АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА
Украинское териологическое общество

Препринт 92.2

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

КИЕВ
Институт зоологии АН Украины
1992

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА
Украинское териологическое общество

Препринт 92. 2

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

К И Е В
Институт зоологии АН Украины
1992

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ. - Киев, 1992. - 55 с. - (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии; 92. 2).

В результаті експериментального вивчення співвідношення генетичної і фенетичної різноманітності популяцій (на прикладі лінійних мишей) встановлено, що неметричні ознаки скелету відносно більш стійкі, ніж морфометричні. Таким чином, при вивченні генетичної специфіки лінійних тварин, а також для оцінки популяційної різноманітності ссавців, здається, більш ефективним є фенетичний підхід, який базується на використанні частот фенів неметричних ознак скелету.

Вивчення фенотипової різноманітності популяцій ондатри показало, що її акліматизація в Західному Сибіру супроводжувалась інтенсивним географічним формотворенням та диференціацією популяцій. При цьому морфологічні ознаки виявились більш консервативними, ніж краніологічні. Несподівано велика різниця між локальними популяціями ондатри на півночі, які, певно, мають випадкову генетичну природу, вказує на великий потенціал виду стосовно швидких генетичних перетворень. Це, можливо, і зумовило успішність акліматизації ондатри в більшості природних зон.

Внаслідок дослідження популяційної різноманітності та дивергенції полівок групи *Alticola macrotis* зроблено висновок, що застосований в роботі фенетичний метод аналізу, який базується на використанні стійких станів порогових ознак - фенів, не лише дозволяє наблизитись до оцінки епігенетичної дивергенції спірних у таксономічному відношенні форм, але й виявити реальну картину їхньої біологічної різноманітності в межах вивченного ареалу.

Табл. 18. Ил. 14. Библиогр.: 62 назв.

Рецензент канд. биол. наук И. Г. Емельянов

Утверждено к печати ученым советом
Института зоологии АН Украины

© Институт зоологии АН Украины, 1992

А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. И. Стариченко

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОБЛЕМЫ СООТНОШЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО И ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ НА ПРИМЕРЕ ЛИНЕЙНЫХ МЫШЕЙ

В процессе решения целого ряда задач популяционной биологии, систематики и эволюционной экологии возникает необходимость оценки генетического разнообразия популяций. За небольшим исключением эту оценку приходится выполнять косвенными методами, пытаясь по разнообразию фенотипов судить о генетических внутри- и межпопуляционных различиях. При работе с гетерогенными природными популяциями очень трудно вычленить, какая доля их общего фенотипического разнообразия обусловлена генетическими факторами, а какая - условиями среды в процессе развития. В то же время представляется возможным выяснить это на относительно однородных в генетическом отношении модельных объектах - линиях лабораторных мышей. Используя животных разных инбредных линий, заведомо генетически различных, и экспериментально изменяя условия их содержания в процессе развития, можно приблизиться к решению этой проблемы. Методологически выяснение относительной роли генотипических и средовых факторов в изменчивости конкретных признаков сводится к сопоставлению внутри- и межлинейных различий. Хотя следует помнить, что фенотипическая реакция высокоинбредных линейных животных, в силу их специфической эпигенетической конституции, теоретически должна быть более контрастной по сравнению с гетерогенными природными популяциями, где эпигенетические процессы забуферены в значительно большей степени [10, 14]. С другой стороны, именно эти свойства линейных животных и позволяют вычленить генотипическую компоненту фенотипической изменчивости.

В фенетике млекопитающих уже давно в качестве косвенных маркеров внутри- и межпопуляционных генетических различий используются частоты дискретных вариаций неметрических признаков - фенов [7, 8, 11]. В последние годы для идентификации и мониторинга линейных животных начал широко применяться генетический "мандибулярный тест" М. Фестинга [13], основанный на применении дискриминантного анализа формы и размеров нижней челюсти. Торп с соавторами [16] показали успешность его при-

менения и для сравнения природных популяций мышей. Специальные исследования по генетике развития нижней челюсти мышей показали, что многомерный морфометрический анализ позволяет выявлять генетическую компоненту фенотипической изменчивости и степень генетической обусловленности изменчивости конкретных морфологических признаков [9]. Нерешенным остался вопрос об устойчивости многомерного морфометрического паттерна к различным средовым воздействиям.

