островное; шестая — в окрестностях села Каменноозерное в 20 км восточнее г.Оренбурга.

Популяционные пробы брались в сходных биотопах в пойменном лесу в притеррасной части поймы. Видовой состав сопутствующих мелких млекопитающих во всех выборках сходен. Так как основными обитателями притеррасных пойменных лесов оказывается рыжая полевка и малая (уральская) лесная мышь (*Apodemus uralensis*), а другие виды-индикаторы остепненных и болотистых биотопов встречаются спорадически, можно предполагать, что биотопические условия в местах отлова в целом однородны. Флористический состав на всем протяжении пойменной ленты лесов в значительной степени однообразен, что типично для интразональных пойменных лесов вообще. В геоморфологическом плане пойма исследованного участка на всем протяжении резко сужена, местами имеет характер ущелья и только в районах впадения притоков расширяется (Петренко, 1969; Агелеусов, 1969). Климат в целом можно охарактеризовать как недостаточно влажный с теплым летом и умеренно суровой малоснежной зимой. В местах взятия первой и второй проб среднегодовое количество осадков примерно на 100 мм меньше, чем в последующих местах отлова. Этот перепад определяется, в основном, тем, что Губерлинские горы создают некоторое препятствие для западных влажных ветров, преобладающих в летнее время. Сбор материала был проведен в каждой точке в течение трех суток. При этом общее время отлова — 20 дней не превышало срока беременности самки рыжей полевки (Свириденко, 1959; Buchalczyk, 1970; Bujalska, 1979) и не могло привести к существенным смещениям оценок.

Рассмотрим фенетические дистанции между последовательными пробами, взятыми вдоль пойменного леса р.Урал (табл. 9). Этот анализ также был проведен нами ранее по формуле Смита (см. Васильев, 1984а). Фенетические различия между соседними смежными поселениями оказались невелики и сопоставимы с внутрипопуляционными различиями (см. ниже в разделе главы). Кроме того, легко убедиться в том, что максимальные различия обнаружены между крайними пробами и выборками, которые достаточно удалены друг от друга: чем дальше удалены сравниваемые выборки, тем больше обнаруживаемые между ними значения показателя дифференциации MMD (табл. 10).

Между наиболее удаленными пробами (*1-6*-я, *2-5*-я и т.д.) порядок различий достигает уровня, который наблюдался при сравнении полностью изолированных популяций. Фактически, уровень дифференциации по комплексу неметрических признаков между популяциями, полностью изолированными 30-40-километровой преградой, сопоставим с дифференциацией группировок, изолированных друг от друга расстоянием порядка 120-150 км на сплошном участке ареала. Этот факт интересен тем, что прекращение относительно свободного обмена мигрантами и возникновение эколого-географической преграды ведет к усилению дифференциации группировок и, по-видимому, к формированию своеобразной эпигенетической системы, а, следовательно, разной генетической структуры у изолированных поселений. С другой стороны, такой же результат достигается на сплошном участке ареала, но из-за потенциального обмена мигрантами и некоторого обмена генетической информацией дифференциация такого же, как в первом случае, масштаба проявляется у значительно более удаленных поселений. Средняя мера фенетической уникальности выборок примерно одинакова, однако крайние пробы несколько более своеобразны, чем некоторые промежуточные, что также доказывает усиление фенетических различий при удалении группировок друг от друга. Видно также, что дистанции между смежными выборками (*1-2*, *2-3*, *3-4*, и т.д.) крайне малы и статистически недостоверны. Это указывает на размытость границ между популяциями на сплошном участке ареала.

*Таблица 9. Фенетические дистанции (MMD) между последовательными популяционными пробами рыжей полевки в пойме реки Урал (1977 г.). Средняя уникальность (MMU) представляет собой среднюю фенетическую дистанцию данной выборки со всеми остальными. * — различия статистически достоверны ($p < 0,05$).*

Популяционные пробы	Приуральск 1	Верхнеозерное 2	Беляевка 3	Красногор 4	Островное 5	Каменноозерное 6	Средняя уникальность MMU
1	—	-0,005	0,029	0,044*	0,048*	0,086*	0,040
2	0,000	—	0,013	0,054*	0,065*	0,071*	0,040
3	0,015	0,011	—	0,017	0,068*	0,029	0,031
4	0,021	0,023	0,011	—	0,029	0,079*	0,045
5	0,022	0,025	0,023	0,017	—	0,011	0,044
6	0,037	0,031	0,022	0,034	0,020	—	0,055

Изучение экологической структуры рассмотренных локальных поселений вдоль реки Урал выявило две большие совокупности выборок. Одна из них включает первую и вторую пробы, а другая — все после-

дующие. Оказалось, что первые две пробы имеют сходную относительную численность (17,3% и 16,9%). В четырех последующих пробах на сто ловушко-суток приходится: 29,3; 26,0; 31,3 и 33,3 зверька соответственно, то есть относительная численность в этой группе поселений в 1,5-2 раза выше, чем в первых двух пробах. При сравнении возрастной структуры этих шести проб наблюдаются те же закономерности: возрастной состав первых двух выборок сходен, но отличается от четырех последующих, сходство которых между собой также велико. Первые две пробы отличаются относительно большей долей половозрелых сеголеток весеннего рождения и меньшей — перезимовавших полевок, чем в последних. Протекание размножения сходно во всех шести выборках (например, доля размножавшихся самок к их общему числу колеблется в узком диапазоне близких значений: 26,9%, 26,7%, 20,7%, 27,8%, 25,9%, 23,1%, соответственно).

Таблица 10. Фенетические дистанции (MMD) между сравниваемыми популяциями рыжей полевки Оренбургской области (1978 г.). Правая верхняя треугольная матрица содержит значения MMD (расчет проведен по формуле Смита). Все различия статистически достоверны ($p < 0.01$).

Популяция	I	II	III	IV	Средняя уникальность, MMU
I — сакмарская	—	0,085	0,215	0,278	0,193
II — оренбургская	0,022	—	0,117	0,251	0,151
III — илекская	0,029	0,026	—	0,156	0,163
IV — шубарагашская	0,032	0,036	0,025	—	0,228

При краниометрическом сравнении взрослых сеголеток резкие различия при попарном сопоставлении наблюдаются только по длине диастемы и межглазничной ширине: зверьки первых двух выборок, будучи близки по этим признакам, отличаются от четырех последующих, сходных, в свою очередь, между собой (Васильев, 1981).

Экологические и морфометрические данные непротиворечиво согласуются с данными фенетического анализа. Полученные материалы позволяют заключить, что несмотря на размытость границ между смежными поселениями, на изученном участке пойменных лесов реки Урал обитает по крайней мере две разные популяции. К первой популяции, по-видимому, следует отнести первую и вторую пробы, а вторая объединяет пробы с третьей по шестую. В данном случае нам не удалось отметить четкую границу между популяциями на непрерывном ленточ-

ном фрагменте ареала, однако можно, по-видимому, говорить о значительной переходной зоне между ними. Вероятно, на сплошном участке ареала трудно говорить о популяционных границах, так как существует постоянный разнонаправленный поток мигрантов вдоль пойменных «желобов», и такие границы размываются из-за генетического обмена между частями населения. Тем не менее, важен полученный факт: различия между ландшафтно изолированными соседними популяциями примерно того же порядка, что и различия между значительно более удаленными друг от друга поселениями на сплошном участке ареала.

Во втором варианте исследований территориальные шаги между пробами значительно превышали величину среднего расстояния от пробы до пробы предыдущего случая и в среднем составляли 150-200 км. Этот вариант расчетов проведен также по формуле Смита и набору из 23 первоначально использованных признаков. Тем самым мы имели возможность установить порядок различий между пробами, изолированными большим расстоянием, на котором ранее уже была отмечена дифференциация. Большая удаленность (150-200 км) позволяет рассматривать эти поселения как разные популяции. Популяции сакмарская, оренбургская и илекская изолированы расстоянием, но потенциально могут контактировать за счет обмена мигрантами через эстафету поколений (рис. 6, *I-III*). Четвертая проба (шубарагашская популяция) изолирована от них степью и населяет самый южный крупный островок леса в Оренбуржье — Шубарагашский лесной массив, примыкающий к реке Малая Хобда. Выборки из всех популяций были взяты в сходных биотопах. Несколько отличаются условия обитания полевок в шубарагашской популяции. Шубарагаш («пестрый лес» в переводе с казахского) в исторически недавнее время соединялся по р.Илек с пойменными лесами р.Урал (рис. 6, *IV*). Пестрый вид лесу придают растущие здесь осины и березы. Шубарагашский лесной массив расположен на бугристых песках в 20 км к югу от г.Соль-Илецка и занимает площадь около пяти тысяч гектаров (Чибилев, 1978). В шубарагашской популяции поселения рыжей полевки мозаично разбросаны по всей территории островного леса и приурочены к наиболее влажным, низинным местам.

Предварительный анализ экологических особенностей сравниваемых популяций выявил существенную популяционно-экологическую специфику южной — шубарагашской популяции. В этой популяции наблюдается самая низкая относительная численность — 9,6 зверьков на 100 л/с. Для сравнения в сакмарской и оренбургской — соответственно 28,9 % и 16,4 %. Наиболее высока относительная численность в ближайшей к шубарагашской — илекской популяции — 57,8 %. Доля размножавшихся самок наиболее высока и практически совпадает у шубарагашских

и оренбургских полевок. Вполовину меньше этот показатель размножения в сакмарской и илекской совокупностях. В шубарагашской популяции при этом наиболее велико число беременных самок, чрезвычайно низка доля яловых самок и максимально велика доля созревших самцов сеголеток (Васильев, 1981). Все эти данные говорят об обратной связи интенсивности размножения и физиологического созревания полевок с плотностью населения. Аналогичные факты отмечались большим числом исследователей (Кошкина, 1967; Кошкина и др., 1972; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Чернявский, Короленко, 1979; Krebs, 1966; Walkowa, 1969; Keller, Krebs, 1970 и др.). Не вдаваясь в обсуждение этой проблемы, подчеркнем, что подобный анализ размножения сравниваемых популяций показал существенное своеобразие каждой из них, что прямо свидетельствует о их самостоятельности.

Сравнение возрастной структуры четырех популяций показало следующее. Две соседних популяции поймы реки Урал: оренбургская и илекская мало отличаются по возрастному составу (Васильев, 1981). Они характеризуются относительно большой долей в основном уже взрослых сеголеток рождения конца мая — начала июня и относительно небольшим процентом сеголеток июльских пометов. Сакмарская популяция, тоже пойменная, близка к ним, но имеет специфические черты: в этой группировке значительно меньше зверьков ранне-весеннего рождения и больше неполовозрелых сеголеток недавнего июльского рождения. Особняком, как и по многим другим экологическим характеристикам, стоит шубарагашская популяция. Возрастная структура этой популяции характеризуется очень высоким процентом сеголеток первой весенней генерации (родившихся в апреле-мае), большой долей молодых сеголеток поздних пометов и сравнительно небольшой — рожденных в конце мая — начале июня.

Южная изолированная популяция по комплексу морфофизиологических признаков заметно отличается от других. Шубарагашские полевки отличаются большей массой тела и сравнительно низкой относительной массой печени. В меньшей степени выражены морфофизиологические различия между пойменными популяциями рек Урала и Сакмары (Васильев, 1981). По морфометрическим признакам фенооблик изолированной длительное время шубарагашской популяции заметно отличается от фенооблика пойменных популяций. В свою очередь, их морфометрические характеристики позволяют описать своеобразие каждой из них по комплексу признаков, хотя различия между популяциями нельзя назвать большими. Оренбургская группировка занимает промежуточное положение между крайними — илекской и сакмарской популяциями, приближаясь то к одной, то к другой.

Фенетический анализ показывает, что изоляция большим расстоянием приводит к накоплению различий и тем самым — к заметной эпигенетической дифференциации популяций (табл. 10, рис. 6).

Величина фенетических дистанций возрастает по мере удаления проб друг от друга. При попарном сравнении изолированных расстоянием соседних пойменных популяций различия оказываются примерно одного порядка: между сакмарской и оренбургской выборками — 0,085, а между оренбургской и илекской — 0,117. В свою очередь, различия между упоминавшимися полностью изолированными приуральской и сакмарской популяциями тоже близки к приведенным выше значениям (0,060-0,075). Напомним, что и различия между крайними (1-й и 6-й) выборками на сплошном участке пойменного леса (табл. 9) фактически того же порядка (0,086). Следовательно, при большом пространственном «шаге» (150-200 км) на сплошном участке пойменного леса между популяциями наблюдается примерно одинаковая величина меры дифференциации, сопоставимая с различиями между соседними, но полностью изолированными популяциями.

Шубарагашская популяция меньше всего отличается от илекской и значительно от оренбургской и сакмарской. Эта популяция некогда была связана потенциальным генетическим обменом через ряд поселений, обитавших в пойменных лесах р.Илек, с илекской популяцией, приуроченной к пойме р.Урал в месте слияния этих рек. Интерпретируя эти данные с исторических позиций, можно считать, что отмеченные факты подтверждают прямую генетическую связь илекской и шубарагашской популяций, существовавшую ранее. Однако величина различий между этими близкими по происхождению группировками превышает порядок различий между соседними смежными пойменными группировками и сопоставима с показателем фенетической дистанции между крайними — сакмарской и илекской популяциями (табл. 10). Следует учитывать, что илекская и сакмарская популяции удалены друг от друга на расстояние более 300 км, что в 2 раза превышает расстояние между илекской и шубарагашской популяциями.

Анализируя масштаб всех полученных различий, включая экологические и морфометрические особенности, можно предполагать ускорение диверсификации шубарагашской популяции в условиях возникновения полной изоляции на южной границе ареала. Возможно, что усиление дифференциации этой популяции связано с повышенным давлением отбора в более остепненных по сравнению с пойменным лесом условиях обитания этой южной группировки. Исходя из таких представлений, можно утверждать, что эффективность давления изоляции расстоянием на процесс диверсификации популяций выглядит почти такой же, что и за счет полного нарушения панмиксии при полной изоляции.

Кратко подведем итог всему сказанному в этом разделе. Реальность влияния изоляции расстоянием на процесс экологической, морфологической и феногенетической диверсификации популяций представляется бесспорной. Эффективность ее давления относительно меньше, чем при полной изоляции, однако с увеличением удаленности группировок она может быть почти такой же, что и при полном прекращении генетического обмена. Рассмотренные примеры соотношения двух форм пространственной изоляции весьма контрастны, что, возможно, обусловлено тем, что материал взят из маргинальных периферийных популяций вида, обитающих на южной границе ареала, где в силу специфики среды обитания процесс дифференциации может идти более быстрыми темпами, чем в центральных популяциях (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Левонтин, 1978). Не исключено, что при аналогичных сравнениях центральных популяций вида дифференциация может быть более умеренной.

Корреляция географических расстояний и фенетических дистанций между популяционными группировками

Ранее нами была проиллюстрирована прямая связь уровня дифференциации популяций со степенью и длительностью их пространственной разобщенности (табл. 9 и 10). Однако не был решен вопрос о количественной оценке силы связи (корреляции). Для этого мы использовали уже разобранные выше данные по рыжей полевке.

Расстояние между пробами оценивали двумя способами. В первом случае между ближайшими точками измеряли кратчайшее расстояние независимо от возможностей зверьков преодолеть непригодные для жизни участки. Во втором — «реальное» расстояние, соответствующее наиболее вероятным путям заселения рыжей полевкой пойменных лесов, с учетом непреодолимых или непригодных для жизни территорий.

При сравнении линейно расположенных поселений на малом «шаге» (30-40 км) между пробами (рис. 6, *1-6*) коэффициенты корреляции фенетических и географических дистанций при измерении расстояния обоими способами совпадают ($r = 0{,}71$ и $0{,}73$). Это понятно, т.к. участок сплошного ареала в виде узкой ленты не приводит к принципиальной разнице в оценке расстояний уже в силу своей линейности. Выявленная сильная связь показывает, что чем больше удалены группировки, тем больше различия между ними.

При большом пространственном «шаге» (150-200 км) связь географических и фенетических дистанций при двух способах измерения расстояния оценивается неоднозначно. Корреляция практически отсутствует ($r = 0{,}17$) при измерении кратчайшего расстояния между проба-

ми (линейность в этом случае резко нарушена, см. рис. 6, *I-IV*) и велика для «реального» расстояния, соответствующего вероятным путям миграций вдоль пойменных «коридоров» (r = 0,87). Объединение данных по малому и большому расстоянию между пробами усиливает корреляцию (r = 0,94 !) при втором способе измерений, когда учитываются наиболее реальные пути миграций.

В том случае, когда нет таких ландшафтно-экологических ориентиров, как ленты пойменных лесов для рыжей полевки в Оренбургской области, поиск наиболее вероятного пути формирования населения вида в регионе достаточно не прост. Существует однако теоретическая возможность использовать для грубой прокладки наиболее вероятного пути расселения вида такие смежные группировки, между которыми наблюдаются минимальные фенетические дистанции. В практике мировых фенетических исследований используется метод построения дендрита минимальных расстояний (minimum spanning tree), описанный Снитом и Сокалом (Sneath, Sokal, 1973).

Полученные результаты говорят о следующем. Во-первых, установлено, что на сплошном участке ареала выявляется сильная положительная корреляция между географическим расстоянием и фенетическими дистанциями, отражающими дифференциацию популяционных группировок. Другими словами, пропорционально увеличению расстояния усиливается дифференциация популяций. Во-вторых, корреляция значительно выше в тех случаях, когда расстояние измеряется в соответствии с наиболее вероятными путями расселения мигрирующих зверьков. С одной стороны, это доказывает сам факт действия изоляции расстоянием на процесс дифференциации, с другой — отражает естественно-исторический генезис рассматриваемых группировок.

Для первого варианта расчетов («малый шаг») применение этого метода дает линейную цепочку выборок: *1-2-3-4-5-6*. Второй вариант («большой шаг») также формирует непротиворечивую последовательность выборок в цепочке: *I-II-III-IV*. Таким образом, не исключено, что этот подход наряду с описанным выше может быть использован при поиске естественных путей формирования популяционной структуры вида на сплошном участке ареала.

Пропорциональность усиления дифференциации популяций с увеличением их разобщенности на сплошном участке ареала, по-видимому, в большей степени определяется относительной равномерностью нивелирующего генетические различия миграционного потока (в историческом масштабе времени), а не случайной дифференциацией за счет генетико-автоматических процессов (дрейфа генов), так как иначе не было бы этой пропорциональности. В свою очередь, уникальность каждого мес-

тообитания, каждого региона в историко-географическом отношении определяет специфику направлений действия отбора (Оленов, 1959) и тем самым ведет к направленным, а не случайным и неодинаковым для разных местностей эпигенетическим преобразованиям популяций.

Сказанное позволяет предположить, что масштабы популяционной дифференциации могут быть относительно жестко связаны с подвижностью самих животных, точнее с их способностью мигрировать на большое расстояние.

Для проверки этого предположения рассмотрим несколько контрастных примеров. В одном случае мы оценили корреляцию расстояния и внутривидовой генетической дифференциации по коэффициентам генетической дивергенции (электорфорез белков) у малоподвижного, роющего вида — гофера *Thomomys umbrinus* по данным Паттона и Федер (Patton, Feder, 1978). В другом аналогичные расчеты проведены для подвижного вида — кенгурового прыгуна *Dipodomys ordii* по данным Хартмана (Hartman, 1980), где приведены фенетические дистанции (MMD) по неметрическим пороговым признакам черепа этого вида для 11 выборок. Измерение расстояний между выборками проведено нами по приведенным авторами картам, а мера различий взята из текста работ.

Корреляция между величиной генетических (во втором случае фенетических) различий и удаленностью точек сравнения у относительно малоподвижного вида — гофера оказалась очень велика ($r = 0{,}97$), а у подвижного вида — кенгурового прыгуна — относительно невелика, хотя и статистически значима ($r = 0{,}36$). Таким же образом нами получены оценки корреляции генетических и географических дистанций у малоподвижного (образующего множество мелких изолятов) горного вида — североамериканской саламандры *Desmognathus fuscus* по данным Тиллея и Швердтфегера (Tilley, Schwerdtfeger, 1981) и у очень вагильного вида — летучей мыши *Uroderma bilobatum* (Phyllostomatidae) по данным Гринбаум (Greenbaum, 1981) и Бэйкера (Baker, 1981).

Так же как и в первом случае, у малоподвижной горной саламандры корреляция генетических и географических дистанций оказалась высока ($r = 0{,}70$; $p < 0{,}01$), а у подвижной летучей мыши — низка и статистически не достоверна ($r = -0{,}14$).

Рассмотренные примеры являются количественным подтверждением реальности некоего эмпирического правила *существования обратной зависимости масштабов внутривидовой дифференциации от подвижности (вагильности) животных.*

При изоляции расстоянием передача генетической информации в чреде поколений осуществляется как во времени (для конкретной популяции), так и в пространстве (между популяциями), но с появлением

изолирующего барьера пространственная передача прекращается, и остается только поток генетической информации во времени. В тех случаях, когда возникают изолирующие барьеры, прерывающие связь отдельных группировок друг с другом и тем самым обрывающие нивелирующий генетические различия поток мигрантов, процесс дифференциации таких островных изолятов теоретически должен протекать быстрее.

Возвращаясь к нашим данным, напомним, что в двух случаях, где рассматривались соседние популяции рыжей полевки, полностью изолированные друг от друга (приуральская — сакмарская; илекская — шубарагашская), фенетические дистанции при относительно малом удалении были значительно больше, чем при сравнении проб, взятых на таком же удалении, но на сплошном участке ареала. Эти примеры могут говорить об ускорении процесса дифференциации в островных популяциях по сравнению с дифференциацией смежных группировок на сплошных участках, лишенных жестких изолирующих преград. Для таких ситуаций не может быть сильной прямой зависимости степени дифференциации от расстояния, так как они будут отклоняться от этой зависимости пропорционально длительности существования островного типа их изолированности. Пропорциональность степени локальной дифференциации величине расстояния между группировками будет сохраняться, по-видимому, только при отсутствии преград к проникающему потоку мигрантов, т.е. в случае их изоляции расстоянием.

Проиллюстрируем нарушение этой пропорциональности на примере относительно недавно возникшей островной изоляции черной крысы на Галапагосских островах. По данным Паттона с соавторами (Patton et al., 1975), изучавших изолированные поселения черной крысы, интродуцированной на Галапагосские острова, заселение островов шло неравномерно и было приурочено к нескольким историческим событиям. Первая волна заселения крыс связывается с испанским освоением некоторых островов. Следующими этапами были колонизация отдельных островов английскими пиратами и, наконец, организация военно-морских баз США во время второй мировой войны. Черных крыс завозили на кораблях относительно независимо в разные части Галапагосского архипелага, поэтому ни о каком естественном расселении не может быть речи. В этом случае возможная дифференциация поселений крыс определялась скорее их материковым происхождением, нежели естественным формообразованием в ходе приспособления к новым условиям обитания. Авторы оценили дифференциацию крыс разных островов тремя методами: по электрофоретическим, многомерным морфометрическим и фенетическим (по методу Берри, т.е. по неметрическим признакам) данным. Результаты сравнения разными методами оказались

почти идентичными. Рассчитанный нами коэффициент корреляции расстояния между островами и фенетических дистанций по неметрическим признакам черепа крыс, населяющих их, крайне мал и статистически незначим (r = 0,06). В другом случае, при измерении расстояния между пробами в пределах отдельных островов, он также невелик (r = 0,16). В разобранном примере отчетливо проявляется нарушение связи степени дифференциации группировок с величиной их удаленности в случае островной изоляции. Рассмотренный случай интересен, однако, в другом отношении. Здесь авторы, анализировавшие дифференциацию крыс на островах, пришли к естественному объяснению на первый взгляд случайной генетической дивергенции отдельных поселений, объясняя эти явления разным материковым происхождением зверьков за счет их «искусственной» интродукции. Нужно также заметить, что изолирующие преграды здесь достаточно очевидны. Чаще в аналогичных ситуациях объяснение бывает иным. Появление резких различий между соседними выборками одного вида, которые не соразмерны с их удаленностью, трактуются как следствие дрейфа генов (Berry, Jakobsen,1975; Otto,1978; Hartman, 1980). Выявление изолирующих преград и выяснение исторических путей формирования изучаемого участка ареала проводится далеко не всегда. Такие исследования действительно трудоемки, а часто почти невыполнимы. Тем не менее, без учета относительной пространственной изолированности исследуемых группировок вопрос о происхождении их дифференциации не может быть решен окончательно.

Рассмотрим в этой связи еще один пример. Классическим вариантом полной изоляции могут служить большие изолированные популяции красной полевки, населяющие островные боры Челябинской области. Мы сравнили две такие полностью изолированные популяции красной полевки, приуроченные к Джабык-Карагайскому и Брединскому островным борам, окруженным степью, и удаленные друг от друга приблизительно на 100 км. Джабык-Карагайский и Брединский боры представляют собой остатки некогда сплошных сосновых лесов, произраставших в Южном Зауралье, поэтому флористический состав обоих боров в значительной степени однороден. Разобщенность Джабык-Карагайского и Брединского лесных массивов существует давно. С.В.Кириков (1966), изучавший природную среду этого района в историческом плане, отмечает, что Джабык-Карагай в первой четверти XIX в. представлял собой дремучий сосновый лес площадью около 100 тыс. га. Нужно подчеркнуть, что уже в то время это был отдельный массив леса, окруженный степью. Площадь Джабык-Карагайского леса резко сокращалась из-за рубок и пожаров. В 1835 г., как отмечает С.В.Кириков, военный отряд прошел целый переход по горелому строевому лесу в пределах бора. Веком позже

сосна уже осталась на небольших участках, и стала преобладать береза. Почти все станицы новой укрепленной линии в конце XVIII — начале XIX вв. строились из леса, привозимого из Джабык-Карагая. Тот факт, что Джабык-Карагай уже был островным бором в конце XVIII в., позволяет считать, что полная изоляция между брединской и джабык-карагайской популяциями красной полевки длится не менее 200 лет, а, скорее всего, имеет значительно более давнее происхождение. Таким образом, вероятное биологическое время их изоляции превышает 600 поколений полевок. Условия обитания полевок в обоих случаях почти одинаковы, а удаление популяций невелико — около 100 км. Фенооблик этих популяций при морфометрическом сравнении оказался практически идентичен, что и неудивительно, так как они обитают в сходных экологических условиях (Васильев, 1982).

Сходство наблюдается практически по всем абсолютным и по большинству относительных краниометрических промеров. Единственное исключение составляет относительная высота черепа на уровне слуховых барабанов. Полевки из брединской популяции характеризуются относительно более высоким черепом по сравнению с джабык-карагайскими. Сходны зверьки обеих популяций и по количественным показателям окраски шкурок (Васильев, 1982). Различия по показателям оттенка и белизны оказываются статистически недостоверными.

Фенетический анализ был проведен в данном случае по 21 фену неметрических признаков черепа (Васильев, 1984а). Расчет фенетических дистанций проводился по формуле Смита.

