На правах рукописи

**ВАСИЛЬЕВА Ирина Антоновна**

# ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГОМОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГРЫЗУНОВ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ

03.00.08 - зоология
03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург - 2006

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный консультант — академик РАН, доктор биологических наук, профессор Большаков Владимир Николаевич

Официальные оппоненты: член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор Смирнов Николай Георгиевич

доктор биологических наук, профессор Сергеев Владимир Евгеньевич

доктор биологических наук, профессор Стариков Владимир Павлович

Ведущая организация — Институт систематики и экологии животных СО РАН

Защита состоится "06" июня 2006 г. в 11 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. Факс: (343) 260-82-56

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "30" апреля 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук Нифонтова М.Г.

# ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблема гомологии, традиционно являющаяся ключевой проблемой морфологии, эволюционной теории и систематики, прямо связана с решением проблемы вида (Майр, 1947, 1968, 1971; Remane, 1955, 1956; Бляхер, 1965; Brigandt, 2002) и становится вновь актуальной при формировании нового направления эволюционной биологии, основанного на объединении достижений молекулярной биологии, биологии развития и сравнительной морфологии (Гилберт и др, 1997; Hall, 2000; Roberts, 2001; Love, Raff, 2003). В основе этого направления, названного эволюционной биологией развития (Evolutionary developmental biology), или сокращенно - «Evo-Devo», лежат представления об эпигенетических ограничениях и направленности филогенеза (Уоддингтон, 1964, 1970; Alberch, 1980; Developmental constraints..., 1985), которые, в частности, были положены и в основу эволюционной теории «прерывистого равновесия» (Gould, 1977; Gould, Eldredge, 1977; Eldredge, Cracraft, 1980). В конце XX века возникли новые научные направления: молекулярная систематика (геносистематика) и молекулярная филогенетика (генофилетика). В этой связи назрела необходимость объединения результатов, полученных новыми методами, с традиционными, классическими, главным образом, морфологическими методами (Rudel, Sommer, 2003; Павлинов, 2004, 2005а, б; Шаталкин, 2005; Воробьева, 2005).

Параллельно происходит реабилитация типологических подходов (Мейен, 1988; 1990; Шаталкин, 1988, 2002; Любарский 1996, 1998; Раутиан, 2001), обосновывающих представление об объективности таксономических категорий не только видового, но и надвидового уровня и естественности иерархической системы организмов в целом. Возрождаются взгляды А.А. Любищева (1982) и В.Н. Беклемишева (1994), неоднократно подчеркивавших номотетические аспекты систематики и теории эволюции и в том числе огромное методологическое значение закона гомологических рядов Н.И. Вавилова (1920). На недооценку эвристической роли закона Вавилова и дополняющего его правила родственных отклонений Н.П. Кренке (1933-1935) также указывал и С.В. Мейен (1988). В этой связи актуальной становится разработка новых концепций и методологических подходов к изучению явлений гомологической изменчивости на разных уровнях таксономической иерархии. Особый интерес при этом приобретает эволюционно-экологический аспект рассмотрения проблемы (Шварц, 1980; Северцов, 1990), который позволяет приблизиться к выявлению адаптивных морфологических преобразований гомологичных структур у близких

видов и оценить соотношение случайности и закономерной направленности процесса морфологической диверсификации. В немалой степени этому способствовали выполненные на разных группах организмов исследования в области популяционной морфологии и фенетики популяций (Яблоков, 1978, 1980, 1982; Большаков и др., 1980; Яблоков, Ларина, 1985; Васильев, 1988, 1996, 2004).

У грызунов к признакам, проявляющим гомологическую изменчивость, традиционно относят особенности строения зубной системы (Воронцов, 1966, 1967; Шевырева, 1976, 1983; Ангерманн, 1973; Малеева, 1976; Большаков и др., 1980). Второй категорией признаков, подверженных гомологической изменчивости, являются так называемые неметрические вариации в строении скелета и черепа, первоначально выявленные при исследовании линейных мышей (Gruneberg 1950, 1951, 1952, 1963; Deol, 1955 и др.), а в дальнейшем обнаруженные в природных популяциях домовой мыши и у других видов грызунов (Berry, 1963, 1964; Berry, Searle, 1963 и др.).

Цель работы заключается в изучении закономерностей гомологической изменчивости морфологических признаков и эволюционной дивергенции форм грызунов разного уровня таксономической иерархии: от внутривидовых группировок до таксонов надвидового ранга в свете эпигенетических и эволюционно-экологических представлений.

Задачи исследования: 1. Провести теоретический анализ проблем гомологической изменчивости на основе сведений об истории и современном состоянии представлений о гомологии и аналогии в морфологии, систематике и эволюционной теории. 2. Выполнить процедуру гомологизации неметрических признаков черепа у представителей отряда грызунов (Rodentia) в пределах подсемейств Arvicolinae и Cricetinae, а также некоторых представителей мышиных (Muridae). Выявить внутривидовые и межвидовые параллельные ряды (рефрены) гомологической изменчивости морфотипов зубов и фенов неметрических признаков черепа грызунов. Составить каталог гомологичных неметрических признаков грызунов для оценки уровня эпигенетической дивергенции сравниваемых форм. 3. На примере генетически однородных инбредных линий мышей провести сравнительный экспериментальный анализ устойчивости проявления разных категорий морфологических признаков к средовым воздействиям в процессе развития, включая морфометрические и неметрические характеристики скелета. Оценить влияние некоторых техногенных факторов на устойчивость частот встречаемости фенов неметрических признаков в природных популяциях грызунов. 4. Провести фенетический анализ эпигенетической дивергенции видов-двойников обыкновенной полевки

*Microtus arvalis* sensu lato: *M. rossiaemeridionalis* и *M. arvalis* (форма «obscurus»), а также ряда близких форм грызунов спорного таксономического ранга (подроды *Neodon* и *Aschizomys*) в свете проблемы географического формообразования. 5. Изучить уровни эпигенетической дивергенции грызунов разных таксономических рангов от подвидов до подсемейств на примере представителей Arvicolinae и Cricetinae. Сопоставить эффективность методов фенетического и кладистического анализа таксономических отношений надвидовых таксонов ранга род/подрод при использовании неметрических признаков. 6. Выявить эволюционно-экологические закономерности морфологической дивергенции видов с разной экологической специализацией.

Научная новизна и теоретическая значимость. Разработаны оригинальные подходы к изучению гомологичных фенов неметрических пороговых признаков скелета млекопитающих с позиций эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина (1988) в сочетании с представлениями о гомологических рядах в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова и правилом родственных отклонений Н.П. Кренке. Для оценки эпигенетической дивергенции разработана новая технология многомерного анализа индивидуальных фенетических композиций, позволяющая визуализировать эпигенетическую изменчивость (эпигенетический ландшафт) естественных групп особей. В лабораторных экспериментах на линейных мышах обнаружена высокая устойчивость системы частот фенов неметрических признаков к средовым факторам различной природы. Составлены дискриминантные ключи для индивидуальной диагностики ряда видов и форм спорного таксономического ранга. Впервые с использованием многомерного анализа индивидуальных фенетических композиций проведена успешная дискриминация видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* и выявлена общая картина филогеографических взаимосвязей в подродах *Ashizomys* и *Neodon*. На основе гомологизации фенов неметрических признаков черепа грызунов впервые оценены уровни эпигенетической дивергенции между 44 видами и внутривидовыми формами в подсемействах Arvicolinae и Cricetinae. Показано, что иерархия сходственных отношений изученных таксонов, полученная на основе сравнительного анализа частот фенов, в большой степени соответствует их системе, построенной на основе классических морфологических и палеонтологических данных. Многомерный анализ частот гомологичных фенов у таксонов с разной экологической специализаций подтвердил существование экологических рядов форм, связанных с обитанием в высоких широтах, горных ландшафтах, увлажненных местообитаниях, что

указывает на существование общих эволюционно-экологических факторов, обусловливающих единые параллельные пути адаптивных изменений комплексов гомологичных морфологических структур у таксонов со сходными экологическими нишами.

Практическая значимость результатов. Разработанная технология многомерного фенотипирования таксонов по индивидуальным фенетическим композициям неметрических признаков скелета грызунов может быть использована при решении конкретных эволюционно-экологических и таксономических проблем, связанных с диагностикой рецентных и ископаемых популяций животных. Автором предложены важные в практическом отношении методы фенетического мониторинга популяционных нарушений морфогенеза у групп организмов, обитающих в условиях техногенного загрязнения окружающей среды. Результаты исследований были внедрены в виде экспертных заключений при выполнении научно-хозяйственных договоров с Администрациями Свердловской и Оренбургской областей при экологической оценке отдаленных последствий радиоактивного загрязнения в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) и Тоцкого полигона, а также при написании отчетов о выполнении заданий по Государственной программе «Экологическая безопасность России».

Основные положения, выносимые на защиту:

1. На примере грызунов подсемейств Arvicolinae и Cricetinae разработаны концептуальные основы оценки уровня эпигенетической дивергенции между таксонами разного иерархического ранга на базе многомерного изучения гомологичных дискретных вариаций неметрических пороговых признаков скелета (фенов). Данные о встречаемости фенов и индивидуальных фенетических композиций содержат интенсивный филогенетический сигнал, их многомерный анализ обеспечивает высокую эффективность индивидуальной диагностики инбредных линий, видов-двойников и представителей спорных таксонов (процедура фенотипирования), позволяет реконструировать генеалогические, филогеографические и филогенетические связи, причем в ряде случаев более эффективно по сравнению с другими морфологическими методами.

2. В пределах семейства Cricetidae сходная экологическая специализация разных таксонов к обитанию в высоких широтах, горных ландшафтах и увлажненных местообитаниях сопровождается параллельными изменениями комплексов гомологичных морфологических структур (фенетических композиций), что указывает на существование общих морфогенетических (эпигенетических) механизмов, обусловливающих параллелизм адаптивных морфологических реакций в ответ на сходные экологические требования.

Апробация работы. Результаты работы были доложены и представлены на I и III Всесоюзных совещаниях по фенетике популяций (Саратов, 1976; Саратов, 1985), II и IV Всесоюзных школах по горным млекопитающим (Свердловск, 1977; Нальчик, 1987), XIV Международном генетическом конгрессе (Москва, 1978), на III, IV, V, VI и VII Съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982, 1986, 1990, 1997, 2003), Всесоюзном совещании «Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих» (Пущино, 1983), VI и VII Всесоюзных совещаниях по грызунам (Ленинград, 1984; Нальчик, 1988), XI Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы севера» (Якутск, 1986), на Всесоюзном совещании «Проблемы эволюции» (Москва, 1989); Международном совещании «Эволюционные и генетические исследования млекопитающих» (Владивосток, 1990), Международном совещании «Структурно-функциональное и видовое разнообразие млекопитающих в экосистемах» (Киев, 1992); II и IV Международных симпозиумах «Экологическая генетика млекопитающих» (Лодзь, Польша, 1994 и Вена, Австрия, 1998), 5 Международной конференции «Грызуны и пространство» (Рабат, Марокко, 1995), Научно-практическом совещании «Новые методы исследования природных популяций» (Москва, 1995), II и IV Европейских конгрессах по млекопитающим (Саутгемптон, 1995; Брно, 2003), Международном симпозиуме «Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных» (Москва, 2000), Международной конференции «Экологические проблемы горных территорий» (Екатеринбург, 2002), Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2004), Всероссийской научно-практической конференции «Экология промышленного региона и экологическое образование» (Нижний Тагил, 2004), VI и VIII Всероссийских популяционных семинарах (Нижний Тагил, 2002; Нижний Новгород, 2005).

Публикации. По материалам исследований опубликовано 63 работы, из них 5 монографий в соавторстве, 13 статей в рецензируемых научных журналах (3 в зарубежных изданиях и 10 в списке, рекомендованном ВАК).

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка цитированной литературы и приложения (таблицы и рисунки). Общий объем диссертации 697 стр., включая 477 стр. машинописного текста, 91 таблиц, 139 рисунков. Список литературы содержит 680 работ, в том числе 258 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Теоретический анализ проблем гомологии и гомологической изменчивости

*1.1.* В данном разделе дается краткий очерк истории представлений о гомологии и аналогии в сравнительной анатомии и морфологии.

*1.2.* Приводится конструктивно-морфологическая классификация морфологических соответствий (Мамкаев, 2001) и обсуждается противопоставление «топографической» и «филогенетической» гомологии (Rieppel, 1980, 1988, 1990), «трансформационной» и «таксической» гомологии (Patterson, 1982; Шаталкин, 2002), «первичной» и «вторичной» гомологии (Pinna de, 1991).

*1.3.* Обсуждается проблема тождественности признаков при сравнении разных видов и критерии гомологизации: одинакового положения сравниваемых органов – «критерий положения», их одинакового строения – «критерий специального качества» и наличие переходных форм между сопоставляемыми органами – «критерий непрерывности» (Remane, 1956). Дается описание «тестов оценки гомологии», с помощью которых можно проверять истинность или ложность гипотез о гомологии (Patterson, 1982; Pinna de, 1991).