Хорошо известны классические исследования английских генетиков [12, 15], в которых показано, что наиболее сильным средовым воздействием на развитие мышей, приводящим к существенному изменению частот встречаемости неметрических признаков у потомков, является изменение материнской диеты. Ранее нами была показана высокая устойчивость проявления фенов неметрических признаков скелета у потомков линейных мышей, матери которых во время беременности подвергались различным стрессирующим воздействиям внешней среды [2]. Диета матерей при этом не нарушалась. На том же материале нами было установлено, что генетический мандибулярный тест дает большее смещение оценок чем фенетический анализ по частотам встречаемости фенов неметрических признаков [3]. В ходе экспериментальной работы в последние годы нами был получен большой материал по изменению материнской диеты как у одной, так и параллельно у нескольких линий мышей на разных этапах онтогенеза.

Цель настоящего исследования состояла в сравнительном анализе этих экспериментальных материалов на основе многомерной оценки соотношения генотипической и средовой компонент фенотипической изменчивости в системах неметрических и морфометрических признаков. Перед нами, во-первых, стояла задача изучения влияния целого ряда средовых факторов (включая изменение материнской диеты) на морфометрические и неметрические характеристики скелета мышей одной линии и сопоставления величины возникающих изменений с уровнем межлинейных различий. Во-вторых, ставилась задача определения специфики реакции разных линий на одни и те же воздействия, т.е. оценка взаимодействия "генотип-среда". Третья задача состояла в сравнении устойчивости двух систем признаков к сильным средовым воздействиям в эмбриональный и постнатальный период онтогенеза.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили серии черепов и бедренных костей линейных мышей (1391 экз.) в возрасте 45 дн, полученные в разных вариантах экспериментальных исследований с 1983 по 1989 г.

Первоначально опыты ставили на мышах линии BALB/cSto из вивария Института экологии растений и животных (исходный материал для лабораторной колонии получен в 1968 г. из питомника лабораторных животных АМН СССР "Столбовая"). В первой серии опытов применяли следующие воздействия на беременных самок: введение в диету метилтиоурацила, ингибитора щитовидной железы (МТУ); инъекции паратиреоидного (ПТГ) и адренокортикотропного (АКТГ) гормонов, два режима охлаждения ("холод-1" и "холод-2"). Подробное описание условий проведения эксперимента дано в специальной работе [2]. Во второй серии опытов были следующие экспериментальные группы: инъекции снеговой воды с повышенным содержанием соединений фтора ("снег") а также 4 варианта несбалансированной диеты: рацион с дефицитом кальция ("-Ca"), его избытком ("+Ca"), повышенным содержанием белка и кальция ("казеин+мел") и рацион, состоящий из овса в виде сухих зерен ("овес"). Контрольные группы животных содержались параллельно с экспериментальными. С целью определения смещения оценок за счет сезонных явлений взята дополнительная контрольная группа в другой сезон ("осень-83"). Дополнительным контролем для всех групп с инъекционными воздействиями служила группа самок, получавшая инъекции физиологического раствора ("физ. раствор").

В дальнейшем опыты по изменению диеты проводились на нескольких линиях в разных комбинациях. Из всех апробированных во второй серии рационов был выбран наиболее эффективный и простой в практическом исполнении вариант - "овес". В третьей серии опытов, поставленной на двух линиях, экспериментальная группа линии BALB/c была подразделена на две части: одна из них ("овес-1") получала овес в виде сухих зерен в течение всего опыта, т.е. в течение беременности и после родов во время вскармливания потомства, вторая ("овес-2") - только во время беременности до момента родов, после чего животные переводились на нормальный рацион. В линии CBA/Rap из-за ограниченного числа животных экспериментальная группа не подраз-