Фенетическая дистанция по неметрическим признакам оказалась весьма значительной (0,154 ± 0,040) и совпала со значением, полученным для шубарагашской и илекской изолированных популяций рыжей полевки. Если говорить о том, что величина MMD отражает в той или иной степени порядок феногенетических различий, то разница эта, по-видимому, велика. Поэтому, несмотря на то, что признаки общего габитуса полевок совпадают и фенооблик популяций весьма сходен, не исключено, что их генетическая детерминация имеет разную основу, причем последняя может формироваться и на основе случайных эпигенетических процессов, которые подхватываются отбором на соответствующий фенотип. Таким образом, не исключается некий сплав действия отбора на фенотипический результат в целом и случайной комбинаторики генетической среды, детерминирующей его.

Б.М.Медников (1981), обсуждая закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И.Вавилова, приходит к следующим заключениям: «Из чисто вероятностных соображений истинная гомология гена — вещь чрезвычайно редкая; частота ее возникновения не

может превышать частоту повторной точковой мутации. Однако гомологии, ложные на уровне гена, но кажущиеся истинными на уровне фенотипического признака, — явление несравненно более частое. Они-то и составляют подавляющую массу факторов, лежащих в основе закона гомологических рядов» (Медников, 1981, с.129). Автор пишет также, что «фенотипическое выражение неопределенной генетической изменчивости оказывается канализованным» (там же, с.128), т.е., несмотря на колоссальное разнообразие генотипов, фенотипы особей популяции оказываются морфологически сходными. Этот вывод хорошо согласуется с представлениями М.А.Шишкина о канализованных эпигенетических процессах регуляции развития фенотипических структур (1988).

Если рассматривать с этих позиций различия по неметрическим пороговым признакам, разобранные в этом разделе, то вопрос о сплаве действия отбора на фенотипический результат в целом и случайной комбинаторики (рекомбинации, дрейф генов) генетической среды, детерминирующей его, получает теоретическое обоснование. Действительно, канализация эпигенетического развертывания признака закономерно может приводить к сходным фенотипическим результатам, которые поддерживаются и направляются естественным отбором. Однако, как это видно из приведенных выше цитат, в основе этих признаков в разных популяциях могут лежать разные генетические факторы. Таким образом, отбор, действуя на эпигенетическое развертывание признака, шлифуя канализованность его развития, может в известной мере «не замечать» комбинаторику определяющих его аллелей (изоаллелей) генов, если они обеспечивают нормальный ход эпигенеза, а следовательно, приводят к требуемому отбором фенотипическому результату.

Различия по встречаемости фенов неметрических признаков могут косвенно отражать в той или иной степени интегральную меру субстанциальных геномных различий между популяциями (Berry, Jakobsen, 1975), и MMD может трактоваться как количественная оценка порядка (степени) генетических популяционных различий. Однако, трактуя их таким образом, не следует забывать о том, что анализируются не генетические, а эпигенетические различия, маркированные морфологическими признаками.

Рассмотренные примеры приводят к заключению о том, что островной тип пространственной изоляции (полной изоляции) встречается отнюдь не часто и, наверное, не может быть основной отправной точкой при построении теории географического видообразования. На огромных пространствах, на которых осуществляется процесс внутривидовой дифференциации, наиболее распространенным явлением будет изоляция расстоянием, роль которой обычно недооценивается. При достаточно большом удалении популяционных группировок изоляция расстоянием фактически превраща-

ется в полную изоляцию, так как противодействие потоку генетической информации в пространстве происходит уже в соседних группировках, и локальная дифференциация может осуществляться на сплошном участке ареала на сравнительно небольшом удалении. Для популяций мелких мышевидных грызунов критическое расстояние, на котором проявляется дифференциация, может составлять, по-видимому, 100-150 км. Поэтому эффективность влияния изоляции расстоянием на процесс диверсификации популяций может быть, как это было количественно показано, почти сопоставима с действием полной изоляции. При достаточном удалении изоляция расстоянием может «работать» как мощный изолирующий барьер, хотя и менее эффективный, чем полная изоляция.

Из таблицы 11 видно, что при сравнении различных вариантов полностью или частично изолированных группировок (от внутрипопуляционного уровня, когда сопоставляются отдельные поселения в пределах одной популяции, до таксономического, когда оценивалась дифференциация популяций, принадлежащих разным подвидам) прослеживается на качественном уровне прямая связь уровня дифференциации популяций с длительностью и степенью их пространственной изоляции.

Таблица 11. Зависимость уровня дифференциации популяционных группировок от степени их пространственной изолированности (на примере рыжей и красной полевок).

Вариант пространственной изоляции	Оценки фенетических дистанций (MMD)
✓ Относительно изолированные внутрипопуляционные посления	0,006-0,012
✓ Соседние популяции, изолированные 30-40-км расстоянием поселения на сплошном участке ареала	0,011-0,029
✓ Соседние популяции, изолированные 30-40-км ландшафтно-экологической преградой	0,060-0,075
✓ Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием 150-200 км	0,085-0,117
✓ Изолированные в течение 100 лет островная и материковая популяции	0,125
✓ Длительно изолированные ландшафтно-экологической преградой популяции (расстояние 100-150 км)	0,154-0,156
✓ Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием 300-400 км	0,215
✓ Популяции, принадлежащие разным подвидам, обитающим в разных природных зонах	0,427-0,801
✓ Популяции наиболее удаленных подвидов (камчатская и казахстанская внутривидовые формы красной полевки)	0,982-1,104

На сплошных участках ареала за счет изоляции расстоянием проявляется пропорциональность уровня дифференциации популяций и их удаления друг от друга. Анализ литературных и собственных данных показал, что корреляция между мерой дифференциации (фенетические и генетические дистанции) и величиной их географической удаленности оказывается высокой у малоподвижных видов и низкой у вагильных. Положительная высокая корреляция фенетических и географических дистанций наблюдается и в случае правильного выбора путей расселения и миграций животных, отражая естественно-исторический генезис отдельных поселений.

Рассматривая изоляцию расстоянием, можно говорить о двух противоположных процессах, способствующих ее возникновению: с одной стороны, существует обмен генетической информацией между смежными группировками и нивелировка возникающих различий, с другой — воздействие отбора, создающего в каждой популяции свою аранжировку генома, параметризующего эпигенетическую систему популяции.

Мы пришли к заключению, что пропорциональность усиления дифференциации популяций с возрастанием их взаимной удаленности на сплошном участке ареала может быть объяснена относительно равномерным потоком генетической информации на сплошном участке ареала в историческом масштабе времени, а не случайными генетико-автоматическими преобразованиями популяций. Объяснение резких различий между соседними выборками одного вида, несоразмерных с их удаленностью, следствием только дрейфа генов, т.е. случайными генетическими явлениями, не может быть вполне убедительным. Рассмотренные нами материалы говорят скорее о том, что резкие различия могут быть прямо связаны с историческими процессами формирования ареала, а не с явлением дрейфа.

Учитывая все сказанное, можно считать, что популяции реально существуют, сохраняя свое своеобразие в пространстве, но на сплошном участке ареала границы между ними «размыты» (относительны) и популяционное население вида представляет собой некий почти сплошной популяционный «континуум». Нам представляется методически оправданным для выявления популяционной структуры вида в ареале использовать пропорциональность масштаба фенетической дифференциации группировок и их удаленности. Этот принцип позволяет оценить относительный масштаб популяций конкретных видов и выявить картину их естественной эволюционно-генетической структурированности.

ГЛАВА 4
ХРОНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА И ДИВЕРСИФИКАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

При ответе на вопрос о степени устойчивости эпигенетической системы популяции, маркируемой частотами фенов пороговых неметрических признаков, наряду с экспериментальными лабораторными исследованиями необходимо проведение длительного многолетнего слежения за одной и той же популяцией в естественных, природных условиях. Это в первую очередь необходимо для эмпирического выяснения самых разных аспектов и пределов устойчивости популяции, связанных с временной динамикой ее экологической структуры, фенооблика, эпигенетической системы и генетических особенностей. Важность постановки и решения этой проблемы неоднократно подчеркивалась А.В.Яблоковым (1966, 1987) и другими авторами, которые рассматривали соотношение различных форм и категорий групповой изменчивости на примере разных групп животных и растений (Шварц, 1965 б; 1968, 1980; Мамаев, 1972; Паавер, 1976; Семериков, 1986; Махнев, 1987). Очевидно, что от прояснения этих вопросов тесно зависит решение многих проблем эволюционной и популяционной экологии (Шварц, 1980). Хорошо известны исследования Куртена, который на ископаемом материале показал, что темпы морфологических преобразований у мелких и у крупных млекопитающих почти совпадают. Эти данные требуют пересмотра некоторых традиционных эволюционно-генетических представлений, так как число сменяемых поколений за один и тот же отрезок времени у грызунов и у хищных млекопитающих почти на порядок отличается.

До сих пор совершенно неясно как соотносятся между собой и каков «удельный вес» направленных и ненаправленных тенденций в хронографических изменениях фенооблика популяции в исторически обозримых отрезках времени. Не удавалось также провести длительного параллельного слежения за несколькими удаленными популяциями, оценивая устойчивость популяций в пространстве и во времени. Не решен вопрос о том каково количественное соотношение размаха хронографических и географических различий на исторически небольших отрезках времени. Этот важный для дальнейших теоретических рассуждений отрезок времени с одной стороны должен превышать по продолжительности один полный цикл динамики численности, но с другой

стороны обязан быть меньше, чем время вековых трендов. Сложность решения этих задач определяется в первую очередь тем, что один и тот же исследователь при организации такой работы вынужден регулярно проводить длительные стационарные исследования в течение не одного десятилетия. К сожалению, в большинстве известных нам случаев, подобные исследования проводились не дольше одного десятилетия, и часто в такой «популяционной летописи» не хватало информации за несколько промежуточных лет. В этом плане одним из удачных долговременных хронографических наблюдений является исследование Р. Берри и М. Джекобсона (Berry, Jakobson, 1975), которые за 12 лет (1957, 1960-1968 гг.) проследили по комплексу неметрических признаков черепа характер изменений изолированной островной популяции домовой мыши у берегов Англии (остров Скокхольм недалеко от Пемброкшира). Одновременно в работе были использованы и данные электрофоретического анализа. Однако и в этом исследовании на временном отрезке с 1957 по 1960 год существует перерыв в наблюдениях. За весь период наблюдений авторы обнаружили некоторое слабо выраженное направленное смещение популяционных характеристик, которое интерпретировалось ими как дивергенция, на общем фоне колебаний возле среднего уровня, включая и сезонные.

Нам удалось провести такое же длительное многолетнее наблюдение за сакмарской популяцией рыжей полевки на востоке Оренбургской области (пойменный лес реки Сакмары, окрестности г.Кувандык). Период исследований был более протяженным по времени, чем в исследовании Берри и Джекобсона, и составил двадцать лет (1972-1991 гг).

Параллельно в двух географически удаленных популяциях этого же вида в пойменном лесу реки Самары на западе Оренбургской области: платовской (окр. станции Платовка, 70 км к западу от г. Оренбурга) и тоцкой (окр. станции Тоцкое) проводили сбор материала в течение трех последовательных лет (1982-1984). Это позволяет провести хроно-географическое сравнение и соотнести масштаб географических и хронографических различий по комплексу фенов неметрических пороговых признаков черепа.

В качестве постоянного пространственного и временного репера была выбрана сакмарская популяция, сборы в которой, начиная с 1972 года, проводились почти регулярно до 1991 года (последние данные по этой популяции, не вошедшие в расчеты, датируются 1997 годом). Эта популяция выполняла роль постоянной и универсальной точки отсчета при сравнениях популяций как во времени, так и в пространстве.

Предварительное изучение и выбор фенов неметрических пороговых признаков для хроно-географического анализа

Для того, чтобы избежать артефактов, связанных со смещением фенетических оценок из-за связи признаков с полом, возрастом, размерами и друг с другом, было проведено предварительное изучение материала из изучаемых популяций. Наиболее крупной выборкой была сакмарская, которая, как уже отмечалось, объединяла материалы с 1972 по 1991 год. По этой причине изучение связи признаков с возрастом проведено на этой выборке. Специально разработанная нами автоматизированная база данных (на основе СУБД FoxPro 2.6) позволила оперативно проводить обработку соответствующих блоков информации с учетом ключей запросов по принадлежности зверьков к соответствующему полу, возрасту, году и популяции. Это позволило распространить выводы, полученные на большой сакмарской выборке, на другие географически удаленные популяции.

Сразу следует подчеркнуть, что все сравнения в Оренбургской области проведены на материалах, собранных в середине лета: июль-начало августа, а сравнения летних и осенних зверьков проведены специально в двух случаях (в 1972 и 1988 годах) для оценки возможного размаха сезонных изменений по частотам фенов. Таким образом, влияние сезонных смещений фенетических оценок были полностью исключено.

Оценка связи встречаемости фенов неметрических признаков с возрастом была проведена по трем возрастным группам (методика их выделения описана в главе 1): I — juvenis; II — subadultus + adultus; III — senex (табл. 12). Схема расположения и кодировка фенов неметрических признаков показаны на рисунке 5.

Множественное сравнение показало, что по многим признакам между разными возрастными группами наблюдаются статистически значимые различия. Высокий уровень значимости сравнительно небольших по абсолютной величине различий обусловлен в значительной мере весьма большим объемом фактических наблюдений. Однако из 29 изученных признаков по 12 не было обнаружено достоверных различий (табл. 12). Попарное сравнение показало, что наиболее своеобразны по многим признакам зверьки крайних возрастных классов: I и III, т.е. самые молодые и самые старые. Группа II занимает в целом промежуточное положение: часть признаков имеет сходную частоту встречаемости с группой I, часть — с группой III, а некоторые строго промежуточны по частоте. Расчет фенетических дистанций по 29 признакам между всеми тремя группами подтверждает этот вывод, так как, действительно, различия между самыми молодыми и самыми старыми животными наиболее велики, а группа II, в которую входят, как правило, половозрелые сеголетки, занимает промежуточное положение (табл.13).

*Таблица 12. Абсолютные и относительные частоты фенов неметрических признаков черепа у рыжих полевок разных возрастных групп: I-juvenis; II-subadultus+adultus; III-senex (1982-1989 гг., возле г.Кувандык). * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$. k — число сторон черепа или особей (и), где был встречен фен; n — число изученных сторон или особей (и).*

Номер признака	I			II			III			Множественное сравнение, G-тест
	k	n	%	k	n	%	k	n	%	
1	41	790	5,19	98	1197	8,19	10	395	2,53	***
2	212	788	26,90	295	1194	24,71	110	396	27,78	
3	185	783	23,63	222	1191	18,64	34	386	8,81	***
4	515	774	66,54	503	1180	42,63	159	383	41,51	***
5	226	769	29,39	248	1140	21,75	43	372	11,56	***
6	21	763	2,75	45	1152	3,91	24	379	6,33	*
7	12	684	1,75	13	1117	1,16	7	352	1,99	
8	129	738	17,48	126	1144	11,01	18	361	4,99	***
9	46	732	6,28	80	1128	7,09	14	355	3,94	
10	186	782	23,79	240	1175	20,43	62	369	16,80	*
11	511	678	75,37	864	1122	77,01	227	342	66,37	***
13	370	676	54,73	581	1109	52,39	172	333	51,65	
14	165	677	24,37	334	1118	29,87	93	336	27,68	*
15	323	792	40,78	465	1197	38,85	138	395	34,94	
16	322	795	40,50	493	1199	41,12	125	390	32,05	**
17	555	796	69,72	869	1203	72,24	289	392	73,72	
18	511	799	63,95	657	1203	54,61	214	393	54,45	***
19	267	797	33,50	394	1204	32,72	70	396	17,68	***
20	359	796	45,10	667	1201	55,54	230	394	58,38	***
21u	11	382	2,88	23	581	3,96	3	194	1,55	
22	373	748	49,87	378	1120	33,75	59	362	16,30	***
23u	5	364	1,37	17	541	3,14	4	170	2,35	
24	40	738	5,42	59	1110	5,32	27	358	7,54	
25	89	733	12,14	126	1090	11,56	38	351	10,83	
26	24	799	3,00	24	1203	2,00	7	395	1,77	
27	13	799	1,63	10	1203	0,83	0	394	0,00	**
28	86	799	10,76	116	1203	9,64	8	395	2,03	***
29	367	798	45,99	517	1202	43,01	172	395	43,54	
30	251	799	31,41	439	1201	36,55	160	395	40,51	**

В дальнейших исследованиях в этом регионе мы использовали иной вариант решения. Из сравнения исключили группу самых молодых животных и самых старых, а в расчетах использовали только однородную в возрастном отношении группу подросших взрослых сеголеток, которая в июле составляет большую часть популяции. Тот факт, что выбранная нами II возрастная группа занимает промежуточное положение и почти в равной мере удалена от обеих возрастных групп позволяет избежать возможных небольших смещений оценок при неточ-

*Таблица 13. Средние фенетические дистанции (MMD) между разными возрастными группами рыжей полевки (июль, 1982-1989 гг., окр. г.Кувандык). * — стандартные отклонения (MSD).*

Возрастная группа	I	II	III	Средняя уникальность (MMU)
I	—	0,0184	0,0653	0,042
II	± 0,0006*	—	0,0266	0,023
III	± 0,0012	± 0,0010	—	0,046

ном или огрубленном определении принадлежности сеголеток к той или иной возрастной группе (группа перезимовавших животных определяется практически безошибочно).

Другой важный аспект касается анализа возможного смещения фенетических дистанций за счет связи признаков с полом. Наиболее представительные материалы имелись по сакмарской популяции, поэтому в первую очередь сравнение встречаемости частот у представителей разных полов провели в этой популяции по объединенному материалу (табл.14) и по некоторым наиболее представительным выборкам за отдельные годы.

На значительном объединенном материале по сакмарской популяции различия, связанные с полом, проявили немногие признаки: 8, 10, 17 и 30 (табл.14). Средняя фенетическая дистанция (MMD) между полами составила 0,002. Однако из-за большого объема наблюдений эти исчезающе небольшие различия оказываются высоко статистически достоверными ($p < 0,001$). Сравнения, проведенные на выборке 1984 года (пик численности сакмарской популяции), показывают, что в этом году связь с полом проявили признаки 4, 6, 7, 10, 20, причем только по 10 признаку результат совпал с объединенными данными. Средняя фенетическая дистанция между полами в этом случае тоже очень мала 0,0055 ± 0,0028 и формально оказывается статистически недостоверной, хотя различия близки к первому уровню значимости ($p = 0,052$). В другой год сравнения — 1986, который представлен данными на фазе спада численности популяции, наблюдается иная картина. В этом случае лишь по одному признаку — 28, который ранее не проявлял никакой связи с полом, проявились значимые различия ($p < 0,01$). Фенетическая дистанция между полами оказалась близка к нулю MMD = 0,00003 ± 0,00341 и статистически тоже недостоверна ($p > 0,05$). Таким образом, видно, что на меньших объемах наблюдений средняя фенетическая дистанция между полами весьма невелика и статистически недостоверна, и только на очень больших выборках проявляются слабые, но достоверные различия.

*Таблица 14. Встречаемость фенов неметрических признаков у самцов и самок в сакмарской популяции рыжей полевки (1982-1989 гг.). * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$. Средняя MMD = 0,0024 ± 0,0005 (различия статистически достоверны при $p < 0,001$). k — число сторон черепа или особей (и), где был встречен фен; n — число изученных сторон или особей (и).*

Номер признака	Самцы			Самки			Значения MMD	Критерий хи-квадрат
	k	n	%	k	n	%		
1	86	1251	6,87	58	1 089	5,33	0,0024	2,41
2	308	1250	24,64	303	1086	27,90	0,0037	3,19
3	210	1237	16,98	192	1081	17,76	-0,0013	0,24
4	623	1217	51,19	530	1079	49,12	-0,0000	0,98
5	269	1189	22,62	238	1051	22,65	-0,0017	0,00
6	43	1197	3,59	47	1056	4,45	0,0001	1,07
7	21	1122	1,87	11	997	1,10	0,0020	2,06
8	113	1172	9,64	140	1032	13,57	0,0132	**8,28
9	77	1159	6,64	72	1018	7,07	-0,0015	0,15
10	259	1212	21,37	163	1075	15,16	0,0241	***14,74
11	808	1120	72,14	751	990	75,86	0,0052	3,76
13	601	1104	54,44	508	982	51,73	0,0010	1,52
14	284	1111	25,56	263	988	26,62	-0,0013	0,30
15	468	1252	37,38	444	1092	40,66	0,0028	2,63
16	466	1251	37,25	416	1091	38,13	-0,0013	0,19
17	876	1253	69,91	814	1096	74,27	0,0077	*5,51
18	711	1256	56,61	641	1097	58,43	-0,0003	0,79
19	377	1256	30,02	333	1099	30,30	-0,0016	0,02
20	629	1251	50,28	587	1098	53,46	0,0023	2,36
21	24	602	3,99	11	534	2,06	0,0089	3,53
22	404	1152	35,07	347	1039	33,40	-0,0005	0,67
23	11	559	1,97	15	496	3,02	0,0007	1,19
24	72	1142	6,30	51	1024	4,98	0,0014	1,75
25	133	1126	11,81	118	1008	11,71	-0,0018	0,00
26	33	1257	2,63	22	1098	2,00	-0,0000	0,97
27	13	1256	1,04	8	1098	0,73	-0,0007	0,58
28	114	1257	9,07	91	1098	8,29	-0,0009	0,44
29	553	1257	43,99	489	1096	44,62	-0,0015	0,09
30	413	1256	32,88	412	1097	37,56	0,0078	*5,61

Такую же очень слабую, но статистически достоверную разницу между полами обнаружил на большом объединенном материале по обыкновенной лисице (*Vulpes vulpes* L.) норвежский исследователь Съеволд (Sjøvold, 1977). Он пришел к выводу, что такие небольшие различия выявляются лишь на очень большом материале и не могут привести к существенным смещениям фенетических оценок, поэтому использовал в работе все при-

знаки. Мы пришли к такому же решению, так как различия не только пренебрежимо малы, но и состав связанных с полом признаков не всегда повторяется в одной и той же популяции в разные годы. Приведенные аргументы позволяют полностью включить в дальнейший анализ все рассмотренные признаки при исследовании сакмарской популяции.

Аналогичная проверка была проведена по всем сравниваемым выборкам и выявила некоторые устойчивые различия, связанные с полом по 5, 22, 23 и 27 признакам, которые в ключевой сакмарской популяции ни разу за все годы наблюдений не проявили связи с полом. Таким образом, при географическом сравнении всех изученных выборок друг с другом мы вынуждены учитывать обнаруженную связь с полом по указанным признакам и исключать их из расчетов. При хронографических сравнениях следует исключать признаки лишь в тех популяциях, где связь с полом проявляется, а в тех популяциях, где такой связи нет, нужно использовать по возможности все признаки. Некоторое сокращение общего числа признаков мало сказывается при расчетах средней фенетической дистанции — MMD, так как этот показатель подсчитывается по комплексу частных оценок дистанций отдельных признаков и представляет собой среднюю меру различий, приходящуюся на признак. Вполне сопоставимы и оценки MMD, получаемые в разных сравнениях для разных серий выборок по разному числу признаков. Тем не менее, наиболее правильным и корректным является использование в сравнении одинакового набора признаков и близких или равных по объему выборок (Sjøvold, 1977).

Важный аспект предварительного анализа признаков — оценка их связи друг с другом, так как при сильной положительной или отрицательной ассоциации признаков возможно дублирование вклада признака в различия между выборками. Расчет коэффициентов ранговой корреляции Спирмена в одной из наиболее представительных выборок сакмарской популяции на пике ее численности в 1984 году выявил значимые коэффициенты кореляции только между 11 парами сравниваемых признаков из 406, то есть лишь в 2,7% случаев. Величины значимых коэффициентов корреляции были крайне низки и колебались в основном от 0,11 до 0,18 (по модулю). Лишь одно значение выбивалось из этого ряда, но и в этом случае величина коэффициента корреляция оказалась невысокой. Эта слабая, но статистически достоверная отрицательная корреляция ($r = -0,31$, $p < 0,001$) была обнаружена между признаками 17 и 18, то есть между близко расположенными дополнительными верхнечелюстными отверстиями: foramen maxillare II и f. m. III. Наличие отрицательной связи между этими признаками не является неожиданностью, так как из-за их близкого расположения на верхней челюсти при классификации возможны невольные ошибки:

неверная идентификация одного признака в качестве другого и наоборот. Так как общая доля обнаруженных значимых коэффициентов корреляции ниже 5% уровня (2,7%), то можно рассматривать все выявленные случаи связи в качестве случайных (кроме очевидной слабой связи между 17 и 18 признаками). Поэтому можно полагать, что обнаруженные слабые корреляции между признаками пренебрежимо мало влияют на общие оценки MMD, и ими можно полностью пренебречь. Многие исследователи проверяли связь неметрических признаков друг с другом и приходили к такому же заключению (см. Sjøvold, 1977; Hartman, 1980; Sikorski, 1982; Markowski, Sikorski, 1987; Чеснис, 1988 и др.).

Животные выбранной для дальнейших исследований II возрастной группы в размерном отношении в значительной степени однородны, поэтому возможной связью признаков с общими размерами тела можно пренебречь.

Таким образом, из проведенного анализа следует, что для хронографических сравнений в сакмарской популяции допустимо использование всех 29 признаков, где связь с полом у подавляющего числа признаков не проявляется, а при географических сопоставлениях следует исключать 5, 22, 23 и 27 признаки и сравнивать выборки по 25 признакам.

В заключение данного предварительного анализа были повторно исследованы выборки из локальных соседних поселений в пределах сакмарской популяции (табл. 15) с использованием нового метода расчета дистанций по формуле Хартмана (Hartman, 1980).

Ранее эти поселения уже анализировались нами (Васильев, 1984) с использованием иного метода расчета по формуле Смита. В таблице 7 уже были приведены результаты аналогичного повторного анализа двух изолированных степным водоразделом приуральской и сакмарской популяций с использованием нового способа расчета по формуле Хартмана. Эти исследования показали хорошую сопоставимость результатов сравнения, выполненных этими двумя методами. Величины MMD при этом оказываются довольно близкими, что позволяет напрямую сравнивать ранее полученные оценки MMD с вновь вычисленными новым способом. Преимущество расчета по Хартману заключается в получении более умеренных величин среднеквадратических отклонений, так как расчеты проводятся в среднем на сторону особи, а не на их число.

Фенетические дистанции между отдельными поселениями сакмарской популяции по своему масштабу хорошо согласуются с дистанциями, вычисленными ранее методом Смита (табл. 16), однако видно, что, если первоначальные оценки не выявляли различий между смежными, но относительно изолированными старицей р.Сакмары пойменными поселениями: пойма-1 и пойма-2, то новый расчет выявил некоторую специфику этих пойменных поселений.

Таблица 15. Встречаемость фенов неметрических признаков черепа в относительно изолированных поселениях сакмарской популяции рыжей полевки (1972 г.). и — не билатеральные признаки. n — общее число изученных сторон черепа.