*1.4.* Рассматриваются современные концепции гомологии и ее определения (Brigandt, 2002). Традиционная концепция определяет гомологию как «сходство, унаследованное от общих предков», а аналогию как «независимо приобретенное сходство». В основу кладистических реконструкций положена филогенетическая концепция гомологии, суживающая понятие гомологии до апоморфии. Обуждаются также самые современные концепции гомологии: информационная (Van Valen, 1982), биологическая (Wagner, 1989), развитийная (Roth, 1984) и эпигенетическая (Stridter, 1998).

*1.5.* В данном разделе обсуждаются номотетические подходы к проблеме гомологической изменчивости, приводятся формулировка закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (1920), его прогностические возможности, а также формулировка закона родственных отклонений Н.П. Кренке (1933-1935) в связи с явлением феногенетической изменчивости. Особое внимание уделено обзору представлений о транзитивном полиморфизме, мероне и рефрене (Мейен, 1978, 1988; Meyen, 1978). Обосновывается, что мелкие вариации в строении скелета грызунов (фены) по своей природе полностью подходят под понятия феногенетической изменчивости и транзитивного полиморфизма.

## Глава 2. Очерк материалов и методов

***2.1. Общая характеристика изученного материала.*** Работа опирается на морфометрические и фенетические исследования музейных коллекционных материалов по грызунам, а также собственных краниологических коллекций, собранных во время экспедиций с 1972 г. по 2003 гг. на Среднем и Южном Урале, в Южном Предуралье и Зауралье, а также в Северном Казахстане. Общий объем материала в работе составил 14514 экз. по 62 видам грызунов разных таксонов. Основные исследования проведены на грызунах подсемейств Arvicolinae, Cricetinae, Murinae. Дополнительно использованы небольшие серии черепов других таксонов (Sciuridae, Myoxidae, Gerbillidae) для гомологизации ряда морфологических признаков (более 300 экз.). Наряду с данными по природным популяциям проанализированы экспериментальные материалы, полученные по лабораторным колониям ряда видов полевок и их гибридов (4223 экз.) В разведении и содержании лабораторных колоний памирских, арчевых, лемминговидных и большеухих полевок автор принимала непосредственное участие совместно с А.В. Покровским и И.А. Кузнецовой. Вместе с выборками, представляющими разные виды грызунов, изучены материалы по ряду внутривидовых форм: от смежных популяций до дифференцированных подвидов и спорные таксоны в составе подродов *Aschizomys* и *Neodon*, видовой статус которых не является в настоящее время общепринятым.

Особое место в работе занимают экспериментальные исследования по оценке устойчивости проявления фенов неметрических признаков скелета у линейных мышей. Рассмотрены экспериментальные материалы по изучению воздействия ряда средовых факторов на морфогенез скелета (главным образом черепа) мышей линий BALB/c, CBA, BC (гибридной по происхождению линии от самки BALB/c и самца CBA), полученные совместно с Н.М. Любашевским, В.И. Стариченко и А.Г. Васильевым (2545 экз.). С этой целью проведено несколько серий экспериментов, организованных совместно с В.И. Стариченко и Н.М. Любашевским (1983-1989 гг.) в виварии ИЭРиЖ УрО РАН. Стрессорами материнского организма служили изменение состава диеты в разные периоды эмбриогенеза и выкармливания потомков, а также температурные, химические и гормональные воздействия. Наряду с собственными материалами использовали коллекционные материалы зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН, а также материалы, любезно предоставленные для исследований коллегами из разных научных учреждений: Зоологического музея МГУ, Москва; Зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН и вивария ИЦиГ СО РАН, Новосибирск; Института при-

кладной экологии Севера СО РАН, Якутск; ИБПС ДВО РАН, Магадан; БПИ ДВО РАН, Владивосток.

***2.2. Основные методы и подходы, использованные в работе.*** Относительный возраст грызунов определяли по комплексу признаков, учитывая степень стертости жевательной поверхности зубов, скульптурированность черепа и формирование ряда дефинитивных структур и пропорций черепа. У корнезубых грызунов учитывали стадию формирования корней зубов (Кошкина, 1955; Тупикова и др., 1970), у аризодонтных – по степени зрелости черепа (Башенина, 1953; Ларина, Лапшов, 1974). Для оценки краниометрических различий использовали в различном сочетании 7-10 стандартных промеров черепа (Виноградов, Громов, 1952; Млекопитающие фауны СССР..., 1963 и др.). Для целей геометрического морфометрического анализа проводили оцифровку изображений правых и левых нижнечелюстных ветвей (линейные и рэндомбредные мыши), а также жевательной поверхности коренных зубов полевок (*Microtus* и *Alticola*).

Обнаруженные при классификации фены учитывали на левой и правой сторонах черепа отдельно как «наличие» или «отсутствие», а частоты встречаемости билатеральных признаков вычисляли на основе общего числа изученных сторон, где наблюдение признака было возможным. При индивидуальном подходе к анализу изменчивости фенов предварительно проводили многомерную ординацию объектов (сторон особей) методом главных компонент, а затем по значениям ординат индивидуальных антимерных композиций проявлений фенов выполняли дискриминантный анализ сравниваемых таксонов (Популяционная феногенетика..., 2003; Васильева и др., 2005). Дискриминантный анализ, выявляя наиболее устойчивые видоспецифичные индивидуальные композиции фенов, позволил по их координатам визуализировать «эпигенетические ландшафты» видов и оценивать степень их эпигенетической дивергенции, используя квадрат расстояния Махаланобиса ($D^2$).

При популяционном фенетическом анализе оценивали связь признаков с возрастом, полом, друг с другом и размерами тела, что позволило, удалив зависимые признаки, избавиться от влияния этих факторов при дальнейших сравнениях. Фенетические дистанции (MMD) между выборками и их стандартные отклонения (MSD) рассчитывали по формулам, предложенным Хартманом (Hartman, 1980). Для ординации сравниваемых групп и графической визуализации отношений их сходства на плоскости применяли многомерное неметрическое шкалирование матриц фенетических MMD-дистанций. В качестве основного метода кластерного анализа использовали метод невзвешенного попарного среднего связывания –

UPGMA (Sneath, Sokal, 1973), однако применяли при этом разные методы оценки дистанций между таксонами: фенетические MMD-дистанции, расстояние М. Неи (Nei, 1972), а также евклидово расстояние, расстояние Брэй-Куртиса, индекс Мориситы и расстояние Кавалли-Сфорца (Hammer et al., 2005), а также меру сходства, основанную на коэффициентах корреляции Пирсона.

Использовали методы парсимонической кладистики и метод наибольшего правдоподобия (Maximum Likelihood), реализованные в программах PAST 1.34 (Hammer, 2005) и PHYLYP 3.6b (Felsenstein, 2002). Состояния признаков – фены – кодировали целыми числами 0 и 1 или использовали их относительные частоты. Фены, обнаруженные у представителей Cricetinae, рассматривали как плезиоморфные состояния, а те, которые встречались только у видов Arvicolinae, определили в качестве апоморфных. Для упорядочивания рядов гомологичных фенов в таксон-признаковом пространстве применили процедуру нефиксированной многомерной сериации матрицы наличия и отсутствия признаков по алгоритму Броуэра-Кайла (Brower, Kyle, 1988). Использовали также методы геометрической морфометрии, которая обеспечивает возможность избавиться от влияния общих размеров объектов и проводить сравнение только их формы и закономерностей ее изменчивости (Bookstein, 1991, Rohlf, 1999; Павлинов, Микешина, 2002). Статистическую обработку материала, как рутинную, так и многомерную, проводили на основе пакетов прикладных программ Statistica 5.5., NTSYS-pc 1.1-1.40/440 (Rohlf, 1988), PHEN 3.0 (Васильев, 1995), PAST 1.34. (Hammer et al., 2005), TPS 1.42 (Rohlf, 2005).

## Глава 3. Гомологическая изменчивость морфологических структур черепа грызунов.

Одним из методологических принципов исследования является разграничение признаков и их состояний – фенов. Вслед за Н.И. Вавиловым мы также различаем условно константную часть фенотипа, или «радикал» и его изменчивую, полиморфную часть, представленную определенным набором фенов неметрических признаков (разным в каждом конкретном случае именно из-за перехода части признаков в константное, фиксированное состояние, т.е. в радикал). Именно «отклонения» от радикала, даже очень редкие – аномалии или тераты (уродства), в соответствии с правилом Кренке позволяют связать «норму» и «аномалию» в один полиморфный признак – «мерон» Мейена – как разные его состояния, а затем искать повторяющиеся ряды состояний у близких видов – «рефрены». Гомологичными при этом считаются прежде всего состо-

яния одного мерона-признака, а следовательно, и сами признаки у разных видов – рефрены, как проявление специальной гомологии. Гомологизация состояний позволяет сравнивать таксоны разного ранга по частотам их проявления и тем самым оценивать дивергенцию между ними. При этом подходе полиморфное состояние признака у одних таксонов оказывается гомологичным их мономорфному состоянию у других (в случае фиксации одного из состояний), это означает, что в операциональный набор фенов вовлекается часть свойств радикалов видов, играющих в этом случае роль своеобразных таксономических (мало изменчивых) признаков. Важным свидетельством гомологии является одновременное проявление альтернативных состояний на разных сторонах одной и той же особи.

***3.1. Гомологические ряды изменчивости рисунка жевательной поверхности щечных зубов полевок.*** Зубная система грызунов демонстрирует множество примеров параллелизмов (Воронцов, 1966; 1967; Агаджанян, 1976; 2003; Шевырева, 1976, 1983). У многих таксонов проявляются гомологичные ряды изменчивости зубов. Разные виды и роды полевок демонстрируют параллельные ряды морфотипической изменчивости зубов, причем ее системный характер обусловливает возможность находить закономерные повторения у разных таксонов в виде транзитивного полиморфизма в понимании С.В. Мейена (1988). В данном случае параллелизм изменчивости является не конвергентным сходством, а сохранением системных свойств развития при дивергенции форм, основанным на унаследовании ими исходно общей эпигенетической системы. При описании изменчивости зубов принято выделять «морфотипы», под которыми обычно понимаются определенные композиции элементов структуры жевательной поверхности (Малеева, 1972, 1976; Большаков и др., 1973, 1975, 1980; Малеева, Попова, 1975; Васильева, 1978 а, б; Круковер, 1989; Поздняков, 1995; Ковалева и др., 2002). Форма жевательной поверхности при этом рассматривается как сочетание относительно независимых вариаций признаков, часть из которых имеет количественную природу изменчивости, а другая может быть представлена дискретными структурами. В работе рассмотрены примеры практического использования гомологических рядов изменчивости состояний признаков зубов полевок в их сочетаниях (композициях) для описания специфики таксонов разного иерархического ранга на примере некоторых изученных форм Сочетание и взаимное пересечение многих гомологических рядов морфотипической изменчивости зубов позволяет уловить различия в структуре составляющих их меронов и выявить таксономическую иерархию, опираясь на частотную представленность элементов их морфотипических рефренов.

***3.2. Гомологические ряды неметрических признаков у грызунов.*** Мелкие дискретные вариации в строении черепа млекопитающих описаны на линейных мышах английскими генетиками как «квазинепрерывные вариации» (quasicontinuous variations), имеющие полигенную природу с пороговым механизмом проявления в фенотипе (Gruneberg, 1952а, б, 1955, 1963; Searle, 1954 а, б; Deol, 1955; и др.). Берри и Сиэл (Berry, Searle, 1963) отнесли их к особой категории «эпигенетического полиморфизма» и провели сравнительный анализ их встречаемости 55 вариаций у 10 видов грызунов, относящихся к трем подотрядам Sciuromorpha, Myomorpha и Hystricomorpha (систематика по Simpson, 1945). Н.И. Лариной и И.В. Ереминой (1988) была предпринята попытка создания каталога фенов неметрических признаков черепа для отряда грызунов в целом на уровне родов (63 рода из 17 семейств). Это наиболее полная сводка и была принята нами за основу при разработке рабочего каталога неметрических признаков. Во многих случаях для правильной гомологизации структур достаточно простого визуального сравнения с применением первых двух критериев по Ремане (1955): локализации («критерия положения») и внешнего вида («критерия специального качества»). Иногда процедура гомологизации становится проблематичной, особенно это касается строения крылоклиновидного (алисфеноидного) отдела черепа и структурных композиций костных элементов, разделяющих овальное и круглое отверстия. В этой связи выполнено специальное сравнительно-морфологическое исследование и установлен транзитивный полиморфизм семи костных элементов алисфеноидного отдела черепа грызунов, которые с достаточной надежностью гомологизированы нами у представителей всех рассмотренных таксонов грызунов разного ранга от видов до подотрядов. В итоге этого исследования составлена общая схема архитектоники фрагмента клиновидного отдела в области расположения овального и круглого отверстий. В результате гомологизации состояний неметрических признаков (фенов) у разных видов грызунов был составлен их общий каталог для хондральных и покровных костей. Общее число гомологичных признаков составило 126, а их состояний (фенов) – 281. Для сравнительно-фенетического анализа видов Cricetidae было отобрано 107 признаков. Сравнивали 45 выборок, представляющих 39 видов, из которых 36 видов представляли подсемейство Arvicolinae. В качестве внешней группы использованы три вида подсемейства Cricetinae, относящиеся к разным родам. Для оценки качественного фенетического разнообразия таксонов провели анализ характера распределения фенов по таксонам с применением процедуры

