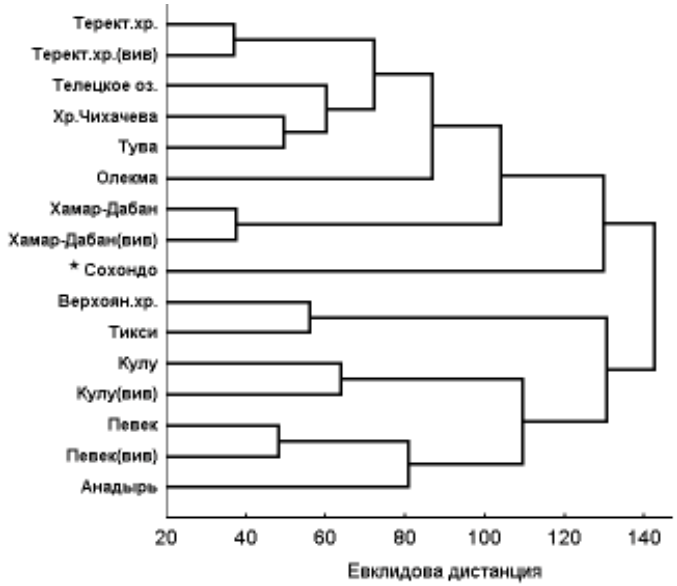

Рис. 2. Кластерный анализ сравниваемых форм подрода Aschizomys по преобразованным частотам неметрических признаков черепа.
* — *Alticola fetisovi* Galkina, Epifantseva, 1988.

Следовательно, если видовая самостоятельность полевки Фетисова при дальнейших гибридологических работах будет доказана, то есть все основания подозревать видовой уровень обособления не только лемминговидных полевок в целом, но также и якутских, населяющих Верхоянский хребет и Хараулахские горы на побережье моря Лаптевых, от чукотских. Мы полагаем, что пульсация ареала *Aschizomys*, периодически возникавшая в позднем голоцене при изменении климатической обстановки и оледенениях, привела к нескольким этапам заселения полевками горных тундр на юге и на севере, которые, затем сопровождались их изоляцией и интенсивным формообразованием. Уникальность ситуации заключается в том, что в настоящее время существуют как крайние формы, достигшие видовой самостоятельности по отношению друг к другу, так и большинство промежуточных географических форм на стадиях подвидов и дифференцированных популяций.

В целом, фенетическое своеобразие полевки Фетисова среди других представителей подрода согласуется с данными о ее одонтометрических особенностях (Васильева и др. 1990): среди южно-сибирских форм она занимает самое крайнее положение, наиболее приближаясь к номинативной форме *A. macrotis* с Хамар-Дабана.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 01–04–49571)

ЛИТЕРАТУРА

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.

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

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Спб., 1995. 522 с.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. О взаимоотношениях *Alticola* (*Aschizomys*) *fetisovi* с другими представителями подрода по данным многомерного морфометрического анализа // V Съезд ВТО, Тез. докл. Т.1. М. 1990. С. 47–48.

Галкина Л.И., Епифанцева Л.Ю. Новый вид горной полевки из Забайкалья (Rodentia, Cricetidae). Вестник зоол. 1988, №2. С. 30–33.

Епифанцева Л.Ю. Морфологическая изменчивость высокогорных полевок подрода Aschizomys: Автореф. дисс…канд. биол. наук, Новосибирск, 1998. 18 с.

Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Систематика млекопитающих СССР. (Исследование по фауне Советского Союза). М.: Изд-во МГУ, 1987. 285 с.

Berry R.J. Epigenetic polymorfism in wild populations of *Mus musculus* // Genet. Res. Camb. 1963. № 4. P. 193–220.

Vasil'eva I.A. Epigenetic divergence of Asian high-mountain voles of the subgenus *Aschizomys* from southern and north-eastern Siberia // Folia zoologica, special supplement, 1999. P. 105–114.