делялась, а содержалась в соответствии с режимом "овес-1". Четвертая серия опытов поставлена параллельно на трех линиях BALB/cSto, CBA/Rap и вновь созданной в Институте экологии линии BC/IPAE (от скрещивания самки BALB/c с самцом CBA). В каждой из них наряду с контрольной были заложены по две экспериментальные группы: "овес-1" и "овес-2"(см. выше). И, наконец, в последней, пятой серии опытов, поставленной только на линии BALB/c, проведено еще более дробное выделение отрезков онтогенеза, во время которых осуществляли воздействие рационом "овес". Наряду с контрольной в этом опыте представлены следующие экспериментальные группы: "овес-1"; "овес-2" (повторение соответствующих режимов в предыдущих опытах); "овес-3" - перевод с нормальной диеты во время беременности на овес сразу после родов; "овес-4" - то же, но через две недели после родов.

Для сопоставления уровней внутри- и межлинейных различий дополнительно были исследованы выборки интактных животных линий CBA/Rap, C57BL/6JSto и группа нелинейных рэндомбредных мышей из питомника "Рапполово".

Потомство самок, подвергшихся экспериментальным воздействиям, забивали в 45-дн возрасте и измеряли массу тела. Остеологический материал обрабатывали параллельно по двум системам признаков (морфометрическим и неметрическим) методами многомерной статистики. Применяли дискриминантный анализ с переходом к канонической системе координат и расчетом обобщенных расстояний Махаланобиса между центроидами выборок [1, 5, 6]. Использована также R-модель факторного анализа со стандартизацией исходных данных [4]. Все расчеты проведены на основе пакета прикладных программ "ECOSTAT", разработанного при нашем участии в Институте экологии растений и животных.

Морфометрический анализ формы и размеров нижней челюсти проводили по 13 промерам (рис. 1) согласно модификации способа измерений М. Фестинга, предложенного нами [3]. Черепа и бедренные кости зверьков классифицировали по фенам 27 неметрических признаков [2]. Два дополнительных признака, не приведенных в указанной выше работе, представляют собой: отсутствие третьего коренного зуба в верхней (признак 26) и нижней (признак 27) челюстях.

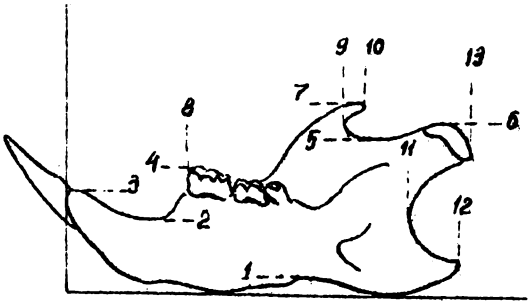

Рис. 1. Схема промеров нижней челюсти линейных мышей. **1-13** - номера признаков

Результаты и их обсуждение

Многомерный морфометрический анализ

В различных опытах в качестве интегрального показателя реакции животных на примененные воздействия внешней среды использовали массу тела в 45-дн возрасте. В группах с применением температурных, химических и гормональных факторов масса тела экспериментальных животных линии BALB/c снизилась на 5-10 % по сравнению с контрольными. Дискриминантный анализ показал, что при этом несколько изменились и морфометрические параметры нижней челюсти (рис. 2 - выборки 1-6, 8-10), хотя, как это видно на рисунке, эти воздействия не вывели линию из некоторого относительно устойчивого состояния. Несбалансированная материнская диета, приводящая к очень сильному снижению массы тела потомства (на 40-50 %), напротив, существенно влияет и на морфометрические характеристики нижней челюсти (рис. 2: 11-14). По величине эти сдвиги сопоставимы с уровнем межлинейных различий для интактных животных (рис. 2: 7, 15, 16), однако направление этих изменений не совпадает с основным направлением генотипических межлинейных различий. Несмотря на то, что масштаб максимальных внутрилинейных различий, связанных с нарушением материнской диеты (средовых), совпадает с межлинейными (генотипическими), они затрагивают различные стороны фенотипической изменчивости и в значительной сте-

