

УДК 575.857:591.152

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОНДАТРЫ ПРИ АККЛИМАТИЗАЦИИ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА¹

© 1999 г. А. Г. Васильев, В. Н. Большаков, Ю. М. Малафеев, Е. А. Валяева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

Поступила в редакцию 08.12.98 г.

На основе многомерного анализа краниологических признаков уральских популяций ондатры показано, что на первых ранних этапах акклиматизации между северными и южными группировками животных, происходящими от единой, генетически однородной партии зверьков из Канады, возникли стойкие морфологические различия популяционного ранга, уровень которых почти не изменился за полувековой период изолированного обитания. Этот эволюционно-экологический феномен возник за очень короткий отрезок времени и сопровождался преобразованием формы и размеров черепа и паттерна неметрических пороговых признаков, определяющего частоту проявления тех или иных фенотипов. Эффект “быстрого реагирования” для устойчивых морфологических структур является неожиданным, так как более лабильные морфофизиологические характеристики, исследованные на начальном этапе акклиматизации В.С. Смирновым и С.С. Шварцем (1959), не изменились.

С позиций эволюционной экологии изучение акклиматизации представляет наибольший интерес, когда вид-интродуцент переносится в биотопические условия, экологически аналогичные тем, в которых он исходно обитал (Шварц, 1959). В этом случае, хотя нельзя считать такой процесс “реакклиматизацией”, он на практике является ее аналогом. Одним из таких ярких примеров акклиматизации вида в аналогичных биотопических условиях можно считать становление на территории почти всей Палеарктики популяционной структуры интродуцированной из Канады ондатры (*Ondatra zibethicus* L.). Нужно заметить, что в разных регионах страны были интродуцированы разные внутривидовые формы ондатры. В частности, в ряде южных районов, на западе страны и некоторых других районах распространилась темно окрашенная форма, а в большинстве других преобладает бурая ондатра. В настоящее время, несмотря на повсеместное снижение численности вида и перехода его в так называемую третью, или “популяционную”, фазу акклиматизации (Чесноков, 1976), в отдельных регионах уже давно происходит метизация разных форм ондатры. Этот процесс может существенно повлиять не только на качество меха, но и негативно отразиться на других биологических свойствах акклиматизированных рас. Сегодня трудно прогнозировать экологические, морфологические и фенотипические последствия возможной массовой метизации, поэтому нужно своевременно разрабатывать ме-

тоды и начать проведение фенетического мониторинга ондатры, как ведущей свое происхождение от строго определенной расы, так и от помесных популяций.

В этой связи важно отметить интересную попытку финских исследователей (Pankakoski, Nurmi, 1986) проанализировать фенотипическое разнообразие популяций ондатры в Финляндии на основе использования двух подходов: многомерного морфометрического и неметрического (фенетического в узком смысле). Этот случай интересен тем, что “финские” ондатры были завезены в Финляндию в 20–30-х годах нашего столетия из Германии, Чехословакии и Северной Америки. Смешанное происхождение финских ондатр, по словам Е. Панкакоски и К. Нурми, создает определенные трудности при прослеживании изменений во времени и оценке дифференциации современных популяций, так как эти явления во многом могут зависеть от генетических особенностей основателей.

Иная ситуация наблюдается на севере Тюменской области, где до настоящего времени практически все население ондатры ведет свое начало от зверьков одной из канадских популяций. Первая партия зверьков из Канады была выпущена в центральной части региона в бассейне р. Демьянки (приток р. Оби) в 1929 г., а затем из этого очага ондатра искусственно и естественно расселялась на озера Курганской и позже, в 1936 г., на север Тюменской области. Специальное исследование южных (курганских) и северных (тюменских) ондатр было проведено в 50-х годах В.С. Смирно-

¹ Исследования выполнены при поддержке РФФИ (грант 98-04-48594).