ГОРНЫЕ И РАВНИННЫЕ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ И В ЗАУРАЛЬЕ: МНОГОМЕРНЫЙ МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

А.Г. Васильев, Н.В. Синева
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Обыкновенная слепушонка образует многочисленные локальные поселения в горных и равнинных ландшафтах Южного Урала и Зауралья. В ряде работ было показано, что у этого вида в этом регионе проявляется географическая изменчивость по окраске, морфофизиологическим, морфологическим и популяционным характеристикам (Евдокимов, Позмогова, 1984, 1992; Васильев и др., 1992). Окраска меха слепушонки изменяется от светлой, желтовато-охристой до абсолютно черной в разных местах обитания. Выделяют три окрасочные морфы: бурую, чепрачную или переходную и черную. Существуют как мономорфные, так и полиморфные

популяции слепушонки. В работах Ю.А. Филипченко (1923), Е.И. Лукина (1940) и А.В. Яблокова (1966) географическая и биотопическая изменчивость рассматриваются как две различные формы групповой определенной изменчивости. Считается, что географическая изменчивость в значительной степени наследственно обусловлена и отражает исторические аспекты приспособления локальных популяций, а биотопическая в большей мере обусловлена модификационными, средовыми явлениями, и в полной мере соответствует представлению Ч. Дарвина об определенной изменчивости, связанной с условиями местообитания. Интересно было соотнести эти формы изменчивости на примере обыкновенной слепушонки — полиморфного по окраске, малоподвижного вида, ведущего подземный образ жизни. Животные обеспечивают себе сравнительно однородные микроклиматические и защитные условия в норах, что может нивелировать биотопические различия, а это весьма важно при изучении собственно географической изменчивости.

Цель исследования заключалась в изучении проявления географической и биотопической изменчивости популяций обыкновенной слепушонки по комплексу морфометрических признаков на Южном Урале и в Зауралье.

Выборки животных были взяты в трех типах ландшафтов Южного Урала и Зауралья: горном, предгорном и равнинном. В горной части Урала взяты животные из трех популяций, с севера на юг: бурангуловская (1) и баймакская (2) в Башкирии и кувандыкская (3) в Оренбургской области. Одна выборка собрана в предгорье на Уральском пенеплене в районе г. Пласт Челябинской области — пластовская (4). На равнинной территории Зауралья в Курганской области получены две выборки: куртамышская (5) и звериноголовская (6). Животные в основном были отловлены в летние месяцы с 1999 по 2001 гг. Материал по баймакской популяции, собранный в 1980 году, любезно предоставлен к.б.н. Н.Г. Евдокимовым. Все черепа хранятся в зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН. Сравниваемые группировки географически достаточно удалены друг от друга и с учетом миграционных возможностей вида могут рассматриваться как отдельные популяции. Сравнение проводили по 24 морфологическим характеристикам. В работе были использованы такие параметры, как масса тела, длина тела, длина хвоста и ступни, а также 15 краниометрических признаков, включая промеры нижней челюсти, и их индексы. При обработке материала использовали методы непараметрической и параметрической статистики, а также методы многомерного анализа: кластерный, дискриминантный, факторный и многомерное неметрическое шкалирование.

Для того чтобы соотнести географическую удаленность с экологическим своеобразием мест сбора материала, были вычислены экологические дистанции (ED) с помощью известной формулы Говера (Дэвис, 1990). Величина парных экологических дистанций ED между i-ой и j-ой выборками представляет собой усредненное на признак суммарное отношение взятой по модулю разности значений признака между сравниваемой парой выборок, к величине максимального размаха k-того признака. Значения показателя ED может колебаться от 0 до 1 и, как отмечается в литературе, не зависит от природы сравниваемых показателей. Для оценки экологической специфики точек сбора были использованы картографические

