АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК · 1984

УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК, 1984

УДК 591.5+575.22

Популяционная экология и морфология млекопитающих: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Обсуждаются проблемы популяционной экологии и морфологии млекопитающих. Освещаются новые данные по экологии некоторых видов полевок. Предлагаются оригинальные методические разработки для решения вопросов популяционной экологии, в том числе методы определения фенетических дистанций между популяциями грызунов и радионуклидного мечения полевок.
Основное внимание уделено изучению изменчивости морфологических признаков и анализу экологической структуры популяций, а также рассмотрению актуальных проблем внутривидовой дифференциации млекопитающих.
Сборник представляет интерес для широкого круга зоологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор **Л. Н. Добринский**

$П\frac{21008-165(82)1245}{055(02)7}$ 15—1984

© УНЦ АН СССР, 1984.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

А. Г. ВАСИЛЬЕВ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕНЕТИЧЕСКИХ ДИСТАНЦИЙ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИОННЫМИ ГРУППИРОВКАМИ РЫЖЕЙ И КРАСНОЙ ПОЛЕВОК *(CLETHRIONOMYS)*

Успешное развитие синтетической теории эволюции во многом определяется внедрением популяционного мировоззрения в практику современных зоологических и экологических исследований. Сейчас, пожалуй, не возникает сомнения в реальности популяционной организации вида. Однако, несмотря на большое число «популяционных» работ и распространенность популяционных представлений, до сих пор критерии практического выявления популяций в ареале вида разработаны крайне недостаточно. Отсюда следует, что для успешного развития популяционной и эволюционной биологии необходим поиск популяций в природе и определение их пространственно-временных характеристик для разных видов.

Для решения этих задач перспективно, на наш взгляд, развивающееся в последнее время новое направление исследований — фенетика популяций [15]. По определению А. В. Яблокова [14], фенетика представляет собой «распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, генетическое изучение которых затруднено или невозможно» (с. 42). Фенетический подход, во многом основанный на популяционно-морфологических исследованиях, позволяет в ряде случаев генетически интерпретировать полученные результаты.

В целом ряде отечественных и зарубежных работ доказана пригодность этого направления для решения большого круга вопросов популяционной и эволюционной биологии (см. [14]). Один из фенетических подходов — метод сравнения популяций по большому числу неметрических признаков скелета — и применен в нашей работе.

Основоположником такого способа сравнения природных популяций является Р. Берри [17], разработавший его главным образом на домовой мыши. Метод был апробирован также на ряде других видов млекопитающих: кенгуровом прыгуне [34], черной крысе [38], рыжей полевке [37], сером тюлене [19], белохвостом олене [39] и других.

Настоящая работа посвящена рассмотрению и описанию методики определения фенетических дистанций между различными популяционными группировками рыжей *Clethrionomys glareolus* и красной *Cl. rutilus* лесных полевок.

Анализ изменчивости неметрических признаков черепа полевок

Хорошо известно деление признаков на непрерывно варьирующие, т. е. количественные, и альтернативные, или качественные [13], хотя строгой границы между ними провести, по-видимому, нельзя [15]. Генетическая природа типично количественных признаков (линейные размеры, вес органов, окраска) очевидна, но анализ ее сильно затруднен. Считается, что генетический анализ качественных признаков сравнительно легче, и наследование части этих признаков действительно в ряде случаев отвечает простым менделевским закономерностям. Однако среди качественных признаков нередко встречаются такие, которые в скрытом виде имеют количественную, полигенную природу наследования.

Явление это было проанализировано Грюнебергом [31] на лабораторных линиях домовой мыши и названо «квазинепрерывной изменчивостью». По его гипотезе, на развитие непрерывно варьирующего признака могут накладываться конечные альтернативные результаты, выражающиеся в его присутствии или отсутствии в фенотипе. Проявление признака в фенотипе наследственно обусловлено неким эпигенетическим порогом, перейдя который в своем развитии он может проявиться. Ставший классическим пример порогового признака — отсутствие третьего коренного зуба у мышей. Безусловно, наличие зуба детерминируется генотипами всех особей и его величина может варьировать от малых до больших размеров, однако у части особей зуб не проявляется, так как в этих случаях срабатывает пороговый механизм [30]. По аналогии с явлением генетического полиморфизма [26] квазинепрерывную, или пороговую, изменчивость Берри и Сирл [21] назвали эпигенетическим полиморфизмом, подчеркивая, что строгая детерминация наступает не сразу, а в процессе развития при включении порогового механизма.

Представление о генетической природе пороговых вариаций достаточно хорошо разработано [17, 18, 23—25, 28, 30, 31, 33, 40, 43] и положено в основу изучения генетической дистанции между лабораторными линиями мышей [27, 28]. Грюнеберг [32], обсуждая природу пороговых признаков, заключил, что они в генетическом плане представляют собой результат плейотропного эффекта слабо различающихся нормальных аллелей (изоаллелей) генов с большой функцией, а не результат действия

особого класса «полигенов» со слабым эффектом, о которых писал Мазер [36]. Впоследствии Берри [17] показал, что метод пригоден при характеристике и диких популяций домовых мышей.