вым и С.С. Шварцем (1959). Авторы показали, что по комплексу морфофизиологических признаков южные и северные поселения ондатры еще не успели к тому времени приобрести какие-либо популяционные особенности. Следует подчеркнуть, однако, что при этом не были изучены наиболее устойчивые черты фенооблика – краниометрические признаки. В этой связи целью настоящей работы было проведение краниологического сравнения северных и южных ондатр по музейным материалам, описанным В.С. Смирновым и С.С. Шварцем (1959) в 50-х годах, с наиболее близкими к современности выборками методами многомерной морфометрии и фенетики, допускающими косвенную генетическую интерпретацию морфологических различий (Betty, 1964; Festing, 1973; Hartman, 1980; Яблоков, 1980; Atchley et al., 1981; Васильев и др., 1986). Это исследование позволяет оценить величину и относительную скорость возможных морфометрических и неметрических (фенетических) изменений, произошедших у ондатры на Тюменском севере со времен 50-х годов. Особый интерес представляло сопоставить наши результаты акклиматизации генетически однородной по своему происхождению популяции ондатры с данными, полученными финскими авторами на метисных гетерогенных популяциях ондатры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили серии черепов ондатры, собранные В.С. Смирновым и С.С. Шварцем в 1955 г. в Лебяжье вском ондатровом хозяйстве в окрестностях районного центра Лебяжье и с озер Звериноголовского района Курганской области (259 экз.), а также в Приполярье в окрестностях Шурышкарского, Приуральского и Ямалского районов Ямало-Ненецкого национального округа (114 экз.). Дополнительно использованы коллекционные материалы, собранные в 1965 г. в окрестностях оз. Сухмень в Курганской области (161 экз.), хранящиеся в зоологическом музее Института экологии растений и животных УрО РАН. Наиболее близкая к современности серия черепов ондатр была собрана Ю.М. Малафеевым на Южном Ямале (р. Хадыга-Яха) в 1987–1989 гг. (330 экз.), причем отлов регулярно проводился в смежных поселениях, удаленных друг от друга не более чем на 16–20 км. Общее число изученных черепов ондатры составило 864 экз. В сравнение включали лишь материалы, собранные в осенние месяцы и в начале зимы. Относительный возраст ондатр определяли по степени развитости корней зубов и стертости коронки (Цыганков, 1955). Для корректировки выделения возрастных групп использовали метод определения возраста по слоистым структурам кости (Клевезаль, Клейненберг, 1967). Наиболее мно-

гочисленная группа взрослых сеголеток в возрасте от 8 до 10 мес., которая достаточно однородна по форме и размерам черепа (Pankakoski, Nurmi, 1986), использовалась нами как основная для проведения краниологических оценок. Черепа измеряли по 11 промерам: кондиллобазальной длине (КБД), ростральной (РШ), скуловой (СШ), межглазничной (МГШ) и наибольшей (лямбдоидальной) ширине (НШ), длине лицевой части (ДЛЧ), высоте в области мозговой капсулы (ВЧ), длине резцового отверстия (ДРО), диастемы (ДД), альвеолярной длине верхнего (ДВЗР) и нижнего зубного ряда коренных зубов (ДНЗР). Измерения производили штангенциркулем с точностью до 0.05 мм. Наряду со стандартной статистической обработкой материала по отдельным признакам использовали методы многомерной статистики: факторный, дискриминантный, кластерный анализ. Дискриминантный анализ выполнен с переходом к канонической системе координат и расчетом обобщенных расстояний Махаланобиса между центроидами выборок (Ким и др., 1989). Использование большого числа краниометрических признаков позволяет интерпретировать результаты, полученные в ходе дискриминантного анализа, в том же смысле, что и при сравнении формы и размеров мандибул методом М.Фестинга (Festing, 1973). Расчеты проведены на основе оригинального пакета прикладных статистических программ "ECOSTAT", разработанного при нашем участии в Институте экологии растений и животных УрО РАН.