Номер признака	Лето (июль)			Осень (октябрь)		Множеств. G-критерий * p < 0.05
	Пойма-1 р.Сакмары n = 74	Пойма-2 р.Сакмары n = 38	Колки в степи n = 46	Пойма-1 р.Сакмары n = 60	Колки в степи n = 30	
1	8,33	2,63	7,32	3,64	6,67	
2	50,00	40,54	66,67	42,86	39,29	
3	14,29	14,29	7,89	0,01	7,41	
4	57,14	30,56	56,76	47,92	57,14	*
5	28,81	50,00	28,57	12,00	19,23	
6	3,39	2,63	0,02	2,17	0,03	
7	0,03	2,86	0,03	0,01	0,03	
8	23,53	8,11	6,45	8,33	25,93	
9	21,88	27,03	18,75	25,00	0,03	
10	9,68	8,33	21,43	13,46	10,34	
11	66,67	64,71	67,86	58,82	76,00	
13	34,48	55,88	28,57	26,00	20,00	
14	3,45	14,71	10,71	8,00	4,00	
15	43,84	34,21	32,61	32,14	50,00	
16	65,28	55,26	51,11	40,00	50,00	*
17	72,22	76,32	51,11	58,33	66,67	
18	73,97	63,16	53,33	58,33	73,33	
19	28,77	31,58	34,78	27,12	34,48	
20	69,57	47,37	60,87	53,45	56,67	
21 и	25,00	15,79	18,18	3,70	6,67	
22	57,14	42,86	40,00	35,48	29,17	
23 и	0,08	5,26	0,11	4,35	0,13	
24	2,70	7,89	5,71	0,01	8,33	
25	16,67	26,32	17,14	11,36	8,00	
26	5,48	0,02	4,65	0,01	0,03	
27	4,17	0,02	2,33	5,08	10,00	
28	10,96	10,53	4,65	8,47	3,33	
29	53,42	42,11	41,86	45,76	40,00	
30	31,51	42,11	44,19	35,00	34,48	

Однако все различия между локальными поселениями и в прошлом расчете, и в новом крайне малы и статистически недостоверны. Население рыжей полевки в колках, окруженных степью и расположенных на возвышенной части речной террасы, может потенциально контактировать с населением пойменного леса через искусственные лесополосы и кустарниковые заросли, окружающие колки.

Таблица 16. Фенетические дистанции (MMD) между поселениями рыжей полевки в сакмарской популяции (1972 г.), полученные с использованием разных методических подходов

Место отлова	Первоначальный анализ: по Смиту (Berry,1964)			Повторный анализ: по Хартману (Hartman,1980)		
	Пойма-1	Пойма-2	Колки	Пойма-1	Пойма-2	Колки
Пойма-1	—	-0,006	0,006	—	0,019	0,007
Пойма-2	0,000	—	0,012	0,014	—	0,013
Колки	0,010	0,014	—	0,014	0,016	—

Большая часть территории пойменного леса весной временно затопляется паводком, поэтому часть животных из поймы может перемещаться в более возвышенную часть террасы и укрываться в лесополосах, пережидая весенний паводок. Таким образом, несмотря на относительную изоляцию речной старицей и остепненной территорией, все три поселения, по-видимому, хорошо контактируют друг с другом, о чем говорят чрезвычайно низкие значения MMD между ними.

Хронографический анализ эпигенетических изменений при длительном и кратковременном слежении за популяцией

Перед тем как рассмотреть результаты хронографического анализа отдельных популяций кратко коснемся имеющихся данных по сезонным различиям в пределах одной и той же популяции (табл. 17). Из таблицы видно, что величина сезонных сдвигов обычно невелика, и они статистически недостоверны. В среднем ведичина фенетических дистанций в этом случае составляет приблизительно 0,017, т.е. сопоставима с различиями между слабо изолированными поселениями полевок из разных биотопов (табл. 16). Интересно, что множественное сравнение с помощью G-критерия выборок из субизолированных поселений, населяющих экологически контрастные биотопы (пойма р. Сакмары — влажный биотоп, а колки, окруженные степью, — более сухой), с осенними выборками из этих же поселений обнаружили достоверные различия лишь по частотам двух признаков из 29 (табл. 15). Это говорит о том, что эпигенетические различия между внутрипопуляционными пространственными группировками могут быть невелики и сопоставимы с сезонными различиями. Тем не менее, следует отметить, что между летним и осенним населением поймы р. Сакмары (пойма-1) наблюдается статистически достоверное сезонное различие, которое достигает величины 0,040 ± 0,012. Несколько меньшая, но статисти-

чески достоверная величина сезонных различий получена при сравнении летнего и осеннего населения в этом же поселении в 1988 году. Фенетическая дистанция в этом случае получена на большем объеме фактического материала и оказывается близка к средней величине сезонных различий. Есть основания, таким образом, рассматривать MMD = 0,021 ± 0,005 в качестве реальной меры сезонных различий.

В нашем распоряжении имеются различные по объему материалы из нескольких географически удаленных популяций, причем в ряде случаев эти данные касаются сравнения двух последовательных лет. Например, нижнесакмарская популяция (окр. пос. Черный Отрог в 60 км к северо-востоку от г. Оренбурга, пойменный лес р.Сакмары) изучалась нами в 1986 и 1987 гг. Сравнение показало, что выборки двух последовательных лет мало отличаются по частотам фенов неметрических признаков. Лишь по четырем признакам наблюдаются достоверные сдвиги частот. Средняя фенетическая дистанция в этом случае крайне мала, статистически недостоверна ($p > 0,05$) и составляет MMD = 0,0062 ± 0,0107, то есть межгодовые различия в данном случае оказываются меньше по размаху, чем рассмотренные выше средние сезонные (табл. 17).

Данные за два последовательных года не могут дать надежного представления о масштабе хронографических различий по частотам фенов, а следовательно, о степени устойчивости эпигенетической системы популяции во времени. Тем не менее, приведенные материалы по нижнесакмарской популяции указывают на то, что межгодовые различия могут быть пренебрежимо малы. Важнее проследить за отдельно взятой популяцией в течение длительного времени.

Таблица 17. Фенетическое сравнение выборок из двух биотопически контрастных поселений сакмарской популяции в разные сезоны (1972, 1988 гг.: июль, сентябрь).

Сравниваемые выборки	Фенетическая дистанция (MMD ± MSD)
1972 год:	
Пойма-1 (лето) — Пойма-1 (осень)	0,040 ± 0,012
Колки (лето) — Колки (осень)	0,007 ± 0,018
Пойма-1 (лето) — Колки (осень)	0,004 ± 0,013
Пойма-1 (осень) — Колки (лето)	0,011 ± 0,016
1988 год:	
Пойма-1 (лето) — Пойма-1 (осень)	0,021 ± 0,005
Средняя MMD по сезонам	0,017

Наибольший интерес представляет возможность изучения долговременных хронографических изменений по частотам фенов на примере сакмарской популяции, наблюдения за которой мы проводили в течение 20 лет (1972-1991 гг.). К сожалению, не удалось избежать временных пропусков. Стартовая временная точка была сформирована выборкой 1972 года. После этого был перерыв в три года. Следующие выборки непрерывно собирались с 1976 по 1978 год, после чего был вновь перерыв до 1982 г. Начиная с этого времени, перерывов не было до 1989 года. Последняя временная точка представлена выборкой 1991 года после годового перерыва. Наиболее протяженный непрерывный отрезок наблюдений составил, таким образом, 8 лет.

При сборе краниологического материала параллельно проводили учет относительной численности животных. Динамика численности сакмарской популяции за 20 лет наблюдений показана на рисунке 7. Видно, что за это время наблюдалось несколько циклов ее колебаний. Важно отметить, что в 1975 году в Оренбургской области была сильнейшая засуха, после которой в 1976 году было резкое катастрофическое падение численности, и в начале лета наблюдался «популяционный крах», когда в течение всего июня в ходе интенсивного отлова были добыты лишь три молодых зверька. В обычные годы число животных, отловленных при том же использовании ловчих средств, в это время составляет несколько десятков особей. Затем в июле и августе произошло стремительное восстановление численности, что сопровождалось быстрым созреванием сеголеток и участием их в размножении при почти полном отсутствии перезимовавших животных. В результате уже в конце августа относительная численность рыжей полевки достигла уровня 8,11 экз. на 100 л/с, т.е. в значительной степени восстановилась.

К сожалению, мы не располагаем данными по рыжей полевке из сакмарской популяции в год самой засухи. Однако в том же 1975 году, несколько севернее, в Ильменском заповеднике Г.В.Оленевым на этом виде был установлен уникальный факт: в исследованной им популяции во время засухи сеголетки поголовно не участвовали в размножении (Оленев, Гуляева, 1977; Оленев, 1979), что позволило ильменской популяции пережить засуху и восстановить численность уже на следующий год. Г.В.Оленев в ходе многолетних наблюдений за ростом и развитием меченых зверьков в популяции рыжей полевки на Южном Урале обнаружил несколько так называемых ФФГ (функциональных физиологических групп в популяции), различающихся по скорости развития и созревания (Оленев, 1989, 1991). Весной, наряду с быстро развивающимися сеголетками в той же сезонной генерации имеются медленно развивающиеся зверьки, которые способны в критической ситуации дожить до следующей весны, не созревая в год рождения (рис. 8).

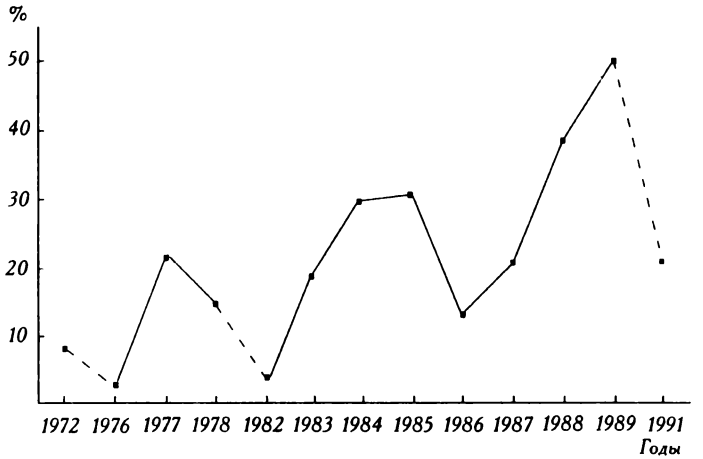


Рис. 7. Динамика численности сакмарской популяции рыжей полевки за 20-летний период (1972-1991 гг).

Мы провели с Г.В.Оленевым на его материале по меченым животным специальное сравнение рыжих полевок из разных ФФГ по комплексу частот фенов неметрических признаков черепа, которое показало, что эти совокупности зверьков могут отличаться друг от друга (Оленев, 1991). С точки зрения эпигенетических представлений можно предполагать в данном случае наличие развилки эпигенетического креода, которая позволяет реализовать переключение развития по одному или другому типу у этих близких в генетическом отношении животных.

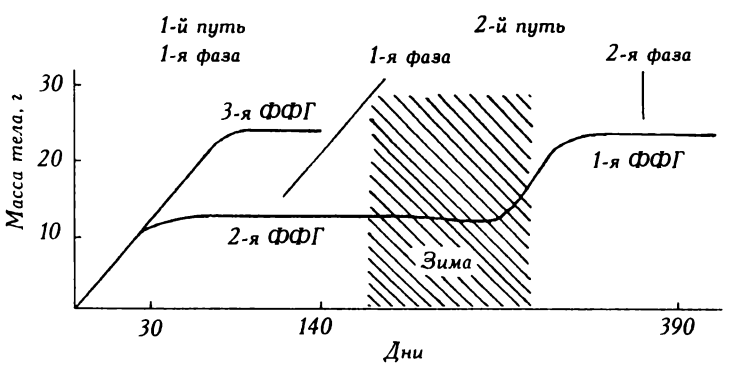


Рис. 8. Схема двух онтогенетических путей развития (по Г.В.Оленеву, 1991). 3-я ФФГ — однофазный рост, 2-я ФФГ — 1-я ФФГ — двухфазный рост.

Можно полагать, что в более южных районах Оренбуржья и, в частности, в изучаемой нами сакмарской популяции должен был наблюдаться тот же механизм — исключение сеголеток из размножения. Для стенотопного лесного вида — рыжей полевки, населяющего здесь в основном влажные пойменные стации, последствия такой сильной засухи в регионе могли бы закончиться полным вымиранием, если бы сеголетки приступили к размножению. Однако, вероятно, этого не произошло благодаря чрезвычайной гибкости эпигенетической системы популяции, обеспечившей в засушливый год возможность переключения развития всех сеголеток на замедленное созревание (по осенне-зимнему типу), а на следующий год, наоборот, чрезвычайно высокий темп их созревания (по весенне-летнему типу). Наличие в популяции зверьков с замедленым типом развития, по-видимому, оказалось спасительным экологическим механизмом выживания для сакмарской популяции рыжей полевки в неблагоприятный период времени и позволило перенести эту тяжелейшую засуху.

В последующие два года (1977 и 1978) относительная численность в популяции резко возросла и к 1978 году существенно превысила уровень 1972 года. В 1982 году, по-видимому, был спад численности до 4,9 %, в последующий 1983 г. — подъем, а в 1984 и 1985 гг. — пик численности. В 1986 году был вновь некоторый спад численности до среднего уровня (15 %), а в 1987 и 1988 годах заметный ее подъем, который в 1989 г. завершился рекордным уровнем относительной численности в данной популяции (54,8 экз. на 100 ловушко-суток). Такой же высокий уровень численности рыжей полевки мы отмечали в илекской популяции в пойменном междуречье Урала и Илека в июле 1978 года. Хорошо заметно, что, начиная с 1982 года, средний уровень численности в популяции в целом постепенно возрастает (рис. 7). Наконец, в 1991 году наблюдается промежуточный уровень численности, который ввиду отсутствия данных за предыдущий год трудно отнести к какой-либо фазе популяционной динамики, однако, если в 1990 году после высокой численности предыдущих лет был спад, то с некоторой долей вероятности можно предполагать, что в 1991 году сакмарская популяция находилась на фазе подъема численности.

Анализ изменения частот встречаемости фенов неметрических признаков в сакмарской популяции в разные годы позволяет заметить, что наиболее своеобразны две начальные выборки: 1972 и 1976 годов (табл. 18). Частоты фенов колеблются по годам, но в определенном диапазоне, свойственном данному конкретному признаку. По некоторым признакам наблюдаются слабо выраженные тренды некоторого увеличения или снижения частот фенов. Другие, длительное время стабильные, могут проявить в дальнейшем слабые колебания. Каждый признак,

*Таблица 18. Встречаемость фенов неметрических признаков черепа в сакмарской популяции рыжей полевки (1972-1991 гг.), %. * — объединенные данные из трех смежных поселений за июль 1972 г. n — число изученных сторон или особей (и).*

Номер признака	1972* n = 136	1976 n = 82	1977 n = 158	1978 n = 192	1982 n = 130	1983 n = 242
1	6,62	21,25	7,97	8,73	13,24	9,91
2	52,29	59,76	52,14	37,10	28,13	31,25
3	12,50	38,16	7,58	26,27	36,23	21,24
4	50,00	51,95	47,79	64,23	44,78	35,40
5	34,85	50,00	25,90	39,13	38,71	22,32
6	2,31	5,06	2,92	3,48	6,35	2,68
7	1,06	1,45	4,48	1,98	0,00	0,00
8	12,75	30,56	13,04	26,26	7,69	19,27
9	22,77	2,86	5,04	5,00	1,54	3,77
10	12,63	26,39	6,57	20,95	27,14	26,79
11	66,30	77,42	80,60	82,22	82,26	80,00
13	40,66	27,42	37,59	53,85	57,63	54,37
14	9,89	37,70	24,63	10,99	36,07	32,69
15	38,22	63,75	40,14	46,83	38,57	40,18
16	58,71	48,15	51,41	51,20	61,43	46,90
17	67,10	63,75	61,27	56,80	58,57	69,91
18	65,38	64,20	44,37	62,40	54,29	54,46
19	31,21	32,10	29,79	32,00	22,86	34,51
20	61,44	65,85	58,45	61,60	61,43	70,91
21 и	20,55	7,89	8,82	6,52	6,06	5,66
22	48,39	67,21	38,10	40,96	50,00	48,65
23 и	1,92	3,13	0,00	5,77	0,00	4,00
24	5,45	5,56	5,00	4,72	0,00	3,74
25	20,18	12,50	12,95	13,33	11,48	9,43
26	3,90	2,44	2,11	3,23	2,86	0,88
27	2,63	2,44	1,41	1,60	2,86	1,75
28	9,09	14,63	6,34	13,60	15,71	11,40
29	47,40	40,00	36,62	43,20	50,00	43,86
30	37,66	45,68	32,39	45,24	37,14	45,13

как правило, обладает своей амплитудой колебаний частот и имеет обычно своеобразную, независимую тенденцию изменений. В такие переломные для популяции годы как 1976, 1982 и 1986, то есть на фазах спада численности, некоторые признаки могут определенным образом синхронизированно изменять частоту.

Множественное сравнение хронографических изменений частот отдельных признаков выявило статистически достоверные межгодовые колебания по 21 признаку из 29 (табл. 19). Стабильными признаками

Таблица 18. Продолжение.

Номер признака	1984 n = 592	1985 n = 376	1986 n = 320	1987 n = 84	1988 n = 268	1989 n = 248	1991 n = 120
1	6,54	6,94	2,80	12,90	12,07	7,84	10,94
2	30,23	26,39	19,44	21,77	21,84	18,63	23,44
3	14,57	17,61	20,00	17,74	19,65	11,88	31,25
4	42,91	42,96	31,16	51,61	47,40	53,54	46,88
5	18,38	27,69	10,33	26,23	24,85	24,49	23,44
6	4,70	2,94	3,76	4,07	2,34	6,00	1,56
7	2,22	1,60	0,00	0,83	1,18	3,03	3,13
8	10,33	8,21	9,52	13,33	12,20	8,00	22,22
9	6,15	13,95	10,29	7,63	2,41	8,33	1,59
10	12,84	11,89	34,91	19,51	19,02	12,63	23,44
11	79,52	79,55	75,12	67,50	80,65	70,00	79,31
13	49,39	50,78	52,40	48,33	54,55	58,89	67,80
14	27,42	21,54	25,94	27,97	32,90	47,78	44,07
15	34,75	40,97	29,91	43,09	44,51	49,02	51,56
16	38,08	30,77	48,60	37,90	30,64	49,02	43,75
17	76,72	71,53	64,02	77,42	78,74	73,53	84,38
18	46,18	60,42	47,44	55,65	62,64	68,63	59,38
19	28,90	25,69	27,10	48,39	38,51	40,20	54,69
20	53,61	46,48	57,87	62,90	51,72	45,10	40,63
21 u	2,44	1,43	1,85	3,33	8,33	6,00	0,02
22	28,75	28,03	40,95	29,66	26,92	25,84	26,56
23 u	5,13	1,69	0,97	6,78	2,47	2,08	0,03
24	8,12	4,62	5,31	7,50	3,14	5,49	5,08
25	10,96	11,38	6,34	10,83	21,94	10,87	20,69
26	1,14	2,80	0,93	0,81	2,30	6,86	0,01
27	1,14	0,00	0,00	0,00	0,57	1,96	0,01
28	8,37	9,79	7,48	12,20	8,62	9,80	7,81
29	40,84	39,16	33,64	54,47	43,10	53,92	54,69
30	29,66	31,47	32,86	54,47	34,48	41,18	59,38

оказались 6, 7, 11, 23, 24, 26, 27 и 28, частоты которых мало изменяются по годам. Максимально выражены изменения по 2, 5, 10 и 22 признакам. По признаку 2 (появление вырезки на аборальной части носовой кости) выражен тренд снижения частоты встречаемости (табл. 18).

По признаку 5 (удвоенное лобное отверстие) наблюдается резкая флуктуация в сторону повышения частоты в 1976 году после засухи. Признак 10 (окнообразное выпадение фрагмента барабанной капсулы в мастоидной части) несколько повышает частоту на фазе спада численности и снижает на фазе пика или подъема численности. По 22 признаку (незамкнутый задний край небной пластинки) также просматривается определенная связь с фазой популяционного цикла: частота признака

*Таблица 19. Множественное сравнение выборок разных лет (1972-1991 гг.) из сакмарской популяции рыжей полевки: G — критерий (d.f. = 12). ** — $p < 0.01$; *** — $p < 0.001$.*

Номер признака	G-критерий	Уровень значимости	Номер признака	G-критерий	Уровень значимости
1	34,29	***	17	48,29	***
2	125,90	***	18	45,88	***
3	61,45	***	19	43,57	***
4	48,98	***	20	38,77	***
5	81,46	***	21	35,76	***
6	7,03		22	72,26	***
7	20,26		23	15,17	
8	46,09	***	24	13,53	
9	57,46	***	25	29,47	**
10	74,99	***	26	18,41	
11	20,68		27	18,60	
13	39,74	***	28	12,10	
14	67,95	***	29	29,43	**
15	41,49	***	30	49,15	***
16	60,48	***			

возрастает на фазе низкой численности и падает в остальные годы (наименьшая частота наблюдается в год самой высокой численности, максимальная — в год самой низкой численности). Последний признак, по-видимому, является индикатором быстрого созревания животных. При ускорении развития задний край небной пластинки у большинства животных не успевает сформироваться на начальных стадиях постнатального морфогенеза и так и остается не замкнутым (у многих животных с возрастом происходит смыкание небных и верхнечелюстных отростков края неба в виде костного мостика, но хорошо заметен стык между этими отростками, и костный мостик не является целостной структурой).

То же самое можно сказать и о признаке 10: в годы ускоренного созревания на фазе низкой численности мастоидная часть барабанной капсулы не успевает полностью сформироваться, и остается окнообразный фрагмент выпадения части кости, который покрыт тонкой пленкой соединительной ткани. Таким образом, есть основания считать, что наиболее сильно подвержены хронографическим изменениям частоты признаков, связанных со скоростью развития животных, которая отличается на разных фазах динамики популяции.

Плотностно-зависимая регуляция развития грызунов-эфемеров давно известна зоологам. В мировой литературе широко известны много-

численные примеры замедления роста и развития молодняка при высокой плотности населения и, наоборот, быстрый рост и развитие сеголеток при низкой плотности, которые считаются банальными и кочуют из одной экологической сводки в другую. В общих чертах понятна и популяционная стратегия «развитийного ответа» на неблагоприятные условия, связанные с повышением общего стресса животных при повышении плотности. Простой выход заключается в том, чтобы замедлить развитие и переждать неблагоприятный период времени. Зверьки на ювенильной стадии развития менее агрессивны друг к другу, и общий уровень стресса при замедлении созревания снижается, позволяя популяции сохранять высокую численность. Очевидно, что замедление созревания снижает интенсивность размножения в популяции и, тем самым, останавливает дальнейший рост ее численности.

Например, в илекской популяции, где относительная численность в июле была почти рекордно высокой для вида (57,8 экз. на 100 ловушко-суток), взрослые самки почти прекратили размножаться (доля яловых — 72 %), а среди самцов молодняка летних пометов не было отмечено ни одного случая полового созревания. Морфологически многие сеголетки этой популяции имели хорошо выраженные ювенильные черты строения черепа. Противоположные тенденции наблюдаются при низкой плотности, как это, например, было обнаружено в шубарагашской популяции рыжей полевки. В этом случае относительная численность полевок была невысока (9,6 %), доля яловых взрослых самок была очень мала (5,4%), а доля созревших в год рождения молодых самцов составила 77,8 %. Морфологически сеголетки этой популяции были самыми крупными и в большинстве имели зрелую конфигурацию черепа.

Таким образом, на основе приведенных фактов можно полагать, что в сакмарской популяции в годы с низкой численностью развитие и общее созревание зверьков ускорялось, а в годы с высокой численностью замедлялось. Эти процессы и были косвенно маркированы некоторыми характерными состояниями неметрических признаков, например, фенами 10 и 22, зависящими от скорости протекания развития.

Наибольший интерес представляет анализ данных таблицы 20, где приведены фенетические дистанции между выборками разных лет. Легко заметить, что фенетические дистанции между 1972 и 1976 годами выше уровня обычных межгодовых различий (как показывает опыт изучения тоцкой и платовской популяций) и достигают уровня межпопуляционных различий. Более того, можно обратить внимание на то, что выборки 1972 и 1976 года стоят особняком от большинства последующих. При этом следует отметить, что различия между выборкой 1972 года и пробами с 1977 по 1991 год, как правило, меньше, чем между этими пробами и выборкой 1976 года.

Таблица 20. Фенетические дистанции (MMD) между выборками разных лет в сакмарской популяции рыжей полевки. Правая (верхняя) треугольная матрица содержит значения фенетических дистанций (MMD), а левая (нижняя) — усредненные стандартные отклонения (MSD).

Год отлова	1972	1976	1977	1978	1982	1983	
1972	—	0,070	0,026	0,029	0,062	0,049	
1976	0,006	—	0,071	0,035	0,041	0,043	
1977	0,004	0,006	—	0,036	0,048	0,034	
1978	0,005	0,007	0,005	—	0,022	0,019	
1982	0,007	0,008	0,007	0,007	—	0,006	
1983	0,005	0,007	0,005	0,005	0,007	—	
1984	0,004	0,005	0,003	0,004	0,006	0,004	
1985	0,005	0,006	0,004	0,005	0,007	0,005	
1986	0,004	0,005	0,003	0,004	0,006	0,004	
1987	0,005	0,006	0,004	0,005	0,007	0,005	
1988	0,004	0,006	0,004	0,004	0,006	0,004	
1989	0,005	0,007	0,005	0,006	0,007	0,006	
1991	0,007	0,008	0,007	0,007	0,009	0,007	
Год отлова	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1991
1972	0,059	0,049	0,084	0,058	0,067	0,065	0,119
1976	0,104	0,101	0,131	0,078	0,086	0,105	0,098
1977	0,020	0,028	0,059	0,052	0,042	0,049	0,086
1978	0,044	0,036	0,068	0,030	0,037	0,051	0,058
1982	0,046	0,044	0,043	0,045	0,034	0,041	0,055
1983	0,019	0,029	0,019	0,012	0,018	0,035	0,034
1984	—	0,002	0,023	0,019	0,013	0,025	0,047
1985	0,003	—	0,029	0,021	0,010	0,020	0,046
1986	0,003	0,003	—	0,046	0,047	0,059	0,074
1987	0,004	0,005	0,004	—	0,012	0,014	0,016
1988	0,003	0,004	0,003	0,004	—	0,012	0,016
1989	0,004	0,005	0,004	0,005	0,005	—	0,024
1991	0,006	0,007	0,006	0,007	0,006	0,008	—

На первом этапе после флуктуации 1976 года в 1977 году популяция почти возвращается к первоначальному состоянию (дистанция между 1972 и 1977 годами составляет MMD = 0,026 ± 0.004), то есть происходит в значительной степени репарация исходной системы. Однако затем с 1978 года хронографические различия между исходной и последующими временными точками начинают неуклонно нарастать (табл. 20) и достигают при сравнении крайних во времени выборок значительного уровня

MMD = 0,119 ± 0.007 или 0,098 ± 0.008. Максимальные хронографические различия выражены между аллохронными выборками крайних лет сравнения и достигают при этом уровня «хороших» межпопуляционных.