В популяции с относительно постоянным генофондом существует большая вероятность появления потомков с определенными ассоциациями генов, особенно по количественным признакам.

Положение наследственно обусловленного порога в популяции по каждому признаку может быть специфично, открывая ту или иную часть непрерывной вариации, проявляющейся в фенотипе. По мнению Диола с соавторами [24], в основе изменения положения порога лежат мутационные события, и различия в его проявлении в разных сублиниях мышей определяются простыми генетическими различиями. Учитывая фенотипически видимую долю особей-носителей признака, можно приблизительно зафиксировать положение порога [25]. Используя этот феномен по большому числу признаков, становится возможным установить порядок генетических различий, пусть примерно, но для полевых исследований и это уже имеет большое значение. Необходимо подчеркнуть, что, идя таким путем, можно оценить только порядок величин, а не действительное генетическое расстояние между природными группировками. Другими словами, этот подход является своеобразным косвенным индикатором генетических различий, т. е. указывает, что они есть. Дальнейшее слово — за более тонкими, прямыми методами. Однако, по мнению Берри и Якобсена [20], при биохимической оценке в самом лучшем случае анализ проводится всего по нескольким десяткам локусов, тогда как каждый пороговый признак определяется по крайней мере десятью локусами, что позволяет в большей степени описать своеобразие субстанциальных пропорций генома. При этом рассматриваются суммарные различия не менее чем по 200 локусам (Берри использовал 25 признаков). Показано [42], что чувствительность обнаружения различий между линиями лабораторных мышей увеличивается с ростом числа сравниваемых признаков.

Выше уже говорилось, что пороговые признаки скелета хорошо проанализированы на домовой мыши. В отношении лесных полевок известна лишь одна попытка использования этих признаков норвежским исследователем Отто [37] на скандинавских популяциях рыжей полевки в плане работ, выполненных Берри. Нами большая часть признаков взята из тех, которые использовал Берри на домовой мыши, однако их топографическая привязка, как и следовало ожидать, у лесных полевок была несколько иной. Некоторые признаки, описанные Берри и Отто, мы не обнаружили, остальные признаки, примененные в работе, были описаны впервые.

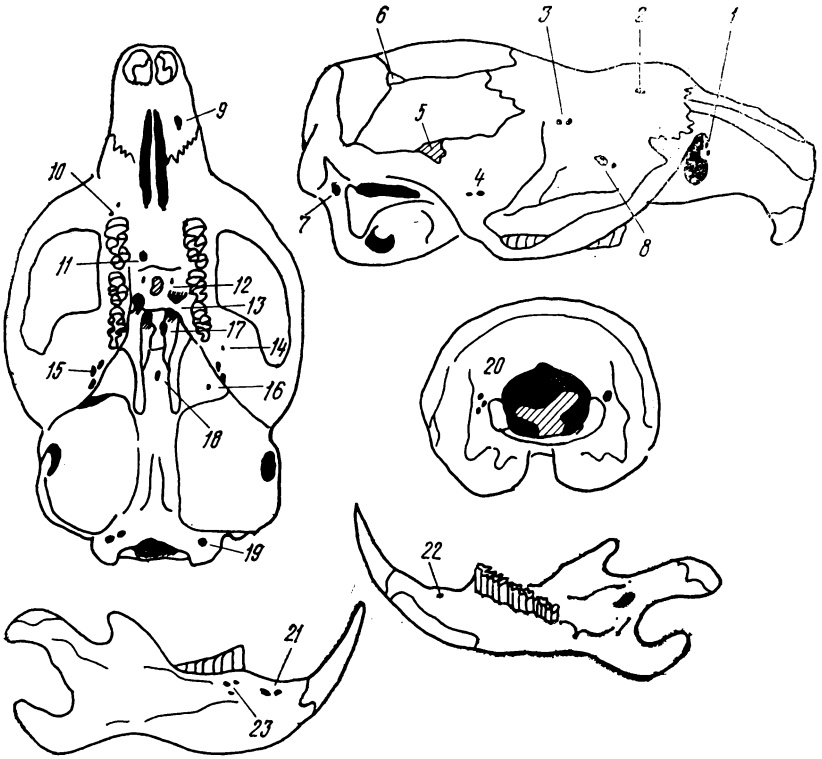

Рис. 1. Расположение неметрических признаков (*1—23*) на черепе рыжей полевки.

При поиске пороговых признаков руководствовались следующими критериями:

1. Билатерально встречающиеся признаки, если они имеют пороговую природу, подвержены флуктуирующей асимметрии, т. е. если в большой выборке билатеральный признак проявляется в четырех комбинациях: присутствует только слева или только справа, встречается на обеих сторонах, отсутствует на обеих сторонах, то этот признак имеет пороговую природу.

2. Пороговая природа унитарно (медиально) встречающихся признаков выявляется в следующих случаях: во-первых, в выборке наблюдается два альтернативных состояния признака — присутствие его у одной части особей и отсутствие у другой и, во-вторых, при проявлении унитарного признака в фенотипе его параметры варьируют от малых до больших значений.