данные о высоте над уровнем моря, величине осадков за год, температуре почвы и воздуха в разное время года, уровне снежного покрова, долях преобладающих типов растительности и почвы. Всего было использовано 33 показателя. Коэффициент корреляции между экологическими дистанциями (ED) и удаленностью мест сбора материала друг от друга (в км) составил r = 0,70. Иными словами, чем больше удалены точки друг от друга, тем больше выражено их экологическое своеобразие. Однако между экологическими дистанциями и преобразованными расстояниями Махаланобиса обнаруживается значимая связь лишь в том случае, если исключить из анализа выборку из Оренбургской области (кувандыкская популяция), где условия обитания были резко отличными от других. На первый взгляд создается впечатление, что морфологические различия прямо пропорциональны экологическому своеобразию мест обитания: чем больше отличаются экологические условия, тем больше и фенотипические различия. Однако добавление в расчеты кувандыкской выборки снижает коэффициент корреляции Пирсона с 0,65 до 0,45. Это позволяет заключить, что популяционные морфологические различия в данном случае могут быть обусловлены не только различиями в условиях обитания, но и, вероятно, историческими процессами становления популяционной структуры вида, которые накладываются на формирование фенооблика популяции.

Предварительный анализ выявил значимые возрастные различия между сеголетками и взрослыми зверьками. У сеголеток наблюдаются сезонные сдвиги.

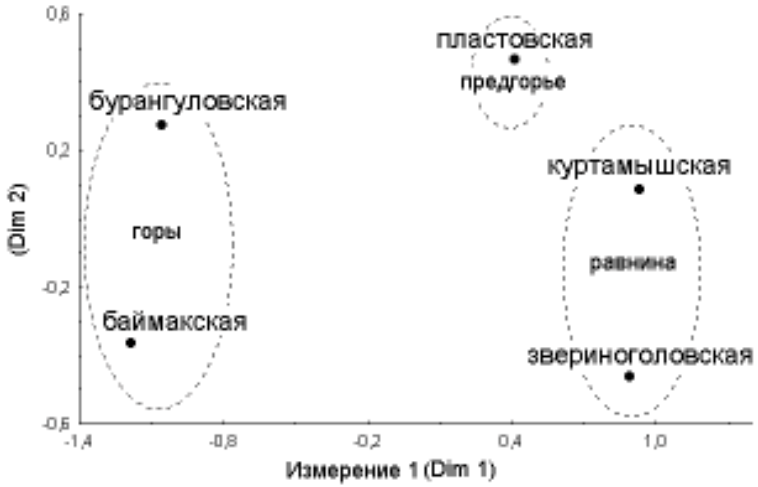

Рис. 1. Многомерное неметрическое шкалирование матрицы экологических дистанций (ED).

Поэтому в дальнейший анализ были включены только взрослые животные. Различия по полу у взрослых слепушонок выражены крайне слабо, поэтому в большинстве сравнений животные обоих полов в выборках объединены. Ординацию центроидов пяти точек сбора (бурангуловская, баймакская, пластовская, куртамышская и звериноголовская популяции) на плоскости по вычисленным между ними экологическим дистанциям провели методом многомерного неметрического шкалирования (рис. 1). Оказалось, что экологическое расстояние между двумя горными группами почти такое же, как и между двумя равнинными пробами. Промежуточное положение занимает предгорная пластовская группировка, несколько приближаясь к равнинным. По экологическим дистанциям различия между горной и равнинной группами популяций больше, чем между поселениями, занимающими северное и южное положение в пределах своего ландшафта.

Дискриминантный анализ этих групп популяций по морфометрическим признакам выявил наибольшие различия между равнинными и горными популяциями вдоль первой дискриминантной канонической функции (DCF1), которая характеризует 77% межгрупповой дисперсии. Предгорная группировка занимает промежуточное положение вдоль первой DCF и достоверно отличается от них вдоль второй, которая характеризует 23% межгрупповых различий.