Сильное отклонение частот фенов в 1976 году можно объяснить, по-видимому, только резким переключением развития в сторону чрезвычайно быстрого созревания потомков, ведущих начало от немногих выживших после засухи зверьков. Хотя малое число основателей популяции в 1976 году требует учитывать возможность объяснения сдвига и за счет небольшой случайной выборки производителей. Однако нельзя связывать этот сдвиг частот фенов только с действием принципа основателя Майра (Майр, 1968, 1971, 1974), так как в дальнейшем происходит смещение популяции в сторону восстановления начального состояния без какой-либо потери разнообразия. При этом полностью исключить воздействие принципа основателя все же нельзя, так как в дальнейшем популяция так и не вернулась к первоначальному состоянию.

Явления общего ускоренного созревания сеголеток в 1976 году, равно как и предполагаемого (по аналогии с данными Г.В.Оленева) общего замедления созревания сеголеток в засушливом 1975 году, говорят в пользу представлений о едином эпигенетическом ландшафте популяции, который обеспечивает возможность формирования альтернативных путей развития на основе эпигенетических креодов. Это обеспечивает возможность мобильного дискретного переключения развития зверьков и формирование их фенотипа по адекватному альтернативному пути. Частоты фенов пороговых неметрических признаков маркируют эпигенетическую специфику протекания развития данной группы, представляя собой «слепок» с особенностей ее развития в конкретных условиях среды. Однако следует подчеркнуть, что это не означает полной зависимости частот фенов от средовых воздействий, как это часто наблюдается по размерным признакам. Ранее мы экспериментально доказали высокую устойчивость частот дискретных вариаций неметрических признаков скелета у мышей к действию самых разных стрессирующих факторов среды по сравнению с количественными морфометрическими признаками (Васильев и др., 1986, 1992). Особенностью дискретных пороговых признаков является то, что по сравнению с количественными (метрическими) признаками их проявление в фенотипе в значительно большей степени зарегулировано эпигенетическими порогами. Необходимы очень сильные стрессовые воздействия, чтобы реализовать уклоняющийся аберрантный путь развития, информация о становлении которого содержится в той области эпигенетического ландшафта популяции, которая далека от главного нормального русла развития. В нормальных условиях толь-

ко небольшая часть особей может реализовать этот путь развития наряду с другими альтернативными путями развития (например, разные ФФГ). Можно полагать, что в 1976 году большинство зверьков сакмарской популяции реализовало, в основном, один такой резко уклоняющийся от главного креода, аберрантный альтернативный путь развития. В этом случае изменение частот фенов статистически маркировало изменение расстановки эпигенетических порогов, характерное для этого варианта резко ускоренного созревания животных.

Примечательно, что при параллельном сравнении аллохронных выборок в приуральской популяции, изолированной от сакмарской степным водоразделом, различия между 1972 годом и 1976 оказываются того же порядка, что и в сакмарской популяции (табл. 21). Различия между выборками 1976 и 1977 гг. выражены в меньшей степени и статистически недостоверны. Факт параллельного сдвига от 1972 года к 1976 году частот фенов неметрических признаков черепа в обеих соседних изолированных популяциях указывает на сходство процессов, которые происходили в этих группировках в год, последовавший за засухой. При этом различия между данными популяциями сохраняются на удивление постоянными во все годы сравнений (табл. 7).

Таблица 21. Фенетические дистанции MMD) между пробами разных лет из приуральской популяции рыжей полевки (расчет проведен по формуле Смита по 23 признакам).

Годы	1972	1976	1977
1972	—	0,055	0,060
1976	0,022	—	0,025
1977	0,025	0,014	—

Из таблицы 20 видно, что в сакмарской популяции в последующие за 1976 годы такая резкая флуктуация развития больше не наблюдалась. Флуктуация существенно меньшего масштаба проявилась лишь в 1986 году на фазе некоторого спада численности. В отличие от приуральской популяции, выборка 1976 года в сакмарской популяции существенно отличалась и от следующей по времени пробы 1977 года. Начиная с выборки 1978 года, различия между всеми выборками в сакмарской популяции при их попарном сравнении становятся более умеренными и приближаются к величине сезонных колебаний. Это указывает на относительную стабильность частот встречаемости фенов на временном отрезке от 1978 до 1991 года.

Однако если проследить значения MMD между крайней выборкой 1991 года и всеми остальными, то по мере сближения выборок во времени различия между ними постепенно уменьшаются (за исключением флуктуации 1986 г., о которой говорилось выше). Таким образом, намечается постепенный направленный тренд хронографических изменений фенооблика популяции. Если обратить внимание на диагональный ряд фенетических дистанций между соседними «смежными» годами, то можно заключить, что они, как правило, невелики и вполне сопоставимы с величиной приведенных выше сезонных сдвигов в пределах одного года.

Хорошо известно, что дистанции в матрице MMD обычно не удовлетворяют некоторым аксиомам метрики (в частности, правилу треугольника), поэтому перед процедурами многомерного анализа: методом главных координат и кластерным анализом, необходимо осуществить «выравнивание» матрицы фенетических дистанций (Hartman, 1980). Напомним, что это было проведено с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального «стресса» Краскела (Kruskal,1964). Процедуры многомерного неметрического шкалирования выполнены, как уже отмечалось, с помощью статистического пакета NTSYS-pc (Rohlf, 1988).

Многомерное неметрическое шкалирование матрицы фенетических дистанций между аллохронными выборками сакмарской популяции рыжей полевки (табл. 20) проведено с помощью программы MDSCALE. Полученная шкалированная матрица дистанций обрабатывалась методом главных координат. С этой целью проведены двойное центрирование новой матрицы и вычисление собственных чисел и собственных векторов (табл. 22) с помощью программ DECENTER и EIGEN. Метод главных координат позволяет вычислить собственные числа и собственные векторы и провести компонентную оценку межгрупповой дисперсии по среднегрупповым данным без учета внутригрупповой дисперсии. Это выгодно отличает данный метод от метода главных компонент и позволяет использовать его при многомерной ординации средних выборочных значений при отсутствии материалов о внутригрупповой изменчивости выборок.

Анализ главных координат позволил выделить три независимые компоненты межгрупповых различий. Из таблицы 22 видно, что координаты аллохронных выборок вдоль первой главной оси направленно изменяются, формируя хорошо выраженный хронографический тренд. Вдоль второй и третьей главных координат наблюдаются колебания возле среднего значения. Более наглядно воспринимается данная информация на графике. Соединив точки между собой, можно проследить характер хронографических изменений в популяции. Хорошо видно, что по первой оси действительно наблюдается направленный тренд хронографических изменений от 1972 к 1991 году (рис. 9).

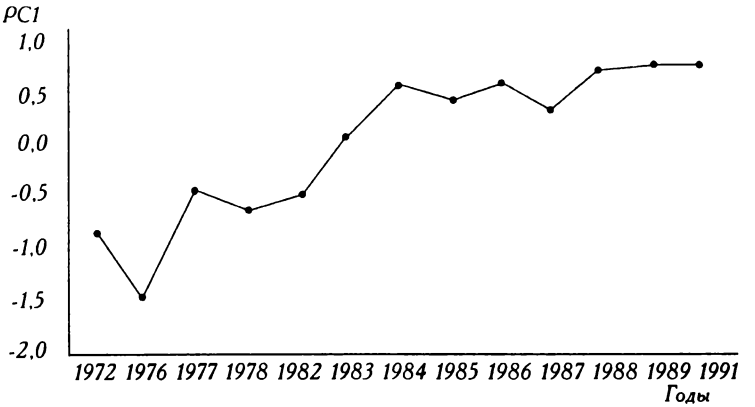


Рис. 9. Фенетическая «траектория» хронографических изменений в сакмарской популяции с 1972 по 1991 гг. вдоль первой главной координаты.

От 1972 года происходит резкая флуктуация в сторону отрицательных значений координат в 1976 году, затем популяция возвращается в направлении исходного положения и после 1982 года выходит на новый уровень относительно стабильного состояния, который продолжается вплоть до 1991 года. Вдоль второй и третьей осей наблюдаются заметные флуктуации, однако природа этих обратимых колебаний вокруг среднего уровня не ясна. Интересная картина хронографических изменений в сакмарской популяции проступает при построении трехмерного графика (рис.10). Видно, что «популяционная траектория», описывая сложную кривую, к 1991 году направленно смещается в сторону, противоположную исходному состоянию популяции в 1972 году.

Таким образом, вдоль первой главной оси наблюдается направленная компонента хронографических изменений, которая объясняет 48,58% общей межгрупповой хронографической дисперсии, а большая часть хронографической дисперсии между аллохронными выборками носит ненаправленный, или обратимый характер. Проведенный анализ показывает, что большую часть времени эпигенетическая система популяции, маркируемая частотами фенов пороговых неметрических признаков, находится в относительно стабильном состоянии, однако под действием экстремальных факторов среды в ней могут происходить быстрые направленные изменения, скорее всего, необратимого характера.

Выше мы уже упоминали хорошо известное, ставшее классическим, исследование, проведенное Р.Берри и М.Джекобсоном (Berry, Jakobson,1975) по комплексу неметрических пороговых признаков на дикой

Таблица 22. Собственные векторы и собственные числа сравниваемых аллохронных выборок сакмарской популяции рыжей полевки, характеризующие первые три главные координаты (PC1, PC2, PC3)

Аллохронные выборки	Главные координаты		
	PC1	PC2	PC3
1972	-0,88314	0,80187	0,64317
1976	-1,57234	-0,67944	-0,21651
1977	-0,30225	0,99812	-0,02030
1978	-0,67376	-0,09671	0,32703
1982	-0,40946	-0,49898	-0,51031
1983	-0,09207	-0,23819	-0,28063
1984	0,50539	0,44587	-0,14466
1985	0,48542	0,44979	-0,11839
1986	0,50695	0,24577	-1,09990
1987	0,32906	-0,31763	0,33282
1988	0,63621	-0,04646	0,13561
1989	0,73268	-0,09063	0,56006
1991	0,73729	-0,97337	0,39201
Собственные числа	6,31522	3,93624	2,74834
Дисперсия, %	48,58	30,28	21,14

изолированной популяции домовой мыши, обитающей на островке Скокхольм недалеко от Пемброкшира у берегов Англии. Авторы провели анализ хронографических изменений за 12 летний период (1957-1968 гг) по частотам неметрических признаков, используя квадратированные фенетические дистанции MMD между аллохронными выборками, расчет которых проводился по формуле Смита. Этот показатель Р.Берри назвал ED — оценка дивергенции (estimation of divergence). В работе использовались весенние и осенние сборы мышей, причем иногда это были очень небольшие пробы. Используя матрицу фенетических дистанций, полученную этими авторами, мы так же, как и в предыдущем случае сначала обработали ее методом многомерного неметрического шкалирования, а затем провели анализ главных координат.

Результаты проведенной обработки показаны на рисунке 11. Хорошо видно, что по первой главной оси так же, как и в нашем случае с сакмарской популяцией, наблюдается слабо выраженный временной направленный сдвиг, сопровождающийся заметными колебаниями возле среднего популяционного уровня, которые частично связаны с сезон-

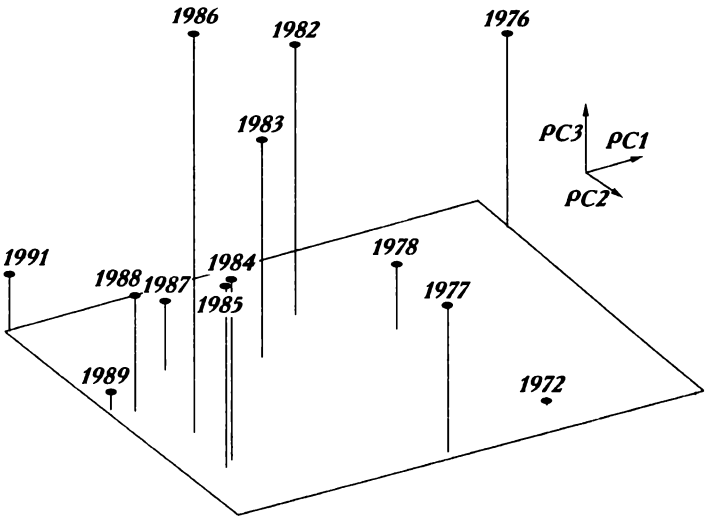


Рис. 10. Фенетическая «траектория» хронографических изменений сакмарской популяции с 1972 по 1991 гг. в пространстве трех первых главных координат.

ными различиями. Таким образом, в обоих рассмотренных случаях наблюдается в той или иной степени выраженный временной тренд от стартовой временной точки к конечной.

Очевидно, что в силу высокой устойчивости популяционной эпигенетической системы только очень мощные экстремальные воздействия среды могут привести к заметным ее преобразованиям. Полученные материалы показывают также, что экстремальные воздействия среды в масштабе целого региона приводят к параллельным направленным эпигенетическим сдвигам в соседних популяциях и не разрушают исторически сложившуюся популяционную структуру вида. По-видимому, длительные глобальные тенденции изменения условий среды обитания в районе исследований, такие как постепенное изменение климата, приводящее к общему остепнению и сокращению речных пойм, усиление рекреативной антропогенной нагрузки и накапливающееся техногенное загрязнение среды являются совокупной причиной медленного и направленного хронографического тренда эпигенетической системы сакмарской популяции. Существует, по-видимому, постоянное давление отбора, приводящее к ежегодной медленной адаптивной перестройке системы развития популяции, в ходе которой происходит «отслеживание» ежегодно меняющихся условий обитания.

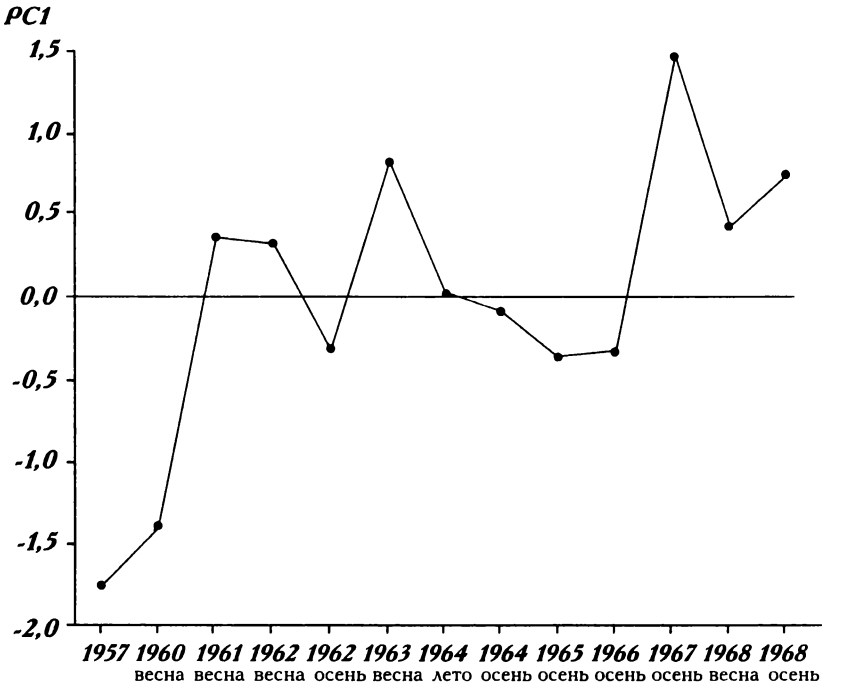


Рис. 11. Фенетическая «траектория» хронографических изменений в скокхольмской популяции домовой мыши вдоль первой главной координаты за 12-летний период (1957-1968 гг).

С другой стороны, так как в проявлении фенов разных признаков корреляция в основном отсутствует, а их частоты имеют специфические пределы потенциально возможных хронографических колебаний и изменяются не синхронно, то, вероятно, и наблюдаемые нами эпигенетические изменения в популяции, маркируемые изменением частот фенов, в основном, могут быть обусловлены рассогласованием совместного проявления разных неметрических пороговых признаков за счет небольших сдвигов в местоположении эпигенетических порогов. Тем самым очень небольшие изменения эпигенетической системы могут нелинейно приводить к существенным изменениям в проявлении тех или иных пороговых признаков и их состояний.

В заключение рассмотрим результаты сравнения двух аллохронных выборок из корнебургской популяции рыжей полевки из окрест-

ностей местечка Корнебург в районе Штокерау в 60 км к юго-востоку от г. Вены (Австрия). Это исследование было выполнено при использовании материалов доктора Ф.Шпиценбергер (Dr.F.Spitzenberger) из австрийского Национального Музея Естественной Истории (Naturhistorisches Museum, Wien).

Временные точки в этом случае удалены друг от друга почти на три десятилетия (1962-1990). Условия обитания зверьков в Австрии в ландшафтно-климатическом и биотопическом отношении близки к таковым в Оренбургской области. Сходным является и флористический состав, и ярусность пойменного леса вдоль реки Дунай, который напоминает пойменные леса вдоль реки Урал, например, в районе поселка Беляевка.

Часть признаков, характерных для зверьков Оренбургской области и Башкирии, отсутствовала в австрийской популяции рыжей полевки или имела иное состояние признака (проявление другого фена). Поэтому с целью сопоставимости данных дополнительные вариации не были включены в анализ. В итоге расчет проводили по 25 фенам неметрических признаков (табл. 23). В таблице против нулевой частоты соответствующих признаков стоит пометка — «исключен». Сравнение, проведенное по отдельным признакам, выявило статистически значимые различия по 6 признакам..

Так же, как и в сакмарской популяции, в корнебургской с 1962 по 1990 год произошло общее снижение частоты 22 признака, однако во всех остальных случаях (2, 3, 9, 14, 15 признаки) наблюдается противоположная тенденция. Средняя фенетическая дистанция между аллохронными пробами составляет MMD = 0,035 ± 0,012 (Хи-квадрат = 47,16; d.f.= 29; $p < 0,05$). Такой уровень различий соответствует лишь внутрипопуляционному и сопоставим с величиной средних сезонных или некоторых межгодовых различий при сравнении аллохронных выборок из одной и той же популяции, разделенных, по крайней мере, одним или двумя годами.

Этот результат приводит к двум возможным объяснениям: либо изученная австрийская популяция рыжей полевки оказалась чрезвычайно устойчивой во времени, либо возможные для нее направленные тренды оказываются обратимыми, и в конечном счете популяция возвращается к стартовой точке. Таким образом, есть основания полагать, что эпигенетическая система популяции высоко устойчива во времени, и только серьезные экстремальные воздействия среды в маргинальных популяциях могут приводить к ее преобразованиям.

*Таблица 23. Хронографические изменения частот неметрических признаков за 29-летний период наблюдений в корнебургской популяции рыжей полевки в Австрии (1962-1991 гг) (по материалам доктора Ф.Шпиценбергер (Dr. F. Spitzenberger), Музей Естественной Истории, Вена, Австрия). и — не билатеральные признаки. k — число сторон черепа или особей (и), где был встречен фен; n — число изученных сторон или особей (и). * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$.*

Номер признака	Выборка 1962 г.			Выборка 1990 г.			MMD	Хи-квадрат
	k	n	%	k	n	%		
1	1	50	2,00	2	50	4,00	-0,0286	0,27
2	1	50	2,00	6	50	12,00	0,1123	*3,83
3	4	49	8,16	0	50	0,00	0,1695	*5,23
4	39	50	78,00	41	50	82,00	-0,0301	0,23
5	14	50	28,00	17	50	34,00	-0,0234	0,40
6	6	50	12,00	6	50	12,00	-0,0396	0,00
7	2	50	4,00	3	50	6,00	-0,0324	0,18
8							исключен	
9	34	50	68,00	44	50	88,00	0,1911	* 5,82
10	9	50	18,00	7	50	14,00	-0,0284	0,28
11	34	48	70,83	29	50	58,00	0,0287	1,71
13	26	48	54,17	25	50	50,00	-0,0337	0,16
14	14	50	28,00	5	50	10,00	0,1684	*5,25
15	5	50	10,00	0	50	0,00	0,2285	**6,77
16							исключен	
17	39	50	78,00	35	50	70,00	-0,0078	0,80
18	31	50	62,00	33	50	66,00	-0,0329	0,16
19							исключен	
20	25	50	50,00	27	50	54,00	-0,0396	0,00
21 и	8	22	36,36	12	25	48,00	-0,0327	0,60
22	28	42	66,67	16	47	34,04	0,3774	** 9,46
23 и	4	25	16,00	6	25	24,00	-0,0424	0,45
24	2	50	4,00	7	50	14,00	0,0776	2,96
25	27	49	55,10	25	50	50,00	-0,0299	0,25
26	2	50	4,00	3	50	6,00	-0,0324	0,18
27							исключен	
28	9	50	18,00	6	50	12,00	-0,0131	0,66
29	19	50	38,00	19	50	38,00	-0,0396	0,00
30	5	50	10,00	9	50	18,00	0,0104	1,26

Фенетический анализ межпопуляционных географических различий и выявление популяционной структуры вида

Сравнение структуры географических различий по частотам встречаемости фенов неметрических признаков между пропорционально удаленными друг от друга популяциями рыжей полевки позволяет приблизиться к выявлению популяционной структуры вида в регионе.

Как было показано в предыдущих разделах главы, на сплошном участке ареала вдоль пойменных лесов реки Урал между различными популяциями рыжей полевки, изолированными расстоянием в 100-150 км, по частотам фенов наблюдались существенные различия, сопоставимые с различиями между двумя полностью изолированными популяциями (сакмарской и приуральской). Средняя фенетическая дистанция между различными парами сравниваемых популяций при этом колеблется возле MMD = 0,070. Учитывая это, в 1982-1983 гг. были проведены сборы данных из пойменных популяций рек Сакмары, Урала и Самары, расположенных приблизительно на равном удалении (не менее 100 км друг от друга) с востока на запад Оренбургской области (рис. 12а). В 1986 году аналогичные сборы данных из пяти географически удаленных популяций проведены по трансекте с юга на север от г.Кувандык в Оренбургской области (сакмарская популяция) до г.Уфа в Башкирии (уфимская популяция). И в этом случае расстояние между смежными соседними популяционными пробами составляло 100-150 км (рис. 12а).

В первую очередь нас интересовала степень потенциальной связи населения вида между пойменными лесами рек Урала и Самары (в месте наибольшего сближения рек). Такое исследование позволяло оценить возможную связь западных, поволжских, популяций через пойменные леса реки Самары с восточными, урало-сакмарскими, популяциями. Популяции рыжей полевки в этом месте, как и в междуречье Урала и Сакмары (в районе г.Кувандык), изолированы степным водоразделом, который еще в исторически не столь отдаленное время был покрыт почти сплошными лесными массивами (Кириков, 1966). В настоящее время почти полное исчезновение первобытных лесов на речных водоразделах, по-видимому, не приводит к абсолютной изолированности поселений стенотопного лесного вида — рыжей полевки. Система ветрозащитных лесополос, существующая в Оренбургской области с конца 40-х годов, является наряду с пойменными лесами теми биотопическими «коридорами» и экологическими ремизами, вдоль которых возможен потенциальный обмен между разными частями населения вида в регионе. Тем не менее, лесополосы относительно мало заселены рыжей полевкой из-за повышенной сухости этого биотопа и предпочитаются

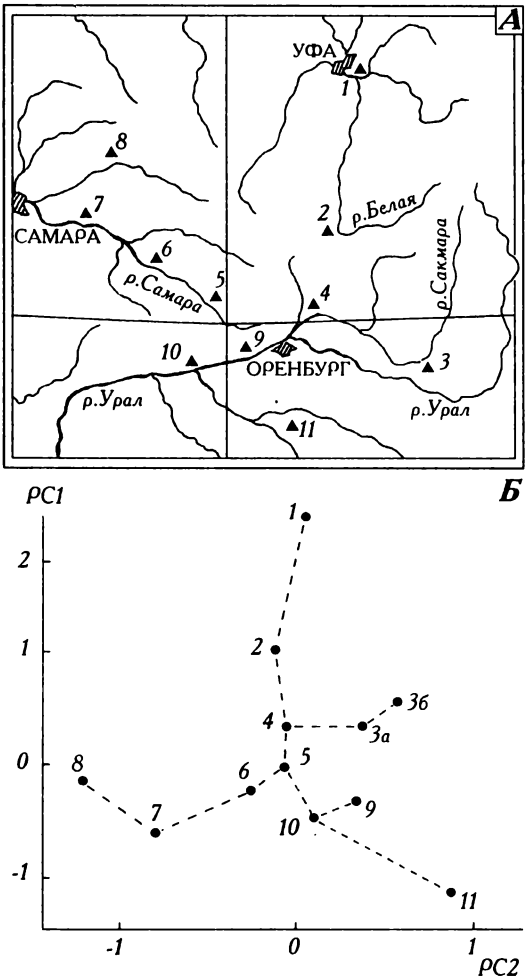


Рис. 12. А. Географическое расположение сравниваемых популяций в Оренбургской области, Башкирии и Южном Предуралье. Б. Географический анализ межгрупповых фенетических различий в популяциях рыжей полевки Южного Предуралья, Оренбургской области и Башкирии в пространстве двух первых главных координат. Популяции: 1 — уфимская, 2 — мелеузская, 3 — сакмарская, 4 — нижнесакмарская, 5 — платовская, 6 — тоцкая, 7 — богатовская, 8 — бугурусланская, 9 — нижнеозерская, 10 — илекская, 11 — шубарагашская. Пунктиром нанесен граф минимальных фенетических дистанций между популяциями (minimum spanning tree). PC1-PC2 — первые две главные координаты.

малой лесной мышью. Поэтому пространственная изоляция обитателей пойменных лесов рек Самары и Урала в засушливой возвышенной области Общего Сырта, где проводились исследования, весьма существенна. Наибольший интерес представляет проведение анализа общей картины географических различий между всеми рассмотренными популяциями. Для учета размаха возможных смещений оценок в разные годы в такое сравнение были включены две аллохронные выборки из сакмарской популяции, взятые на разных фазах численности популяции (на подъеме — в 1983 году и спаде — в 1986 году).

Дополнительно в расчет были включены материалы по некоторым изученным ранее популяциям: шубарагашской и илекской, без которых такой анализ был бы неполным. Для этого по ним проводили повторный фенетический анализ и подсчет частот. Встречаемость фенов неметрических признаков для всех сравниваемых популяций приведена в таблице 24. Множественное сравнение по отдельным признакам показало, что практически все географические различия по частотам отдельных фенов статистически достоверны (табл. 24).

Фенетические дистанции между всеми парами популяций приведены в таблице 25, а средние меры уникальности — в таблице 26. Практически все значения MMD оказались статистически значимыми. Так как почти все ближайшие друг к другу выборки были взяты на удалении приблизительно в 100 км (за исключением аллохронных выборок из сакмарской популяции), то отсутствие случаев недостоверных различий между популяциями позволяет говорить о вполне устойчивых оценках популяционной структуры вида в данном регионе.

Полученная матрица фенетических дистанций была обработана сначала методом многомерного неметрического шкалирования, а затем по данным шкалирования был проведен анализ главных координат (рис. 12 б, табл. 27). При рассмотрении взаимного расположения центроидов сравниваемых популяций в пространстве первых двух главных координат можно заметить, что получившаяся картина в значительной степени совпадает с картиной географического расположения выборок на карте региона (рис. 12 б). Можно видеть, что уфимская, самая северная из выборок, расположилась вверху, а шубарагашская, самая южная, — внизу графика. Крайние западные выборки: богатовская и бугурусланская расположены слева, а две самые восточные аллохронные выборки из сакмарской популяции — справа на графике. Следует отметить, что различия между временными пробами из сакмарской популяции малы, и на графике они расположены вблизи друг от друга, являясь своеобразной мерой размаха внутрипопуляционных межгодовых изменений при количественной оценке масштаба межпопуляционных географических различий.