Фенетический анализ проводили по частотам встречаемости 19 фенотипических признаков черепа, представляющих собой мелкие устойчивые аберрации в его строении: наличие или отсутствие определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, выпадение фрагментов кости и т.д. (рис. 1). Во время классификации черепов отмечали наличие того или иного признака для каждой особи, а затем в каждой выборке для билатерально проявляющихся признаков подсчитывали число сторон, на которых фен (устойчивое состояние порогового признака) проявился, и общее число изученных сторон. Для признаков, расположенных по оси симметрии черепа (медиальных), подсчитывали число особей, у которых фен проявился, и общее число изученных особей. В тех случаях, когда черепа были повреждены, учитывали число сторон или черепов, на которых наблюдение фенотипических признаков было возможно. Перечень фенотипических признаков черепа ондатры и их латинская кодировка приведены в пояснениях к рис. 1. Названия фенотипических признаков из-за отсутствия в настоящее время общепринятой номенклатуры следует рассматривать лишь в качестве рабочих.

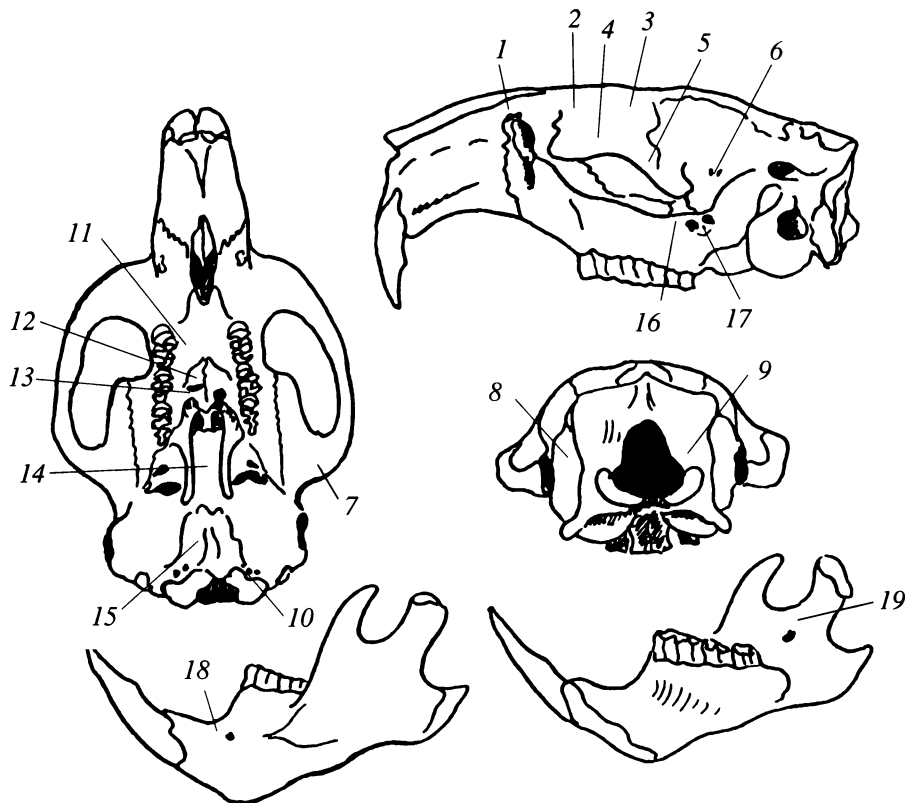


Рис. 1. Расположение фенев неметрических признаков на черепе ондатры (*Ondatra zibetica*). Фены и их латинская кодировка: 1. FProdu – удвоенное предорбитальное отверстие; 2. FFran – наличие переднего лобного отверстия; 3. FFr – проявление крупного лобного отверстия; 4. Etdu – удвоенное решетчатое отверстие; 5. Pnlo – наличие переднего крыльчатого отверстия; 6. FTmdu – удвоенное чешуйчатое (височное) отверстие; 7. MeTm – отверстие височного хода под основанием скулового отростка; 8. FeMs – “центральное” отверстие каменной кости; 9. FOcsi – крупное отверстие в мышечковой ямке; 10. FHgr – утроенное подъязычное отверстие; 11. FMxVI – крупное “переднеглазничное” отверстие; 12. OPlbi – расщепление небной пластинки; 13. MgPl1 – задний край неба замкнут; 14. FBsme – срединное отверстие основной клиновидной кости; 15. FBome – крупное “нижнезатылочное” отверстие в области кливуса; 16. FRacan – сопровождающее овальное отверстия; 17. FOvacan – отверстие на “срединной пластинке” овального отверстия; 18. FMtdu – удвоенное подбородочное отверстие; 19. FMBdu – удвоенное мандибулярное отверстие.