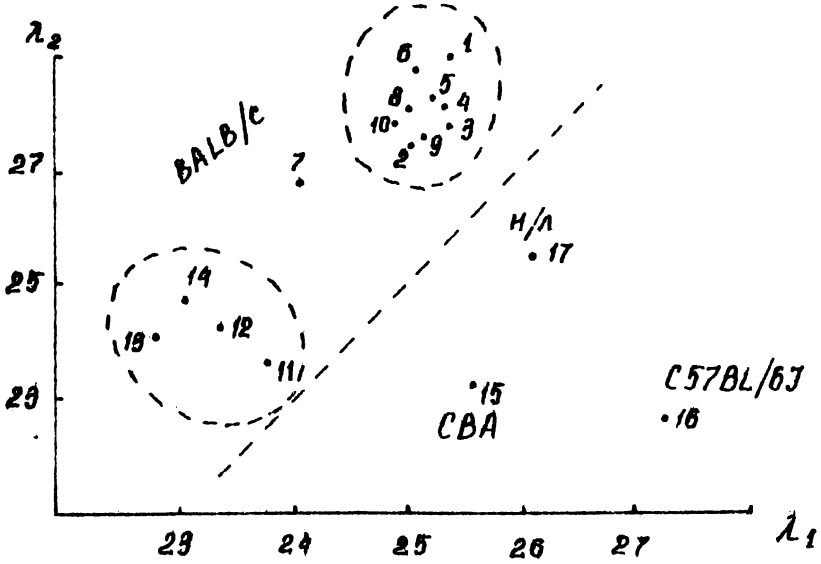

Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа размеров и формы нижней челюсти разных линий мышей по материалам I-II серий опытов.

I серия опытов (BALB/c):

1 - контроль-83; **4** - АКТГ; **6** - холод-2;
2 - МТУ; **5** - холод-1; **7** - "осень".
3 - ПТГ;

II серия опытов (BALB/c):

8 - контроль-87; **10** - снег; **12** - "-Ca";
9 - физ. раствор; **11** - овес; **13** - "+Ca";
14 - казеин+мел.

Интактные группы:

15 - CBA; **16** - C57BL/6J; **17** - нелинейные мыши.

пени независимо проявляются в фенотипе. Заслуживает внимания, на наш взгляд, что четыре разных варианта исследованных рационов приводят к сходным результатам, т.е. действуют неспецифически.

Отсутствие специфичности действия несбалансированной диеты позволило в дальнейшем использовать только один из рационов, а именно овес в виде сухих зерен, и поставить соответствующие эксперименты одновременно на нескольких разных линиях

с целью выявления возможного взаимодействия "генотип-среда", т.е. обнаружения различной реакции разных линий на одно и то же воздействие. Стало возможным также выявить наиболее чувствительный к этому фактору этап онтогенеза, последовательно вводя овес в разные сроки беременности и лактации. Результаты дискриминантного анализа размеров и формы нижней челюсти мышей трех линий (BALB/c, CBA и BC) представлены на рис. 3.

В каждой линии сравнивалось по три выборки: "контроль", "овес-1" и "овес-2". Хорошо видна сходная реакция всех линий на воздействие разбалансированной материнской диеты. Режим "овес-1" (в течение всего срока беременности и лактации) сдвигает центроиды соответствующих экспериментальных групп каждой линии по сравнению с контрольными в одном и том же направлении и на сходную величину. Пренатальное действие овса ("овес-2") во всех трех линиях невелико и прослеживается лишь на уровне тенденции. Дополнительно в дискриминантный анализ включены материалы опыта на мышах BALB/c, состоящего из большего числа градаций воздействий диеты на разных этапах онтогенеза потомков (см. рис. 3: 10-14). Видно, что в этой линии результаты двух повторностей опытов хорошо совпадают. Центроиды контрольных и одноименных экспериментальных групп находятся в непосредственной близости друг от друга. Действие овса только в постнатальный период (после родов) по эффективности не отличается от его применения в течение всего срока (соответственно группы "овес-3" и "овес-1"). Этот эффект проявляется достаточно сильно даже в случае начала воздействия через две недели после родов ("овес-4"). Таким образом, наиболее чувствительным к изменению материнской диеты этапом онтогенеза является ранний постнатальный период развития мышей.