Таблица 24. Встречаемость фенов неметрических признаков в географически удаленных популяциях рыжей полевки на Южном Урале и в Приуралье, %. Выборки 1983 г: 1-сакмарская, 2-платовская, 3-тоцкая, 4-богатовская, 5-бугурусланская. Выборки 1986 г: 6-сакмарская, 7-нижнесакмарская (пос.Ч.Отрог), 8-мелеузская, 9-уфимская. Выборки 1978 г.: 10-илекская, 11-шубарагашская. Выборка 1982 г.: 12-нижнеозерская. Географические различия по всем признакам статистически достоверны на уровне $p < 0.001$. и — не билатеральный признак. В скобках указано общее число изученных сторон черепа.

Номер признака	Сравниваемые популяции рыжей полевки											
	1 (242)	2 (204)	3 (208)	4 (160)	5 (238)	6 (320)	7 (196)	8 (152)	9 (166)	10 (156)	11 (146)	12 (108)
1	9,9	7,6	6,0	12,5	2,4	2,8	9,5	2,8	4,7	17,6	9,4	15,2
2	31,2	20,3	35,6	37,8	39,7	19,4	16,9	11,1	7,0	41,1	78,6	33,8
3	21,2	19,5	20,5	24,5	42,1	20,0	14,4	19,4	29,7	28,7	24,4	12,7
4	35,4	61,6	66,1	64,2	54,8	31,2	65,6	75,0	69,3	65,4	57,5	52,0
6	2,7	2,7	2,5	10,1	15,3	3,8	0,0	1,4	6,3	1,6	6,0	0,0
7	0,0	4,4	3,3	9,3	3,7	0,0	3,2	9,9	14,5	0,9	7,0	0,0
8	19,3	12,5	29,9	31,8	33,6	9,5	8,0	10,0	11,7	48,7	13,2	29,1
9	3,8	11,7	20,8	5,8	19,0	10,3	10,4	11,8	0,8	5,5	8,9	6,6
10	26,8	13,8	18,3	15,3	9,8	34,9	8,6	7,0	4,0	12,3	18,7	3,8
11	80,0	53,2	41,0	53,9	31,6	75,1	40,7	76,1	92,2	62,6	84,0	65,4
13	54,4	26,6	44,9	85,9	71,4	52,4	43,4	49,3	67,0	48,3	29,1	43,0
14	32,7	19,3	38,1	29,6	54,4	25,9	33,3	7,0	58,8	9,8	21,0	7,6
15	40,2	14,5	17,9	24,0	11,0	29,9	47,7	54,2	70,0	27,6	8,3	27,7
16	46,9	63,6	58,5	43,0	39,7	48,6	43,8	50,0	74,8	34,6	50,0	70,0
17	69,9	67,0	56,2	71,0	82,5	64,0	74,2	80,6	86,6	64,6	38,4	67,5
18	54,5	68,6	44,3	71,0	57,5	47,4	53,1	26,4	14,0	47,7	89,1	70,0
19	34,5	39,0	44,4	13,0	24,4	27,1	32,0	45,8	59,7	42,0	40,0	24,7
20	70,9	72,0	70,7	59,3	46,8	57,9	60,9	30,6	19,2	67,4	63,5	82,9
21 и	5,7	10,7	28,1	34,0	9,8	1,9	6,5	2,8	1,7	30,5	26,5	22,9
24	3,7	7,5	21,1	14,8	23,9	5,3	5,7	13,2	18,7	7,0	8,7	12,8
25	9,4	36,3	25,9	35,4	46,2	6,3	19,5	31,9	55,0	18,4	16,4	11,5
26	0,9	0,0	0,0	4,1	4,7	1,0	2,4	2,8	2,3	3,7	0,0	1,2
28	11,4	12,8	15,9	27,0	25,2	7,5	15,0	16,7	13,1	37,8	47,6	9,8
29	43,9	61,5	45,5	79,0	29,7	33,6	44,4	55,6	27,9	41,5	50,5	53,7
30	45,1	24,8	25,8	15,0	18,0	32,9	36,2	30,6	50,4	45,2	28,9	45,1

На графике хорошо воспроизводится и картина взаимного географического расположения остальных точек. Две южные, соседние выборки из илекской и нижнеозерской популяций расположены в нижней части графика, которая может быть интерпретирована как южное направление географических межгрупповых различий. Мелеузская выборка, наиболее географически близкая к уфимской, на графике расположена в верхней его части, которая может быть названа северным направлением межгрупповых различий, т.е. находится на графике вбли-

*Таблица 25. Фенетические дистанции (MMD) между географически удаленными выборками рыжей полевки на Южном Урале и в Приуралье. Правая (верхняя) треугольная матрица содержит значения MMD, а левая (нижняя) — усредненные стандартные отклонения (MSD). * — нижнесакмарская популяция.*

Место и год сбора данных	Кувандык 1983	Платовка	Тоцкое	Богатое	Бугуруслан	Кувандык 1986
Кувандык 1983	—	0,093	0,108	0,163	0,194	0,016
Платовка 1983	0,005	—	0,047	0,129	0,155	0,109
Тоцкое 1983	0,005	0,005	—	0,110	0,093	0,131
Богатое 1983	0,006	0,006	0,006	—	0,105	0,218
Бугуруслан 1983	0,005	0,005	0,005	0,006	—	0,202
Кувандык 1986	0,004	0,004	0,004	0,005	0,004	—
Черный Отрог* 1986	0,005	0,005	0,005	0,006	0,005	0,004
Мелеуз 1986	0,007	0,007	0,006	0,007	0,006	0,005
Уфа 1986	0,005	0,005	0,005	0,006	0,005	0,004
Илек 1978	0,005	0,005	0,005	0,006	0,005	0,004
Шубарагаш 1978	0,006	0,006	0,006	0,007	0,006	0,005
Нижнеозерное 1982	0,006	0,006	0,006	0,007	0,006	0,005
	Черный Отрог	Мелеуз	Уфа	Илек	Шубарагаш	Нижнеозерное
Кувандык 1983	0,063	0,137	0,175	0,089	0,170	0,067
Платовка 1983	0,052	0,116	0,256	0,112	0,132	0,057
Тоцкое 1983	0,074	0,155	0,262	0,076	0,148	0,086
Богатое 1983	0,150	0,203	0,326	0,121	0,184	0,142
Бугуруслан 1983	0,150	0,223	0,289	0,171	0,255	0,233
Кувандык 1986	0,099	0,136	0,205	0,159	0,223	0,121
Черный Отрог* 1986	—	0,070	0,176	0,107	0,229	0,084
Мелеуз 1986	0,006	—	0,087	0,152	0,307	0,170
Уфа 1986	0,005	0,006	—	0,283	0,456	0,302
Илек 1978	0,005	0,006	0,005	—	0,132	0,066
Шубарагаш 1978	0,006	0,008	0,006	0,006	—	0,150
Нижнеозерное 1982	0,006	0,008	0,006	0,006	0,007	—

Таблица 26. Мера средней фенетической уникальности географически удаленных популяций рыжей полевки (MMU).

Место сбора данных	Мера средней уникальности (MMU)	Место сбора данных	Мера средней уникальности (MMU)
Кувандык	0,132	Мелеуз	0,160
Платовка	0,114	Уфа	0,256
Тоцкое	0,117	Илек	0,133
Богатое	0,168	Шубарагаш	0,217
Бугуруслан	0,188	Нижнеозерное	0,134
Черный Отрог	0,114	Средняя MMU	0,156

Таблица 27. Собственные векторы и собственные числа географически удаленных выборок рыжей полевки Южного Урала, характеризующие первые две главные координаты фенетических межгрупповых различий (PC1, PC2).

Сравниваемые популяции рыжей полевки (год)	Главные координаты	
	PC1	PC2
уфимская (1986)	2,03371	0,12282
мелеузская (1986)	0,98946	-0,13535
сакмарская (1983)	0,16874	0,42812
сакмарская (1986)	0,36793	0,59481
нижнесакмарская (1986)	0,21937	-0,01654
платовская (1983)	-0,15723	-0,01522
тоцкая (1983)	-0,29492	-0,22975
богатовская (1983)	-0,74018	-0,79532
бугурусланская (1983)	-0,20928	-1,24487
нижнеозерская (1982)	-0,42517	0,34915
илекская (1978)	-0,60367	0,12948
шубарагашская (1978)	-1,34875	0,81266
Собственные числа	8,39473	3,60515
Дисперсия, %	69,96	30,04

зи от уфимской пробы. Характерный почти равносторонний треугольник между богатовской, тоцкой и бугурусланской популяциями воспроизводится на графике в левой его части, которая может быть названа западным направлением межгрупповых различий.

Нижнесакмарская и платовская популяции, являющиеся географически наиболее близкими, расположенными в центре исследуемого региона, на графике тоже занимают центральное место и размещаются вблизи друг от друга. Таким образом, можно убедиться в том, что расположение точек на графике, хотя и с некоторым искажением, отражает их реальное взаимное положение на географической карте.

Географически почти правильная картина взаимной фенетической дифференциации популяций является в значительной степени неожиданной. Если на карте поместить все рассмотренные точки внутрь прямоугольника, то изученный участок территории Южного Урала и прилегающего к нему Южного Предуралья образует почти правильный квадрат. Другими словами, расстояния, измеренные в километрах между крайними точками в широтном и долготном направлениях, почти эквивалентны. Вместе с тем, географические различия по частотам встречаемости фенов наиболее велики в направлении с юга на север, то есть между шубарагашской и уфимской популяциями. Размах различий с

востока на запад выражен в меньшей степени. Из таблицы 27 следует, что на долю межгрупповой дисперсии вдоль первой главной оси, которая характеризует географические различия в широтном направлении, приходится около 70%. Межгрупповые фенетические различия в межмеридиональном направлении: от сакмарской до богатовской популяции, характеризуемые второй главной осью, выражены меньше. Их дисперсия объясняет только около 30% общих межгрупповых различий. Таким образом, размах географических межпопуляционных различий с юга на север более чем в два раза превосходит величину внутривидового фенетического разнообразия с востока на запад.

Такой результат предполагает, в первую очередь, определенное, направленное давление среды на процесс фенетической дифференциации популяций. Однако прямое влияние среды в данном случае полностью исключается, так как мера межпопуляционных различий в сакмарской популяции в сильно различающиеся по экологическим условиям годы (подъем численности в теплый 1983 г. и спад численности в холодный 1986 г.) пренебрежимо мала по сравнению с общим размахом географических различий.

Для некоторого прояснения этого вопроса мы провели корреляцию значений первых двух главных координат, отражающих фенетическую дифференциацию популяций, со средними многолетними характеристиками условий среды. В качестве таких характеристик для каждой географической точки были выбраны шесть наиболее важных с нашей точки зрения климатических показателей: среднее количество осадков (отдельно в холодный и теплый периоды года), средняя из наибольших декадных высот снежного покрова за зиму, средние температуры января, июля и сумма температур за первое полугодие. Значимые отрицательные коэффициенты корреляции Спирмена (табл. 28) были обнаружены между значениями первой главной координаты (PC1) и такими показателями как сумма температур за первое полугодие ($r = -0,85$) и средняя температура июля ($r = -0,72$). Сильная положительная связь обнаружена между PC1 и среднедекадной высотой снежного покрова ($r = 0,69$). Для другой главной оси (PC2) выявлена сильная положительная связь с количеством осадков в теплое время года ($r = 0,73$) и сильная положительная связь со средней температурой января ($r = 0,61$).

Поскольку уфимская популяция имеет максимальное положительное значение PC1 (табл. 27), а шубарагашская — максимальное отрицательное, то, интерпретируя полученные корреляции климатических показателей со значениями вдоль PC1, можно говорить об усилении общей аридности климата от уфимской к шубарагашской популяции вдоль этой главной оси. Это действительно имеет место при продвиже-

нии от уфимской популяции к шубарагашской. Вторая главная ось характеризует общее уменьшение средней температуры января с одновременным уменьшением среднего количества выпадающих в теплое время осадков в западном направлении. Следовательно, в этом направлении от сакмарской до бугурусланской популяции происходит общее нарастание умеренности климата в сочетании с засушливостью в летние месяцы. Эта интерпретация хорошо согласуется с общей климатической характеристикой разных частей изученного региона. Уфимская популяция обитает действительно в более влажном климате с теплым летом и умеренно суровой снежной зимой, а климат в месте обитания шубарагашской популяции можно охарактеризовать как недостаточно влажный с теплым летом, но умеренно суровой малоснежной зимой. Во многом совпадает климатическая характеристика и для популяций, расположенных в градиенте среды с востока на запад.

*Таблица 28. Коэффициенты корреляции Спирмена между значениями первых двух главных координат (PC1 и PC2) и средними климатическими показателями, рассчитанные по 12 географическим точкам. * — различия статистически достоверны.*

Климатический показатель	Коэффициенты корреляции с главными координатами			
	PC1	Уровень значимости	PC2	Уровень значимости
1. Средняя из наибольших декадных высот снежного покрова за зиму	0,69	*0,02	0,43	0,15
2. Среднее количество осадков за холодный период года	0,48	0,11	0,27	0,38
3. Среднее количество осадков за теплый период года	0,58	0,054	0,73	*0,02
4. Сумма температур за первое полугодие	-0,86	**0,01	-0,07	0,81
5. Средняя температура января	-0,35	0,24	0,61	*0,04
6. Средняя температура июля	-0,72	*0,02	-0,45	0,13

Таким образом, можно полагать, что фенетическая дифференциация популяций рыжей полевки и связанное с ней становление популяционной структуры вида в Южно-Уральском регионе во многом определялись существующими климатическими градиентами среды. Хорошо известно, что на Земле не существует двух совершенно идентичных в историко-климатическом отношении географических точек. В каждой конкретной местности складывается уникальная констелляция условий среды. Это является

исходной причиной возникновения диверсификации популяций. В рассмотренном примере только исторически длительный процесс адаптации популяций к локальным климатическим условиям в сочетании с описанным выше механизмом действия изоляции расстоянием могли привести к такому хорошему совпадению фенетических и географических дистанций между популяциями. Только процесс длительной адаптивной диверсификации эпигенетической системы локальных популяций, регулируемый отбором на фоне нивелирующих скрещиваний с мигрантами из соседних популяций, может привести к соответствию популяционной структуры вида основным климатическим градиентам среды в регионе и поддерживать ее относительную устойчивость и целостность.

Кластерный анализ матрицы значений главных координат, проведенный методом UPGMA, выявляет существование по крайней мере четырех групп популяций, которые обладают фенетическими особенностями и географически относительно обособлены (рис. 13). Центральное место занимает группа викариирующих урало-сакмарских популяций, населяющих пойменные леса рек Сакмары и Урала, которые связаны через узкое междуречье с самарскими популяциями, обитающими в пойменных лесах верхнего и среднего течения реки Самары. Другая группа: популяции, населяющие пойму нижнего течения Самары, и бугусланские полевки, живущие в пойме реки Б.Кинель, тоже своеобразны в фенетическом отношении. Они занимают граничное положение на стыке оренбургских и поволжских популяций рыжей полевки и, по-видимому, испытывают генетическое влияние последних. Еще одной фенетически дифференцированной группировкой является шубарагашская популяция, которая полностью изолирована и резко дифференцирована от всех остальных популяций. Исключением можно считать только географически ближайшие популяции: илекскую и нижнеозерскую, которые в меньшей степени дифференцированы от нее, чем другие популяции. Особняком стоит группа башкирских популяций, обитающих в пойменных лесах реки Белой. Важно отметить, что величина фенетических различий между крайними: уфимской и шубарагашской популяциями приближается к подвидовому уровню (Васильев, 1984а). В этом случае MMD = 0,456 ± 0,006. Уфимская популяция существенно дифференцирована и от наиболее западной богатовской популяции (0,326 ± 0,006). Сакмарская и нижнесакмарская популяции в фенетическом и географическом отношениях занимают промежуточное положение между шубарагашской и уфимской популяциями.

Между всеми выделившимися группировками популяций можно проследить викарианс через систему промежуточных соседних поселений. На рисунке 12 б пунктиром нанесен древовидный граф минимальных дис-

танций между группировками (minimum spanning tree), вычисленный с помощью стандартной программы MST статистического пакета NTSYS-pc (Rohlf,1988). Полученный граф не противоречит нашим рассуждениям и подтверждает викариантный характер отношений между ленточными поселениями вида, расположенными вдоль пойменных лесных коридоров. Интразональный характер пойменных лесов позволяет на больших расстояниях сохранять относительную стабильность биотопических условий обитания, что весьма существенно для этого стенотопного лесного вида в степном Оренбуржье и дает возможность проникать вдоль пойменных «коридоров» далеко на юг, за пределы собственно лесной зоны. Эти же «коридоры» обеспечивают целостность популяционной структуры вида благодаря действию механизмов изоляции расстоянием.

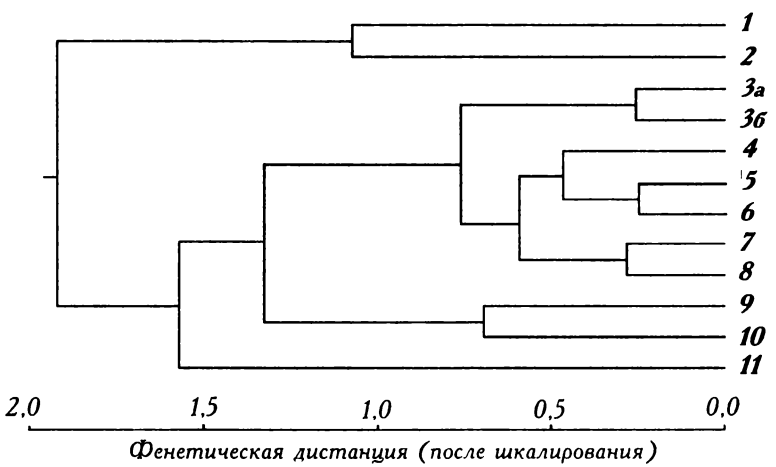


Рис. 13. Кластерный анализ (UPGMA) популяционной структуры рыжей полевки Южного Урала и Предуралья по значениям собственных векторов выборок вдоль первых двух главных координат. Популяции: 1 — уфимская, 2 — мелеузская, 3 — сакмарская (3а — 1983, 3б — 1986), 4 — нижнесакмарская, 5 — платовская, 6 — тоцкая, 7 — богатовская, 8 — бугурусланская, 9 — нижнеозерская, 10 — илекская, 11 — шубарагашская.

Данный пример характеризует лишь фрагмент викариантной популяционной структуры вида, однако на его основе просматриваются все основные этапы внутривидовой дифференциации в пространстве и во времени. Приведенные материалы доказывают правильность общих теоретических представлений о географической природе формообразования, основанного на процессе адаптивной морфогенетической диверсификации популяций.

В заключение следует упомянуть, что максимальные внутривидовые различия, обнаруженные нами на рыжей полевке в межмеридиональном направлении между корнебургской популяцией из Австрии и сакмарской популяцией из Оренбургской области, составили: MMD = 0,671 ± 0,010. Такая величина фенетических различий характерна уже для заведомо разных подвидов (Васильев,1984 а,б). Можно полагать, что включение в сравнение всех вновь обнаруженных нами в австрийской популяции вариаций признаков и увеличение исходной выборки данных приведет к значительному увеличению величины MMD между оренбургскими и австрийскими полевками. Однако нам представляется, что на таких огромных расстояниях уже не должно соблюдаться строгое соответствие фенетических дистанций и географической удаленности внутривидовых форм (возможны конвергентные изменения признаков). С другой стороны, большое сходство ландшафтно-биотопических и, в некоторой степени, климатических условий обитания полевок в пойме Дуная и пойме Урала может объяснять несколько меньшую величину различий, чем это могло ожидаться на основании только географической удаленности. Тем не менее, выявленные фенетические различия между австрийскими и оренбургскими полевками почти на порядок выше среднего уровня межпопуляционных и в среднем на два порядка превышают размах внутрипопуляционных различий (между смежными поселениями).

Хроно-географический аспект фенетического анализа популяций

Параллельное слежение за несколькими популяциями позволяет ответить на вопрос о том, в какой мере устойчиво сохраняются во времени фенетические различия между географически удаленными популяциями. Ранее мы уже приводили пример устойчивого сохранения различий между изолированными степным водоразделом сакмарской и приуральской популяциями (табл. 7, 21). Напомним, что в обеих популяциях после регионального воздействия сильнейшей засухи 1975 года в следующем 1976 году произошли сильные направленные сдвиги частот встречаемости фенов неметрических признаков. В дальнейшем в нормальных условиях 1977 года в сакмарской популяции наблюдалась тенденция некоторого смещения частот фенов в сторону исходного состояния, но полного возврата не произошло, и наметился существенный, ежегодно нарастающий разрыв между исходным и новым, относительно устойчивым, состоянием популяции (рис. 9). В приуральской популяции удалось проследить только 1972, 1976 и 1977 гг., однако сдвиг, произошедший в этой группировке в 1976 году после засухи, сохранился и в 1977. При этом фенетические различия между обеими пространственно изолированными популяциями в параллельные годы слежения остаются практически одинаковыми и колеблются в пределах значений MMD от 0,060 до 0,075.

Аналогичное слежение в течение трех последовательных лет с 1982 по 1984 год было проведено нами за тремя географически удаленными популяциями: сакмарской, платовской и тоцкой (табл. 29). Сакмарская популяция удалена от ближайшей платовской приблизительно на 200 км, а платовская от соседней тоцкой — приблизительно на 100 км (рис. 12а). Как показало проведенное выше изучение популяционной структуры вида и фенетической дифференциации популяций, все эти группировки викариируют и исторически связаны друг с другом общим генезисом видового населения на юге ареала.

Таблица 29. Встречаемость фенов неметрических признаков черепа в сравниваемых популяциях рыжей полевки (1982-1984 гг.), %. n — число изученных сторон черепа.

Фен	Кувандык			Платовка			Тоцкое		
	1982 n = 130	1983 n = 242	1984 n = 592	1982 n = 80	1983 n = 204	1984 n = 184	1982 n = 110	1983 n = 208	1984 n = 102
1	13,24	9,91	6,54	16,67	7,63	15,22	12,96	5,97	16,13
2	28,13	31,25	30,23	35,19	20,34	26,67	41,51	35,61	34,38
3	36,23	21,24	14,57	14,58	19,47	17,24	24,53	20,47	25,81
4	44,78	35,40	42,91	62,00	61,61	62,79	66,02	66,14	69,35
6	6,35	2,68	4,70	0,00	2,70	3,75	2,88	2,48	1,61
7	0,00	0,00	2,22	3,77	4,39	0,00	9,68	3,33	9,43
8	7,69	19,27	10,33	28,85	12,50	10,47	25,29	29,91	30,19
9	1,54	3,77	6,15	12,24	11,71	13,95	20,22	20,83	27,27
10	27,14	26,79	12,84	11,11	13,79	6,32	13,46	18,32	17,74
11	82,26	80,00	79,52	55,81	53,21	58,33	38,78	40,98	32,73
13	57,63	54,37	49,39	20,93	26,61	22,89	45,54	44,92	48,15
14	36,07	32,69	27,42	20,93	19,27	15,48	44,00	38,14	44,44
15	38,57	40,18	34,75	12,96	14,53	8,60	14,81	17,91	19,35
16	61,43	46,90	38,08	75,00	63,56	49,46	69,44	58,46	51,61
17	58,57	69,91	76,72	73,08	66,95	79,12	51,85	56,15	52,38
18	54,29	54,46	46,18	79,25	68,64	69,57	46,30	44,27	44,44
19	22,86	34,51	28,90	43,40	38,98	41,94	44,44	44,36	42,86
20	61,43	70,91	53,61	72,22	72,03	60,64	68,52	70,68	68,75
21	6,06	5,66	2,44	8,00	10,71	11,90	28,00	28,13	25,00
24	0,00	3,74	8,12	4,08	7,48	7,32	22,83	21,05	29,41
25	11,48	9,43	10,96	12,50	36,27	30,77	32,97	25,93	14,89
26	2,86	0,88	1,14	0,00	0,00	1,05	0,00	0,00	1,56
28	15,71	11,40	8,37	12,96	12,82	10,42	20,91	15,91	29,69
29	50,00	43,86	40,84	66,67	61,54	60,00	45,45	45,45	43,75
30	37,14	45,13	29,66	20,37	24,79	20,83	18,18	25,76	14,06

Фенетические дистанции между последовательными аллохронными выборками внутри каждой из сравниваемых популяций оказались весьма невелики (табл. 30).

В сакмарской популяции они колеблются между соседними годами от 0,005 до 0,017, в платовской от 0,003 до 0,007, а в тоцкой близки к

нулю (-0,005 и 0,001). Если в сакмарской популяции между выборками крайних (1982 и 1984) лет сравнения различия статистически значимы и составляют MMD = 0,038 ± 0,005, то в остальных популяциях пренебрежимо малы (0,014 и -0,005) и недостоверны (табл. 30).

Таблица 30. Фенетические дистанции (MMD) между сравниваемыми выборками рыжей полевки. Правая верхняя треугольная матрица содержит значения фенетических дистанций (MMD), а левая нижняя — усредненные стандартные отклонения (MSD).

Место	Кувандык			Платовка			Тоцкое		
Год	1982	1983	1984	1982	1983	1984	1982	1983	1984
Кувандык									
1982	—	0,005	0,038	0,114	0,097	0,117	0,155	0,133	0,168
1983	0,007	—	0,017	0,097	0,093	0,107	0,149	0,108	0,151
1984	0,005	0,004	—	0,107	0,087	0,080	0,150	0,116	0,151
Платовка									
1982	0,010	0,008	0,007	—	0,007	0,014	0,071	0,065	0,090
1983	0,007	0,005	0,004	0,008	—	0,003	0,056	0,047	0,087
1984	0,008	0,006	0,005	0,009	0,006	—	0,088	0,074	0,111
Тоцкое									
1982	0,008	0,006	0,004	0,009	0,006	0,006	—	-0,005	-0,005
1983	0,007	0,005	0,004	0,008	0,005	0,006	0,005	—	0,001
1984	0,009	0,008	0,006	0,011	0,008	0,008	0,005	0,007	—

Географические межпопуляционные различия почти на порядок выше, чем внутрипопуляционные хронографические (табл. 30). Усредненые значения MMD между сравниваемыми группами показывают, что сакмарская выборка несколько больше отличается от ближайшей платовской, чем она, в свою очередь, отличается от соседней тоцкой (табл.31). Видно, что в целом можно говорить о сохранении пропорциональности взаимных фенетических и географических дистанций между популяциями и в этом случае.

После «нормировки» матрицы попарных фенетических дистанций между аллохронными и аллотопными выборками (табл.30) с помощью многомерного неметрического шкалирования полученная матрица была проанализирована методом главных координат. Результаты многомерной ординации межгрупповых различий в пространстве трех первых главных координат показаны на рисунке 14. Хорошо видно, что координаты аллохронных выборок в пределах каждой популяции располагаются в узкой области вблизи друг от друга и существенно удалены от

других популяций. Крайние в географическом отношении популяции: сакмарская и тоцкая фенетически тоже максимально удалены друг от друга. Наибольший разброс вдоль первой главной оси связан с географическими межпопуляционными различиями.