Следует отметить, что вдоль первой оси проявляются хронографические различия между выборками животных (1999 и 2001 годы) в куртамышской популяции. Они сопоставимы по уровню с межпопуляционными различиями в пределах того же

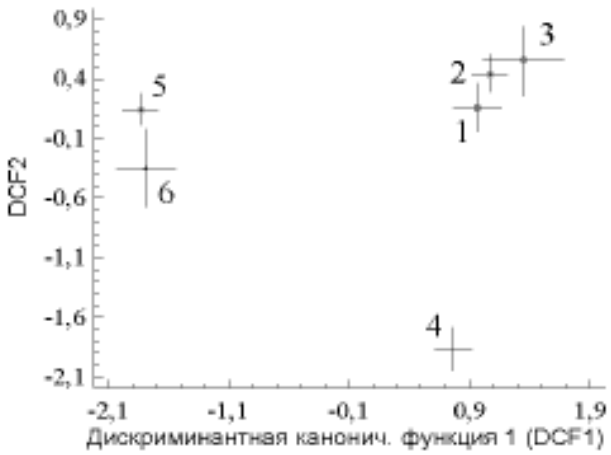

Рис. 2. Дискриминантный морфометрический анализ горных (1, 2, 3), предгорной (4) и равнинных (5, 6) популяций обыкновенной слепушонки.

самого ландшафта. Однако хронографические различия существенно меньше, чем географические, проявляющиеся между горными и равнинными группировками.

Итоговые результаты сравнения всех популяций друг с другом приведены на рисунке 2. Различия между выделенными тремя группировками весьма велики и статистически значимы. В целом зверьки из горных популяций отличаются от равнинных большей абсолютной и относительной длиной хвоста, большей упитанностью, несколько укороченным черепом с увеличенной относительной высотой в области барабанных капсул и скуловой шириной.

В данных популяциях присутствуют все выделенные у обыкновенной слепушонки окрасочные морфы. С помощью универсального фотометра (Покровский и др., 1962) была проведена количественная оценка окраски меха слепушонок. Оказалось, что в разных популяциях существуют различия между животными, принадлежащими к одноименным окрасочным морфам. Зверьки с черной окраской меха из Курганской и Челябинской областей отличаются по показателю белизны спины: спина курганских черных животных более светлая. Бурые зверьки из Курганской и Оренбургской областей проявляют межпопуляционные различия по показателю белизны брюха: окраска брюха у курганских бурых слепушонок оказалась более темной по сравнению с бурыми животными из оренбургской популяции.

Таким образом, многомерный статистический анализ выявил три, резко различные по фенотипу группировки обыкновенной слепушонки, которые населяют горные, предгорные и равнинные ландшафты Южного Урала и Зауралья.

Установлено, что экологические дистанции между населением горных и равнинных ландшафтов существенно больше, чем в пределах каждого из них. Выявлена пропорциональность между географическими и экологическими дистанциями для сравниваемых популяций слепушонки. Было обнаружено отклонение от этой пропорциональности при соотнесении морфометрических дистанций с географическими и экологическими, которое может косвенно указывать на относительно большую роль исторических причин, по сравнению с ландшафтно-экологическими при становлении популяционной структуры вида.

Хронографическая изменчивость, будучи в значительной степени модификационной по своей природе, существенно меньше по своему размаху по сравнению с географическими различиями между горными и равнинными популяциями. Это может косвенно указывать на наследственную природу обнаруженной географической изменчивости между населением слепушонки горных и равнинных ландшафтов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 01–04–49571 и № 02–04–96434), а также гранта в системе Минобразования РФ (проект № Е-00–6–40).

ЛИТЕРАТУРА

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

Дэвис Дж. С. Статистический анализ данных в геологии. М.: Недра, 1990. Т.2. 319 с.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки (Южный Урал и Зауралье) // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 100–119.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Северный Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 103–112.

Лукин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1940. 311 с.

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

Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Пг., 1923. 240 с.