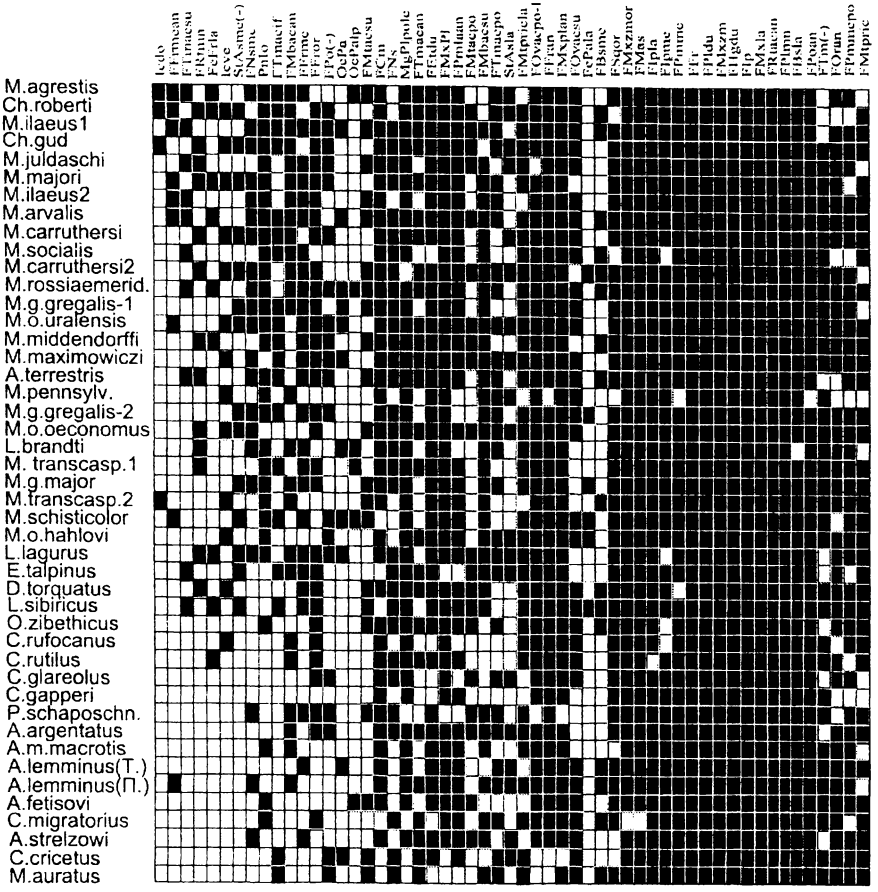
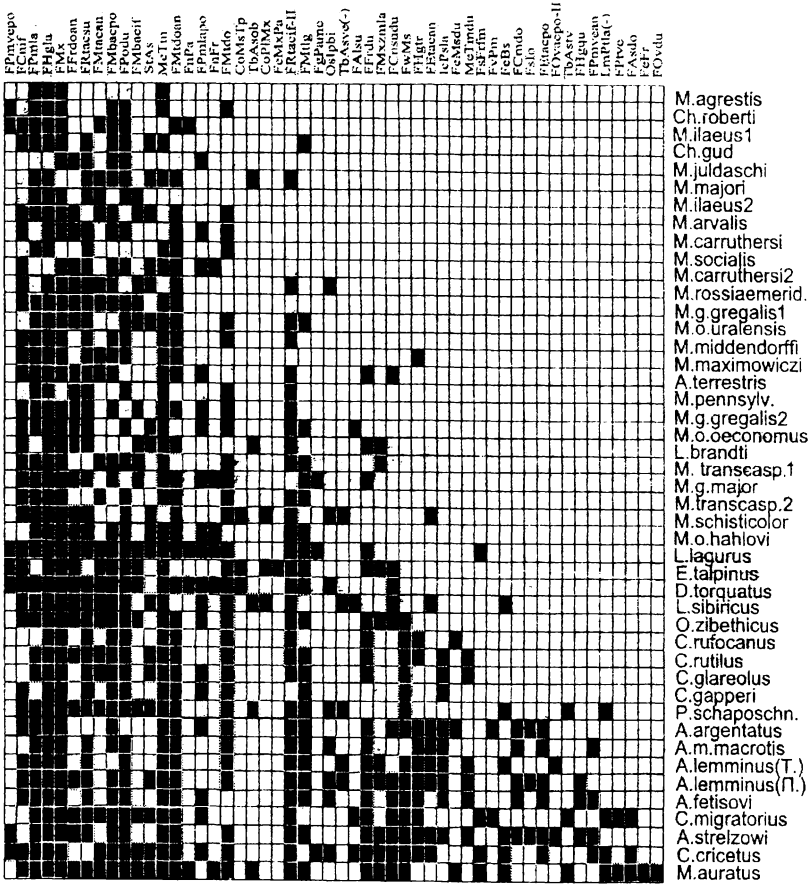



*Рис. 1. Распределение фенов 107 неметрических пороговых признаков черепа по таксонам грызунов после выполнения процедуры многомерной нефиксированной сериации (unconstrained seriation) соотношений таксон-признак методом Броуэра-Кайла.*




*Продолжение рис. 1.*

многомерной нефиксированной сериации соотношений таксон-признак методом Броуэра-Кайла (Brower, Kyle, 1988). В алгоритм метода заложен поиск взаимной упорядоченности двух множеств – множества признаков и множества содержащих их выборок. Результаты этой процедуры отражены на рисунке (рис. 1.). Распределение фенов по таксонам и зависящее от него распределение таксонов по представленности фенов оказалось упорядоченным. На диаграмме прослеживается отчетливый тренд встречаемости фенов от левого верхнего угла таблицы к правому нижнему. При этом сверху вниз изученные виды и внутривидовые формы «выстроились» в соответствии с их принадлежностью, во-первых, к подсемействам – Arvicolinae вверху, Cricetinae – внизу, во-вторых, – к соответствующим трибам, в соответствии с их составом, принятым в системе И.Я Павлинова (2003). Диаграмма, представляющая частотную наполненность того же спектра фенов у изученных таксонов, также демонстрирует эту закономерность.

Выявленная закономерность качественного и количественного фенетического разнообразия изученного множества таксонов наглядно иллюстрирует гомологические ряды изменчивости изученной системы признаков в понимании Н.И. Вавилова и указывает на перспективность их применения для оценки уровней эпигенетической дивергенции таксонов разного ранга уже с применением количественных оценок, основанных на частотах встречаемости фенов.

## Глава 4. Экспериментальный анализ устойчивости морфологических признаков линейных мышей к средовым воздействиям в процессе развития.

Цель данного раздела работы заключалась в сравнительном изучении разных систем морфологических признаков к средовым воздействиям на разных этапах онтогенеза на примере линейных мышей. Одновременно сравнивали эффективность различных методов количественной обработки морфологических данных.

***4.1. Структура экспериментов, проведенных на линейных мышах.*** Экспериментальное изучение влияния условий пренатального и раннего постнатального развития на изменчивость потомства мышей нескольких линий проведено совместно с В.И. Стариченко, Н.М. Любашевским и А.Г. Васильевым (Экспериментальное изучение..., 1986; Сравнение устойчивости..., 1988; Васильев и др, 1992; Стариченко и др., 1993). Воздействия осуществляли на беременных и лактирующих

самок, а о его эффективности судили на основе изучения их потомства. В 6 опытах изучено влияние температурных, гормональных, химических и трофических (несбалансированная диета) факторов на проявление морфометрических и неметрических признаков. В каждой серии опытов параллельно с экспериментальными группами для каждой линии имелась контрольная группа. Всего изучено 55 выборок. Для сравнения изучены интактные животные 7 линий и группа нелинейных мышей. Общий объем изученного материала составил 2545 экз.

***4.2. Анализ изменчивости массы и размеров интактных и экспериментальных групп мышей разных линий.*** В качестве интегрального показателя реакции животных на примененные воздействия внешней среды использовали массу тела зверьков в 45-дневном возрасте. В группах с применением температурных, химических и гормональных факторов (опыт 1) масса тела экспериментальных животных линии BALB/C снижалась на 5-10 % по сравнению с контрольными. В опытах, связанных с изменением диеты матери (опыты 3 – 5), при питании сухими зернами овса отмечено 2-2,5 кратное снижение массы тела потомков (Экспериментальное изучение..., 1986; Стариченко и др., 1993). Поскольку наиболее выраженный внешний эффект был получен в опытах с несбалансированной диетой, именно на одном из них (опыт 4) прослежена реакция морфометрических и неметрических признаков на одни и те же средовые воздействия. Опыт поставлен параллельно на трех линиях: BALB/c, CBA и BC, в каждой из них закладывалась контрольная и по две экспериментальных группы «овес1» (диета из овса в виде сухих зерен и воды в течение всего срока беременности и лактации) и «овес2» (то же, но после родов самки переводились на нормальный рацион).

***4.3. Многомерный морфометрический анализ размеров и формы нижней челюсти экспериментальных групп линейных мышей.*** Изучение влияния указанных выше факторов на размеры и форму нижней челюсти проводили на основе дискриминантного анализа 13 промеров по методу Фестинга (Сравнение устойчивости..., 1988; Васильев и др., 1992в). Показано, что форма нижней челюсти довольно жестко детерминируется генотипическими факторами и относительно более устойчива к действию средовых факторов, чем ее общие размеры, которые больше подвержены влиянию условий среды, в частности, сильно зависят от качества материнской диеты в период лактации.

***4.4. Оценка устойчивости формы нижней челюсти к средовым воздействиям в процессе индивидуального развития методами геометрической морфометрии.*** На основе краниологического материала

той же четвертой серии опытов предпринята попытка более строгого разграничения влияния межлинейных (генотипических) и экспериментальных (средовых) факторов на форму нижней челюсти при исключении прямых размерных эффектов с использованием методов геометрической морфометрии. С помощью этой технологии выявлена специфика формы мандибулы у гибридной линии BC по сравнению с родительскими линиями, а также ее изменение во всех линиях при воздействии стрессирующего фактора в пренатальный период, что не было выявлено при обычном морфометрическом подходе. Геометрическое сравнение выборок шести линий позволило безошибочно диагностировать их по форме нижней челюсти.

***4.5. Устойчивость неметрических признаков скелета линейных мышей к экспериментальным воздействиям на разных стадиях пренатального и раннего постнатального развития.*** Установлено, что температурные, гормональные и химические факторы (Опыт 1) хотя и приводят к статистически значимым изменениям частот фенов некоторых неметрических признаков в экспериментальных выборках по сравнению с контрольными, однако усредненные различия между контрольными и экспериментальными выборками, выраженные в единицах средних фенетических MMD-дистанций, почти на порядок меньше межлинейных (Экспериментальное изучение..., 1986). Большое число изученных контрольных и экспериментальных групп трех линий BALB/c, CBA и BC, позволило провести сравнение линий, когда в качестве наблюдений выступают не отдельные особи, а целые выборки. Можно видеть (рис. 2), что, несмотря на весьма серьезные средовые воздействия, линии устойчиво сохраняют специфический паттерн частот фенов. Устойчивое сохранение линиями своих особенностей, обусловленных эпигенетическими порогами, указывает на генотипическую природу этих различий, оцененных по комплексу фенов неметрических признаков черепа. На материалах одной и той же серии опытов на основе ранговой корреляции Спирмена между значениями матриц дистанций, полученных по разным категориям признаков, была установлена высокая конгруэнтность фенетических и «геометрических» дистанций. Сопоставление уровней эпигенетической дивергенции имевшихся в нашем распоряжении линий с литературными сведениями об их генеалогических связях (Wayne, O'Brien, 1986) показало, что иерархия фенетических отношений между выборками хорошо согласуется с их генеалогией и относительным возрастом.

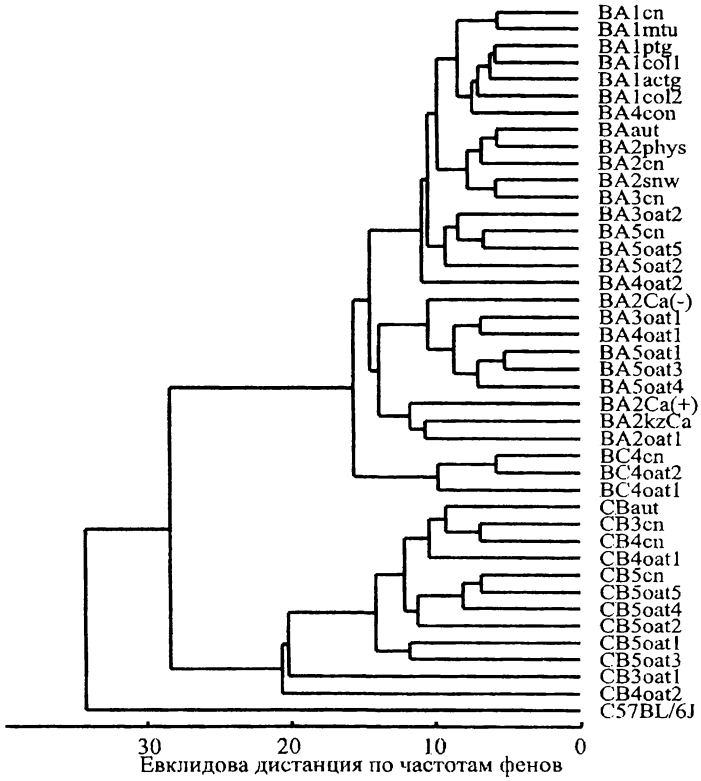



*Рис. 2. Кластерный анализ частот встречаемости фенов 27 неметрических признаков в контрольных и экспериментальных группах линий BALB/c, CBA и BC и внешней группы - линии C57BL/6J (Cn - контроль, цифра - номер опыта)*

## Глава 5. Эпигенетическая дивергенция видов-двойников обыкновенной полевки.

Яркий пример двойников у грызунов - комплекс видов обыкновенной полевки в широком понимании *Microtus arvalis* sensu lato. В настоящее время в группе выделяется 6 видов, ранее считавшихся единым видом – обыкновенной полевкой (Булатова, Голенищев, 2003). При этом всегда подчеркивалась практическая невозможность диагностики *M. arvalis* и **M.**

*rossiaemeridionalis* по признакам, традиционно используемым в систематике полевок. Применение для их различения дискриминантного анализа экстерьерных и краниометрических признаков дало возможность определять виды с точностью около 75-80% (Мейер, Дитятев, 1989), одонтометрических признаков – до 87% (Маркова и др., 2003). Проблема диагностики двойников актуальна для Урала, где совместно обитают восточноевропейская полевка и восточная форма обыкновенной полевки (форма «obscurus»).