Таблица 31. Усредненные фенетические дистанции (MMD) между сакмарской, платовской и тоцкой популяциями за три года (1982-1984 гг.) и средние меры их уникальности (MMU): итоги хроно-географического анализа

Популяция	Сакмарская	Платовская	Тоцкая	Уникальность (MMU)
Сакмарская	—	0,100	0,142	0,121
Платовская		—	0,077	0,088
Тоцкая			—	0,110

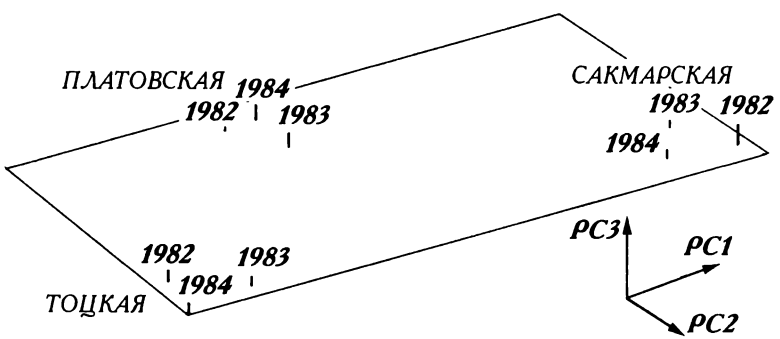


Рис. 14. Хроно-географический анализ межгрупповых фенетических различий рыжей полевки на юге ареала в пространстве трех первых главных координат.

Кластерный анализ, проведенный по выборочным значениям по всем трем главным координатам выявил три четких уровня иерархии хроно-географических межгрупповых различий (рис. 15). На первом (низшем) иерархическом уровне происходит аггломерация хронографических различий внутри сравниваемых трех популяций. На втором уровне выделяется кластер, характеризующий межпопуляционные различия при сравнении двух соседних, но изолированных расстоянием платовской и тоцкой популяций. Третий уровень иерархии отражает межпопуляционные различия, связанные с наличием практически полной пространственной изоляции, так как в

степном междуречье Урала и Самары наблюдается небольшой разрыв сплошного ленточного ареала, и потенциальный генетический обмен через череду викариирующих поселений нарушается. Сакмарская популяция, населяющая на востоке изученного региона пойменные леса среднего течения реки Сакмары, не только географически, но и в фенетическом отношении оказывается резко удаленной от двух сравниваемых западных популяций, населяющих пойменные леса реки Самары.

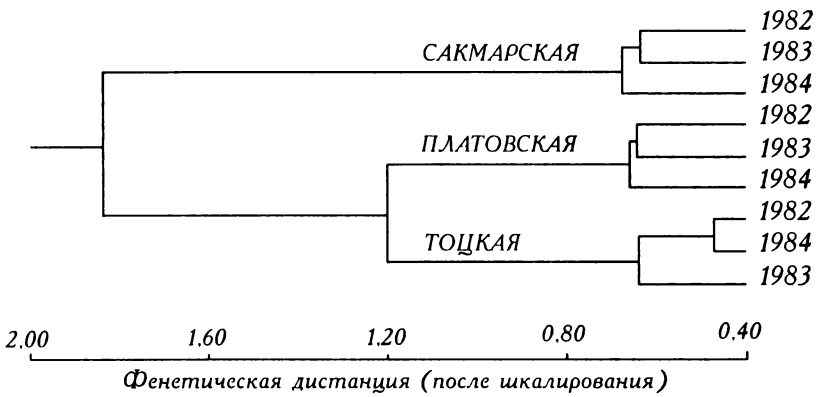


Рис. 15. Кластерный анализ (UPGMA) хроно-географических межгрупповых различий у рыжей полевки на юге ареала, проведенный по выборочным собственным векторам вдоль трех первых главных координат (PC1, PC2, PC3).

Таким образом, проведенный нами хроно-географический анализ межгрупповой изменчивости показал, что популяции способны устойчиво сохранять свою фенетическую специфику в пространстве и во времени. При этом дисперсия, характеризующая межпопуляционные географические различия, почти в 5 раз (4,8) превышает размах хронографических различий. Вызванный сильнейшей засухой направленный сдвиг частот фенов, наблюдавшийся в двух изолированных друг от друга ландшафтно-экологическим барьером соседних популяциях (сакмарской и приуральской) сопровождался параллельными хронографическими изменениями, при которых межпопуляционные различия сохранялись устойчивыми во времени. Эти материалы позволяют утверждать, что популяционная структура вида оказывается стабильной даже при глобальных флуктуациях климата.

Экспериментальная лабораторная проверка устойчивости фенооблика исходных аборигенных популяций

Анализ устойчивости фенооблика популяций наряду с долговременными наблюдениями за одной и той же популяцией в природных условиях предполагает также проведение лабораторных экспериментов. Без экспериментальной проверки устойчивости частот встречаемости фенов в лабораторных условиях трудно судить о надежности фенетических оценок межпопуляционных различий. Такой лабораторный анализ необходим для выработки более обоснованных количественных критериев принятия решений при попытке генетической интерпретации фенетических различий, а следовательно, возможности использования этой категории дискретных морфологических признаков для косвенной оценки генетической специфики популяционных группировок.

Для экспериментальной проверки устойчивости частот встречаемости фенов неметрических признаков черепа в 1988 году была создана лабораторная колония рыжей полевки, основатели которой были отловлены в конце мая-начале июня в сакмарской популяции (окрестности г. Кувандык, Оренбургская область). Отловленные в природе зверьки были привезены в виварий Института экологии растений и животных УрО РАН. Было сформировано шесть постоянных пар основателей колонии. Одна из самок уже была беременной и родила детенышей в дороге. Все детеныши из первого помета основателей выращивались до двухмесячного возраста (за это время полностью формируются все основные дефинитивные структуры черепа). Забой животных проведен в возрасте 60 дней. Для дальнейшей работы были использованы две серии черепов животных. Одна из них была представлена 34 экземплярами сеголеток, онтогенез которых протекал в условиях вивария, а другая, состоявшая из 84 сеголеток той же возрастной группы, была отловлена в сакмарской популяции во второй половине лета в местах весеннего отлова зверьков основателей виварной колонии. Таким образом, мы имели возможность оценить степень смещения частот встречаемости фенов в лабораторной колонии рыжей полевки по сравнению с исходной природной популяцией, зверьки которой развивались в естественных условиях. Материалы сравнения приведены в таблице 32.

Анализ показал, что различия проявились только по четырем признакам: 4 — наличие переднелобного отверстия, 11 — отверстие в верхней части затылочного мыщелка, а так же по двум близко расположенным дискретным вариациям верхнечелюстных отверстий — 16 и 17.

Фенетическая дистанция между природной популяцией и лабораторной колонией оказалась сравнительно небольшой: MMD = 0,021 ± 0,006, но статистически значимой ($p < 0,001$). По своей величине такой сдвиг

Таблица 32. Фенетическое сравнение лабораторной колонии рыжей полевки с исходной аборигенной сакмарской популяцией (1988 г.). k — число сторон черепа или особей (и), где был встречен фен; n — число изученных сторон или особей (и).

Номер признака	Аборигенная популяция			Лабораторная колония			MMD	Хи-квадрат * — ρ < 0,05 ** — ρ < 0,01
	k	n	%	k	n	%		
1	21	174	12,07	3	68	4,41	0,0488	3,40
2	38	174	21,84	8	68	11,76	0,0469	3,31
3	34	173	19,65	14	68	20,59	-0,0195	0,04
4	82	173	47,40	18	68	26,47	0,1650	**9,10
5	42	169	24,85	11	68	16,18	0,0220	2,07
6	4	171	2,34	2	68	2,94	-0,0172	0,15
7	2	169	1,18	3	67	4,48	0,0253	2,22
8	20	164	12,20	3	68	4,41	0,0507	3,45
9	4	166	2,41	3	68	4,41	-0,0052	0,74
10	31	163	19,02	14	68	20,59	-0,0186	0,09
11	125	155	80,65	64	68	94,12	0,1392	**7,61
13	84	154	54,55	38	68	55,88	-0,0204	0,03
14	51	155	32,90	21	68	30,88	-0,0194	0,07
15	77	173	44,51	21	68	30,88	0,0563	3,76
16	53	173	30,64	33	68	48,53	0,1138	**6,58
17	137	174	78,74	45	68	66,18	0,0601	*3,95
18	109	174	62,64	35	68	51,47	0,0303	2,49
19	67	174	38,51	22	68	32,35	-0,0047	0,76
20	90	174	51,72	30	68	44,12	0,0023	1,11
21 и	7	84	8,33	1	33	3,03	-0,0072	0,82
22	42	156	26,92	14	54	25,93	-0,0244	0,01
23 и	2	81	2,47	0	34	0,00	-0,0142	0,65
24	5	159	3,14	2	68	2,94	-0,0208	0,00
25	34	155	21,94	12	68	17,65	-0,0110	0,47
26	4	174	2,30	0	68	0,00	0,0170	1,84
27	1	174	0,57	2	68	2,94	0,0190	1,93
28	15	174	8,62	3	68	4,41	0,0025	1,12
29	75	174	43,10	36	68	52,94	0,0179	1,88
30	60	174	34,48	23	68	33,82	-0,0202	0,00

эвивалентен средним сезонным изменениям частот, которые обычно наблюдаются между зверьками разных сезонных генераций или животными из разных микропопуляций (лучше называть их субпопуляциями), которые обитают в контрастных по условиям среды биотопах. Иногда

такие смещения происходят в популяции в разные последовательные годы, отличающиеся по экологическим условиям (табл. 18). Например, такие же по величине различия выявлены между аллохронными выборками теплого 1985 года и холодного 1986 (0,029) или между различающимися по уровню численности пробами 1983 и 1984 гг. (0,019). Обнаруженные различия существенно ниже уровня характерных межпопуляционных различий и могут быть по своему размаху отнесены в данном случае к внутрипопуляционным.

Таким образом, развитие животных в резко отличающихся условиях вивария не привело к серьезному сдвигу частот фенов неметрических признаков. Можно заметить, что основные фенетические черты сакмарской популяции были полностью воспроизведены в лабораторной колонии. Лабораторная колония по комплексу частот фенов может быть безошибочно отнесена к исходной сакмарской популяции, от которой она берет свое начало. Возможно, однако, что некоторые малообъяснимые отклонения частот фенов отдельных признаков (4 и 11) от средней нормы могут быть обусловлены эффектом принципа основателя Э.Майра (1968), хотя нельзя исключить и иные варианты объяснений. Тем не менее, эти отклонения мало влияют на величину средней фенетической дистанции (MMD), которая не превышает уровня средних сезонных или хронографических различий в одной и той же популяции. Полученные на лабораторной колонии рыжей полевки результаты хорошо согласуются с результатами экспериментальных исследований устойчивости системы неметрических признаков у линейных мышей в ответ на различные стрессирующие факторы. Проведенный опыт доказывает, что частоты встречаемости фенов неметрических признаков у диких (гетерогенных) полевок оказываются такими же высоко устойчивыми к влиянию внешней среды, как и у инбредированных линейных животных. Таким образом, высокая устойчивость эпигенетической системы популяции, маркируемой частотами фенов пороговых неметрических признаков, к различного рода возмущающим воздействиям внешней среды обеспечивает популяции устойчивое воспроизведение особенностей фенооблика как во времени (низкий уровень хронографических различий), так и в пространстве (высокий уровень межпопуляционных различий). Результаты проведенного эксперимента в сочетании с данными, полученными на линейных животных, позволяют интерпретировать межгрупповые различия по частотам встречаемости фенов неметрических признаков с генетических позиций. То, что в потомстве небольшого числа пар основателей устойчиво воспроизводятся фенетические особенности исходной родительской популяции, причем одновременно по большому числу признаков, прямо указывает на высокую наследственную обусловленность формирования этой системы признаков и большую генетическую емкость основателей колонии.

ГЛАВА 5
ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ «ПРИНЦИПА ОСНОВАТЕЛЯ» В ПРОЦЕССЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

В предыдущих разделах работы мы уже вольно или невольно касались некоторых важных эволюционно-экологических проблем, встающих при изучении микроэволюции и видообразования. В этой связи рассматривались: соотношение эффективности действия изоляции расстоянием и полной пространственной изоляции на процесс дифференциации популяций, количественная оценка связи процесса дифференциации с природными средовыми факторами, связь подвижности животных с уровнем внутривидовой дифференцированности, анализ популяционной структуры и популяционной организации разных видов, возможность реконструкции путей формирования ареала, некоторые аспекты популяционной экологии видов, важные для решения эволюционно-экологических задач, и многие другие аспекты проблемы.

При этом исследования проводились, как правило, на самых нижних уровнях внутривидовой иерархии: внутрипопуляционном (в пространстве и во времени), а также между близкими викариирующими популяциями вида на ограниченном сплошном участке ареала. Лишь в редких, специальных случаях сравнивались внутривидовые формы высокого уровня внутривидовой иерархии, на котором и материализуется микроэволюционный процесс по эволюционно-экологической схеме С.С.Шварца (1980). Этот более высокий уровень внутривидовой дифференциации форм одновременно считается низшим таксономическим уровнем (Майр, 1947, 1968; Майр и др., 1956; Simpson, 1961). В этой связи представляет интерес провести изучение форм неясного таксономического ранга, которые, как правило, имеют недавнее происхождение и одновременно интересны в эволюционно-экологическом отношении при изучении эволюционного процесса на групповом популяционном уровне. В этой главе мы рассмотрим островной вариант длительной полной изоляции командорской популяции красной полевки, имеющей неясное материковое происхождение (в связи с возможным влиянием «принципа основателя» Э.Майра).

Проблема изоляции островных популяций, а также связь этого явления с принципом основателя Э.Майра (Майр, 1968) давно и широко обсуждается в научной литературе (Симпсон, 1948, 1983; Шварц и др., 1966; Дубинин, Глембоцкий, 1967; Шварц, 1973,1980; Берри, 1977; и др.). Во многих исследованиях в качестве естественных моделей ис-

пользуются островные популяции, время изоляции которых от материковых форм можно приблизительно, а в ряде случаев и точно, установить. Анализируется при этом степень морфологического, биохимического и генетического своеобразия популяций (Berry, 1964; Foster, 1965; Patton et al., 1975; и др.). Однако большие изолированные, островные популяции мелких млекопитающих встречаются достаточно редко. Поэтому большой интерес для систематиков и исследователей микроэволюционного процесса представляет изучение уникальной изолированной популяции красных полевок о.Беринга и сравнение ее с популяцией п-ва Камчатки, а также с удаленной островной популяцией о.Сахалин. Взаимная пространственная изоляция всех этих группировок близка к абсолютной.

Хорошо известно, что остров Беринга был открыт в 1728 г., но сам Беринг попал на остров в декабре 1741 г.. К концу XVIII в. на острове еще не было постоянного населения и крупных построек. В 1799 г. Командорские острова отошли в ведение Российско-Американской кампании, посылавшей туда своих рабочих для охоты за котиками и другим морским зверем. Впоследствии к середине XIX в. из этих рабочих сложилось постоянное население. Красная полевка была завезена на о.Беринга предположительно с Камчатки, по-видимому, в середине XIX в. в ходе освоения Командорских островов промышленниками (Мараков,1972), то есть время ее изоляции от ближайших материковых форм должно составлять примерно 100-120 лет.

Другая известная островная популяция этого вида — сахалинская, разными авторами причисляется к подвидам: *Clethrionomys rutilus amurensis* (Виноградов,Громов,1952; Бобринский и др.,1965; Громов, Поляков,1977); *C.r.rutilus* (Большаков,1967); есть мнение, что Сахалин населяют представители двух подвидов — *C.r. amurensis* и *C.r.jochelsoni* (Реймерс,1972). Последняя точка зрения кажется нам маловероятной. Есть все основания считать, что сахалинские полевки представляют собой единую форму (Громов,Поляков,1977). Кроме того, очень вероятно, что на Камчатке и на Сахалине обитают разные внутривидовые формы (Громов, Поляков,1977).

Следует напомнить, что камчатская красная полевка относится многими авторами к подвиду *C.r.jochelsoni* All. (Огнев,1950; Большаков, 1967; Реймерс, 1972; Большаков, Васильев, 1976). Возникает в связи с этим вопрос, не вышла ли большая командорская популяция за пределы этого подвида в течение своей вековой изоляции на острове Беринга. Появляется также прекрасная возможность попытаться проверить, сказывается ли на изменчивости изолированной островной популяции известный принцип основателя Майра, связанный с сужением уровня генетической гетерогенности и фенотипического разнообразия в популяции, берущей начало от малого числа основателей.

Современные методы популяционной экологии, морфологии и фенетики позволяют, как нам представляется, прояснить проблему происхождения и оценить систематическое положение командорской красной полевки. Сразу отметим, что в дальнейшем для удобства изложения популяция о.Беринга названа командорской, группировка полевок из района Авачинской сопки на Камчатке именуется камчатской, а население зверьков о.Сахалина — сахалинской популяцией.

Использовали сборы В.Н.Большакова и Н.Г.Евдокимова в июле-августе 1974 г. на о.Беринга (180 экз.) и п-ове Камчатка (50 экз.). Основные сборы на Камчатке проводились по склону Авачинской сопки (эта выборка была принята в качестве основной материковой); часть полевок отловлена на юго-западном побережье полуострова (пос. Опала и Голыгинские ключи). Дополнительно для сравнения изучены и другие материалы по красной полевке, также хранящиеся в музее Института экологии растений и животных УрО РАН: серия черепов (14 экз.) полевок с о.Сахалин (сборы В.Н.Большакова, 1973 г.); серия черепов и тушек взрослых особей из Северо-Западной Канады (10 экз.); серия шкурок (68 экз.) полевок из Кизнерского района Удмуртской АССР (сборы В.Н.Большакова, 1960). Весь материал, изученный ранее (Большаков, Васильев, 1976), был подвергнут ревизии и повторной обработке более адекватными методами.

Выделение возрастных групп проводили по степени развитости корней зубов (Кошкина,1955; Тупикова и др.,1970). Выделили три возрастные группы полевок: 1 — старые перезимовавшие (рождения прошлого года); 2 — половозрелые текущего года рождения; 3 — молодые неполовозрелые.

При фенетическом анализе в данном случае использовали фены по 21 неметрическому признаку (Васильев,1984 а). Расположение их на черепе показано на рисунке 16. Указанное число признаков осталось после стандартной предварительной оценки их связи с полом, возрастом и друг другом, которая необходима для того, чтобы в дальнейшем избежать соответствующих смещений величин MMD. Следует отметить, что был исключен из-за сильной связи с возрастом фен forma duplicata третьего верхнего коренного зуба — дополнительный четвертый наружный выступающий угол (коэффициент ассоциации $r = 0,66$ при $p < 0,001$). Фактически, с возрастом у красной полевки происходит быстрое формирование этого признака, хотя можно было предполагать обратный процесс сглаживания выступающего угла по мере стирания зуба. Это типичный эпигенетический признак, проявляющийся на поздних стадиях развития, но по указанной причине его пришлось исключить. С возрастом и полом оказался связан фен foramen alare II —

дополнительное крыловидное отверстие, расположенное дистально f.alare ($p < 0,05$), который также был исключен из анализа. Оба признака не учтены в списке использованных фенов (рис. 16).

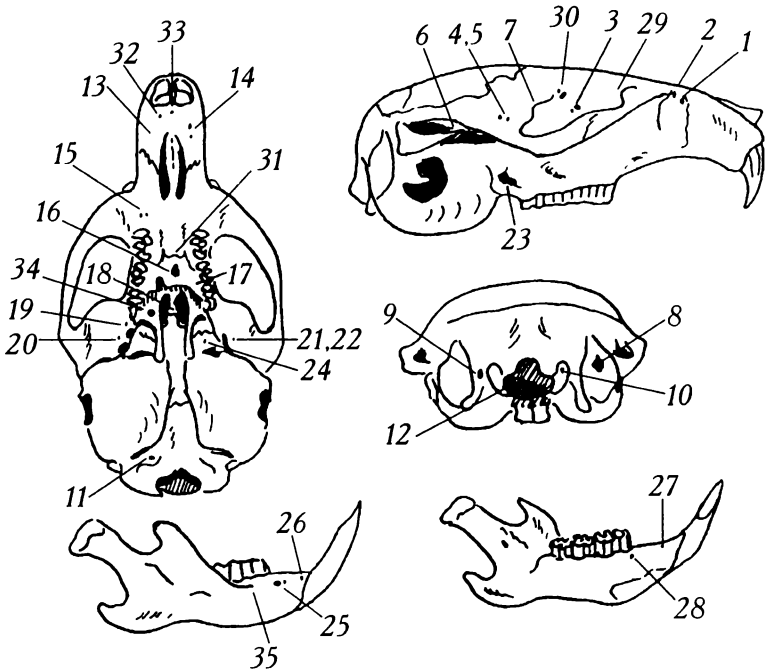


Рис. 16. Расположение фенов неметрических признаков на черепе красной полевки. Фены: 1-FPodu, 2-SNf2, 3-FEtdu, 4-FTm(-), 5-FTmdu, 6-MeTm(-), 7-FSqor, 8-FeMs, 9-FOcsi, 10-FCnsu, 11-FHgsi, 12-FHgla, 13-FPm(-), 14-FPmdu, 15-FMxdu, 16-FePl, 17-MgPl1, 18-FPsla, 19-FRacan, 20-FOvacan, 21-LlnFOv, 22-LtvFOv, 23-FOv+FR, 24-FAsac, 25-FMtdu, 26-FMtla, 27-FMtan, 28-FMtlg, 29-FFran(-), 30-FFrdu, 31-SPmxbf, 32-FPmim, 33-FPmme, 34-FPlpo, 35-FMbmst. Расшифровка кодовых обозначений приведена в каталоге фенов (см. Глава 1).

Красная полевка — типичный представитель фауны о.Беринга, встречается на острове практически повсеместно, исключая только мелкие острова и скалистые берега (Мараков, 1972, 1977). На соседнем острове Медном красной полевки нет. Особенно многочислен вид в горной и равнинно-болотной тундре, предпочитает речные долины в русловой части, берега озер и густотравные бугры. Хорологическое

ядро командорской популяции локализуется, по-видимому, в северной части острова, где и проводился основной отлов. Лесной по своей природе вид на о.Беринга прекрасно адаптировался к жизни в тундровых открытых биотопах. Условия жизни командорской и камчатской популяций существенно отличаются. Ровный рельеф местности (северная часть о-ва), «вечная осень» (лето холодное, а зима теплая), достаточно однородный флористический состав — все это создает на о.Беринга относительное однообразие биотопических условий.

Хорошее описание биотопов красной полевки на Камчатке содержится в статье М.А.Гарбузова и В.М.Липаева (1963). Достаточно поэтому отметить, что биотопические условия камчатской популяции характеризуются значительной мозаичностью и более разнообразны, чем на Командорских островах, что во многом связано с явлением высотной поясности.

С.В.Мараков (1972) отмечает постоянно высокую численность красной полевки на о.Беринга за 17-летний период наблюдений. Учет, проведенный В.Н.Большаковым и Н.Г. Евдокимовым в июле 1974 г., показал, что относительная численность командорской популяции значительно выше, чем камчатской (соответственно 42,3 % и 20,0 %). М.А.Гарбузов и В.М.Липаев (1963) указывают, что численность красной полевки на Камчатке повсеместно «подвержена значительным колебаниям» (стр. 288), что дает основания предполагать существенные различия в характере динамики численности островной и материковой популяций.

Анализ полученных данных показывает значительные различия и в их возрастной структуре. Командорская популяция характеризуется очень высокой долей старых перезимовавших особей и относительно небольшой — сеголеток, особенно ранних пометов. Последнее может быть следствием элиминации молодняка этой возрастной группы (Большаков, Васильев, 1976). Различия между популяциями по возрастному составу статистически значимы ($p < 0,01$). Интенсивность размножения командорской популяции в рассматриваемое время, очевидно, выше, чем в камчатской (Большаков, Васильев, 1976).

Колориметрическое изучение окраски командорских полевок показало полное сходство их с камчатскими (рис. 17). Более того, по средним значениям белизны и оттенка, а также по диапазону изменчивости, описываемому диаграммой разброса, обе популяции совпали с характеристиками подвида *C. r. jochelsoni* Allen (Большаков, 1967), что согласуется с предположением о камчатском происхождении командорских красных полевок. Изменчивость окраски командорских и камчатских полевок по белизне и оттенку, оцененная с помощью коэффициентов вариации, практически одинакова. Нами проведено специаль-

ное сравнение варьирования окраски обеих периферических популяций и популяции красной полевки из Удмуртии. Удмуртская выборка может считаться, если не центральной, то близкой к центральным популяциям вида. В литературе встречается много замечаний относительно меньшей изменчивости периферических популяций вида по сравнению с центральными (Яблоков, 1966, 1987; Майр, 1968, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Левонтин,1978; Симпсон,1983).

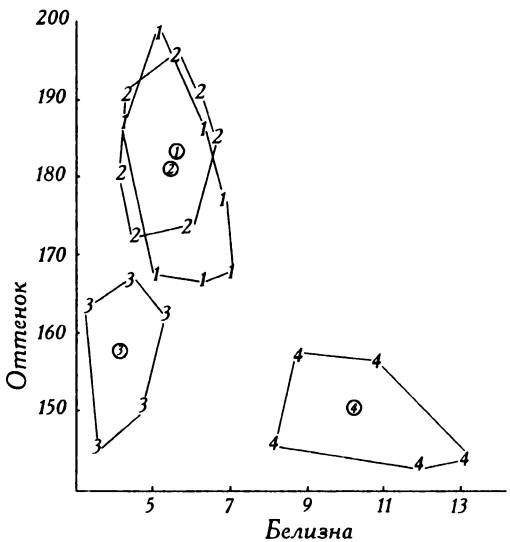


Рис. 17. Колориметрическая характеристика окраски зверьков командорской (1), камчатской (2), сахалинской (3) и канадской (4) популяций красной полевки.

Коэффициенты вариации показателей окраски в удмуртской выборке действительно оказались несколько выше: по белизне CV = 16.8% и оттенку CV = 4,5%. По показателю белизны окраска удмуртских полевок варьирует достоверно больше, чем у камчатских и командорских полевок (табл. 33). Интересно, что коэффициент вариации показателя белизны у канадских полевок такой же высокий, как и у удмуртских. Не вдаваясь в обсуждение снижения изменчивости окраски по белизне в краевых популяциях, отметим, что окраска командорских полевок варьирует по обоим признакам не меньше, чем у материковых камчатских, а по оттенку не меньше удмуртских и канадских. Поэтому низкий коэффициент вариации у островных зверьков не связан в данном случае с действием принципа основателя, а фактически, отражает свойство исходной камчатской популяции.

Таблица 33. Коэффициенты вариации колориметрических показателей окраски шкурок красных полевок в сравниваемых популяциях.