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

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦВЕТОМОРФ ГОПЛИИ ЗОЛОТИСТОЙ (*HOPLIA AUREOLA* PALL.), ОБИТАЮЩИХ НА РАЗНЫХ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЯХ В ГОРНЫХ РАЙОНАХ ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Васильев, Н.Л. Лобанова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

ВВЕДЕНИЕ

Различные структурно-функциональные группы животных, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность популяции, с позиций концепции эпигенетической изменчивости (Васильев, 1988) могут рассматриваться как проявление альтернативных путей развития, формирующих фенотипическое разнообразие популяции. Анализ эпигенетической изменчивости и, в частности, флуктуирующей асимметрии, характеризующей случайные процессы фенотипической реализации эпигенотипа, дает возможность рассмотрения различных аспектов группового развития и изучения на этой основе проявлений биоразнообразия на популяционном уровне (Захаров, Яблоков, 1985; Васильев, 1996).

Для этих целей в качестве модельных могут быть использованы некоторые полиморфные виды насекомых, характеризующиеся высокой изменчивостью признаков рисунка покровов в пределах всего видового ареала. К числу таких видов относится пластинчатоусый жук — гоплия золотистая (*Hoplia aureola* Pall.). Это малоподвижный, оседлый вид, жизненный цикл которого тесно связан с ближайшими кормовыми растениями. Личинки питаются корнями, а имаго — вегетативными и генеративными частями зачастую тех же самых растений. Разовые полеты жуков редко превышают 10–20 метров (Корсун, 1994). Лишь небольшая часть имаго, как нам удалось установить, способна к относительно дальним перелетам более 200 м.

Цель работы заключалась в выявлении вероятных морфометрических и феногенетических различий между оседлой и способной к миграциям группировками гоплии золотистой в горных районах Читинской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собирали в горном урочище Студеное в Красночикойском районе Читинской области. Исследовали 280 имаго гоплии золотистой, отловленных в первой декаде июля 2001 года. Использовали 13 основных промеров головы, переднеспинки и надкрылий и 18 индексов. Измерения проводили на МБС-10 при увеличении 8 х 2 отдельно для правого и левого надкрылий, а в дальнейшем использовали средние значения этих показателей. Дополнительно рассчитывали *показатель общей сложности рисунка покровов* (сумму элементов — пятен и перемычек, проявившихся в его структуре), и *показатель флуктуирующей асимметрии неметрических признаков FAnm* (Захаров, 1987; Markowski, 1993). Проводили многомерную статистическую обработку материала, включая использование методов дискриминантного и факторного анализа. При межгрупповых сравнениях по отдельным признакам применяли однофакторный дисперсионный анализ и его непараметрический аналог — метод Краскела-Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гоплия золотистая в районе исследования приурочена к трем видам кормовых растений: таволге иволистной, тмину обыкновенному, пятилистнику кустарниковому (курильскому чаю). Однако, наряду с «оседлыми» жуками, в изучаемой популяции нами отмечена фракция «летающих» имаго, способных к относительно дальним перелетам. Мы отловили 30 таких особей на удалении более 200 метров от ближайших кормовых растений.

Сравнение «летающих» и оседлых групп животных было проведено с помощью факторного анализа. Всего выявилось 9 факторов, из которых 6-й и 9-й оказались значимо связаны со способностью жуков к полету. Средние значения факторов, рассчитанные для «оседлых» и «летающих» жуков приведены на рисунке (рис. 1). Жуки, способные к относительно дальним перелетам, характеризуются особым комплексом морфологических признаков: у них несколько укорачивается и заостряется передний край головы, уменьшаются общие размеры тела, изменяются пропорции переднеспинки и удлиняется диагональ, характеризующая размеры надкрылий.

Непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа — тест Краскела-Уоллиса позволил выявить также значимые различия ($p = 0{,}038$) в уровне флуктуирующей асимметрии рисунка покровов FAnm у жуков оседлой и мигрирующей частей популяции. Жуки «летающей» группы характеризуются существенно более низкой величиной FAnm по сравнению с особями «оседлой» группы (рис. 2). Из работ М.В. Присного (1980), И.В. Батлуцкой (1993) известно,