По каждому виду поиск признаков проводился отдельно. Большинство их встречается как у рыжей, так и у красной полевок, но обнаружены и видоспецифичные. В работе использованы только черепные признаки. Расположение их на черепе

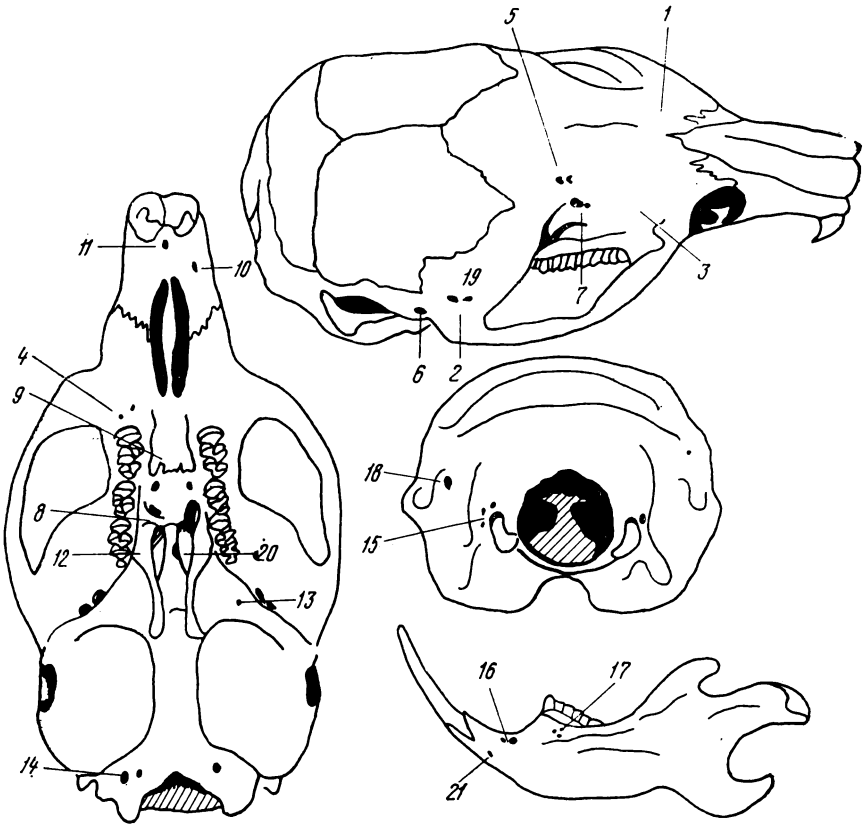

Рис. 2. Расположение неметрических признаков (*1—21*) на черепе красной полевки

показано на рис. 1, 2. Это в основном мелкие качественные морфологические вариации в строении черепа (наличие или отсутствие отверстий для кровеносных сосудов и нервов, дополнительные костные элементы, выпадения фрагментов кости и т. д.). Была проведена классификация особей, при которой отмечали наличие того или иного признака для каждой особи, а затем по каждой выборке подсчитывали частоты встречаемости признака. При расчетах не учитывали черепа, на которых нельзя было определить наличие или отсутствие признака. Частоты билатерально встречающихся признаков рассчитывали так же, как и для унитарных, т. е. учитывали наличие признака на черепе независимо от того, проявился он симметрично или только на левой или правой стороне черепа.

Затем из рассмотрения были удалены крайне редкие признаки как малоинформативные (например 1 : 1000), в частности

отсутствие третьего верхнего коренного зуба, наличие крупного сквозного отверстия на скуловом отростке верхнечелюстной кости и присутствие эмалевой марки на талонусе третьего верхнего коренного зуба. Часть обнаруженных вариаций не использована из-за субъективности их выделения при классификации. У красной полевки такими признаками оказались форма межтеменной кости при впадении в теменные в виде трилистника, выросты лобно-теменного шва распределены на всем его протяжении, отсутствие отверстий на внутренней стороне углового отростка нижней челюсти вертикальное или латеральное направление канала foramen mandibulare при его зондировании, у рыжей полевки — наличие отверстий на внутренних сторонах затылочных мыщелков, дополнительная косточка между затылочной и основной клиновидной костями, слияние носовых костей в области лобно-носового шва, отсутствие f. maxillare II (признак описан Берри [17]). Кроме того, исключали признаки, связанные с возрастом и полом. Проверяли также связь признаков между собой. Было принято, что при ассоциации меньше 0,3 связь не очевидна.

Описание неметрических пороговых признаков рыжей и красной полевок

При формировании номенклатуры основой послужили наименования признаков, приведенные в работах [17, 18, 21], и общие сведения по анатомии черепа млекопитающих ряда отечественных и зарубежных авторов [1, 6—8, 11, 12, 16, 33, 35, 37].

Необходимо подчеркнуть, что предложенная номенклатура далека от совершенства (особенно — наименований вновь описанных признаков). Как справедливо отмечают Ирмер и Висдорф [35], расхождения в номенклатуре признаков у грызунов в мировой литературе значительны. Это касается особенно мелких (аномальных) признаков, гомология которых во многих случаях не ясна. Следует добавить также, что литературные сведения по мелким черепным признакам вообще крайне ограничены. С учетом сказанного рассматриваем применяемую нами номенклатуру пороговых черепных признаков лишь в качестве рабочей. Ниже приведен перечень описанных признаков и их номенклатура. Нумерация признаков, приведенных в перечне, соответствует применяемой в тексте и рисунках.