Популяция	Показатель	
	Белизна	Оттенок
командорская (n = 68)	9,20 ± 0,79	4,64 ± 0,40
камчатская (n = 25)	8,94 ± 1,26	3,14 ± 0,44
сахалинская (n = 12)	12,84 ± 1,82	3,79 ± 1,72
канадская (n = 10)	15,60 ± 3,49	3,39 ± 0,76
удмуртская (n = 68)	16,80 ± 1,44	4,5 ± 0,39

Теоретически возможное американское происхождение командорских полевок не подтверждается имеющимися данными по окраске шкурок канадских красных полевок. Канадские зверьки существенно отличаются более светлой и менее яркой окраской шкурки. Следует с некоторой осторожностью отнестись к данным по окраске канадских полевок, так как они были отловлены поздней осенью, а не в конце лета-начале осени, как другие. Тем не менее хорошо известно, что окраска северных и тундровых красных полевок (ямальских и таймырских) также отличается значительно большей «белизной» и относительно невысоким уровнем показателя оттенка (Большаков, 1967). Небольшая серия полевок с о.Сахалин отличается от всех остальных по окраске (рис. 17), приближаясь по всем количественным характеристикам к окраске *Cl. r. amurensis*, а не к *Cl. r. jochelsoni* (см. Большаков, 1967).

Интересные результаты получены при изучении изменчивости рисунка жевательной поверхности коренных зубов M^3 и M_1. Хорошо известно, что рисунок жевательной поверхности коренных зубов у лесных полевок существенно изменяется с возрастом. Изменчивость рисунка M^3 и M_1 поэтому изучали с учетом принадлежности зверьков к определенным возрастным группам. Выделение морфотипов проводилось по количеству выступающих и входящих углов с лингвальной и буккальной сторон зубов. Относительная сложность строения зубов оценивалась по складчатости внутренней и внешней сторон зубов. Строение M^3 в командорской популяции в целом несколько проще, чем в камчатской (Большаков, Васильев, 1976). Доля самых «простых» морфотипов (с наименьшей складчатостью внутренней и внешней сторон) в командорской популяции составила 14%, в камчатской — 2%. С другой стороны, на Камчатке встретился один из наиболее сложных морфотипов с четырьмя выступающими углами на внут-

ренней и наружной сторонах M^3, который не проявился в командорской популяции. В канадской выборке M^3 имеет наиболее сложное строение: не встретилось ни одного морфотипа самого «простого» строения, но обнаружены варианты с четырьмя выступающими углами на наружной и четырьмя и пятью выступающими углами на внутренней сторонах. Первый нижний коренной зуб M_1 менее изменчив по сравнению с M^3. Оказалось, что у камчатских и командорских полевок практически нет различий по этому зубу ни в качественном, ни в количественном выражении. Однако следует отметить значительную сложность рисунка жевательной поверхности зубов у канадских полевок. Наиболее сложные морфотипы зубов распределены в выборках следующим образом: в командорской — 11,0 ± 2,39%, камчатской — 14,.3 ± 5,00%, а в канадской — 80,0 ± 12,65%. Таким образом, небольшая степень различий в изменчивости рисунка жевательной поверхности изученных зубов, выявленная у командорских и камчатских полевок, и высокая степень дифференциации этих форм от канадских зверьков подтверждает мнение о едином происхождении камчатских и командорских полевок (Огнев, 1950).

Известно, что островные формы грызунов обычно крупнее материковых (Foster, 1964) и отличаются чаще всего большой длиной ступни и коротким хвостом. Командорские полевки также не являются исключением из этого общего правила. Взрослые самцы командорской популяции пропорционально крупнее камчатских по линейным размерам и массе тела, тогда как самки отличаются только большей длиной ступни и относительно меньшей длиной хвоста (Большаков, Васильев, 1976). Большая длина ступни — общий признак для обоих полов на о.Беринга. Относительные размеры черепа (индексы) у зверьков из обеих популяций практически совпадают (Большаков,Васильев,1976).

Представляет интерес многомерное сравнение командорских и камчатских полевок с канадскими и сахалинскими по комплексу краниометрических признаков с помощью дискриминантного анализа. В результате дискриминантного анализа было обнаружено, что различия вдоль всех трех дискриминантных осей статистически значимы ($p < 0,001$). На первую дискриминантную ось приходится 71,8% дисперсии, характеризующей различия между объектами, а на вторую — 17,8%. Таким образом, уже первые две дискриминантные функции позволяют надежно интерпретировать различия между выборками. Наибольший «таксономический вес» имеют длина верхнего зубного ряда в сочетании с кондилобазальной длиной черепа, которые вносят наибольший вклад в дискриминацию вдоль первой оси. Несколько меньшую, но существенную роль при различении выборок играют также длины носовых костей и лицевой части черепа.

Результаты дискриминантного анализа показали, что наиболее близки между собой командорская и камчатская популяции (рис. 18). Полигоны, построенные по координатам крайних значений этих выборок, слегка трансгрессируют (рис. 18). Специальный расчет правильности проведенной классификации при отнесении особей к соответствующим выборкам по всем дискриминантным функциям одновременно показал, что 14,8 % командорских особей распознаются как камчатские. Это также указывает на большее сходство командорской и камчатской популяций по комплексу краниометрических признаков по сравнению с другими. Для всех остальных выборок принадлежность собственных особей определялась практически безошибочно. Видно, что сахалинские полевки больше отличаются по форме и размерам черепа от канадских, чем от камчатских или командорских полевок.

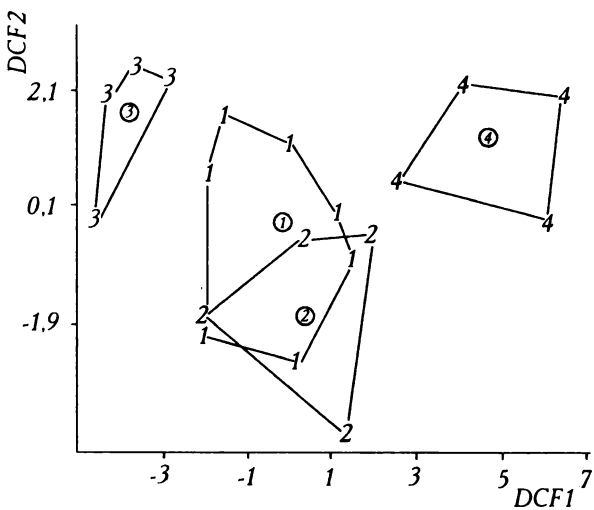


Рис. 18. Дискриминантный анализ сравниваемых популяций красной полевки по 10 краниометрическим признакам. Популяции: 1 — командорская, 2 — камчатская, 3 — сахалинская, 4 — канадская. DCF1-DCF2 — дискриминантные канонические функции.

Наибольший интерес представлял фенетический анализ. Результаты сравнения всех четырех сравниваемых форм приведены в таблице (табл. 34). Множественное сравнение с помощью G-критерия выявило между выборками достоверные различия по 15 неметрическим признакам из 21. Некоторые фены неметрических признаков, варьирующие

в камчатской и командорской популяциях, оказываются фиксированными в сахалинской (например, 12, 14, 16, 21) и канадской популяциях (8, 11, 14, 18), то есть либо встречаются у всех особей либо полностью замещаются альтернативным феном.

*Таблица 34. Встречаемость фенов неметрических признаков в сравниваемых материковых и островных популяциях красной полевки, %. k — число сторон черепа или особей (и), где был встречен фен; n — число изученных сторон или особей (и). * — $p < 0.05$; ** — $p < 0.01$; *** — $p < 0.001$.*

Номер признака	командорская		камчатская		сахалинская		канадская		G-тест (уровень значимости)
	k/n	%	k/n	%	k/n	%	k/n	%	
1 и	99/179	55,3	34/44	77,3	3/14	21,4	3/10	30,0	***
2	36/357	10,0	2/88	2,3	2/26	7,7	1/20	5,0	
3	166/358	46,4	36/88	40,9	9/28	32,1	5/20	25,0	
4	164/358	45,8	28/88	31,8	20/28	71,4	5/20	25,0	***
5	290/358	81,0	76/88	86,4	19/28	67,9	7/20	35,0	***
6	330/356	92,7	80/87	92,0	25/27	92,6	18/19	94,7	
7	116/356	32,6	34/88	38,6	21/28	75,0	6/20	30,0	***
8	30/346	8,7	4/88	4,6	4/28	14,3	0/18	0,0	
9	32/358	8,9	2/88	2,3	13/28	46,4	11/20	55,0	***
10	346/358	96,7	80/88	90,9	18/28	64,3	17/20	85,0	***
11 и	16/179	8,9	9/44	20,5	4/14	28,6	10/10	100,0	***
12.	269/350	76,9	58/88	65,9	28/28	100,0	5/20	25,0	***
13	54/358	15,1	10/88	11,4	18/28	64,3	4/20	20,0	***
14	317/331	95,8	84/86	97,7	28/28	100,0	19/19	100,0	
15	38/328	11,6	10/88	11,4	16/28	57,1	4/20	20,0	***
16	162/358	45,3	26/88	29,6	0/28	0,0	1/20	5,0	***
17	150/358	41,9	34/88	38,6	9/28	30,8	2/20	10,0	*
18	33/358	9,2	16/88	18,2	8/28	28,6	0/17	0,0	**
19	234/358	65,4	16/88	18,2	4/28	14,3	13/19	68,4	***
20	245/356	68,8	60/88	68,2	21/28	75,0	18/20	90,0	
21	230/358	64,3	12/88	13,6	0/28	0,0	2/20	10,0	***

Фенетические дистанции (MMD) между всеми сравниваемыми популяциями приведены в таблице 35. Наиболее близки в фенетическом отношении командорские и камчатские полевки: MMD = 0,139 ± 0,005. Различия между ними сопоставимы с «хорошими» межпопуляционными различиями (Васильев, 1984 б) и почти в 2 раза превосходят уровень средних межпопуляционных различий, обнаруженных у рыжей полевки (0,070). Уровень дифференциации сахалинских полевок значительно выше. Опираясь на эмпирический ряд известных значений MMD, полученный разными авторами на разных видах (Grewal, 1962;

Berry,1964; Otto, 1978; Hartman, 1980; Sikorski, 1982; Sikorski, Bernstein, 1986; Васильев, 1982, 1992; Васильева, Васильев, 1984; Markowski,1993, 1995; Vasilyev, Vasilyeva, 1995), можно с уверенностью говорить о подвидовом уровне дивергенции сахалинской и камчатской форм красной полевки. Еще более дифференцирована канадская красная полевка, подвидовой уровень которой заведомо определен. В этом случае можно говорить о сильно дифференцированном подвиде красной полевки.

Таблица 35. Фенетические дистанции (MMD) между сравниваемыми материковыми и островными популяциями красной полевки. Правая верхняя треугольная матрица (над диагональю) содержит значения MMD (расчет проведен по формуле Смита), а левая нижняя — значения MSD. Все различия статистически достоверны ($p < 0.01$).

Популяция	1	2	3	4	Средняя уникальность, MMU
1 — командорская	—	0,139	0,557	0,556	0,417
2 — камчатская	0,005	—	0,419	0,491	0,350
3 — сахалинская	0,013	0,016	—	0,570	0,515
4 — канадская	0,019	0,021	0,030	—	0,539

Ранее нами были изучены фенетические особенности двух заведомо различных внутривидовых форм красной полевки из Челябинской области (Джабык-Карагайский и Брединский островные боры) и Казахстана (Каркаралинский реликтовый бор), различия между которыми могут служить своеобразной «масштабной линейкой» для оценки уровня дифференцированности сравниваемых северо-восточных форм красной полевки. Челябинские полевки принадлежат, по-видимому, подвиду *Clethrionomys rutilus rutilus* Pallas, 1878 (Большаков, 1967), хотя некоторые авторы причисляли их к подвиду *C.r.rossicus* Dukelsky, 1928 (Виноградов, Громов, 1952; Громов и др., 1963; Бобринский и др.,1965). Подвид *rutilus*, по мнению этих авторов, локализован несколько восточнее. Полевки из Каркаралинских реликтовых боров разными авторами относятся к подвиду *C.r.lategriseus* Argiropulo, 1939 (Виноградов, Громов, 1952, 1956; Громов и др.,1963; Бобринский и др.,1965; Большаков, 1967; Громов, Поляков, 1977). Каркаралинские нагорные боры представляют собой оазис растительности реликтового бореального характера в подзоне сухих степей. Кроме сосны здесь встречаются северные виды растений: грушанка круглолистная, зимолюбка зонтичная, одноцветка одноцветковая, а на болотах и заболоченных местах встречаются: пушица узколистная, лесной

камыш, северные виды осок (Грибанов, 1960). Сосновый лес сильно угнетен, и высокие деревья не встречаются; стволы сосен часто сильно искривлены, и древостой в целом сильно разрежен. Красную полевку мы здесь добывали в заболоченных местах, по понижениям рельефа.

Резкие различия между двумя этими подвидами были обнаружены нами по комплексу морфометрических признаков тела и черепа и по окраске шкурок (Васильев, 1982). Если географическое расстояние между изолированными челябинскими популяциями не превышает 100-120 км, то каркаралинская форма удалена от них примерно на 1000 км.

Фенетические дистанции между двумя изолированными островными популяциями в Челябинской области и заведомо другой подвидовой формой из Каркаралинского реликтового бора приведены в таблице 36.

Таблица 36. Фенетические дистанции между изолированными популяциями красной полевки из островных боров Челябинской области и Казахстана

Популяции	Подвид			Средняя уникальность (MMU)
	Cl.r.rutilus		*Cl.r.lategriseus*	
	джабык-карагайская	брединская	каркаралинская	
Челябинская область:				
джабык-карагайская	—	0,154	0,772	0,463
брединская	0,040	—	0,801	0,478
Казахстан:				
каркаралинская	0,124	0,141	—	0,787

Из таблицы видно, что различия между двумя длительно изолированными островными популяциями красной полевки в Челябинской области примерно того же порядка, что и между камчатскими и командорскими полевками (табл.35). Разные подвиды различаются значительно сильнее. Средний уровень фенетической уникальности каркаралинской формы почти в два раза выше, чем у челябинских популяций номинативного подвида. Можно, таким образом, заметить, что величина фенетической уникальности канадских, сахалинских и камчатских форм близка к величине своеобразия между номинативным и казахстанским подвидами. Фенетическое сравнение, проведенное между подвидами *Cl.r.lategriseus* (реликтовый подвид из Казахстана) и *C.r.jochelsoni* All. (камчатская и командорская популяции), показало, что между этими двумя повидами различия примерно такие же, как и между казахстанским и номинативным подвидом. Величины MMD в этом случае достигают 0,982-1,104.

Для формального принятия решения о статусе командорских красных полевок был проведен кластерный анализ (UPGMA) между сравниваемыми формами полевок в нескольких вариантах (рис. 19 а,б,в). Были использованы три показателя сходства-различия группировок: фенетические дистанции (MMD), показатели сходства Л.А.Животовского (r) по частотам фенов неметрических признаков и расстояния Махаланобиса по комплексу 10 краниометрических признаков. Так как многие коллеги-фенетики в нашей стране используют показатель сходства Л.А.Животовского, представляло интерес сопоставить этот показатель с мерами MMD, которые мы используем в работе.

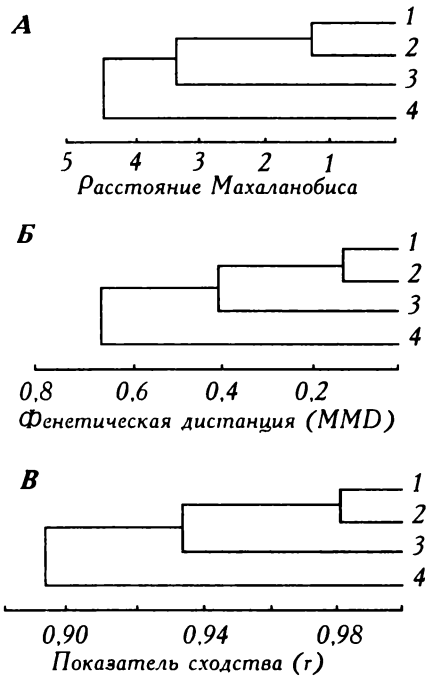


Рис. 19. Кластерный анализ (UPGMA) трех вариантов матриц показателей сходства-различия между островными и материковыми популяциями красной полевки: А — расстояния Махаланобиса; Б — фенетические дистанции (MMD); В — показатели сходства Л.А.Животовского (r). 1-4 — номера выборок (см. табл. 35).

На рисунке хорошо видно, что все три способа дают практически одинаковый ответ о характере дифференциации сравниваемых форм, а следовательно, и о их таксономических отношениях. По итогам кластерного анализа командорские и камчатские полевки близки друг к другу, форми-

руя самостоятельную группу (кластер), а сахалинские и канадские полевки обособлены от них, причем канадская форма является самой удаленной. Для большей наглядности полученной картины фенетических отношений в заключение приведем результаты многомерного неметрического шкалирования матрицы фенетических дистанций (MMD) и дальнейшей многомерной ординации межгрупповых различий в пространстве двух первых главных координат (рис. 20). Хорошо видно, что центроиды командорских и камчатских полевок расположены близко друг к другу, и зверьки этих популяций могут рассматриваться как единая группа по отношению к двум другим внутривидовым формам. Все три сравниваемые формы примерно в равной мере удалены друг от друга, хотя камчатский подвид (*C.r.jochelsoni*) несколько ближе к сахалинскому (*C.r.amurensis*), чем к канадскому.

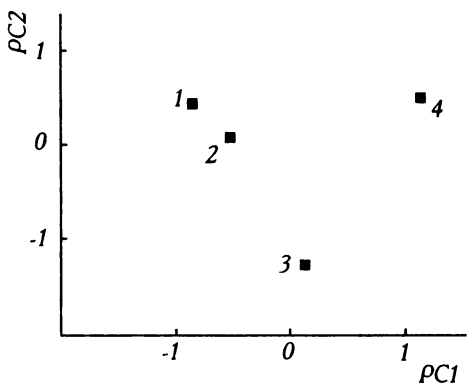


Рис. 20. Многомерная ординация межгрупповых фенетических различий в пространстве двух первых главных координат при сравнении островных и материковых популяций красной полевки. Популяции: 1 — командорская, 2 — камчатская, 3 — сахалинская, 4 — канадская. PC1, PC2 — главные координаты.

Таким образом, есть все основания считать, что, несмотря на вековую изоляцию, островная изолированная популяция красной полевки острова Беринга не вышла за пределы материкового подвида *Cl. r. jochelsoni* Allen (1903), хотя различия между островной и исходной материковой популяциями отражают некоторую степень их морфологической, эпигенетической, а следовательно, и генетической дифференциации. С другой стороны, различия, выявленные между сахалинской и камчатской популяциями, достигают подвидового уровня (Васильев, 1982). В результате проведенной работы доказано, что командорская популяция действительно происходит от камчатских зверьков основателей, что совпадает с предположением С.И.Огнева (Огнев, 1950). Диапазон варьирования признаков и фенотипическое разнообразие командорской популяции практически совпадают с таковыми в исходной камчатской популяции.

Эти результаты хорошо обясняются с эпигенетических позиций. За время длительного существования в резко отличающихся экологических условиях островной изоляции в командорской популяции сохранилась основная структура эпигенетического ландшафта исходной популяции, о чем косвенно можно судить по относительному сходству в этих популяциях частот встречаемости фенов пороговых неметрических признаков. Эпигенетическая система популяции оказалась довольно устойчивой, так как с момента колонизации острова полевками прошло по крайней мере около 200-250 поколений. До сих пор в командорской популяции сохраняются морфологические и морфогенетические особенности камчатских зверьков, что позволяет безошибочно относить их к камчатскому, а не к канадскому или сахалинскому подвидам. Аналогичное сохранение фенотипического разнообразия исходной популяции виварной колонией, происходящей от небольшого числа зверьков-основателей, экспериментально показано при изучении изменчивости окрасочных признаков полевки-экономки (Шварц, Покровский, Овчинникова, 1966; Покровский, Большаков, 1979). Количественный диапазон варьирования окрасочных признаков зверьков лабораторной колонии полностью совпал с разнообразием окраски в природной исходной популяции, из которой были взяты основатели колонии. Можно полагать, что даже небольшое число гетерогенных зверьков-основателей способно сохранить и передать потомкам особенности эпигенетической системы исходной популяции. Этим, возможно, и объясняется высокая воспроизводимость всех необходимых черт развития и фенотипического разнообразия в природных популяциях после фазы депрессии численности. Лишь небольшое число основателей дало начало сакмарской популяции в 1976 году после «популяционного краха», наступившего после сильнейшей засухи 1975 года в Оренбургской области, однако в последующие годы основные эпигенетические черты популяции почти полностью восстановились.

Таким образом, выявленная картина фенетических отношений между островными и материковыми популяциями не только отражает процесс эпигенетической дифференциации командорской популяции в условиях длительной островной изоляции на о. Беринга, но и характеризует высокую относительную устойчивость ее эпигенетического ландшафта, который сохранил основные черты исходной камчатской популяции. В итоге проведенной работы можно предположить, что «принцип основателя», по-видимому, не является основной причиной сокращения фенетического разнообразия в популяции, хотя может способствовать ускорению преобразования эпигенетического ландшафта популяции.

Завершая главу, следует отметить, что фенетический метод анализа, основанный на использовании устойчивых состояний пороговых признаков — фенов, не только позволяет приблизиться к оценке эпигенетической дивергенции спорных в таксономическом отношении форм, но и выявить реальную картину их биологического разнообразия в пределах изученного ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно теоретическим позициям эволюционной экологии, необратимость внутривидовых преобразований определяется не морфофизиологическими и генетическими особенностями популяций (степень морфофизиологических различий, степень генетической дифференциации), а их экологическими особенностями, то есть изменением нормы реакции на изменение внешней среды (Шварц, 1969, 1980). На этой основе формируются специфичные морфогенетические реакции, делающие возврат к исходной форме невозможным. По С.С.Шварцу микроэволюция — это процесс становления необратимой приспособительной реакции популяции, определяющей специфичность ее эволюционной судьбы. Формы, в которых материализовался микроэволюционный процесс, это — подвиды. Очевидно, что далеко не каждый подвид может стать видом, но все виды в своем обособлении должны проходить стадию подвида. Такой взгляд на проблему формообразования позволяет использовать неонтологический материал из современных географически удаленных популяций вида для изучения начальных стадий микроэволюции и видообразования. В этом отношении подход, предложенный С.С.Шварцем, созвучен взглядам, высказанным позднее С.В.Мейеном, о возможности реконструкции эволюционных событий, протекавших в историческом времени, опираясь на меру дифференциации современных групп биологических объектов. С.В.Мейен (1984) определил эту процедуру как «процессуальную реконструкцию», то есть путь замены анализа различий во времени изучением их в пространстве. Этот способ анализа на внутривидовом уровне предполагает сравнение уровня (степени) дифференциации различных популяций вида, и точность реконструкции микроэволюционного процесса при этом будет зависеть лишь от надежности измерения самой дифференциации.

Исходя из высказанных представлений, эволюционно-экологическая «процессуальная реконструкция» микроэволюционного процесса на основе фенетического анализа удаленных в пространстве внутривидовых группировок выглядит вполне обоснованной, так как внутривидовой уровень сравнения не позволяет сомневаться в высокой гомологии одноименных структур (неметрических пороговых признаков) и их дискретных состояний (фенов) у разных популяций.

После хорошо известной пионерной работы П.Олберча (Alberch, 1980) многие исследователи при изучении процесса диверсификации таксонов учитывали пороговые ограничения (constraints), которые эпи-

генетическая система накладывает на так называемую непрерывную вариацию признаков (Cheverud, Buikstra, 1982; Maynard-Smith et al., 1985; Endress, 1990; Rieppel, 1990; и др.). Важность привлечения для объяснения эволюционного процесса явлений развития определяется во многом тем, что морфологическое разнообразие таксонов (диверсификация) возникает из разнообразия онтогенезов составляющих частей морфологической формы (Atchley, 1987), или по терминологии С.В.Мейена — меронов. На низшем уровне мерономической иерархии мы будем иметь дело с устойчивыми морфологическими состояниями неметрических признаков — фенами.

Все это позволяет использовать частоты дискретных устойчивых состояний неметрических пороговых признаков — фенов, маркирующих ограничения развития, обусловленные эпигенетическим ландшафтом популяции (Васильев, 1988), для сравнения различных внутривидовых таксонов и изучения популяционной структуры вида в ареале.

Нами показано, что по частотам встречаемости фенов можно косвенно судить о различиях в эпигенетическом ландшафте сравниваемых группировок, экспериментально доказана высокая стабильность частот неметрических признаков в линиях мышей и природных популяциях полевок. Специальный экспериментальный анализ, проведенный на линейных мышах и лабораторных колониях полевок показал, что частоты встречаемости фенов позволяют надежно маркировать эпигенетическую специфику популяций и внутрипопуляционных групп. Это позволяет использовать частоты фенов для характеристики биоразнообразия на популяционном уровне. Значительный эмпирический материал, накопленный нами по популяциям модельных видов грызунов за два десятилетия, позволил провести хроно-географический анализ в масштабе больших регионов (Южный Урал, Предуралье, Зауралье) и показал возможность использования фенетического анализа неметрических признаков для реконструкции популяционной структуры вида в региональном масштабе.

На основе регионального хроно-географического анализа популяционной структуры модельного вида (рыжей полевки) за более чем 20-летний период наблюдений показано, что экстремальные воздействия среды в масштабе целого региона приводят к параллельным направленным фенетическим сдвигам в соседних популяциях и не разрушают исторически сложившуюся популяционную структуру вида. Ведущими факторами дифференциации популяций и формирования популяционной структуры вида являются аутэкологические

условия среды, исторически складывающаяся экологическая уникальность каждого местообитания и эколого-эволюцинные механизмы изоляции расстоянием. Как уже отмечалось, длительные многолетние наблюдения позволили выявить относительную устойчивость частот фенов в популяции. Тем не менее, при очень сильных (экстремальных) воздействиях внешней среды могут наблюдаться быстрые преобразования в эпигенетической системе популяции, переходящие в длительный стазис.

Географически удаленные популяции в пределах ареала вида оказываются более дифференцированными, чем соседние, где условия обитания более сходны. С позиций эволюционно-экологической «процессуальной реконструкции» можно заключить, что если в микроэволюции видового населения на данной территории происходил плавный постепенный процесс изменений эпигенетической системы вслед за изменениями среды, то дифференциация между популяциями будет выражена пропорционально разнице в экологических условиях обитания между сравниваемыми группировками. Если при плавном изменении среды в пространстве между популяциями будет наблюдаться резкое усиление уровня дифференциации, то это позволит предположить возможность скачкообразной микроэволюции у данной формы или связать ее с действием неучтенных, стрессирующих процесс развития, факторов среды.

. Фенетический анализ популяционной структуры видов на сплошном участке ареала показал, что популяции реально существуют, сохраняя свое своеобразие в пространстве, но границы между ними «размыты» (относительны), и население вида представляет собой почти сплошной популяционный «континуум». На примере разных таксономических групп установлено, что влияние изоляции расстоянием на процесс экологической, морфологической и феногенетической диверсификации популяций на сплошном участке ареала может быть сопоставимо по эффективности с действием полной изоляции. На сплошных участках ареала за счет изоляции расстоянием проявляется пропорциональность уровня дифференциации популяций и их удаления друг от друга. Представляется методически оправданным использовать этот феномен для выявления популяционной структуры вида в ареале.