Для сравнения выборок по комплексу фенев неметрических признаков черепа использовали метод расчета меры средней дивергенции (MMD – Mean Measure of Divergence), предложенный ранее Берри и Смитом (Berry, 1963, 1964), в модификации Сьевальда (Sjøvold, 1973). Усредненное среднеквадратическое отклонение (MSD – Mean Standard Deviation) рассчитывали по Сьевальду (Sjøvold, 1973). Для нулевых значений (dummy variants) была предусмотрена поправка Бартлетта $1/4n$, где n – число изученных сторон особей. Расчеты фенетических дистанций проведены с помощью разработанного А. Г. Васильевым пакета прикладных статистических программ “PHEN” (Version 3.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многомерный морфометрический анализ. Прежде чем проводить сравнение имеющегося в нашем распоряжении коллекционного материала,

необходимо было определить величину возможных смещений количественных оценок. Теоретически к таким смещениям могут привести различные формы групповой изменчивости: ограничения, накладываемые полом; различия, связанные с возрастом, сезонной генерацией, локальными биотопическими условиями; хронографические колебания, связанные как с погодноклиматическими, так и с демографическими и биотическими причинами и т.д. Понятно, что на имеющемся у нас материале эта задача не могла быть решена в полном объеме, однако мы попытались оценить масштабы возможного смещения по максимально доступному числу факторов. Следует сразу отметить, что возрастные и сезонные факторы не должны были существенно влиять на результаты нашего исследования, так как специально использовались достаточно однородные в возрастном отношении материалы, собранные в один и тот же сезон.

Таблица 1. Краниометрическое сравнение южных и северных ондатр по полу (коэффициенты дискриминантной функции стандартизованы)

Признак	Северная популяция (1988–1989 гг.)			Южная популяция (1965 г.)		
	самцы ($n = 79$)	самки ($n = 66$)	коэф. дискрим. функции	самцы ($n = 25$)	самки ($n = 18$)	коэф. дискрим. функции
КБД	57.3 ± 0.18	57.0 ± 0.18	0.564	57.6 ± 0.26	57.0 ± 0.25	-0.063
РШ	7.6 ± 0.04	7.6 ± 0.05	-0.200	7.1 ± 0.07	7.2 ± 0.07	-0.601
СШ	34.6 ± 0.13	34.5 ± 0.14	-0.128	34.7 ± 0.18	34.0 ± 0.15	0.690
МГШ	6.3 ± 0.04	6.3 ± 0.04	-0.286	6.2 ± 0.05	6.0 ± 0.09	0.450
НШ	24.1 ± 0.09	24.0 ± 0.08	0.209	24.7 ± 0.14	24.0 ± 0.14	-0.047
ДЛЧ	37.9 ± 0.13	37.8 ± 0.11	0.367	38.5 ± 0.17	37.9 ± 0.13	0.177
ВЧ	19.2 ± 0.07	19.2 ± 0.07	-0.175	19.2 ± 0.09	18.8 ± 0.10	0.529
ДРО	11.4 ± 0.08	11.3 ± 0.07	0.314	12.0 ± 0.14	12.3 ± 0.17	-0.487
ДД	20.4 ± 0.10	20.3 ± 0.10	-0.267	20.4 ± 0.11	20.1 ± 0.17	-0.060
ДВЗР	14.2 ± 0.05	14.2 ± 0.05	-0.643	14.5 ± 0.08	14.2 ± 0.09	0.779
ДНЗР	14.7 ± 0.04	14.6 ± 0.04	0.154	14.9 ± 0.09	14.8 ± 0.11	-0.576
Собственные числа			0.0174			1.0622
Уровень значимости			$p = 0.99$			$p < 0.01$