Признаки, встреченные у рыжей полевки

1. Foramen praeorbitale duplicatum — удвоенное предорбитальное отверстие [21, с. 587].

2. Foramen frontale medium — отверстие расположено обычно по линии симметрии лобной кости на лицевой части межглазничного промежутка ближе к носовой кости.

3. Foramen frontale duplicatum — удвоенное лобное отверстие. Дополнительное отверстие может быть равным по размеру или значительно меньшим, чем основное. Признак описан Берри и Сирлом [21].

4. Foramen temporale duplicatum — удвоенное височное отверстие.

5. Fenestra parieto-temporalis completa et incompleta — небольшое или крупное окнообразное отверстие в области височно-теменного шва. Иногда оно расположено только в пределах теменной кости в виде покрытого пленкой, не заполненного костной тканью участка теменной кости. В других случаях представлено только каналообразным вырезом височной кости, захватывающим височное отверстие и тянущимся до височно-теменного шва, открываясь в него. В полном проявлении признак выглядит как слияние незаполненного фрагмента височного края теменной кости и каналообразного выреза височной кости.

6. Os interparietale accessorium — дополнительная межтеменная косточка, образованная отшнуровкой лобного заостренного края межтеменной кости.

7. Fenestra mastoidea — овальное окнообразное отверстие, покрытое прозрачной пленкой, на сосцевидной части каменистой кости ближе к затылочно-мастоидному шву. Отверстие может быть разных размеров. Иногда встречаются два отверстия, расположенные недалеко друг от друга, однако такая вариация классифицировалась как наличие обычного одного отверстия. Этот признак впервые описан и использован при изучении дифференциации сублиний в линии C3H домовой мыши [40], а его рисунок приведен в работе [21, с. 588].

8. Foramen frontale inferior duplicatum — удвоенное нижнелобное отверстие. Размеры дополнительного отверстия варьируют от равного по величине основному до $^1/_5$ размеров основного отверстия.

9. Foramen intermaxillare laterale — отверстие на вентральной стороне межчелюстной кости, расположенное сагиттально резцовому отверстию.

10. Foramen maxillare I duplicatum — удвоенное верхнечелюстное отверстие на вентральной поверхности верхнечелюстной кости, расположенное ближе к внутреннему альвеолярному краю. Признак варьирует по своему положению у разных особей [17].

11. Foramen palatinum major duplicatum — удвоенное большое небное отверстие. Признак, гомологичный встреченному на домовой мыши [17].

12. Fenestra palatina atypica — окнообразное пленчатое отверстие на небной пластинке. Изредка встречаются два затянутых пленкой отверстия. При классификации учитывали наличие признака в любом его выражении.

13. Margo palatinus posterior clausus — задний край небной пластинки замкнут. Следует отличать ложное проявление признака, когда происходит прижизненное смыкание краевых боковых отростков небной пластинки с альвеолярными бугорками. Этот признак упоминается в работе [37].

14. Foramen pseudoovale — присутствие небольшого отверстия возле f.ovale.

15. Foramen ovale duplicatum — наличие двух костных перемычек на овальном отверстии, разделяющих отверстие дважды. Признак, близкий к описанному на домовой мыши, пашенной полевке и норвежском лемминге [21].

16. Foramen inconstans — непостоянное по местоположению отверстие на височном крыле клиновидной кости ближе к f. lacerum.

17. Foramen sphenoidale laterale — видимые отверстия на боковых сторонах переднеклиновидной кости. Признак использован в работе [17].

18. Foramen sphenoidale medium — отверстие на вентральной стороне основной клиновидной кости ближе к ее центру. Признак описан впервые Диолом [22].

19. Foramen hypoglossum simplex — одинарное отверстие подъязычного канала. Признак использован впервые на домовой мыши [17].

20. Foramina condilaria multiplia — множественные (до 3 и более) отверстия в области fossa condilaris.

21. Foramen mentale duplicatum — удвоенное подбородочное отверстие. Признак впервые описан и использован Диолом [22]. Следует отличать ложное проявление признака, когда небольшое отверстие лежит на боковой поверхности хода f. mentale внутри его видимой части. Иногда встречаются два дополнительных отверстия, однако эти случаи классифицировались как проявление обычного удвоенного отверстия.

22. Foramen pseudomentale II — отверстие, расположенное на дорзальной части нижней челюсти в области диастемы ближе к альвеоле первого нижнего коренного зуба.

23. Foramina mentalia multiplia — умноженное (до 3 и более) число отверстий на наружной стороне альвеолярной части тела mandibula выше linea obliqua до передней части нижнечелюстной ветви. Признак использован Д. Г. Крыловым и А. В. Яблоковым [9] на рыжей полевке, а также В. А. Лапшовым [10] на обыкновенной полевке. В данном случае признак, являющийся меристическим, сведен нами к альтернативному.