Цель данного раздела работы состояла в выявлении степени эпигенетической дивергенции популяций восточноевропейской и обыкновенной полевок, обитающих на территории Урала, и в поиске фенетических критериев их диагностики. Изучены коллекционные материалы *Microtus arvalis obscurus* Eversmann 1841 (2n = 46, $NF_A$ = 68) и *M. rossiaemeridionalis* Ognev 1924 (2n = 54, $NF_A$ = 56). В качестве внешней группы для оценки масштаба различий взят близкий вид из группы «arvalis» – илийская полевка *Microtus ilaeus* Thomas, 1912 (2n = 54 и NF = 78).

Обучающими группами послужили выборки из лабораторных колоний и природных популяций видов-двойников, кариотипическая принадлежность которых была определена под руководством проф. Э.А. Гилевой. Некариотипированые выборки рассматривались как свободные тест-группы при проведении видовой диагностики. Всего изучено 15 выборок черепов видов-двойников, общим объемом 407 экз. и 57 экз. илийской полевки. Выявлено 44 неметрических признака, однако ни одного диагностического, т. е. фиксированного у видов в альтернативных состояниях, не обнаружено. Кластерный анализ попарных межвыборочных фенетических MMD-дистанций выявил три группы. Самой обособленной оказалась илийская полевка, остальные выборки четко разделились на две группы, каждая из которых маркирована соответствующими кариотипированными выборками обыкновенной и восточноевропейской полевок. Межвидовые различия при этом существенно больше межпопуляционных. Для получения индивидуальных оценок видовой принадлежности и разделения потенциально смешанных выборок двух видов применен дискриминантный анализ с проведением предварительной процедуры многомерной ординации классификационного массива индивидуальных фенетических композиций с помощью метода главных компонент. На основе сравнения видовых выборок с известным кариотипом применили процедуру «обучения» для классификации некариотипированных выборок. В итоге этих расчетов все выборки из природных популяций, добытые в разных географических точках Урала (Оренбургская, Челябинская, Пермская и Свердловская области), разделились на две отчетливые совокупности, маркированные включением кариотипированных выборок (рис. 3). При этом

размах межпопуляционной изменчивости внутри видов не перекрывает уровень межвидовых различий. Вычисление индивидуальных значений дискриминантной функции позволило провести диагностику на индивидуальном уровне и разделить смешанные выборки.

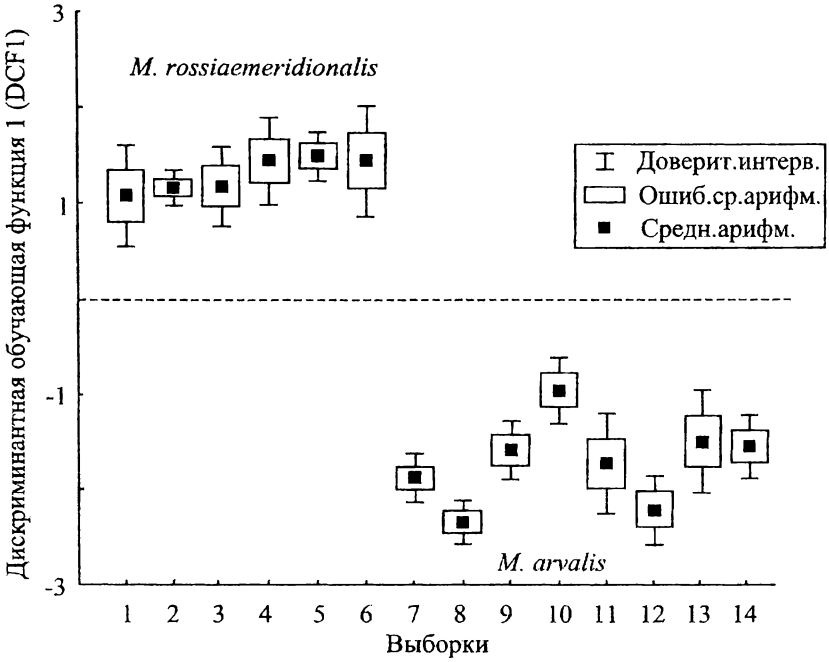



*Рис. 3. Обучающий дискриминантный анализ по главным компонентам индивидуальных фенетических композиций.*

*Выборки: 1 - оренбургская-2*, 2 - оренбургская-2в*, 3 - оренбургская-1*, 4 - свердловская-2, 5 - свердловская-1, 6 - свердловская-4в, 7 - челябинская-1в*, 8 - пермская*, 9 - челябинская-4, 10 - оренбургская-3, 11 - оренбургская-4, 12 - челябинская-2, 13 - челябинская-3, 14 - свердловская-3.; *- кариотипированные выборки; .в - виварий*

Дискриминантный анализ значений главных компонент индивидуальных фенетических композиций позволяет надежно диагностировать виды-двойники. Для определения видовой принадлежности произвольно взятой отдельной особи требуется, однако, использовать прямые оценки, основанные на учете индивидуальных проявлений фенов по ряду неметрических признаков, специально выбранных для диагностики. С этой целью выбра-

ны 26 признаков, проявивших наиболее высокую корреляцию с дискриминантной функцией и вычислены значения новой дискриминантной функции. Корректность идентификации объектов в этом, заведомо более грубом сравнении составила 94,8%. (для восточноевропейской полевки – 96,5%, для обыкновенной – 91,5%). В результате дискриминантного анализа получены реальные классификационные функции, являющиеся ключом для индивидуальной диагностики. Данную процедуру диагностики мы назвали «фенотипированием» по аналогии с кариотипированием (Васильева и др., 2005). Метод фенотипирования объектов по неметрическим пороговым признакам позволяет с высокой надежностью определять видовую принадлежность на индивидуальном уровне.

## Глава 6. Изучение эпигенетической дивергенции близких форм грызунов неясного таксономического ранга

***6.1. Эпигенетическая дивергенция полевок подрода Aschizomys как пример викарианса и географического формообразования.*** Примером спорной ситуации в систематике грызунов являются таксономические взаимоотношения форм подрода *Aschizomys* рода *Alticola* азиатских горных, или скальных, полевок. Изучение всех основных географических группировок, относящихся к большеухим и лемминговидным полевкам, позволяет рассматривать их как модель географического формообразования. Ранее принято было объединять все известные формы этой группы в один политипический вид большеухой полевки *Alticola* (*Aschizomys*) macrotis Radde,1861, включая в число его подвидов наряду с номинативным (*A. m. macrotis* Radde,1861) и алтайским (*A. m. vinogradovi* Rasorenova, 1933) подвидами лемминговидную полевку (*A. m. lemminus* Miller, 1898) (Громов, Ербаева, 1995), хотя в некоторых публикациях за последней формой сохраняется видовая самостоятельность (Павлинов, Россолимо, 1987; Павлинов, 2003). Кроме того, одна из южносибирских форм с гольца Сохондо описана в качестве самостоятельного вида *A. fetisovi* Galkina et Epifantzeva (Галкина, Епифанцева,1988). Целью данного раздела работы было сравнение форм *Aschizomys* по морфометрическим, одонтологическим и неметрическим признакам и выявление общей картины их дивергенции. Изучены серии черепов из коллекций зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН и других учреждений, любезно предоставленные нам коллегами. Материал собран в 12 географических точках (1966-1989 гг.) Алтая, Забайкалья, Якутии, Колымского нагорья и Чукотки, а также 4 виварные колонии большеухой и лемминговидной полевок. Всего изучено 957 черепов. Многомер-

ный морфометрический анализ основных промеров черепа выявил существенные различия между лемминговидными и большеухими полевками, а также полевкой Фетисова, что согласуется литературными данными (Епифанцева, Фалеев, 2000). Наряду с этим при использовании дискриминантного анализа были обнаружены резкие различия между североякутской (окр. г. Тикси) и чукотской формами лемминговидной полевки (100% выделение североякутских особей и от 80% до 93% – чукотских).

Для изучения географической изменчивости конфигурации $M^3$ у сравниваемых форм полевок применили методы геометрической морфометрии (Васильева, 2004). Оцифрованные изображения $M^3$ описывали с помощью 25 меток (landmarks). Выделены 4 значимые главные компоненты изменчивости формы $M^3$. Первая из них, объясняющая 55,6% общей дисперсии, характеризует различия между южно-сибирскими и северо-восточными популяциями, традиционно относимыми соответственно к большеухим и лемминговидным полевкам. На второй план (17,5% дисперсии) выступили различия по форме $M^3$ между якутскими и чукотскими популяциями лемминговидных полевок. По третьей компоненте (11,1%) проявились особенности строения зуба алтайского и забайкальского подвидов большеухой полевки. Своеобразие рисунка $M^3$ у *Alticola fetisovi* выявилось лишь по четвертой компоненте формы и составило менее 7% общей дисперсии. Таким образом, по изученным характеристикам полевка Фетисова обособляется от южно-сибирских форм *A. macrotis* даже меньше, чем североякутская и чукотская формы лемминговидной полевки друг от друга.

Фенетический анализ проводили по 21 фену неметрических признаков черепа (Васильева, Васильев, 1984, 1992; Васильева, 1998; Vasil'eva, 1999). Кластерный анализ матрицы фенетических MMD-дистанций между выборками выявил обособление двух основных групп, соответствующих традиционному таксономическому подразделению на собственно большеухую и лемминговидную полевок (рис. 3). В первую, южносибирскую, группу входят выборки алтайского и номинативного подвидов большеухой полевки и географически промежуточные между ними. Вторую, северо-восточную, группировку образовали только популяции лемминговидной полевки. Единственное исключение представляет положение южноякутской выборки из бассейна р. Олекмы: она присоединилась к кластеру алтайских популяций большеухой полевки. Уровень эпигенетической дивергенции полевки Фетисова сопоставим с различиями между алтайской и забайкальской формами большеухой полевки и существенно меньше, чем уровень обособления чукотских и якутских форм лемминговидной полевки.

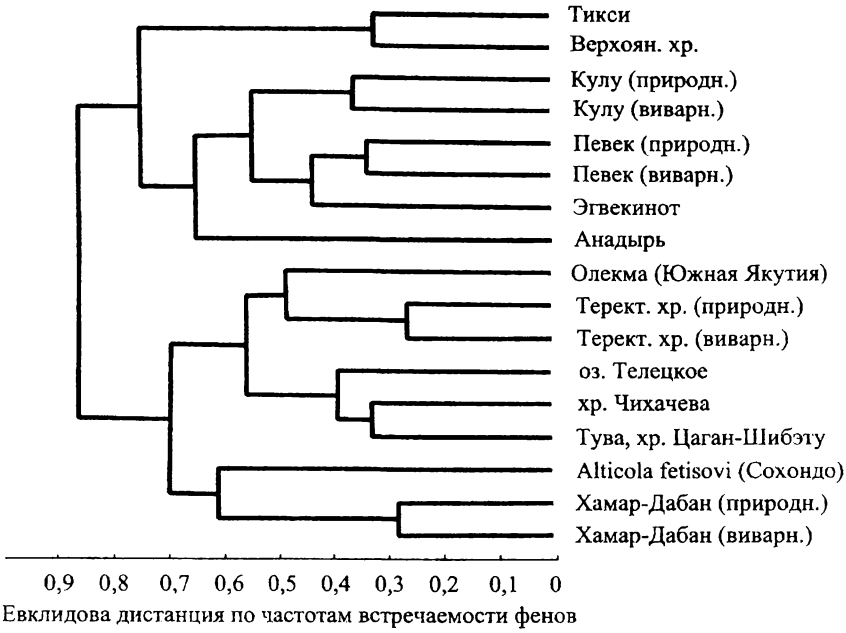



*Рис. 4. Кластерный анализ дистанций по встречаемости фенов между изученными формами Aschizomys*

Дискриминантный анализ индивидуальных фенетических композиций чукотской и североякутской форм лемминговидных позволил полностью их разделить. Была найдена минимальная композиция из 20 фенов, позволяющая фенотипировать особей этих форм с точностью 100% на всем изученном материале, включая животных разного возраста. Разработан дискриминантный ключ и вычислены соответствующие классификационные функции. В итоге, опираясь на собственные и литературные данные, можно заключить, что североякутская форма, по-видимому, приближается к уровню видового обособления.