Первая дискриминантная функция, объясняющая 54,1 % общей дисперсии, характеризует, как это видно на рис. 3, различия между животными разных линий. Наибольшие различия наблюдаются между линиями CBA и BALB/c, а линия BC, гибридная по происхождению, занимает промежуточное положение между ними. Это позволяет интерпретировать различия вдоль первой дискриминантной оси как "генотипические". Вдоль второй оси максимальный разброс наблюдается между контрольными и экспериментальными группами "овес-1" в каждой из трех линий. На эту дискриминантную функцию приходится 29,3 % общей дисперсии, характеризующей устойчивые различия между выборками, которые можно

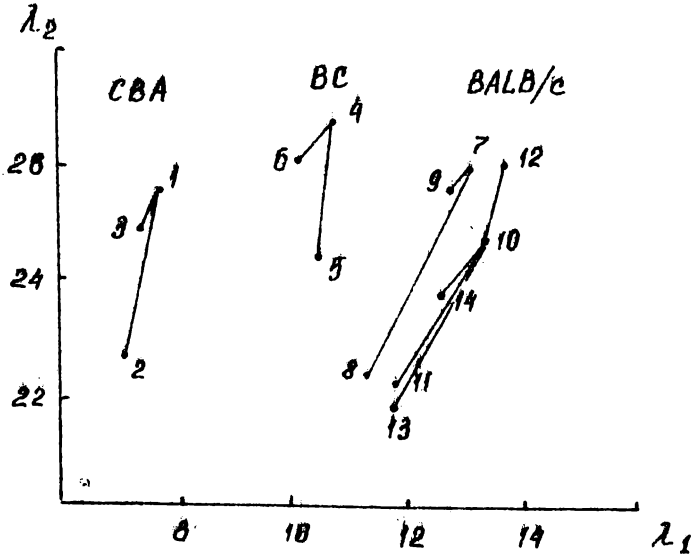

Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа размеров и формы нижней челюсти линейных мышей по материалам IV-V серий опытов.

IV серия опытов:

линия CBA: **1** - контроль, **2** - овес-1, **3** - овес-2;

линия BC: **4** - контроль, **5** - овес-1, **6** - овес-2;

линия BALB/c: **7** - контроль, **8** - овес-1, **9** - овес-2.

V серия опытов:

линия BALB/c: **10** - контроль; **13** - овес-3;

11 - овес-1; **14** - овес-4.

12 - овес-2;

Описание опытов см. в тексте.

определить как "средовые". В целом первые две дискриминантные канонические переменные достаточно полно описывают своеобразие сравниваемых групп, заключая 83,4 % общей дисперсии и характеризуя две независимые компоненты фенотипической изменчивости. Изменчивость вдоль первой оси, которую можно рассматривать как "генотипическую", почти в два раза превышает изменчивость вдоль второй оси, или "средовую". При этом генотипические различия в дискриминантном анализе выходят на первый план, а различия, связанные с изменениями среды в ходе разви-

тия - на второй. Таким образом, несмотря на сильное смещение, вызываемое средовыми факторами, дискриминантный анализ позволяет вычленить генотипическую компоненту фенотипической изменчивости. Сходная и однонаправленная реакция всех линий на изменение материнской диеты говорит об отсутствии, по крайней мере на данном материале, взаимодействия "генотип-среда" по комплексу морфометрических признаков.