Как уже говорилось, часть обнаруженных признаков была использована, а часть исключена из-за их связи с возрастом, полом и другими признаками. Так, признак os frontale bipartitum, аналогичный описанному на домовой мыши [43], — полное или неполное (30 %) разделение лобной кости сагиттальным швом — не использовался, так как проявил сильную связь с

возрастом ($\chi_2^2 = 16{,}5$; $p<0{,}001$). Он оказался также связанным с признаком os palatinum bipartitum (разделение небной кости на две половинки продольной бороздкой). Признак foramen innominatum simplex (одинарное отверстие на заднем альвеолярном валике нижней челюсти) также исключен из-за связи с возрастом ($\chi_2^2 = 11{,}8$; $p<0{,}01$). Проявили связь с возрастом и не использовались следующие признаки: foramen angulare duplicatum — удвоенное отверстие на внутренней стороне углового отростка нижней челюсти ($\chi_2^2 = 9{,}7$; $p<0{,}01$); foramina mentalia accessoria — дополнительные подборочные отверстия на наружной стороне передней части нижнечелюстной ветви выше linea obliqua ($\chi_2^2 = 24{,}0$; $p<0{,}001$).

Признаки, обнаруженные у красной полевки

1. Forma acuminata — остроконечная форма контура носовых костей при впадении в лобную кость. Признак, аналогичный группе вариантов, описанной автором ранее на красной полевке [3, с. 113, варианты 1—3].

2. Foramen temporale duplicatum — признак 4 у рыжей полевки.

3. Отсутствие foramen frontale anterior — переднее лобное отверстие отсутствует. Этот признак обнаружен также у рыжей полевки, но проявляет у нее сильную связь с возрастом. По-видимому, у рыжей полевки происходит частичное зарастание отверстия.

4. Foramen maxillare I duplicatum — признак 10 у рыжей полевки.

5. Foramen frontale duplicatum — признак 3 у рыжей полевки.

6. Foramen postzygomaticum — наличие отверстия височного хода у основания скулового отростка височной кости.

7. Foramen frontale inferior duplicatum — признак 8 у рыжей полевки.

8. Margo palatinus posterior clausus — признак 13 у рыжей полевки.

9. Sutura palatina transversa bifurcata — вильчатая форма поперечного небного шва.

10. Foramen intermaxillare laterale — признак 9 у рыжей полевки.

11. Foramen intermaxillare major — одинарное крупное отверстие у основания резцов на предчелюстной кости.

12. Foramen palatinum major posterior — одинарное крупное отверстие на крыловидном отростке небной кости.

13. Foramen inconstans — признак 16 у рыжей полевки.

14. Foramen hypoglossum duplicatum — двойное отверстие подъязычного канала.

15. Foramina condilaria multiplia — признак 20 у рыжей полевки.

16. Foramen mentale duplicatum — признак 21 у рыжей полевки.

17. Foramina mentalia multiplia — признак 23 у рыжей полевки.

18. Fenestra mastoidea — у рыжей полевки признак 7.

19. Отсутствие foramen temporale — отсутствие височного отверстия.

20. Foramen sphenoidale laterale — у рыжей полевки признак 17.

21. Foramen pseudomentale I — небольшое отверстие на щечной стороне нижней челюсти ближе к основанию резцов. Признак обнаружен и у рыжей полевки, но классификация его не проводилась, так как диагностика признака у этого вида в значительной степени субъективна.

Следует отметить признаки, удаленные из-за высокой корреляции с полом и возрастом. Сильную связь с возрастом проявил признак forma duplicata M^3 (на третьем верхнем коренном зубе дополнительный четвертый наружный выступающий угол). Признак встречается и у рыжей полевки, проявляя ту же тенденцию, что и у красной. Значения критерия хи-квадрат и коэффициента ассоциации по данному признаку — наивысшие из всех полученных в работе: $\chi_2^2=50{,}2$; $r=+0{,}66$. С возрастом у красной полевки происходит быстрое формирование этого признака, хотя можно было предполагать обратный процесс сглаживания выступающего угла по мере стирания зуба. Интересен признак — foramen alare II (дополнительное крыловидное отверстие, расположенное дистально f. alare). По нему обнаружена не только связь с возрастом ($\chi_2^2=6{,}17$; $p<0{,}05$), но и с полом ($\chi_1^2=3{,}98$; $p<0{,}05$). Связь с полом проявляется и по признаку «умноженное до 3 и более число отверстий по нижнему краю corpus mandibulae» ($\chi_1^2=5{,}72$; $p<0{,}05$). В результате по обоим видам из более пятидесяти признаков работающими остались для рыжей полевки 23, а для красной — 21.

