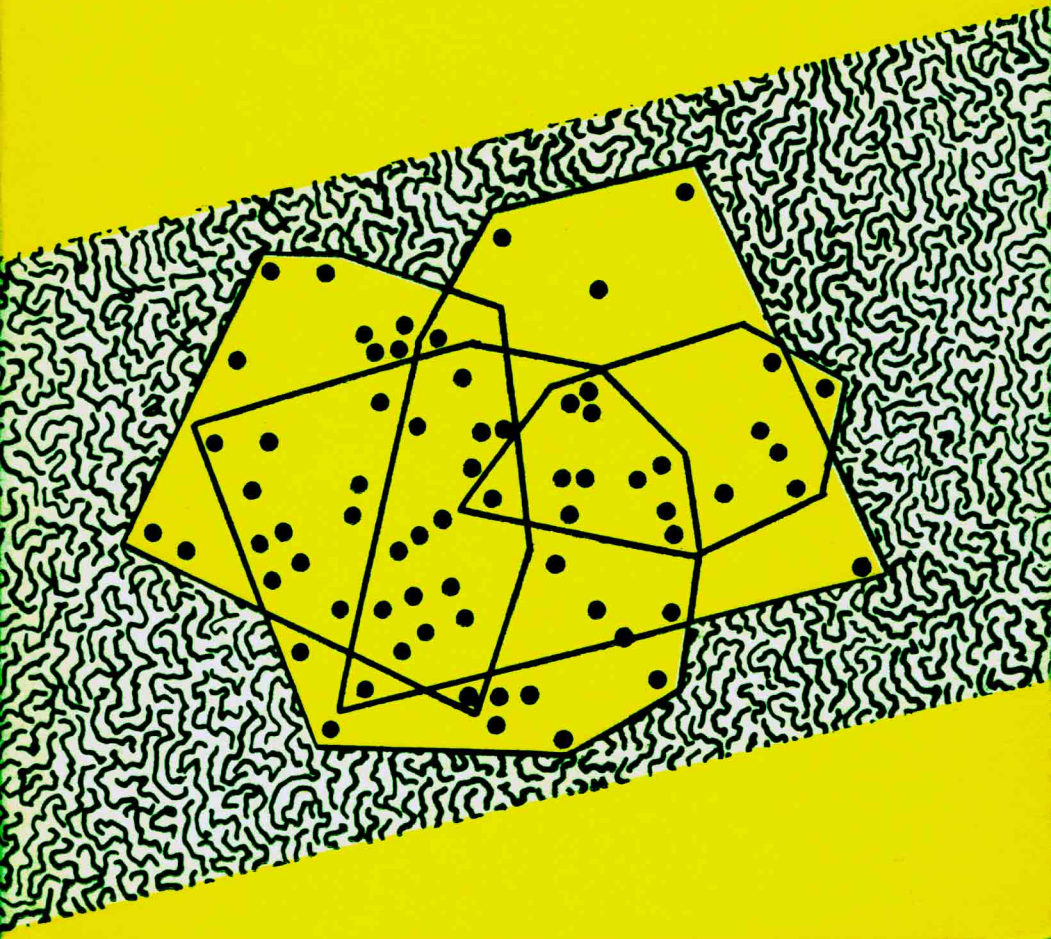
РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЕКАТЕРИНБУРГ
«НАУКА»
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 575.22

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

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

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

Ответственный редактор **О. А. Лукьянов**

Рецензент

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

ISBN 5-7691-0208-X

© Издательство «Наука», 1992

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1992

А. Г. ВАСИЛЬЕВ, Л. П. ШАРОВА

СООТНОШЕНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ И ХРОНОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ НА УРАЛЕ