С целью получения более содержательной морфологической интерпретации факторов межгрупповых различий по размерам и форме нижней челюсти был проведен факторный анализ средних выборочных значений по 13 промерам (без учета внутригрупповой изменчивости). В это сравнение был включен весь материал, представленный в отдельных сериях опытов (рис. 4). Выделились два главных фактора, объясняющих 91 % общей дисперсии средних. На первое место вышел фактор, связанный со средовыми различиями, так как максимальный разброс вдоль первой компоненты наблюдается между контрольными выборками и экспериментальными группами всех линий с разбалансированной диетой. Вдоль второй оси выборки расположились строго в соответствии с их линейной принадлежностью. В этом направлении наибольшие различия отмечены между линиями BALB/c и C57BL/6. Промежуточное положение занимает группа нелинейных мышей стадного разведения. Линия гибридного происхождения - BC расположена между линиями BALB/c и CBA. Поэтому второй фактор характеризует генотипическую компоненту изменчивости средних. Анализ факторных нагрузок позволяет интерпретировать первый фактор как изменение общих размеров животных (табл. 1).

Второй фактор связан с изменением пропорций, соотношением различных структурных элементов, т.е. формы. Наибольший вклад в изменчивость, организуемую этим фактором, вносят такие признаки как симфизиально-угловой прогиб мандибулы (1), наименьшая высота тела нижней челюсти в области диастемы (2), длина диастемы (8) и наименьшая длина нижней челюсти в области сочленовно-угловой вырезки. Все эти признаки в той или иной степени и в разных сочетаниях важны при различении формы мандибулы сравниваемых линий мышей.

Таким образом, 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,

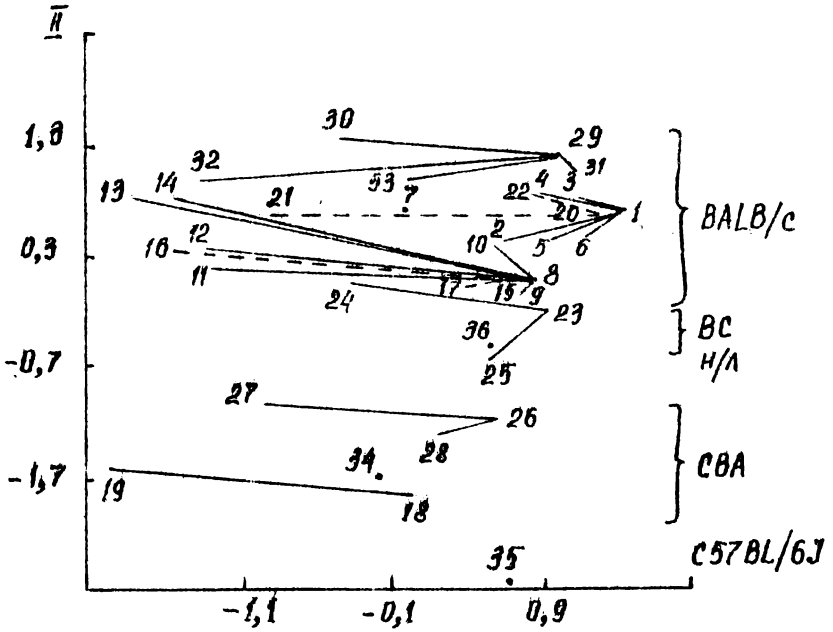

Рис. 4. Результаты факторного анализа размеров и формы нижней челюсти линейных мышей по средневыборочным значениям признаков в I-V сериях опытов.

I серия (BALB/c):
1 - контроль-83; **4** - АКТГ; **6** - холод-2;
2 - МТУ; **5** - холод-1; **7** - "осень".
3 - ПТГ;

II серия (BALB/c):
8 - контроль-87; **10** - снег; **12** - "-Ca";
9 - физ. раствор; **11** - овес; **13** - "+Ca";
14 - казеин+мел.

III серия:
линия BALB/c: **15**- контроль-88, **16**- овес-1, **17**- овес-2;
линия CBA: **18**- контроль-88; **19**- овес-1.

IV серия:
линия BALB/c: **20** - контроль-89 весна, **21** - овес-1,
22 - овес-2;
линия BC: **23** - контроль, **24** - овес-1, **25** - овес-2;
линия CBA: **26** - контроль, **27** - овес-1, **28** - овес-2.