***6.2. Сравнение форм разной степени эволюционной дивергенции в группе арчевых и памирских полевок (подрод Neodon).*** Таксономические взаимоотношения близких форм полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* до настоящего времени остаются предметом дискуссии. В настоящее время принято относить их к одному виду с двумя дифференцированными формами подвидового ранга, причем в одном случае общим видо-

вым названием принимается *M. (Neodon) carruthersi* Thomas, 1909 – арчевая полевка (Громов, Ербаева, 1995), в другом, наоборот, *M (N.) juldascshi* Severtzov, 1879 – памирская полевка (Павлинов, Россолимо, 1998; Павлинов, 2003). В процессе экспериментальной гибридизации животных из мест описания видов - памирской полевки из окр. пос. Чечекты (Восточный Памир) и арчевой с Гиссарского хребта (Памиро-Алай) установлена полная плодовитость помесных пар в любых комбинациях и абсолютная фертильность гибридных животных (Большаков, Покровский, 1969; Гилева, Покровский, 1970). Однако при скрещивания арчевых полевок из заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау) с памирскими полевками из окрестностей оз. Каракуль, так же как и с арчевыми с Туркестанского хребта, гибридные самцы были полностью стерильными. При этом установлено отсутствие репродуктивной изоляции между памирской полевкой и арчевой полевкой с Туркестанского хребта, что соответствовало кариологическим данным (Гибридизация и морфологическая ..., 1982; Цитогенетическая дифференциация...,. 1982; Черноусова, 1982). Вопрос о таксономических отношениях в группе памирских и арчевых полевок до сих пор окончательно не решен и требует применения новых подходов и методов сравнения и поиска новых признаков (Громов, Ербаева, 1995).

Нами изучено 1320 черепов полевок, в их числе 1005 зкз. исходных форм (5 выборок из виварных колоний и природная выборка из заповедника Аксу-Джабаглы) и 315 экз. гибридов различных вариантов скрещивания (10 выборок).

Сравнение показало, что по краниометрическим признакам, морфотипической изменчивости $M_1$ и $M^3$, результатам геометрической одонтометрии и частотам фенов неметрических признаков таласская форма арчевой полевки из заповедника Аксу-Джабаглы резко отличается от всех остальных. Наиболее удалены от нее каракульская и чечектинская формы памирской полевки, а несколько ближе гиссарская и туркестанская арчевые полевки. Мы провели канонический анализ индивидуальных композиций фенов 42 гомологичных неметрических признаков черепа, обнаруженных у этой группы форм (рис. 5). Сравнивали 5 лабораторных колоний и природную выборку таласской формы. Выявлена резкая обособленность таласской формы от всех остальных, более сходных между собой.

Эффективность диагностики достаточно высока и на имеющемся у нас материале по природным и виварным сериям правильная дискриминация объектов достигает 100%. По нашим представлениям арчевые полевки из заповедника Аксу-Джабаглы приближаются к видовому уровню обособления, характеризуются морфологическим хиатусом от ближайших

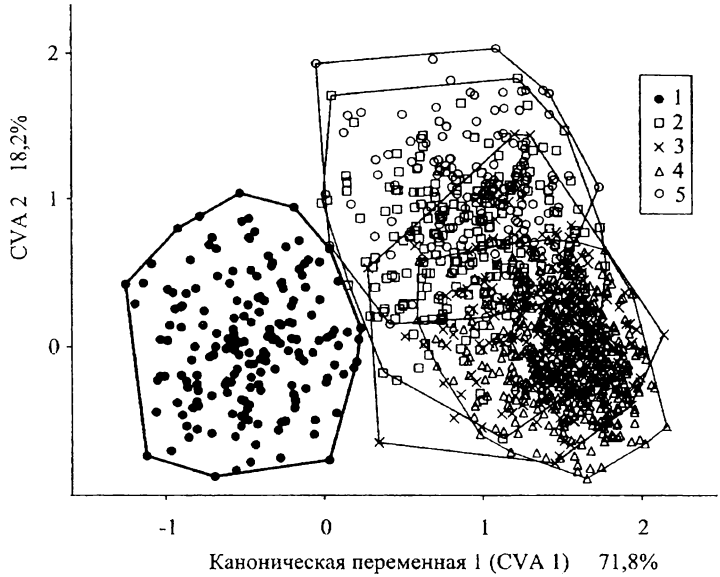



*Рис. 5. Канонический анализ индивидуальных композиций 42 фенов неметрических признаков черепа у зверьков таласской (1), гиссарской (2), чечектинской (3), каракульской (4) и туркестанской (5) популяций арчевых и памирских полевок*

форм по целому ряду описанных нами систем признаков, и могут быть фенотипированы с точностью до 100% (Васильева, 1999, 2000). Проанализированы также частоты фенов неметрических признаков у гибридов в различных вариантах скрещивания. По фенетическим дистанциям комплекса признаков гибриды, как правило, занимают промежуточное положение между родительскими формами.

## Глава 7. Эпигенетическая дивергенция грызунов на разных уровнях таксономической иерархии: от подвидов до подсемейств

***7.1. Фенетический анализ эпигенетической дивергенции форм грызунов разных таксономических рангов.*** Возможность оценки уровня эпигенетической дивергенции по комплексу гомологичных фенов неметрических признаков внутривидовых форм и спорных в таксономическом отно-

шении близких таксонов, включая виды-двойники, показана нами в предыдущих главах. В этой связи возникает вопрос о пределах в использовании данного подхода и при сопоставлении таксонов более высоких таксономических рангов: разных подродов, родов, триб и подсемейств. Данный предел, по-видимому, ограничивается возможностями гомологизации неметрических признаков скелета и их состояний.

Для решения этих вопросов провели скрининг фенов 107 неметрических признаков черепа и нижней челюсти у 48 видов и внутривидовых форм, исходно принадлежащих к двум подсемействам Arvicolinae и Cricetinae по И.Я. Павлинову (2002, 2003). Параллельно анализировали и другие системы иерархии таксонов, включая ранее предложенные С.И. Огневым (1950), И.М. Громовым (Громов, Поляков, 1977) и другими авторами (Kretzoi, 1955; Hooper, Hart, 1962; Chaline, 1975, 1999). В качестве внешних групп для оценки масштаба эпигенетических различий внутри подсемейства Arvicolinae были изучены три вида хомяков, представляющих три разных рода в пределах подсемейства Cricetinae: *Cricetus*, *Cricetulus* и *Mesocricetus*. Для 45 сравниваемых форм вычислены 990 пар коэффициентов корреляции частот встречаемости 107 фенов неметрических признаков черепа, которые позволили количественно оценить согласованность (скоррелированность) проявления у них фенов. Выявлено закономерное уменьшение коэффициентов корреляций по частотам неметрических признаков при возрастании уровня таксономической дивергенции (от $r = 0{,}93$ у разных внутривидовых форм до $r = 0{,}18$ – у видов из разных триб).

Многомерная ординация таксонов, проведенная методом главных компонент по частотам встречаемости 46 наиболее варьирующих фенов, позволяет визуализировать эпигенетические отношения между ними (рис. 6).

В данном случае использована дробная система выделения триб по И.М. Громову (Громов, Поляков, 1977) с некоторыми изменениями. На первые главные компоненты приходятся различия между таксонами наиболее высокого таксономического ранга. По мере возрастания номеров главных компонент иерархический ранг выделяющихся таксономических групп снижается вплоть до внутривидовых группировок. Из рисунка видно, что максимальные различия вдоль первой главной оси приходятся на своеобразие представителей подсемейств Arvicolinae и Cricetinae. Вдоль третьей главной компоненты (данная проекция в автореферате не приведена) проявляется своеобразие триб Ellobiusini, Lagurini и Ondatrini. Прометеева полевка (prom) как достаточно древняя и самостоятельная форма сохраняет многие архаические свойства, сближающие ее с хомячьими.

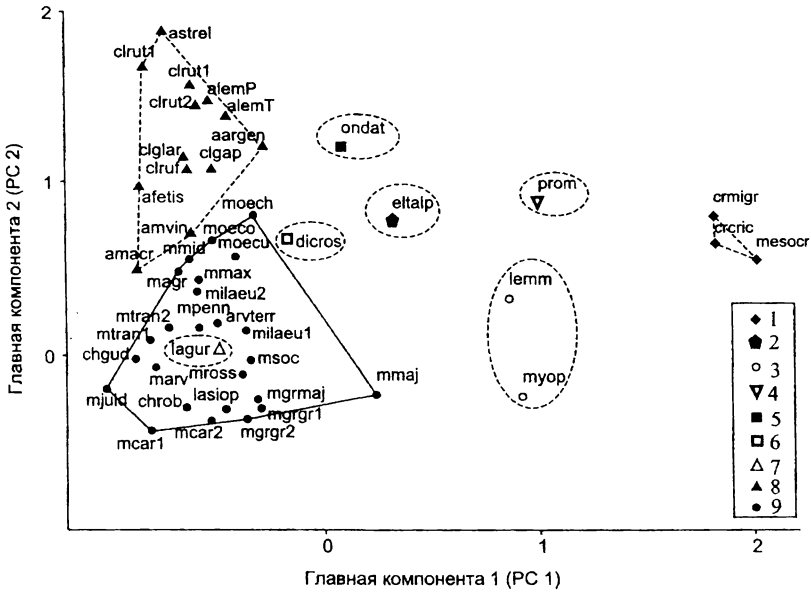



*Рис. 6. Многомерная ординация таксонов по частотам встречаемости фенов 46 наиболее варьирующих неметрических признаков черепа в пространстве первой и второй главных компонент с учетом структуры и состава триб, выделенных И.М. Громовым (Громов, Поляков, 1977), с нашими изменениями. Обозначения: 1 - три вида Cricetinae; трибы Arvicolinae: 2 - Ellobiusini (И.М. Громов не включал слепушонок в состав подсемейства), 3 - Lemmini, 4 - Prometheomyini, 5 - Ondatrini, 6 - Dicrostonyxini, 7 - Lagurini, 8 - Clethrionomyini, 9 -Arvicolini (по Громову, Microtini)*

Структура эпигенетической дивергенции таксонов более отчетливо выявляется помощью кластерного анализа. Мы использовали для кластерного анализа 7 разных методов оценки фенетических дистанций (MMD, расстояния Неи, Кавалли-Сфорца, Мориситы, Брэй-Куртиса и др.) Рассмотрим кластерный анализ матрицы фенетических дистанций, вычисленных по М. Неи (Nei, 1972) (избыточные внутривидовые группы здесь не использовали). Полученные результаты (рис. 7) хорошо согласуются с принимаемой в систематике грызунов системой (иерархией) таксономических отношений, созданной с учетом их общей морфологии и палеонтологической истории (Громов, Поляков, 1977). Поэтому в дальнейшем мы использовали систему триб, принятую И.М. Громовым. Кластер на основе дистан-

ций Неи построен как неукорененная дендрограмма, в которой хорошо видны уровни различий между таксонами, отраженные в длинах и углах поворота ветвей. Ветвящееся древо наглядно отражает эпигенетическую дивергенцию изученных таксонов и их иерархическое соподчинение, основанное на степени эпигенетической конгруэнтности.

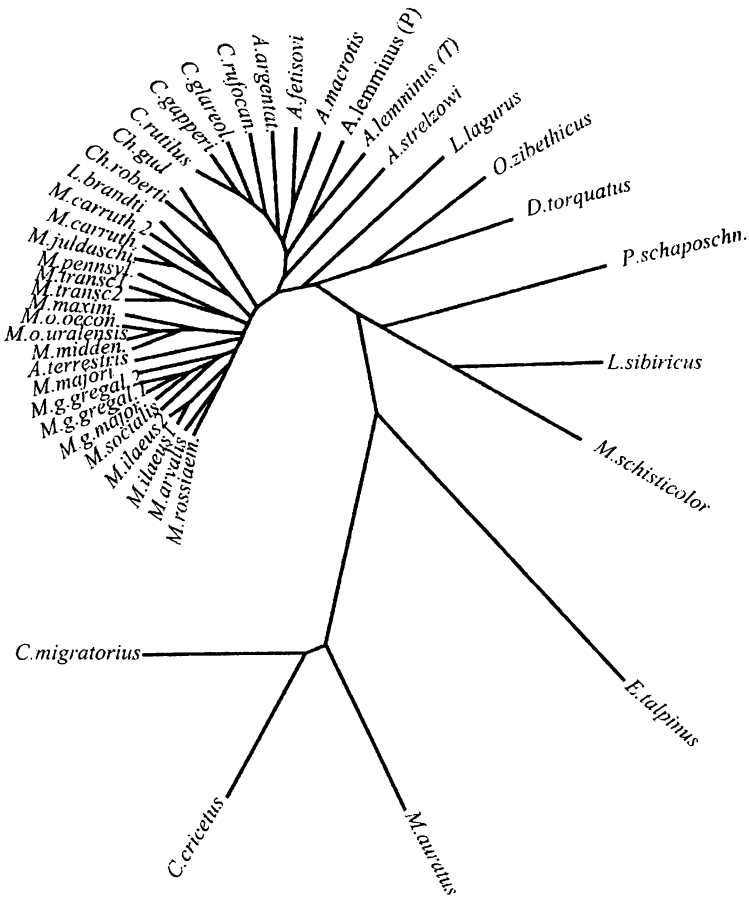



*Рис. 7. Кластерный анализ матрицы дистанций Неи для 43 таксонов (включены большинство внутривидовых форм) по частотам встречаемости фенов 107 гомологичных неметрических признаков.*

В итоге многократных повторений процедуры группирования выборок различными методами (варьировались как сами дистанции, так и способы связывания групп между собой) выявилась достаточно устойчивая кластерная структура, которая регулярно повторяется, как на уровне обособления высших таксонов, так и на уровне агломерации видов и внутривидовых форм на нижнем уровне иерархии. Обращает на себя внимание и то, что *Ellobius talpinus* во всех случаях занимает промежуточное положение между подсемействами хомячьих и полевочьих, но приближаясь к последним. Таким образом, полученная на основе комплекса частот гомологичных фенов устойчивая иерархия эпигенетических отношений между таксонами непротиворечиво укладывается в наиболее известные в настоящее время схемы таксономической иерархии (Громов, Поляков, 1977; Павлинов, 2002, 2003), а также позволяет, по-видимому, их несколько уточнить и дополнить.