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

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

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

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

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

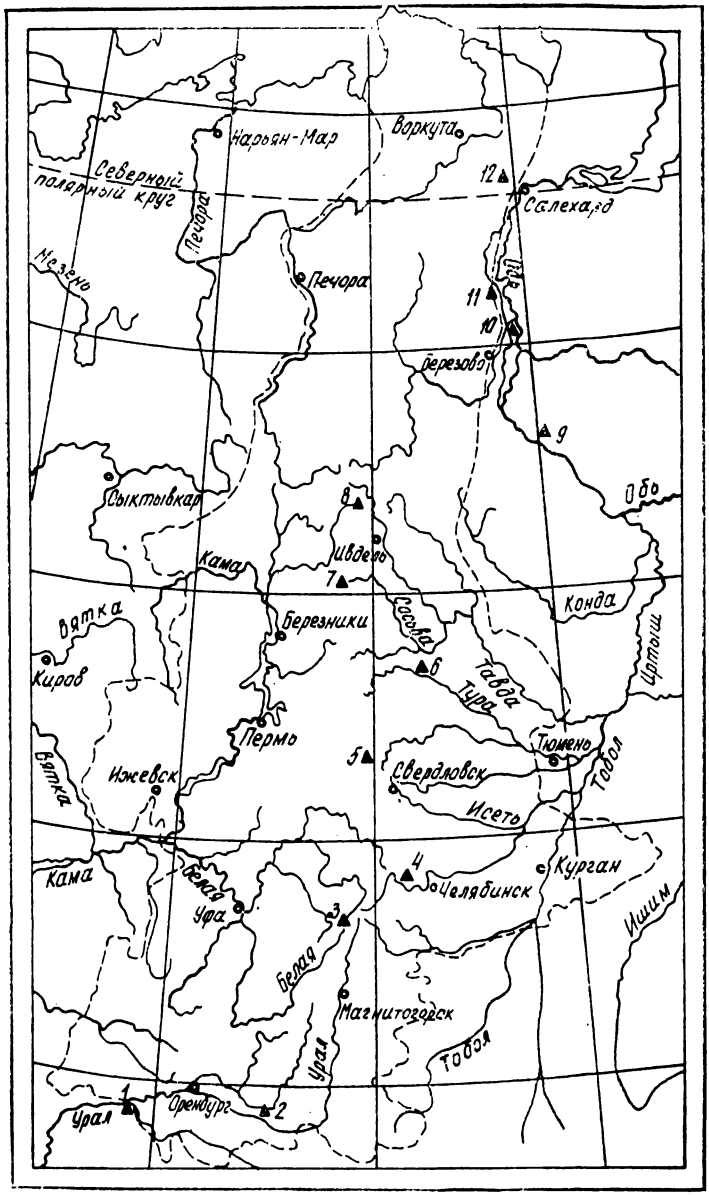


Рис. 1. Места взятия выборок обыкновенной бурозубки на Урале:
Популяции: *1* — илекская (1974 г.), *2* — сакмарская (1974, 1976—1978 гг.), *3* — иремельская (1979 г.), *4* — шугунякская (1975 г.), *5* — шалинская (1975 г.), *6* — верхотурская (1979 г.), *7* — косьвинская (1978 г.), *8* — чистопская (1979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

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

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

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

Таблица 1

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

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

Таблица 2

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

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

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

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

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

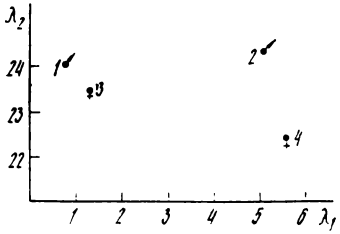


Рис. 2. Сравнение самцов и самок сакмарской популяции в разные годы (дискриминантный анализ):

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

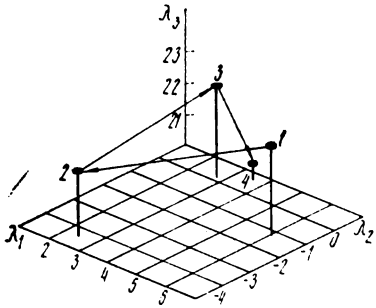


Рис. 3. Хронографическая изменчивость фенооблика самцов из сакмарской популяции (дискриминантный анализ):

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

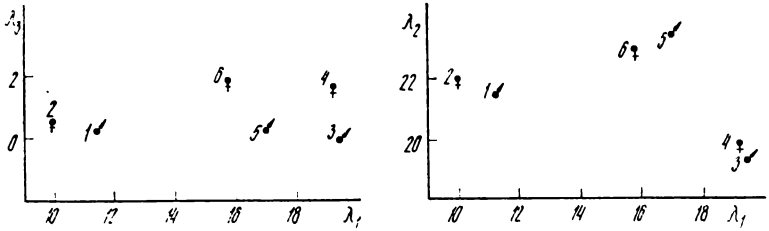


Рис. 4. Соотношение половых, хронографических и географических различий (дискриминантный анализ):

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

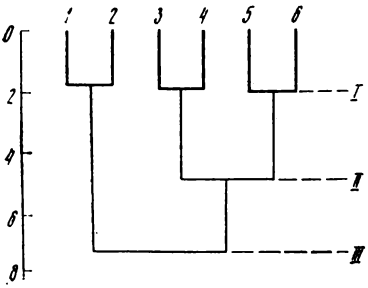


Рис. 5. Кластерный анализ половых, хронографических и географических различий у обыкновенной бурозубки (метод UPGMA, по [23]):

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

Таблица 3

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

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

Таблица 4

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 5

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

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

Таблица 6

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

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

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

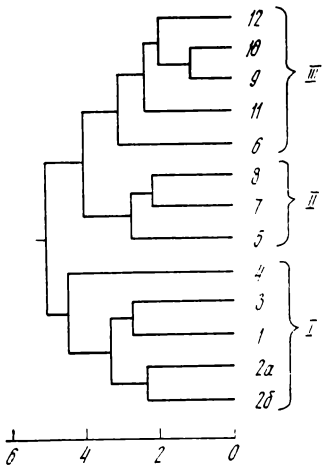


Рис. 6. Кластерный анализ обобщенных расстояний Махаланобиса между популяциями обыкновенной бурозубки на Урале:

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

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

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

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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