V серия (BALB/c):
29 - контроль-89 осень, **30** - овес-1, **31** - овес-2,
32 - овес-3, **33** - овес-4.

Интактные группы: **34** - CBA, **35** - C57BL/6J,
36 - нелинейные мыши.

сильно зависят от качества материнской диеты в начальный период лактации). Сопоставляя эти результаты с резким уменьшением массы тела экспериментальных животных во всех группах с

Таблица 1. Результаты факторного анализа размеров и формы нижней челюсти мышей разных линий, факторные нагрузки переменных

Номер признака	Факторы	
	I	II
1	0,468	- 0,763
2	0,691	- 0,653
3	0,806	- 0,173
4	0,937	- 0,279
5	0,947	- 0,072
6	0,955	0,106
7	0,971	- 0,078
8	0,707	0,627
9	0,964	0,199
10	0,970	0,006
11	0,934	0,328
12	0,973	0,046
13	0,952	0,273
Собств. число	10,076	1,756
Доля, %	77,5	13,5

нарушенной диетой, можно предположить, что во всех линиях оно обеспечивается единым морфогенетическим механизмом - уменьшением скорости роста зверьков в условиях неблагоприятного кормового режима матери в начальный постнатальный период.

Фенетический анализ по комплексу неметрических признаков

Ранее нами было показано, что температурные, гормональные и химические факторы хотя и приводят к статистически значимым изменениям частот фенов некоторых неметрических признаков, однако по величине эти различия, выраженные в единицах средних фенетических дистанций, на порядок меньше межлинейных [2]. Так, например, межлинейные дистанции колеблются от 400 до 900 условных единиц, а внутрилинейные в этих опытах между контрольной и экспериментальными группами составляли от 10 до 50. В опытах с различными диетами максимальная внутрилинейная дистанция составила 150 единиц для группы "овес", но и она по крайней мере в 3 раза меньше межлинейных дистанций. Большое количество проведенных экспериментальных сравнений позволяет провести факторный анализ частот встречаемости фенов по всем изученным линиям и экспериментальным группам мышей и попы-

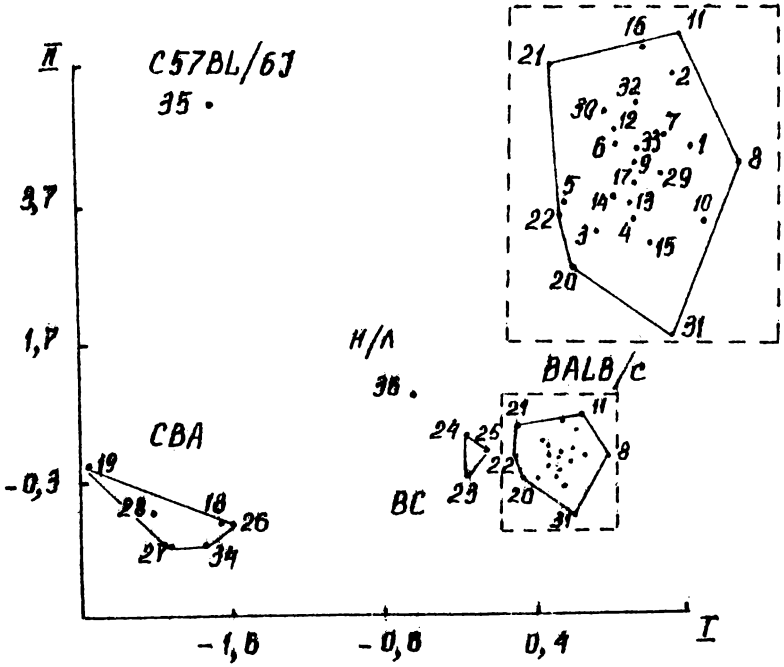

Рис. 5. Результаты факторного анализа частот фенов неметрических признаков линейных мышей по материалам I-V серий опытов. 1-36 - номера выборок. Обозначения соответствуют номерам на рис. 4