***7.2. Сравнительная фенетика: многомерная ординация «эпигенетических ландшафтов» таксонов разного ранга по композициям гомологичных фенов.*** В данном разделе рассмотрены примеры многомерного сопоставления таксонов при проведении многомерной ординации на уровне отдельных индивидуальных композиций фенов. Принципиальная возможность такой многомерной ординации была продемонстрирована выше при индивидуальном фенотипировании видов-двойников обыкновенной полевки (Васильева и др., 2005). Проведено сравнение таксонов в пределах всех устойчивых агломераций, которые выявились при кластерном анализе матриц дистанций. В частности, обнаружено, что эпигенетическое своеобразие таласской формы арчевой полевки сопоставимо с уровнем обособленности подрода *Neodon* от рода *Lasiopodomys*, представленного полевкой Брандта.

При сравнительном фенетическом анализе высших таксонов объединяли выборки родов, триб или подсемейств и проводили дискриминантный анализ этих таксономических групп. Расчеты показали, что высшие таксоны в эпигенетическом отношении представляют собой отчетливые реальности, сохраняя общие инвариантные черты проявления в морфогенезе гомологичных структур. Это указывает на то, что таксоны высших уровней иерархии не являются условными формальными объединениями низших таксонов, а исторически сохраняют благодаря поддерживаемому эпигенетической системой транзитивному полиморфизму свойства анцестральных форм и могут рассматриваться как реальные, а не условные макроэволюционные единицы. В работе показано, что визуализация «эпигенетических ландшафтов» подсемейств грызунов с помощью многомерной статистики позволяет судить о степени и направлении их эпигенетической дивергенции.

***7.3. Сравнение грызунов разных подродов и родов по комплексу гомологичных фенов неметрических признаков.*** Полученные результаты позволяют предполагать возможность оценки эпигенетических связей между таксонами подродового и родового ранга по комплексу фенов неметрических признаков. Для того, чтобы убедиться в правильности такого подхода, предварительно был проведен анализ распределения фенетических MMD-дистанций, вычисленных по 107 фенам, с учетом иерархии сопоставляемых при этом пар таксонов. Распределение 1081 полученных значений MMD-дистанций оказалось полимодальным, причем выделились три отчетливых пика, соответствующих сравнению хороших видов, представителей разных триб и видов разных подсемейств. Поэтому была произведена свертка информации по встречаемости фенов неметрических признаков низших таксонов: внутривидовых форм и отдельных видов в таксоны подродового или, если это было невозможно, родового уровня иерархии.

***7.3.1. Фенетический анализ надвидовых таксонов ранга род/подрод.*** Результаты ординации подродов/родов методом главных компонент по усредненным частотам встречаемости фенов во многом совпадают с результатами сравнения видов и внутривидовых форм. В основе проявившегося сходства лежит транзитивный полиморфизм, который, в свою очередь, обусловлен эпигенетической преемственностью и сохранением общих черт эпигенетических систем представителями данных таксонов.

***7.3.2. Опыт кладистического анализа надвидовых таксонов ранга род/подрод.*** Для целей проведения кладистического анализа были использованы обобщенные данные для изученных подродов и родов грызунов, которые были представлены в виде информации о проявлении или непроявлении фенов у представителей данного таксона в виде цифр 1 и 0. Было принято, что изученные современные роды подсемейства Cricetinae (Cricetus, Cricetulus и Mesocricetus) могут рассматриваться как внешняя группа по отношению к представителям Arvicolinae, анцестральными формами которых являются древние Cricetinae (Громов, Поляков, 1977; Chaline, 1999). Следовательно, можно было предполагать, что все фены, встретившиеся у современных Cricetinae, в силу явления транзитивного полиморфизма, могут рассматриваться для современных Arvicolinae в основном как плезиоморфии. В свою очередь, все признаки Arvicolinae, не обнаруженные у представителей Cricetinae, могут рассматриваться как апоморфные. На первом этапе сравнений кладистический анализ проводили по 26 подродам и родам по частотам 107 фенов, представленным целыми числами. В качестве основного подхода ис-

пользовали метод наибольшей парсимонии (экономии). В качестве внешней группы был взят, как и в большинстве других расчетов – сирийский хомяк *Mesocricetus auratus*. Наиболее рациональной и непротиворечивой оказалась гипотетическая филогения на уровне подродов и родов, полученная на основе эвристического алгоритма TBR (Tree Bisection and Reconnection) «рассекания деревьев и повторного связывания» с применением критерия оптимизации Вагнера, которая была реализована в программе PAST 1.34 (Hammer et al., 2005). На первых шагах в основании кладограммы ответвляются роды хомячьих, затем происходит отхождение *Prometheomys* и трибы Lemmini (*Lemmus* и *Myopus*). На следующих шагах ветвления, сначала уклоняется общая ветвь *Ellobius* и *Ondatra*, а затем отходит ветвь *Dicrostonyx*. Далее происходит разветвление клады на два мощных ствола. Один из них объединяет всех представителей трибы Clethrionomyini, а второй – трибы Arvicolini, что согласуется с фенетическим сравнением (рис. 7).

Для построения филогенетических связей на уровне отдельных видов использовали метод максимального правдоподобия (maximum likelihood method), который позволяет находить наименее противоречивые соотношения ветвей дерева (Песенко, 2005). С использованием этого метода проанализировали 38 низших таксонов, а пары заведомо внутривидовых форм использовали как индикаторы правильности филетических отношений. Результаты представлены в виде неукорененной кладограммы (рис. 8). В этой кладограмме, отражающей гипотетические филетические отношения между таксонами, хорошо видна иерархия их структуры, позволяющая не только оценить соподчиненность таксонов, но также определить направление и степень их дивергенции друг от друга. Структура кладограммы очень напоминает ранее полученную нами фенограмму, построенную по расстояниям М. Неи (рис. 7), но и дает ряд филетических уточнений. На данной кладограмме *Ellobius talpinus* ответвляется позже Lemmini и примыкает к основной массе арвиколин. По-видимому, слепушонки представляют собой отдельную филетическую линию, статус которой, как нам представляется, следует еще оценить, опираясь на молекулярно-генетические и палеонтологические материалы.

Таким образом, установленная высокая конгруэнтность полученных фенограмм и кладограмм системе таксономических отношений у изученных видов Arvicolinae и Cricetinae позволяет рассматривать многомерный анализ гомологичных фенов неметрических признаков черепа в качестве одного из морфологических подходов, позволяющих получить сильный филогенетический сигнал.

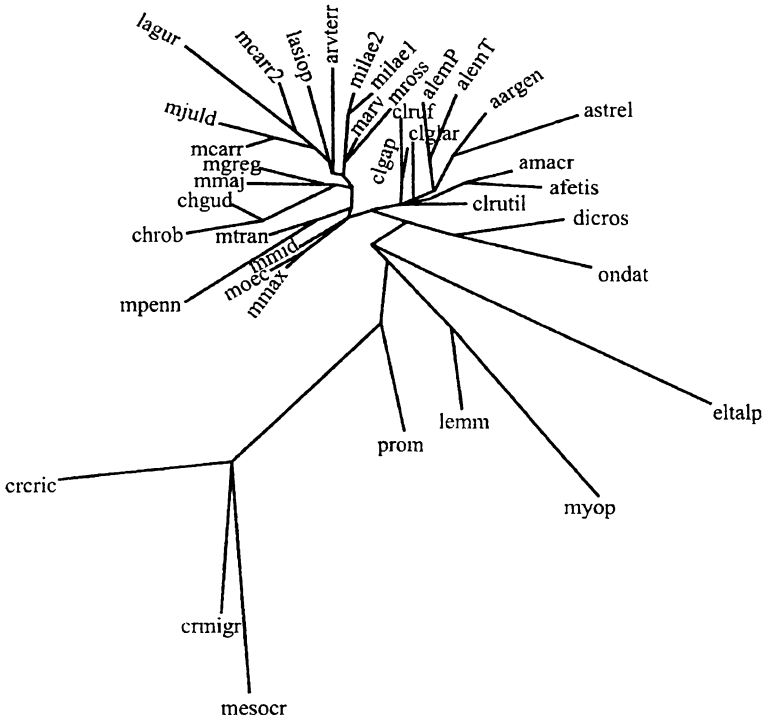



*Рис. 8. Неукорененная кладограмма на основе метода максимального правдоподобия (maximum likelihood method), отражающая гипотетические филетические отношения между изученными видами и внутривидовыми формами грызунов с использованием длин ветвей и их ориентации на основе взаимной удаленности таксонов (обозначения см. рис. 9)*

## Глава 8. Эволюционно-экологический анализ закономерностей изменчивости проявления гомологичных фенов грызунов: от популяций до надвидовых таксонов

Ведущая роль экологических факторов в эволюционных перестройках процессов развития, как ее представлял С.С. Шварц (1968, 1980), только в самые последние годы начинает осознаваться мировой наукой (Gilbert, 1994; Gilbert et al., 1996; Markow, 1995; Hall, 2000 и др.). Рассмотрим в этой связи экологические и эволюционно-экологические аспекты изменчивости

проявления гомологичных фенов. Эволюционно-экологические изменения наиболее вероятны в измененных сообществах, особенно в техногенной среде (Смирнов, 1992, 1994; Жерихин, 2004). Изучение этих фундаментальных проблем имеет и практическое значение.

***8.1. Изменение частот встречаемости фенов в природных популяциях грызунов при хроническом воздействии техногенных факторов.*** На примере домовой мыши, малой лесной мыши и красной полевки изучена устойчивость частот фенов неметрических признаков при воздействии на природные популяции разных техногенных факторов: выбросов фторидов и хронического радиоактивного облучения в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа). (Фенетический и многомерный..., 1990; Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Феногенетический анализ..., 2003; Популяционная феногенетика, 2003; Васильева и др., 2004). Наиболее отчетливо проявилось влияние хронического радиоактивного облучения в малых дозах на популяции малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) в зоне ВУРСа. Выявлен повышенный средний уровень встречаемости аберраций черепа у зверьков, обитающих в импактных участках. По 17 фенам наблюдается сходное, однонаправленное изменение частот в импактных выборках по сравнению с контрольными. Дискриминантный анализ импактных и контрольных выборок по значениям главных компонент индивидуальных фенетических композиций показал, что центроиды обеих импактных выборок сблизились друг с другом. Следовательно, в обеих импактных группировках произошло однонаправленное эпигенетическое преобразование, несмотря на различающийся почти на три порядка уровень радиоактивного хронического облучения (Васильева и др., 2003). Эти результаты согласуются с ранее полученными совместно с В.Н. Большаковым и А.Г. Васильевым данными по красной полевке (Васильев и др., 1996). Таким образом хроническое радиоактивное облучение импактных популяций малой лесной мыши и красной полевки в течение почти 100 поколений на юге и на севере привело к однонаправленным перестройкам эпигенетической системы, что выразилось в сходной расстановке эпигенетических порогов по целому ряду неметрических признаков.

***8.2. Эволюционно-экологический анализ направленных перестроек эпигенетической системы внутривидовых форм грызунов.*** В качестве такой природной модели рассматривали закономерности изменчивости гомологичных фенов у южных и северных подвидов двух разных видов: полевки-экономки и узкочерепной полевки. В результате проведенного дискриминантного анализа индивидуальных композиций фенов по более чем 40 признакам установлено. отчетливые параллельные

различия между северным и южным подвидами у обоих видов, что косвенно указывает на однонаправленные параллельные преобразования эпигенетической системы, связанные с выработкой общих морфологических адаптаций к обитанию в условиях севера.