В качестве меры различий использована суммарная разница между частотами отдельных неметрических признаков в сравниваемых попарно выборках. Статистический метод расчета показателя дифференциации (D), в той или иной степени отражающего порядок генетических различий, описан Берри [17, 18]. Показатель дифференциации (в ранних работах он называл его «мера дивергенции», а в более поздних — «оценка дивергенции») вычисляли по формуле

$$D=\sum\left[(\Theta_1-\Theta_2)^2-\left(\frac{1}{n_1}+\frac{1}{n_2}\right)\right]/N,$$

где $\Theta = \arcsin(1 - 2p)$, N — число признаков, p — частота встречаемости признака в долях единицы, n_1 и n_2 — объемы наблюдений в сравниваемых выборках. Дисперсию в общем случае определяли по формуле, предложенной Берри [18]:

$$V_d^2 = 4\left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)\Sigma\left[(\Theta_1 - \Theta_2)^2 - \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)\right].$$

Среднеквадратическое отклонение приближенно вычислено по формуле $\sqrt{V_d^2/N}$. Достоверность значения D оценивали по его отношению к величине стандартного отклонения [17, 18, 25].

Определение фенетических дистанций между популяционными группировками

Рассмотрим некоторые общие подходы к определению фенетических дистанций между популяционными группировками и конкретные примеры использования метода.

При проведении фенетических сопоставлений необходимо придерживаться ряда требований к материалу и планированию его сбора. Наиболее правильно, на наш взгляд, планирование синхронного сбора материала из сравниваемых группировок в сжатые сроки, не превышающие, по крайней мере, среднего срока протекания беременности животных. Для полевок, по-видимому, длительность одновременного сбора материала не должна превышать 18—20 дней, а его объем должен быть равным или близким по числу наблюдаемых особей [34, 41]. Следует помнить, что при сборе материала крайне важно получить максимальную выборку с ограниченной территории и стремиться не объединять в единую совокупность животных из удаленных друг от друга поселений или из поселений, приуроченных к биотопически контрастным условиям. При проведении межгодовых (хронографических) сопоставлений в одной и той же популяции предпочтительно собирать материал в одном локальном биотопе и в один сезон.

Необходимость соблюдения этих требований к сбору материала вызвана тем, что проявление пороговых признаков в фенотипе определяется не только внутренними генетическими факторами, но в той или иной степени корректируется влиянием внешних условий. Последнее обязательно нужно учитывать при интерпретации полученных различий.

Рассмотрим конкретный пример по определению фенетических дистанций между популяциями рыжей полевки в Оренбургской области [4]. Специфика пространственного размещения рыжей полевки в этом регионе заключается в усилении стенотопности вида, строгой его приуроченности к пойменным лесам. Установлено, что основной поток мигрантов перемеща-

Таблица 1

Частоты неметрических признаков в популяциях рыжей полевки Оренбургской области (июль, 1978 г.), %

№ признака	Сакмарская $n=127$	Оренбургская $n=71$	Илекская $n=100$	Шубарагашская $n=106$
1	7,2	5,8	26,8	27,3
2	12,8	22,7	20,4	33,3
3	79,2	83,6	87,4	82,1
4	1,1	18,2	41,3	30,4
5	3,0	19,1	1,4	12,5
6	6,7	1,9	0	2,8
7	37,4	21,2	24,1	61,0
8	19,0	48,0	36,5	55,0
9	43,2	44,9	43,9	16,0
10	35,0	30,3	49,5	69,0
11	72,5	79,1	87,2	40,8
12	0,9	5,5	31,4	8,9
13	54,0	36,2	23,9	8,9
14	42,5	35,9	54,1	61,4
15	8,7	13,9	5,9	6,4
16	18,1	27,0	59,2	36,9
17	7,8	0	19,5	38,8
18	8,2	4,7	8,7	9,0
19	70,0	61,9	69,4	87,5
20	18,3	35,0	47,1	30,7
21	33,6	27,4	30,3	36,5
22	69,3	69,1	78,0	93,3
23	50,0	77,1	61,1	73,5

ется вдоль пойменных «коридоров» [2, 3]. В разбираемом случае материал был единовременно собран в июле 1978 г. в четырех географических точках: 1 — пойма р. Сакмары, окрестности г. Кувандыка; 2 — пойма р. Урала, окр. пос. Каменки в 20 км восточнее г. Оренбурга; 3 — пойма р. Урала, окр. г. Илека; 4 — шубарагашский лес, окр. пос. Первомайки в 20 км южнее г. Соль-Илецка. Удаление между смежными точками сравнения составляет 150—200 км. Большая удаленность взятых выборок позволяет говорить об их принадлежности к разным популяциям. Три из них изолированы расстоянием, но потенциально могут контактировать — это сакмарская, оренбургская и илекская популяции (соответственно 1, 2 и 3-й указанным выше географическим точкам). Четвертая изолирована от остальных степью и населяет самый южный островок леса в Оренбуржье — шубарагашский лесной массив, примерно 200 лет назад соединявшийся по р. Илек с пойменными лесами р. Урала. Все популяции имеют специфическую экологическую структуру, отличаются и по метрическим признакам [4]. Наиболее своеобразна шубарагашская популяция, изолированная ландшафтной преградой.

Распределение частот пороговых признаков приведено в табл. 1. Нумерация признаков в таблице соответствует рис. 1.

Таблица 2

Фенетические дистанции между популяциями рыжей полевки Оренбургской области

Популяция	1	2	3	4
1. Сакмарская		0,085	0,215	0,278
2. Оренбургская	0,022		0,117	0,251
3. Илекская	0,029	0,026		0,156
4. Шубарагашская . . .	0,032	0,036	0,025	

Примечание. Значения показателя дифференциации приведены в верхней треугольной матрице, а нижняя треугольная матрица содержит значения среднеквадратического отклонения.