таться выявить основные тенденции изменчивости неметрических признаков. Факторный анализ проведен по 27 неметрическим признакам. Результаты его представлены графически на рис. 5. Следует отметить, что выделилось 6 статистически значимых факторов, включающих 82 % общей изменчивости. На первые два фактора приходится только 56 % общей дисперсии, что связано со слабой коррелированностью изученных признаков. Как видно из рис. 5, оба первых фактора характеризуют межлинейные различия. Внутрилинейные различия, вызванные средовыми воздействиями не нарушают характерных особенностей линий. Все выборки BALB/c и CBA, как контрольные, так и экспериментальные, локализуются в ограниченной области факторного пространства. Это позволяет сделать вполне обоснованный вывод об относительно большей устойчивости неметрических характеристик ске-

лета по сравнению с морфометрическими. Таким образом, при выявлении генетической специфики линейных животных, а также для оценки популяционного разнообразия млекопитающих, по-видимому, более эффективен фенетический подход, основанный на использовании частот фенов неметрических признаков скелета.

Список литературы

1. Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. - М. : Финансы и статистика, 1989. - 607 с.
2. Васильев А. Г., Васильева И. А., Стариченко В. И., Любашевский Н. М. Экспериментальное изучение устойчивости неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей // Генетика. - 1986. - **22**, N 7. - С. 1191-1198.
3. Васильева И. А., Васильев А. Г., Любашевский Н. М., Стариченко В. И. Сравнение устойчивочти морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии // Там же. - 1988. - **24**, N 7. - С. 1209-1214.
4. Иберла К. Факторный анализ. - М.: Статистика, 1980. - 389 с.
5. Кульбак С. Теория информации и статистика. - М.: Наука, 1967. - 408 с.
6. Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. - М.: Наука, 1968. - 547 с.
7. Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. - М.: Наука, 1980. - 136 с.
8. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. - М.: Высш. шк., 1985. - 159 с.
9. Atchley W. R., Rutledge J. J., Cowley D. E. Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull // Evolution. - 1981. - **35**. - P. 1037-1055.
10. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus* // Genet. Res. Camb. - 1963. - **4**. - P. 193-220.
11. Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. London. - 1963. -

140, N 4. - P. 577-615.
12. Deol M.S.,Truslove G.M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XX. Maternal physiology and variation in the skeleton of C57BL mice // J. Genet. - 1957. - **55**. - P. 288-312.
13. Festing M.F.W. A multivariate analysis of subline divergence in the shape of mandible in C57BL/Gr mice // Genet. Res. Camb. - 1973. - **21**. - P. 121-132.
14. Gruneberg H. The pathology of development. A study of inherited disorders in animals. - Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1963. - 309 p.
15. Searle A.G. Genetical studies in the skeleton of the mouse. XI. The influense of diet on variation within pure lines // J. Genet - 1954. - **52**. - P. 413-424.
16. Thorpe R.S., Corti M., Capanna E. Morphometric divergence of Robertsonian populations/species of Mus: A multivariate analysis of size and shape // Experientia. - 1982. - **38**. - P. 920-923.

А.Г. Васильев, Е.А. Валяева, Ю.М. Малафеев

ИЗУЧЕНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ОНДАТРЫ В СВЯЗИ С ЕЕ АККЛИМАТИЗАЦИЕЙ НА СЕВЕРЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Акклиматизация нового вида неизбежно приводит к изменению биологического разнообразия естественных сообществ, нарушая общую сбалансированность исторически сложившихся ценотических отношений. Другое неизбежное следствие успешной акклиматизации - формирование новых популяций вида-интродуцента [9], становление его популяционной структуры и дифференциация возникающих популяций в экологическом, морфологическом и генетическом отношении. Популяционная дифференциация сопровождается выработкой специфических адаптаций к новым условиям обитания и, в первую очередь, изменением фенотипического разнообразия популяций. По этой причине процесс акклиматизации можно рассматривать в качестве аналога географического формообразования, а по изменению фенотипического разнообразия популяций