***8.3. Эпигенетический анализ экологических рядов видов с разной экологической специализацией.*** Поскольку при изучении внутривидовых форм разных видов были обнаружены параллельные однонаправленные изменения, связанные со сходными адаптивными преобразованиями эпигенетической системы, можно было ожидать, что такие же параллельные явления должны наблюдаться и при сравнении экологических рядов видов, имеющих разную экологическую специализацию. В качестве общих черт экологической специализации выбрали два аспекта: степень гигрофильности видов и степень специализации к обитанию в горах. К гигрофильным видам отнесли, в частности, *A.terrestris*, *O. zibethicus*, *M.oeconomus*, *M. maximowiczi* и др., а к ксерофильным – *L. lagurus*, *L. brandti*, *M. auratus*, *C. migratorius* и др. Был проведен канонический анализ 42 гомологичных фенов наиболее варьирующих по частотам у 46 видов и внутривидовых форм. Результаты этих сравнений показывают, что у разных видов, относящихся к разным надвидовым таксонам, но имеющих сходную специализацию в отношении водного или околоводного образа жизни, наблюдается сходный паттерн частот фенов (эпигенетический ландшафт), который отражает сходные однонаправленные адаптивные преобразования эпигенетической системы. Факт такой агрегации указывает на ее неслучайный характер и может быть истолкован как сходная перестройка эпигенетической системы в данном экологическом ряду близких видов (рис. 9). В качестве горных обитателей, специализированных к высокогорью были взяты азиатские высокогорные полевки рода Alticola, исключая плоскочерепную полевку, эндемики Кавказских гор прометеева, гудаурская и малоазийская полевки и др. И в этом случае отчетливо выделились обе сравниваемые группы видов (рис. 10), которые различаются вдоль первой канонической переменной (CVA1). Масштабы различий при этом сопоставимы с теми, которые были получены в предыдущем сравнении. Следовательно, специализация к горам у разных видов грызунов также связана с формированием сходного однонаправленного паттерна частот фенов, который можно рассматривать как отражение адаптивной природы эпигенетической дивергенции горных форм. Проведенное сравнение показало, что на разных уровнях иерархии от смежных популяций и внутривидовых форм до надвидовых таксонов проявляются однонаправленные

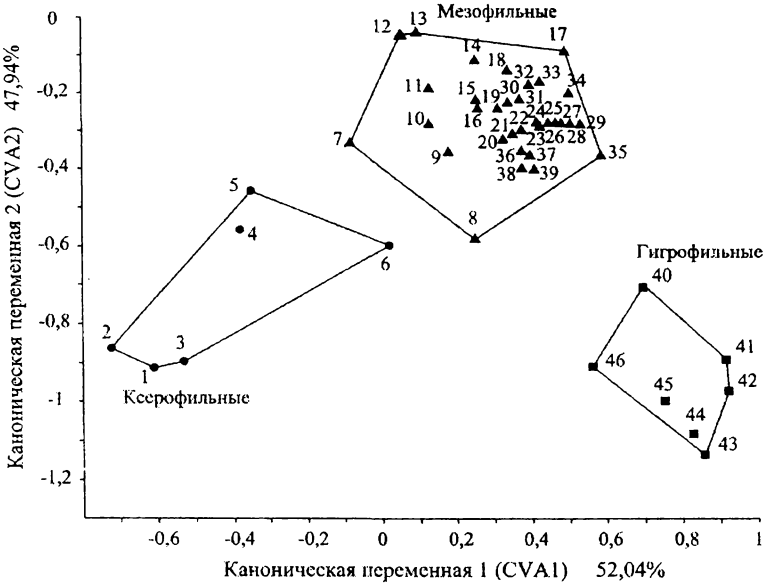



*Рис. 9. Канонический анализ частот встречаемости фенов неметрических признаков черепа у гигрофильных, мезо- и ксерофильных видов грызунов.*
*Ксерофильные виды: 1 – crmig – серый хомячок, 2 – mesocr – сирийский хомяк, 3 – eltalp – обыкновенная слепушонка, 4 – lagur – степная пеструшка, 5 – lasiop – полевка Брандта, 6 – msoc – общественная полевка; мезофильные: 7 – crcric – обыкновенный хомяк, 8 – mgreg – узкочерепная полевка, 9 – prom, – прометеева полевка, 10 – mcarr2 – таласская форма арчевой полевки, 11 – myor – лесной лемминг, 12 –mtrans1 – закаспийская полевка, 13 – mmaj – кустарниковая полевка, 14 – clgap – американская лесная полевка, 15 – amacr – большеухая полевка, 16 – clrut2 – красная полевка (Канада), 17 – astrel – плоскочерепная полевка, 18 – mcarr – арчевая полевка, 19 – alemT – лемминговидная полевка (Тикси), 20 – mjuld – памирская полевка, 21 – dicros – копытный лемминг, 22 – milaeu2 – илийская полевка2, 23 – trepn – пенсильванская полевка, 24 – chgud – гудаурская полевка, 25 – aargen – серебристая полевка, 26 – marv – обыкновенная полевка, 27 – mross – восточноевропейская полевка, 28 – mgreg2 – узкочерепная полевка2, 29 – milaeu1 – илийская полевка1, 30 – alemP – лемминговидная полевка (Певек), 31 – afetis – полевка Фетисова, 32 – clruf – красно-серая полевка, 33 – chrob – полевка Роберта, 34 – clglar – рыжая полевка, 35 – clrut1 – красная полевка (Урал), 36 – lemm – сибирский лемминг, 37 – magre – пашенная полевка, 38 –mtrans2 – закаспийская полевка2 , 39 – amvin – алтайская большеухая полевка; гигрофильные: 40 – mmid – полевка Миддендорфа, 41 – moech – полевка экономка - M. o. hahlovi, 42 – moeco – M. o. oeconomus, 43 – moeci – M. o. uralensis, 44 – mmax – полевка Максимовича, 45 – ondat – ондатра, 46 – arvter – водяная полевка*

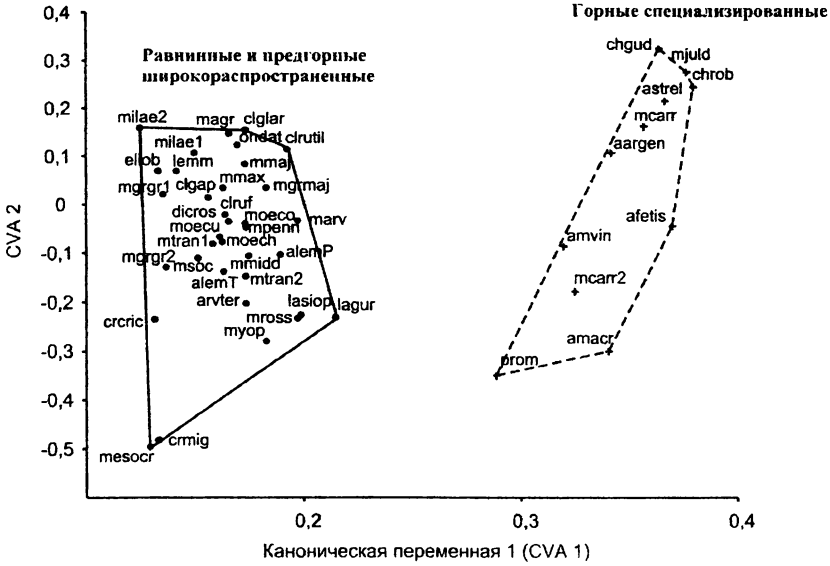



*Рис. 10. Канонический анализ индивидуальных фенетических композиций по главным компонентам 43 неметрических признаков грызунов подсемейств Cricetinae и Arvicolinae, относящихся к двум группам: специализированным горным видам (штриховая линия) и широко распространенным равнинным, включая обитателей низкогорий и предгорий (обозначения те же, что на рис. 9).*

параллельные адаптивные изменения паттерна частот гомологичных фенов, обусловленные сходством экологических требований и общностью анцестральных эпигенетических систем разного уровня иерархии (от вида до таксонов разных подсемейств), эволюционно сформировавшихся в пределах Cricetidae. Известно, что еще Г.Ф. Осборн описал теоретическую возможность параллельных независимых перестроек у близких по происхождению таксонов, которую он назвал правилом аристогенеза (Раутиан, 1988). Согласно Осборну в системе родственных филетических линий может наблюдаться процесс параллельного, ограниченного и направленного творчества - аристогенеза (Osborn, 1933, цит. по Раутиан, 1988). Осборн рассматривал глубокое структурное

единство независимо и параллельно формирующихся гомопластических свойств как отражение ограничений, вызванных внутренними наследственными свойствами организма (Раутиан, 1988). Полученные нами результаты могут быть истолкованы как косвенное эволюционно-экологическое подтверждение возможности параллельных и независимых аристогенетических перестроек гомологичных морфологических структур у близких таксонов в пределах семейства Cricetidae, вызванных сходными экологическими требованиями среды обитания при сходных направлениях экологической специализации.

Таким образом, эволюционно-экологический анализ частот гомологичных фенов как на популяционном и подвидовом уровнях при техногенных, климатических и ландшафтно-географических изменениях среды, так и при рассмотрении экологических рядов таксонов семейства Cricetidae с разной экологической специализацией позволил выявить параллельные направленные и, по-видимому, адаптивные изменения частот фенов и их индивидуальных композиций (фенетического паттерна), вызванные сходными однонаправленными перестройками анцестральной эпигенетической системы, характерной для представителей Cricetidae. Можно предполагать, что эти параллельные микро- и макроэволюционные изменения в проявлении паттерна гомологичных фенов связаны с эпигенетически обусловленным и транслирующимся в ряду филетических линий транзитивным полиморфизмом, как фактором, ограничивающим и направляющим дальнейшую морфологическую эволюцию на уровне видов и надвидовых таксонов. Сходные экологические требования среды приводят к историческому формированию аристогенетических (в смысле Осборна) структурных перестроек исходно гомологичных морфологических признаков, что может приводить к массовому появлению гомоплазий, то есть параллельной и отчасти направленной эволюции близких таксонов при их одинаковой экологической специализации.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

В заключении сформулирована концепция эпигенетической дивергенции внутривидовых и надвидовых таксонов, опирающаяся на эпигенетические модели становления морфологической диверсификации (Alberch, 1980; Шишкин, 1984, 1988), эволюционно-экологическую теорию географического формообразования С.С. Шварца (1980) и номотетические представления Н.И. Вавилова (1922), Н.П. Кренке (1933-1935) и С.В. Мейена

(1975, 1978, 1988), связанные с существованием феногенетических рядов гомологической изменчивости морфологических структур, правилом родственных отклонений гомологичных признаков у отдаленных таксонов (правило Кренке) и феноменом транзитивного полиморфизма. На примере представителей грызунов двух близких подсемейств Cricetinae и Arvicolinae показано, что высшие таксоны также обладают внутренним эпигенетическим единством и общими закономерными проявлениями в морфогенезе гомологичных фенов неметрических признаков, что согласуется с теоретическими представлениями С.В. Мейена (1975, 1988) о существовании филокреодов. Развивая эти представления, можно полагать, что филокреод представлен длящимся во времени, т.е. передающимся из поколения в поколение эпигенетическим ландшафтом, на основе которого каждая особь в пределах данной фратрии потенциально может реализовать определенный спектр альтернативных путей развития: креодов и субкреодов. Инвариантные черты видовой эпигенетической системы, проявляющиеся в сходстве соотношения частот гомологичных фенов неметрических признаков черепа у представителей данного высшего таксона (например, видов, входящих в подсемейство Arvicolinae), представляют собой эволюционный след (филогенетический сигнал), сохраняющийся благодаря инерционности и устойчивости эпигенетической системы. Предложенная концепция позволяет использовать многомерные методы фенетического анализа гомологичных структур черепа для решения конкретных задач таксономии и филогении млекопитающих.

## ВЫВОДЫ

1. На примере грызунов разработан концептуальный подход, позволяющий при сравнительном изучении гомологичных дискретных вариаций неметрических пороговых признаков скелета (фенов) оценивать уровни эпигенетической дивергенции таксонов разного иерархического ранга (от подвидов до подсемейств), базирующийся на современных представлениях о гомологии и гомологической изменчивости морфологических признаков с позиций эпигенетической теории эволюции в сочетании с представлениями Н.И. Вавилова о гомологических рядах в наследственной изменчивости и правилом родственных отклонений Н.П. Кренке.

2. На основе гомологизации большого числа фенов неметрических пороговых признаков черепа проведена оценка эпигенетической дивергенции представителей подсемейств Arvicolinae и Cricetinae. Впервые при оценке эпигенетической дивергенции использована технология многомерного анализа индивидуальных фенетических композиций, позволяющая

визуализировать эпигенетическую изменчивость (эпигенетический ландшафт) естественных групп особей разного таксономического ранга.

3. Экспериментально на линиях мышей выявлена высокая устойчивость частот встречаемости гомологичных фенов неметрических признаков к стрессирующим средовым воздействиям различной природы и показано, что генотипическая компонента изменчивости по размаху на порядок превосходит средовую. При сравнении разных линий установлено, что их эпигенетическая дивергенция в значительной степени соответствует их генеалогии, что указывает на филогенетический сигнал, содержащийся в этих данных.

4. На одних и тех же экспериментальных группах линейных мышей проведено сравнение эффективности разных методов оценки морфологической дивергенции, включая методы геометрической морфометрии. Установлена конгруэнтность оценок, полученных и на основе многомерного анализа индивидуальных фенетических композиций и методов геометрической морфометрии. Показано, что многомерный фенетический анализ обладает сходными дискриминационными свойствами с методами геометрической морфометрии, но точнее отражает генеалогические связи и позволяет получить более интенсивный филогенетический сигнал по сравнению с другими методами морфологического анализа.