Разброс по встречаемости неметрических признаков в разных выборках довольно велик. Сильно варьирует от выборки к выборке встречаемость признаков 4, 7, 8, 10, 11, 13, 16, 17. Напротив, мало отличается процент встречаемости признаков 3, 6, 15, 18, 21. Следует обратить внимание на тот факт, что в изолированной шубарагашской популяции по некоторым признакам наблюдается резкий перепад частот по сравнению с изолированными расстоянием пойменными популяциями. Значительно возрастает частота встречаемости признаков 7, 17, 19, 22 и, наоборот, снижается частота признаков 9, 11, 13.

Рассмотрим значения показателя дифференциации между сравниваемыми популяциями (табл. 2). При попарном сопоставлении изолированных расстоянием соседних пойменных популяций различия оказываются примерно одного порядка. Показатель дифференциации между сакмарской и оренбургской выборками составляет 0,085±0,022, а между оренбургской и илекской 0,117±0,026. Интересно, что между крайними пойменными группировками, илекской и сакмарской, значения почти в два раза превышают величину различий между ближайшими пойменными пробами и составляют 0,215±0,029. В данном случае большая изоляция расстоянием сопровождается большей дифференциацией по неметрическим признакам.

Из табл. 2 видно, что по значению показателя дифференциации длительно изолированная шубарагашская популяция меньше всего отличается от илекской выборки и значительно удалена от оренбургской и сакмарской. Напомним, что шубарагашская популяция некогда была связана генетическим обменом через ряд поселений, обитавших в пойменных лесах р. Илек, с пойменной илекской популяцией, приуроченной к лесной полосе вдоль р. Урал в месте слияния этих рек. Интерпретируя эти данные с историко-генетической точки зрения, можно считать, что отмеченные факты подтверждают прямую генетическую связь илекской и шубарагашской популяций, существо-

Таблица 3

Значения показателя дифференциации группировок рыжей и красной полевок разной степени пространственной изоляции

Вариант пространственной изоляции	Показатель дифференциации
Относительно изолированные внутрипопуляционные поселения	0,006—0,012
Соседние, изолированные расстоянием 30—40 км поселения на сплошном участке ареала	0,013—0,029
Соседние популяции, изолированные на 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 (100—150 км)	0,154—0,156
Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием около 300—400 км	0,215
Популяции, принадлежащие разным подвидам	0,427—0,801
Популяции наиболее удаленных подвидов (казахстанская и камчатская формы)	0,982—1,104

вавшую ранее. Однако величина различий между этими близкими по происхождению группировками превышает порядок различий между соседними пойменными выборками и сопоставима с показателем дифференциации крайних — сакмарской и илекской популяций (соответственно 0,156±0,025 и 0,215±±0,029). Следует учитывать, что илекская и сакмарская популяции удалены друг от друга на расстояние более 300 км, что в два раза превышает расстояние между илекской и шубарагашской.

Таким образом, анализируя полученные различия, можно предполагать некоторое ускорение дифференциации шубарагашской популяции в условиях полной изоляции на границе видового ареала. Возможно, однако, что усиление дифференциации шубарагашской популяции связано с повышенным давлением отбора в более остепненных, по сравнению с пойменным лесом, условиях обитания этой южной группировки. Исходя из таких представлений, эффективность давления изоляции расстоянием на процесс дифференциации выглядит почти такой же, как и в результате полного нарушения панмиксии при полной изоляции.

Другой иллюстрацией возможностей метода могут служить некоторые данные, полученные нами ранее [5]. Из табл. 3 видно, что при сравнении различных вариантов полностью или частично изолированных группировок (от внутрипопуляционного уровня, когда сопоставлялись отдельные поселения в пределах одной популяции, до таксономического, когда оценивалась

дифференциация популяций, принадлежащих заведомо разным подвидам) прослеживается на качественном уровне прямая связь уровня дифференциации популяций с длительностью и степенью их пространственной разобщенности.

Резюмируя все сказанное, можно отметить, что метод определения фенетических дистанций имеет одно главное преимущество перед многими фенетическими подходами — оно заключается в интегральности показателя дифференциации, что дает возможность получить суммарную оценку различий по комплексу признаков и тем самым количественно оценивать дифференциацию популяций. Широко применяемый биохимический анализ на основе электрофореза, по-видимому, недостаточно пригоден для улавливания различий между соседними популяциями и «работает» на более высоких уровнях внутривидовой иерархии при сравнении сильно дифференцированных подвидов и на видовом уровне.

Следовательно, есть все основания говорить о перспективности применения метода определения фенетических дистанций по неметрическим пороговым признакам к решению целого ряда проблем микроэволюции и внутривидовой систематики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнаудов Г. Д. Медицинская терминология. София: Медицина и физкультура, 1979. 943 с.

2. Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.— В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975, с. 3—31.

3. Большаков В. Н., Васильев А. Г. Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевок с разной степенью пространственной изоляции.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 110—116.