В заключение, следуя за А.С.Раутианом (1988), важно подчеркнуть, что в биологическом смысле явления *устойчивости* и *приспособленности* можно рассматривать почти как синонимы. Устойчивость, то есть возможность (способность) в каждый момент времени сохранить равновесную целостность сис-

темы за счет адекватной реакции (отклика) и компенсации негативного воздействия путем ее структурной или функциональной перестройки, исторически длительно формируется в процессе естественного отбора. Устойчивость популяционной структуры вида как эффект приспособленности представляет собой результат селективного процесса, то есть начальных стадий внутривидовых эволюционных преобразований (Северцов, 1990). Учитывая сказанное выше, можно заключить, что большая приспособленность и/или устойчивость должна быть связана либо с большим набором (запасом) потенциальных путей развития в популяции (генетики предпочитают говорить о широкой норме реакции), либо со способностью иметь высокую скорость адаптивных перестроек «эпигенетического ландшафта» (устойчивость как отражение известного эффекта «черной королевы» Л. Ван Валена: для сохранения достигнутого уровня относительной приспособленности необходимо дальнейшее адаптивное преобразование, чтобы не отстать от изменений среды обитания), либо с тем и другим одновременно.

После исследований Н.В.Глотова (1983) хорошо известно, что при воздействии «провокационного фона» среды (например, ухудшения эдафических условий) резко возрастает изменчивость морфологических признаков. Этот эффект явно связан с большей степенью проявления различных альтернатив путей развития фенотипов особей в экспериментальной группе. Такой взрыв индивидуальной изменчивости в экстремальных условиях среды, то есть проявление «мобилизационного резерва изменчивости» по С.М.Гершензону позволяет популяции быстро найти материал для селективного процесса, а следовательно, выработать адаптивный ответ. В этой связи важно заметить, что периферические популяции вида вблизи границы ареала у самых разных видов по нашим наблюдениям имеют значительно более высокий уровень хронографической изменчивости морфологических признаков, чем в центральной части ареала. Например, высокий уровень хронографической изменчивости наблюдался в форпостных популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) на северной границе ареала в Челябинской области, а в центральных популяциях (относительно их расположения в ареале вида) в Оренбургской области размах хронографических различий был существенно меньше (Васильев, Евдокимов, Позмогова, 1992). Заманчиво было бы считать, что высокий уровень хронографической изменчивости в популяции указывает на малую ее устойчивость, а следовательно, малую при-

способленность. Однако нужно отметить, что высокий темп преобразований эпигенетической системы популяции может наблюдаться в зонах техногенных воздействий (Васильев и др., 1996). В таких случаях часто проявляется направленный тренд изменений (вероятно необратимый) и возникает вопрос: в какой степени устойчива данная популяция и является ли быстрое ее преобразование действительно адаптивной реакцией.

Таким образом, подводя итоги хроно-географического анализа биоразнообразия популяций, проведенного нами на основе эпигенетических (Уоддингтон, 1964, 1970; Шишкин, 1982, 1988) и эволюционно-экологических представлений (Шварц, 1980; Васильев, Большаков, 1994), можно полагать, что решение проблемы устойчивости популяционной организации и популяционной структуры вида на сплошных участках ареала может быть связано как с высокой устойчивостью и «инерционностью» структуры «эпигенетического ландшафта» популяции (Васильев, 1988), то есть стабильностью и воспроизводимостью набора основных альтернативных путей развития, характерных для данной популяции, так и с действием целого ряда репаративных эколого-генетических и эволюционно-экологических популяционных механизмов. Именно в дальнейшем изучении этих процессов авторы видят перспективу решения поставленной проблемы. Эти исследования, несмотря на возможность использования метода «процессуальной реконструкции» С.В.Мейена, весьма долговременны, а следовательно, можно рассчитывать, что лишь поколению молодых популяционных биологов третьего тысячелетия удастся продвинуться дальше и понять, наконец, почему популяция, будучи открытой генетической системой, устойчиво сохраняет свои свойства в пространстве и во времени.

Авторы наметили в книге лишь самые общие эволюционно-экологические подходы к решению проблемы устойчивости популяционной организации и популяционной структуры вида с помощью хроно-географического анализа и методов популяционной морфологии и фенетики. Наша цель будет достигнута, если приведенные в книге новые взгляды, факты и подходы помогут молодым коллегам в организации и проведении собственных исследований, а книга послужит популяризации эволюционно-экологических идей уральской школы экологов, у истоков которой стоял академик С.С.Шварц.

ЛИТЕРАТУРА

Агелеусов Е.А. К характеристике пойменных лугов Урала на отрезке Орск — Илек // Мат-лы XXXIII научной конференции профессорско-преподавательского состава Уральского ин-та им. А.С.Пушкина. — Уральск, 1969. — С.91-93.

Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. — М.: Физматгиз, 1963. — 500 с.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. — М.: Наука, 1974. — 359 с.

Беляев Д.К., Шюлер Л., Бородин П.М. Проблемы генетики стресса. Сообщение III. Дифференциальное влияние стресса на плодовитость мышей разных генотипов // Генетика, 1977. — Т.13, N 1. — С.52-58.

Берри Р.Дж. Изменчивость у млекопитающих — основные концепции и проблемы // Успехи современной териологии. — М.: Наука, 1977. — С.5-25.

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. Изд. 2-е. — М.: Просвещение, 1965. — 382 с.

Большаков В.Н. Изучение внутривидововй изменчивости красной полевки методом колориметрической оценки окраски меха // Экологические основы адаптации животных. Тр.МОИП. Отд. биол., Уральск. отд., 1967. — вып.25. — С.49-55.

Большаков В.Н., Васильев А.Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала // Популяционная изменчивость животных. — Свердловск, 1975. — С.3-31. (Тр.Ин-та экологии раст. и животных УНЦ АН СССР, вып. 96).

Большаков В.Н., Васильев А.Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.; возможная роль «принципа основателя // Журн. общ. биол. — 1976. — Т.37, N 3. — С.378-385.

Большаков В.Н., Васильев А.Г. Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевок с разной степенью пространственной изоляции //Физиологическая и популяционная экология животных. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та,1978. — вып.5 (7). — С.110-115.

Бородин П.М., Шюлер Л., Беляев Д.К. Проблемы генетики стресса. Сообщение I. Генетический анализ поведения мышей в стрессирующей ситуации // Генетика, 1976. — Т.12. — С.62-68.

Васильев А.Г. Опыт эколого-морфологического анализа дифференциации популяций полевок с разной степенью пространственной изоляции: Автореф. дис.... канд. биол. наук. — Свердловск, 1981. — 18 с.

Васильев А.Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. — М.: Наука, 1982. — С.15-24.

Васильев А.Г. Популяционная организация вида, дифференциация популяций и проблема изоляции расстоянием // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. — М., 1983. — С.16-18.

Васильев А.Г. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984 а. — С.3-19.

Васильев А.Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биол. — 1984 б. — Т.45, N 2. — С.164-176.

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции //Фенетика природных популяций. — М.: Наука, 1988. — С.158-169.

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. — Киев. — 1992. — 46 с. — (Препринт // АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1).

Васильев А.Г., Большаков В.Н. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. — 1994. — N 3. — С.4-15.

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, N 7. — С.1191-1198.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Стариченко В.И. Экспериментальное изучение проблемы соотношения генетического и фенотипического разнообразия популяций на примере линейных мышей // Киев. — 1992. — С.3-16. — (Препринт/ АН Украины, Ин-т зоологии; 92.2).

Васильев А.Г., Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. — Екатеринбург: Наука, Уральское отделение, 1992. — С.37-51.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа// Экология, 1996. — N 2. — С.113-121.

Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология, 1999. — N 6. — С. 435-443.

Васильева И.А., Васильев А.Г. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. — С.53-70.

Валецкий А.В. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами (на примере прыткой ящерицы — *Lacerta agilis*, L.): Автореф. дис.... канд. биол.наук. — Свердловск, 1987. — 23 с.

Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 296 с.

Виноградов Б.С., Громов И.М. Краткий определитель грызунов фауны СССР. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 119 с.

Гарбузов М.А., Липаев В.М. Материалы по грызунам полуострова Камчатка // Изв. Иркутск. госуд. научно-иссл. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока. — Иркутск, 1963. — Т. 25. — С.286-295.

Глотов Н.В. Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. — Махачкала, 1975. — С.17-25.

Глотов Н.В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф.дисс....д-ра биол. наук./ АН СССР. ЛГУ. — Ленинград, 1983. — 33 с.

Глотов Н.В. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции // Дарвинизм: история и современность. — Л.: Наука Ленингр.отд.,1988. — С.45-55.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. — М.: Наука, 1995. — 343 с.

Грибанов Л.Н. Степные боры Алтайского края и Казахстана. — М.—Л.: Гослесбумиздат, 1960. — 156 с.

Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.Л., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. Ч.I. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 638 с.

Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae). — Л: Наука, 1977. — 504 с. (Фауна СССР, Млекопитающие; Т.3, вып.8).

Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. — М.: Наука, 1967. — 591 с.

Дэвис Дж.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн.2. — М.: Недра, 1990. — 427 с.

Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн.общ. биол., 1979. — Т.40, N 4. — С.587-602.

Завадский К.М. Вид и видообразование. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. — 404 с.

Захаров В.М., Яблоков А.В. Анализ морфологической изменчивости как метод оценки состояния природных популяций // Новые методы изучения почвенных животных в радиоэкологических исследованиях. — М.: Наука,1985. — С.176-185.

Иберла К. Факторный анализ. — М.: Статистика, 1980. — 398 с.

Иванов В.В. Местонахождения дуба на юго-востоке // Природа, 1949. — N 9. — С.58-61.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. — Л.: Наука,1975. — 246 с.

Ким Дж.-О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. — М.: Финансы и статистика, 1989. — 215 с.

Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. — М.: Наука, 1966. — 348 с.

Кошкина Т.В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения. — Зоол.журн., 1955. — Т.34, N 3. — С.631-639.

Кошкина Т.В. Динамика ареалов животных в условиях антропогенной трансформации ландшафта // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. — М., 1987. — Ч.1. — С.10-18.

Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Аристова В.А. Территориальные отношения у грызунов и роль их в регуляции плотности населения // Основные проблемы териологии. — М.: Наука, 1972. — С.215-237. — (Тр.МОИП, Отд. биол.)

Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Уч.зап./ Моск. обл. пед. ин-т. — 1962. — Т.109. — Вып.1. — С.3-182.

Кульбак С. Теория информации и статистика. — М.: Наука, 1967. — 408 с.

Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Евсеева В.С., Заклинская В.А. Опыт практического анализа методики количественного учета грызунов и насекомоядных при помощи ловушко-линий // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. — С.218-227.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. — М.: Мир,1978. — 351 с.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. — М.: Мир, 1978. — 555 с.

Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. — М.: Мир,1985. — 463 с.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. — М.: Мир, 1947. — 504 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 597 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. — М., 1956. — 352 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: (На примере семейства Pinaceae на Урале). — М.: Наука,1973. — 283 с.

Мамаев С.А., Махнев А.К. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров // Фенетика популяций. — М.: Наука,1982. — С.140-150.

Мамаев С.А., Махнев А.К. Использование методов фенетики при изучении популяционной структуры и сохранении генофонда у видов древесных растений // Фенетика природных популяций. — М.: Наука, 1988. — С.92-99.

Мараков С.В. Природа и животный мир Командор. — М.: Наука, 1972. — 185 с.

Мараков С.В. Загадочный мир островов. — М.: Мысль, 1977. — 125 с.

Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции Albae и Nanae. — М.: Наука,1987. — 128 с.

Медников Б.М. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости// Проблемы новейшей истории эволюционного учения. — Л.: Наука Ленингр. отд.,1981. — С. 127-135.

Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. — М.: Наука, 1984. — С. 7-32.

Новоженов Ю.И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика популяций. — М.: Наука, 1982. — С. 78-90.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т.7. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — 715 с.

Оленев Г.В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности// Популяционные механизмы динамики чмсленности животных (Тр. Ин-та экологии раст. и животн. УНЦ АН СССР. — Вып.126). — Свердловск, 1979. — С. 23-32.

Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях. — Экология, 1989. — N 2, С.19-31.

Оленев Г.В. Эколого-генетические особенности внутрипопуляционных структурно-функциональных группировок грызунов // Экология популяций, — М.: Наука, 1991. — С. 54-68.

Оленев Г.В., Гуляева И.П. Особенности динамики численности, структуры, биохимических и морфофизиологических признаков в популяции рыжей полевки при изменении условий существования // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. V Всесоюзная конф. по экологической физиологии, биохимии и морфологии. — Фрунзе: Изд-во «Илим», 1977. — С.140-142.

Оленов Ю.М. О роли пространственной изоляции в видообразовании // Успехи совр. биол., 1959. — Т.48, вып.3(6). — С.329-342.

Паавер К.Л. Вопросы синтетического подхода к биоморфологии. — Таллин: Валгус, 1976. — 256 с.

Петренко А.З. Осокорники долины р. Урала // Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Часть II. Вып.4. — Ленинград, 1969. — С.76-122.

Покровский А.В., Смирнов В.С., Шварц С.С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций // Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. — Свердловск, 1962. — вып.29. — С.15-28.

Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевок. — М.: Наука,1979. — 147 с.

Рао С.Р. Линейные статистические методы и их применение. — М.: Наука, 1968. — 547 с.

Раутиан А.С. Словарь терминов и наименований // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие: В 2-х томах./ Под ред. В.В.Меннера, В.П.Макридина. — М.: Недра, 1988. — Т.2 / М.А.Шишкин, С.В.Мейен, А.С.Алексеев и др. — С.356-372.

Реймерс Н.Ф. О систематическом положении полевок (*Microtus* Schrank, *Clethrionomys* Tilesius) Сахалина и Курильских островов// Териология. Т.1. — Новосибирск: Наука, Сиб. отдел., 1972. — С.51-59.

Свириденко П.А. Рост и развитие европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) — Зоол. журн., 1959. — Т.33, N 5. — С.756-766.

Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ.биол., 1990. — Т.51, N 5. — С. 579-589.

Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба Европейской части СССР и Кавказа). — М.: Наука, 1986. — 139 с.

Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. — Л.: Изд-во иностр. лит., 1948. — 358 с.

Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. — М.: Мир, 1983. — 256 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука,1977. — 297 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. — М.: Наука,1973. — 278 с.

Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. — М.: МОИП, 1970. — вып.45 (60). — С. 160-167.

Уоддингтон К.Х. Организаторы и гены. — М.: Гос.изд. иностр. лит., 1947. — 240 с.

Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. — М.: Мир, 1964. — 267 с.

Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. — М.: Мир,1970. — С.108-115.

Формозов А.Н. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогнозирования их численности// Уч. зап. МГУ, 1937. — Т.2. — С.78-119.

Чернявский Ф.Б., Короленко Г.Е. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных показателей красной полевки на крайнем северо-востоке Сибири // Экология, 1979. — N 1. — С.80-88.

Чеснис Г. Корреляция дискретных признаков человека на примере вильнюсской средневековой краниологической серии// Фенетика природных популяций. — М.: Наука, 1988. — С.201-208.

Чибилев А.А. Сохранить навечно //Природа и мы. — Челябинск: Южно-Уральское кн. изд-во, 1978 — С.48-60.

Шварц С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы). — Зоол. журн., 1965 а. — Т.44, N 10. — С.1443-1453.

Шварц С.С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса (постановка проблемы) // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. — Свердловск, 1965б. — С.21-32.

Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн.,1967. — Т.46. — Вып.10. — С.1456-1469.

Шварц С.С. Проблема вида и новые методы систематики // Экспериментальные исследования проблемы вида. — Свердловск, 1973. — С.3-18.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных (экологические механизмы эволюционного процесса). — Свердловск, 1969. — 169 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. — М.:Наука,1980. — 277 с.

Шварц С.С., Покровский А.В., Овчинникова Н.А. Экспериментальное исследование принципа основателя // Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. — Свердловск, 1966. — С.29-33.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. — Свердловск, 1968. — 387 с.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. — 262 с.

Шишкин М.А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // Экология и эволюционная теория. — Л.: Наука,1984. — С.196-216.

Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие: В 2-х томах / Под ред. В.В.Меннера,

В.П.Макридина. — М.: Недра, 1988. — Т.2 / М.А.Шишкин, С.В.Мейен, А.С.Алексеев и др. — С.142-168.

Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. — М.: Наука, 1966. — 364 с.

Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. — М.: Наука, 1980. — 135 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. — М.: Высш. шк., 1987. — 303 с.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.)// Журн. общ. биол., 1981 а. — Т.42, N 5. — С.645-656.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Географическая изменчивость неметрических признаков окраски прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) // Вестн. зоол.,1981 б. — N 2. — С.14-21.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Реконструкция микрофилогенеза вида (на примере изучения прыткой ящерицы — *Lacerta agilis*) // Вестн.зоол.,1981 в. — N 3. — С.11-16.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. — М.: Высш. шк., 1985. — 160 с.

Alberch P. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool.,1980. — V.20. — P.653-667.

Andersen T.,Wiig 0. Epigeneticvariation in a fluctuating population of lemming (*Lemmus lemmus*) in Norway// J. Zool., Lond., 1982. — V.197. — P.391-404.

Atchley W.R. Development quantitative genetics and the evolution of ontogenies // Evolution, 1987. — V.41, N 2. — P. 316-330.

Atchley W.R., Plummer A.A., Riska B. Genetics of mandible form in the mouse. — Genetics, 1985 a. — V.111,N 3. — P.555-577.

Atchley W.R., Plummer A.A., Riska B. Genetic analysis of size-scaling patterns in the mouse mandible // Genetics, 1985 b. — V.111, N 3. — P.579-595.

Bailey D.W. Genes that affect the shape of the murine mandible// J.Hered., 1985. — V.76. — P.107-114.

Baker R.J. Chromosome flow between chromosomally characterized taxa of a volant mammal, *Uroderma bilobatum* (Chiroptera, Phyllostomatidae) // Evolution, 1981. — V. 35, N 2. — P.296-305.

Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetical Research, Cambr. — 1963. — V.4. — P.193-220.

Berry R.J. The evolution an island population of the house mouse // Evolution. — 1964. — V.18,N 3. — P.468-483.

Berry R.J. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals // Biol. J. Lin.Soc. — 1986. — V.28. — P.205-230.

Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond., 1963. — V.140. — 557-615.

Berry R.J., Jakobson M.E. Ecological genetics of an island population of the house mouse (*Mus musculus*)// J. Zool., London, 1975. — V.175. — P.523-540.

Blackith R.E., Reyment R.A. Multivariate morphometrics. — Ld.—N.Y.: Acad.Press., 1971. — 390 p.

Buchalczyk A. Reproduction, mortality and longevity of the Bank vole under laboratory conditions // Acta Theriol., 1970. — V. 15, N 10. — P. 153-176.

Bujalska G. Ecologiczne aspekty rosrodosci nornicy rudey, *Clethrionomys glareolus* (Schr., 1780) // Wiad. ecol., 1979. — V.25, N 3. — P.25-40.

Cheverud J.M., Buikstra J.E. Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques of Cayo Santiago. III. Relative heritability of skeletal nonmetric and metric traits // Am. J.Phys.Anthrop.,1982. — V.59. — P.151-155.

Deol M.S., Truslove G.M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XX. Maternal physiology and variation in the skeleton of C57Bl mice // J.Genet.,1957. — V.55. — P.288-312.

Endress P.K. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny // Biol. Journ.of the Linnean Soc., 1990. — V.39. — P.153-175.

Festing M. Mouse strain identification // Nature, 1972. — V. 238. — P. 351-352.

Festing M. A multivariate analysis of subline divergence in the shape of the mandible in C57BL/Gr mice // Genet.Res., Camb., 1973. — V. 21. — P.121-132.

Foster J.B. Evolution of mammals on islands // Nature, 1964. — V. 202. — P.234-235.

Greenbaum J.F. Genetic interactions between hybridizing cytotypes of the tent-making bat (Uroderma bilobatim) // Evolution, 1981. — V. 35, N 2. — P.306-318.

Grewal M.S. The rate of genetic divergence in the C57BL strain of mice // Genet.Res., Cambr.,1962. — V.3. — P.226-237.

Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continuos variations // J.Genet.,1952. — V.51. — P.95-114.

Grüneberg H. The Pathology of Development. — Oxford: Blackwell, 1963. — 309 p.

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal.,1980. — V.61, N 3. — P.436-448.

Hilborn R. Inheritance of skeletal polymorphism in *Microtus californicus* // Heredity, 1974. — V.33. — P.87-89.

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.

Keller B.L., Krebs C.J. *Microtus* population biology. III. Reproductive changes in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus* in Southern Indiana, 1965-67 // Ecol. Monogr., 1970. — V.40, N 1. — P.263-394.

Krebs C.J. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus* // Ecol. Monogr., 1966. — V. 36, N 1. — P.239-273.

Kruskal J.B. 1964. Non-metric multidimensional scaling; a numerical method. — Psychometrika, 1964, 29, P.115-129.

Lerner I.M. Genetic homeostasis. — New York:John Wiley, 1954. — 134 p.

Lovell D.P.,Festing M.F.W. Relationships among colonies of the laboratory rat // J. Heredity,1982. — V.73, N 1. — P.81-82.

Lovell D.P., Totman P., Johnson F.M. Variation in the shape of the mouse mandible. I. Effect of age and sex on the results obtained from the discriminant functions used for genetic monitoring // Genetic. Res., 1984. — V.43. — P.65-73.

Mahalanobis P.C. On the generalized distance in statistics // Proc.Nat.Inst. Sci. India, 1936. — Pt. A2. — P.49-55.

Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for diffferentiation among roe deer *Capreolus capreollus* populations // Acta theriol.,1993. — V.38,Suppl.2. — P.19-31.

Markowski J. Non-metric traits: remarks on sex dependence, age dependence, and on intercorrelations among characters // Acta theriol., Suppl.3, 1995. — P.65-74.

Markowski J., Sikorski M.D. Use of non-metric traits in population study // Prz.zool.,1987. — V.31. — P.7-24.

Mather K. Genetical control of stability in development // Heredity,1953. — V.7. — P. 297-336.

Maynard Smith J., Burian R., Kaufman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D., Wolpert L. Developmental constraints and evolution // Quarterly Review of Biology, 1985. — V.60. — P.265-287.

Otto C. Size and skeletal variation in male Bank vole along an altitudinal gradient in Western Norway // Acta theriol.,1978. — V.23, Fasc.19-30. — P.391-399.

Patton J.L., Feder J.H. Genetic divergence between populations of the pocket gopher *Thomomys umbrinus* (Richardson) // Z. Sдugetierkunde, 1978. — B. 43, H. 1. — S.17-30.

Patton J.L., Yang S.Y., Myers P. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) on the Galapagos Archipelago, Ecuador// Syst. Zool., 1975. — V.24, N 3. — P.296-310.

Reyment R.A., Blackith R.E., Campbell N.A. Multivariate morphometrics. L.: Academy Press,1984. — 233 p.

Rieppel O. Ontogeny — a way forward for systematics a way backward for phylogeny // Biol. Journ. of Linnean Soc., 1990. — V.39. — P.177-191.

Rohlf F.J. NTSYS-pc; numerical taxonomy and system of multivariate statistical analysis programs (Version.1.40/440). Appl. Biostat.Inc., Dep.of Ecology and Evolution State Univ. of New York. New York: Exeter Publishing LTD. 1988. — 34 p.

Searle A.G. Genetical studies on the skeleton of the mouse.IX. Causes of skeletal variation within pure lines // J.Genet.,1954 a. — V.54. — P.68-102.

Searle A.G. Genetical studies on the skeleton of the mouse.X. Rare variants in the A and C57BL pure lines // J.Genet.,1954 b. — V.52. — P.103-110.

Self S.G., Leamy L. Heritability of quasi-continuous skeletal traits in a randombred population of house mice// Genetics.,1978. — V.88. N 1. — P.109-120.

Sikorski M.D. Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas // Acta theriol.,1982. — V.27,N 13. — P.169-180.

Sikorski M.D.,Bernshtein A.D. Geographical and intrapopulation divergence in *Clethrionomys glareolus* // Acta theriol.,1984. — V.29, N 17. — P.219-230.

Simpson G.G. Principles of animal taxonomy. — N.Y.: Columbia University Press, 1961. — 247 p.

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

Sjøvold T. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smiths Mean Measure of Divergence // Ossa, 1977. — V.4, Suppl.1. — P.1-133.

Sneath P.H.A.,Sokal R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. — San Francisco:W.H.Freeman and Company, 1973. — 573 p.

Sokal R.R.,Rohlf F.J. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. — New York: Freeman W.H.,1981. — 2 — ed. — 859 p.

Thorpe R.S. The morphometrics of the mouse: a review // Biology of the house mouse. R.J.Berry, ed. — Symp.Zool.Soc.Lond.,1981. — V.47. — P.85-125.

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.

Tilley S.G., Schwerdtfeger P.M. Electrophoretic variation in Appalachian populations of the *Desmognathus fuscus* complex (Amphibia, Plethodontidae) // Copeia, 1981. — V. 1. — P.109-119.

Vasilyev A., Vasilyeva I. Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta theriol.,1995. — Suppl.3. — P. 55-64.

Walkowa W. Operation of compensation mechanisms in exploited populations of white mice// Energy flow through small mammal populations. — Warszawa, 1969. — P.247-253.

Wright S. Isolation by distance // Genetics, 1943. — V.28. — P.114-128.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 3

ВВЕДЕНИЕ 6

Глава 1

ОЧЕРК МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ 9

Глава 2

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ И НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ЛИНЕЙНЫХ МЫШЕЙ 17

Экспериментальное изучение устойчивости проявления фенов неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей 17

Сравнение устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии 27

Глава 3

ИЗОЛЯЦИЯ РАССТОЯНИЕМ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ 32

Эффективность влияния изоляции расстоянием на дифференциацию популяций 33

Корреляция географических расстояний и фенетических дистанций между популяционными группировками 45

Глава 4

ХРОНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА И ДИВЕРСИФИКАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ 54

Предварительное изучение и выбор фенов неметрических пороговых признаков для хроно-географического анализа 56

Хронографический анализ эпигенетических изменений при длительном и кратковременном слежении за популяцией 63

Фенетический анализ межпопуляционных географических различий и выявление популяционной структуры вида 82

Хроно-географический аспект фенетического анализа популяций ... 92

Экспериментальная лабораторная проверка устойчивости фенооблика исходных аборигенных популяций 97

Глава 5

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ «ПРИНЦИПА ОСНОВАТЕЛЯ» В ПРОЦЕССЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ 100

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 115

ЛИТЕРАТУРА 120

А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА

(ХРОНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД)

ЛР № 066028
от 28.07.98

Подписано в печать 20.02.2000 г. Формат 60x84 $^1/_{16}$
Бумага писчая. Гарнитура Academy. Печать офсетная.
Печатных листов 8,25. Тираж 300 . Заказ № 487
АО «Полиграфист», г.Екатеринбург.
Цена договорная.

Книга свёрстана в издательстве «Екатеринбург».
620003, Екатеринбург, ул. Крестинского, 27/44.