5. На основе многомерной ординации индивидуальных фенетических композиций проведена успешная дискриминация видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (корректность видовой идентификации составляет более 96 %). Разработана новая технология «фенотипирования» и составлен дискриминантный ключ для индивидуальной диагностики этих видов.

6. При изучении ряда аллопатрических форм высокогорных полевок подрода *Aschizomys* из различных географических локалитетов Южной и Северо-Восточной Сибири описан уникальный пример географического формообразования, сочетающий викарианс и периодические волны расселения. На основе комплексного изучения закономерностей изменчивости краниометрических, мофотипических, одонтометрических и неметрических характеристик выявлена общая картина их филогеографических отношений и показан высокий уровень дифференциации якутской и чукотской форм лемминговидной полевки *A. lemminus*, сопоставимый с различиями между большеухой полевкой и полевкой Фетисова.

7. В группе памирских и арчевых полевок подрода *Neodon* выявлена сложная картина дивергенции форм, не совпадающая с традиционным таксономическим подразделением на два вида, но и не позволяющая однозначно решить вопрос об объединении всех известных форм в один вид памирской полевки. Наиболее обособленное положение по всем изучен-

ным системам признаков занимает таласская форма из заповедника Аксу-Джабаглы, дивергирующая в сторону видового обособления, что согласуется с данными других авторов по цитогенетической дифференциации и репродуктивной изоляции и заслуживает таксономического закрепления.

8. Сравнительное изучение частот встречаемости 107 гомологичных фенов неметрических признаков у 48 видов и внутривидовых форм подсемейств Arvicolinae и Cricetinae с использованием методов корреляционного, кластерного, компонентного и дискриминантного анализа позволило оценить уровни эпигенетической дивергенции между таксонами разного ранга и уточнить иерархическую структуру таксономических отношений в пределах подсемейства Arvicolinae. Полученные данные в наибольшей степени согласуются с системой триб, предложенной И.М. Громовым (Громов, Поляков, 1977), однако на имеющемся материале не подтверждается правомерность исключения трибы Ellobinii из состава подсемейства Arvicolinae и включение ее в состав подсемейства Cricetinae. Представляется более приемлемым либо рассмотрение *Ellobius* в ранге трибы Ellobiusini в составе подсемейства полевковых (по Павлинов, 2002, 2003), либо придание ему ранга самостоятельного подсемейства Ellobiinae, как это предлагал ранее Крецой (Kretzoi, 1955).

9. Многомерный анализ частот гомологичных фенов у таксонов с разной экологической специализаций выявил существование экологических рядов форм, связанных с обитанием в высоких широтах, горных ландшафтах, увлажненных местообитаниях, что указывает на существование общих морфогенетических механизмов, обусловливающих единые параллельные пути адаптивных изменений комплексов гомологичных морфологических структур у родственных таксонов под действием сходных эволюционно-экологических факторов.

10. Обнаружение направленного изменения частот фенов неметрических признаков в природных популяциях грызунов, подвергшихся радиационному загрязнению в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), позволяет использовать их в качестве индикаторов феногенетических нарушений и проводить с их помощью фенетический мониторинг.

# ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ

1. Большаков В.Н. Характер изменчивости краниологических признаков закаспийской и обыкновенной полевок и их гибридов / В.Н. Большаков, А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. 1973. № 11. С. 17-20.

2. Большаков В.Н. Изменчивость строения $M^3$ памирской и арчевой полевок и их гибридов (Rodentia, Microtinae) / В.Н. Большаков, И.А. Васильева, В.А. Обидина // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 12. С. 1900-1903.

3. Васильева И.А. Характеристика краниологии и краниологической изменчивости обыкновенной и закаспийской полевок и их гибридов / И.А. Васильева // Доклады. II. полугодие 1972 г. - I полугодие 1973 г. Зоология и ботаника / МОИП. М., 1976. С. 132-134.

4. Васильева И.А. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности коренных зубов при гибридизации ряда форм горных полевок группы *Microtus juldashi* / И.А. Васильева // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск, 1977. С. 5-6.

5. Васильева И.А. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности $M^3$ у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации / И.А. Васильева // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978. Вып. 5(7). С. 96-101.

6. Васильева И.А. Сравнительное изучение изменчивости краниологических признаков полевок (Microtinae) при гибридизации форм разной степени дивергенции / И.А. Васильева: автореф. дис. ... канд. биол. наук / УНЦ, АН СССР, Ин-т экологии растений и животных. Свердловск, 1978. 22 с.

7. Васильева И.А. Соотношение хромосомной и морфологической изменчивости двух форм лемминговидной полевки в связи с ее неясным систематическим положением / И.А. Васильева, Г.В. Быкова, А.Г. Васильев // II Съезд Всесоюзного Териологического общества: тез. докл. М., 1978. Т. I. С.15-17.

8. Bykova G.V. Chromosomal and morphological diversity in 2 populations of Asian vole *Alticola lemminus* Milller (Rodentia, Cricetidae) / G.V. Bykova, I.A. Vasilyeva, E.A. Gileva // Experientia. 1978. Vol. 34, № 9. P. 1146-1148.

9. Большаков В.Н. Морфотипическая изменчивость зубов полевок / В.Н. Большаков, И.А. Васильева, А.Г. Малеева. М.: Наука, 1980. 140 с.

10. Васильева И.А. К методике количественного описания рисунка жевательной поверхности коренных зубов полевок на примере $M^3$ полевки-экономки / И.А. Васильева, А.Г. Васильев // Грызуны: материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. С. 53-54.

11. Васильева И.А. Сравнение размеров и пропорций черепа алтайской и забайкальской высокогорных полевок и их гибридов / И.А. Васильева // III Съезд Всесоюзного Териологического общества: тез. докл. М., 1982. Т. I С. 14-15.

12. Васильева И.А. Оценка фенетической дистанции между двумя формами сибирской высокогорной полевки / И.А. Васильева, А.Г. Васильев // Экология горных млекопитающих: междунар. год гор на Сред. Урале: материалы междунар. науч. конф. (18-20 июня 1982 г.). Свердловск, 1982. С. 14-15.

13. Гибридизация и морфологическая характеристика форм в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M. carruthersi*) полевок / В.Н. Большаков, А.В. Покровский, И.А. Кузнецова, И.А. Васильева, Т.П. Коурова // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 11. С. 1726-1734.

14. Васильева И.А. Морфологический анализ уровня дивергенции внутривидовых форм разного эколого-географического происхождения по результатам гибридизации / И.А. Васильева // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983. С. 20-21.

15. Васильева И.А. Фенетический анализ таксономических отношений якутской и чукотской форм лемминговидной полевки по комплексу неметрических признаков черепа / И.А. Васильева, А.Г. Васильев // Грызуны: материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1983. С. 67-69.

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

17. Васильева И.А. Межпопуляционная дифференциация лемминговидной полевки: (оценка фенетических дистанций) / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Э.А. Гилева // Биологические проблемы севера: тез. докл. XI Всесоюз. симпозиума. Якутск, 1986. Вып. 3.: Териология, орнитология и охрана природы. С. 10-11.

18. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Н.М. Любашевский, В.И. Стариченко // Генетика. 1986. Т. 22, № 7. С. 1191-1198.

19. Васильева И.А. Дивергенция полевок группы *Alticola (Aschizomys) macrotis-lemminus* / И.А. Васильева, А.Г. Васильев // Проблемы микроэволюции. М., 1988. С. 89-90.

20. Васильева И.А. Межпопуляционная дифференциация форм группы *Alticola macrotis-lemminus* по рисунку жевательной поверхности $M^3$

(многомерный морфометрический анализ) / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Э.А. Гилева // Грызуны: тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. I. С. 21-23.

21. Васильева И.А. Многомерный морфометрический анализ строения нижней челюсти у полевок группы *Alticola macrotis-lemminus* / И.А. Васильева, А.Г. Васильев // Грызуны: тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. I. С. 19-20.

22. Сравнение устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Н.М. Любашевский, В.И. Стариченко // Генетика. 1988. Т. 24, № 7. С. 1209-1214.

23. Васильева И.А. О взаимоотношениях *Alticola (Ashizomys) fetisovi* с другими представителями подрода по данным многомерного морфометрического анализа / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Э.А. Гилева // V Съезд Всесоюзного Териологического общества: тезисы докл. М. 1990. Т. I. С. 47-48.

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

25. Васильева И.А. Фенетический анализ популяционного разнообразия и дивергенции полевок группы *Alticola macrotis* / И.А. Васильева, А.Г. Васильев // Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих. Киев, 1992. С. 37-55. (Препринт/ АН Украины, Ин-т зоологии; 92.2).

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

27. Васильев А.Г. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков // Экология. 1996. № 2. С. 117–124.

28. Сравнение мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки по комплексу неметрических признаков / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, О.А. Лукьянов, Л.Е. Лукьянова // Экология. 1996. Т. 27, № 5. С. 371-377.

29. Васильев А.Г. Фенетический анализ отдаленных последствий радиационного загрязнения природной популяции рыжей полевки / А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Популяционная фенетика. М., 1997. С. 149-160.

30. Васильев А.Г. Феногенетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва / А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Эколого-гене-

тический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва в Оренбургской области в 1954 г. (факты, модели, гипотезы). Екатеринбург, 1997. С. 79-109.

31. Васильева И. А. Дивергенция и популяционное разнообразие полевок группы *Alticola macrotis-lemminus* / И. А. Васильева // Биологическое разнообразие животных Сибири: материалы науч. конф, посвящ. 100-летию начала регуляр. зоол. исслед. и зоол. образования в Сибири, г. Томск, 28-30 окт. 1998 г. Томск, 1998. С. 37-38.

32. Васильева И.А. Эпигенетическая дивергенция полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* / И.А. Васильева // VI съезд Териологического общества: тез. докл. М., 1999. С. 43.

33. Vasil'eva I. Epigenetic divergence of Asian high-mountain voles of the subgenus *Ashizomys* from southern and north eastern Siberia / I. Vasilyeva // Folia Zoologica. 1999, suppl. 1. P. 105-114.

34. Васильев А.Г. Анализ морфологических и феногенетических нарушений индивидуального развития в популяциях индикаторного модельного вида в импактных районах / А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Отдаленные эколого-генетические последствия радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв: (Оренбург. обл., 1954 г.). Екатеринбург, 2000. С. 142-156.

35. Васильева И.А. Анализ эпигенетической дивергенции полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* при гибридизации / И.А. Васильева / / Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М., 2000. С. 31-33.

36. Васильев А.Г. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида: (хроно-географический подход) / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 132 с.

37. Млекопитающие Свердловской области: Справочник-определитель / В.Н. Большаков, К.И. Бердюгин, И.А. Васильева, И.А. Кузнецова: РАН, УрО, Ин-т экологии растений и животных [и др.]. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 240 с.

38. Васильева И.А. Фенетический анализ таксономических отношений высокогорной полевки *Alticola fetisovi* с другими представителями подрода *Aschizomys* / И.А. Васильева // Экологические проблемы горных территорий: междунар. год гор на Сред. Урале: материалы междунар. науч. конф. (18-20 июня 2002 г.). Екатеринбург, 2002. С. 133-139.

39. Васильева И.А. Об эпигенетической дивергенции между *Alticola fetisovi* и другими формами подрода *Aschizomys* / И.А. Васильева // Териофауна России и сопредельных территорий: (VII Съезд Териологического общества): материалы междунар. совещ. (6 -7 февр. 2003 г., Москва.). М., 2003. С. 69.

40. Популяционная феногенетика малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Н.М. Любашевский, Е.Ю. Захарова, М.В. Чибиряк, В.И. Стариченко, О.В. Тарасов // Вопр. радиац. безопасности. 2003. № 4. С. 14-29.

41. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Н.М. Любашевский, Е.Ю. Захарова, М.В. Чибиряк, О.В. Тарасов // Экология. 2003. № 6. С. 325-332.

42. Non-metric variation in small wood mouse (*Apodemus uralensis* Pall) populations within the East Ural Radioactive Track (EURT) zone / I.A. Vasil'eva, A.G. Vasil'ev, N.M. Lubashevski, M.V. Chibiryak, E.Yu. Zakharova, O.V. Tarasov // 4-th European Congress of Mammology: Abstr. Brno, 2003. P. 234.

43. Васильева И.А. Анализ изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба у географических форм высокогорных полевок подрода *Aschizomys* из Южной и Северо-Восточной Сибири методами геометрической морфометрии / И.А. Васильева // Сибирская зоологическая конференция: тез. докл. Всерос. конф., посвящен. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН (15-22 сент. 2004 г.). Новосибирск, 2004. С. 116-117.

44. Васильева И.А. Феногенетический мониторинг популяций грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, М.В. Чибиряк // Экология промышленного региона и экологическое образование: материалы Всерос. науч.-практ. конф. (30 нояб.-1 дек. 2004 г.). Нижний Тагил, 2004. С. 135-137.

45. Васильев А.Г. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса / А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол. 2005. № 1(9). С. 27-38.

46. Васильева И.А. Эпигенетическая дивергенция видов двойников: *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Э.А. Гилева // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов докл. VIII Всерос. популяц. семинара (11-15 апр. 2005 г.). Н. Новгород, 2005. С. 47-49.