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

5. Васильев А. Г. Дифференциация изолированных популяций рыжей и красной полевок.— В кн.: Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюзного териологического общества: [Тезисы докл.] Т. 2, М., 1982 б, с. 15—16.

6. Гамбарян П. П., Дукельская Н. М. Крыса. М.: Сов. наука, 1955, 255 с.

7. Кирпичников М. Э., Забинкова Н. Н. Русско-латинский словарь для ботаников. Л.: Наука, 1977. 855 с.

8. Колесников Н. В. Анатомия человека. М.: Высшая школа, 1961, 409 с.

9. Крылов Д. Г., Яблоков А. В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки.— Зоол. ж., 1972, т. 51, № 4, с. 576—584.

10. Лапшов В. Ф. Фенетика поселений *Microtus subarvalis* sp. n. Mejer, Orlov, Scholl., 1972 (Поволжье) и *Microtus arvalis* Pall., 1778 (Башкирия, Крым).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1974, вып. 2(4), с. 36—49.

11. Рычков Ю. Г., Мовсесян А. А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с

проблемой их происхождения.— В кн.: Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. М.: Наука, 1972, с. 114—132.
12. Синельников Р. Д. Атлас анатомии человека. Т. 1. Учение о костях, суставах, связках и мышцах. М.: Медицина, 1972, 458 с.
13. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966, 364 с.
14. Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980 а, 132 с.
15. Яблоков А. В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии.— В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980 б, с. 65—73.
16. Янушкевич П. А. Анатомия домашних животных. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 374 с.
17. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*.— Genetics (Cambridge), 1963, v. 4, p. 195—220.
18. Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse.— Evolution, 1964, v. 18, N 3, p. 468—483.
19. Berry R. J. Non-metrical skull variation in two Scottish colonies of the grey seal.— J. Zool. (London), 1969, v. 157, p. 11—18.
20. Berry R. J., Jakobsen M. E. Ecological genetics of an island populations of the house mouse.— J. Zool. (London), 1975, v. 175, p. 523—540.
21. Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton.— Proc. Zool. Soc. London, 1963, v. 140, N 4, p. 577—615.
22. Deol M. S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XIV. Minor variations of the skull.— J. Genet., 1955, v. 53, p. 498—514.
23. Deol M. S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXVIII. Tail-short.— Proc. Roy. Soc. (B)., 1961, v. 155, p. 78.
24. Deol M. S., Grüneberg H., Searle A. G., Truslove G. M. Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice. I. A British branch of C57BL strain.— J. Morphol., 1957, v. 100, p. 345—376.
25. Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics. Edinburg — London, 1960. 365 p.
26. Ford E. B. Polymorphism and taxonomy.— In: The New Systematics. Oxford: Clarendon Press., 1940, p. 461—503.
27. Green E. L., Russel W. L. A difference in skeletal type between reciprocal hybrids of two inbred strains of mice (C57BLK and C3H).— Genetics, 1951, v. 36, p. 641—651.
28. Grewal M. S. The rate of genetic divergence of sublines in the C57BL strain of mice.— Genet. Res., 1962, v. 3, p. 226—237.
29. Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. I. Minor variations of the vertebral column.— J. Genet., 1950, v. 50, p. 112—141.
30. Grüneberg H. The genetics of a tooth defect in the mouse.— Proc. Roy. Soc. (B)., 1951, v. 138, p. 437—451.
31. Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continious variations.— J. Genet., 1952, v. 51, p. 95—114.
32. Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants.— J. Genet., 1955, v. 53, p. 515—535.
33. Grüneberg H. The Pathology of development. Oxford: Blackwell, 1963. 309 p.
34. Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits.— J. Mammal., 1980, v. 61, N 3, p. 436—448.
35. Irmer S., Wissdorf H. Osteologishe Befunde an den Knochen des Hirnschädels bei der Mongolischen Rennmaus, *Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867) im Vergleich zu den *Ossa cranii* des Syrischen Goldhamsters, *Mesocricetus auratus* (Waterhause, 1840) und denen bei der Laboratoriummaus *Mus musculus* (Linne, 1758).— Z. Versuchstierkd, 1980, Bd 22, H. 3, S. 179—192.

36. Mather K. Biometrical genetics. London: Methuen, 1949, 162 p.
37. 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.
38. Patton J. L., Yang S. Y., Myers P. Genetic and Morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galápagos Archipelago, Ecuador.— Syst. Zool., 1975, v. 24, N 3, p. 296—310.
39. Rees J. W. Morphological variation in the cranium and mandible of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): a comparative study of geographical and four biological distances.— J. Morphol., 1969, v. 128, p. 95—112.
40. Searle A. G. The genetics and evolution of threscold characters.— Proc. cent. biocenot. Congr., Singapore, 1960, p. 220—224.
41. Sjovold T. Non-metrical divergence between skeletal populations; the theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's mean measure of divergence.— Ossa, 1977, v. 4, p. 1—133.
42. Truslove G. M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXX. A search for correlations between some minor variants.— Genet. Res., 1961, v. 2, p. 431—438.
43. Truslove G. M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. V. "Interfrontal" and "parted frontals".— J. Genet., 1952, v. 51, p. 115—122.