Различия, связанные с полом, рассматривали на наиболее представительных выборках северных и южных ондатр: наиболее близких к современности ямальских выборках (1987–1989 гг.) и курганской, собранной в 1965 г. Из табл. 1 хорошо видно, что краниометрические различия между полами у северных ондатр не выражены, а у южных отчетливо проявляется половой диморфизм. Результаты дискриминантного анализа подтверждают полученные выводы. Самцы в южной курганской популяции несколько крупнее самок по ряду промеров и отличаются сочетанием более развитых скуловых дуг с удлинением рядом верхних коренных зубов и суженным роострумом. Анализ показал, что различия вдоль дискриминантной канонической функции, позволяющей безошибочно различить 80.7 % самцов и 83.3% самок в южной популяции по комплексу из 11 промеров, статистически достоверны ($p < 0.01$). Тем не менее масштабы краниометрических различий, связанных с полом, в южной популяции не очень велики и при попарном сравнении по отдельным признакам во многих случаях статистически недостоверны (см. табл. 1). Ондатры данной возрастной категории, обитающие на территории Финляндии (Pankakoski, Nurmi, 1986), тоже обладают хорошо выраженным половым диморфизмом: самцы несколько крупнее самок, причем наиболее выражены различия по длине диастемы, роостральной ширине и длине нижней челюсти (нами данный промер не использован).

Причины возникновения различий по проявлению полового диморфизма между исследуемыми южной и северной популяциями ондатры далеко

не очевидны и вряд ли исчерпываются ссылкой на сжатость вегетационного периода у ондатры на севере и более суровые климатические условия, которые заставляют зверьков затрачивать большую часть энергетических ресурсов на их физическую компенсацию, а не на созревание. Можно было бы также предположить, что в более мягких климатических условиях Южного Зауралья и южных районах Финляндии раньше начинается сезон размножения, что и позволяет животным раньше достичь зрелости, сопровождающейся проявлением полового диморфизма. Однако, если сравнить общие размеры черепа северных и южных ондатр, оказывается, что самки на юге несколько мельче, чем на севере, а самцы по кондилобазальной длине черепа практически не отличаются (см. табл. 1). Таким образом, общие размеры зверьков этой возрастной группы на юге и на севере в принципе сходны. Поэтому следует заключить, что, каковы бы ни были реальные причины явления, южные ондатры отличаются от северных, по-видимому, более высокой скоростью созревания зверьков в природе, что и ведет к проявлению полового диморфизма у ондатры на юге региона.

Сравнение ямальских ондатр во временном аспекте проводили в двух вариантах. Первый вариант сравнения при попарном морфометрическом сопоставлении выборок двух смежных лет (1988 и 1989) по отдельным краниометрическим признакам показал, что только по двум промерам: высоте черепа в области барабанных капсул и длине верхнего ряда коренных зубов – имеются значимые различия (табл. 2). Дискриминантный ана-

лиз, проведенный по 11 промерам черепа, выявил достоверные различия вдоль первой канонической переменной ($p < 0.001$). Зверьки 1988 г. характеризуются устойчивым сочетанием большей высоты черепа и длины верхнего ряда коренных зубов с меньшей кондилобазальной длиной черепа. Хорошо известно, что изменчивость общих размеров черепа часто связана со средовыми воздействиями в значительной степени, чем другие краниометрические признаки (Atchley et al., 1981). По этой причине промеры, сильно коррелирующие с общими размерами черепа: кондилобазальная длина, наибольшая ширина черепа и высота черепа – были исключены из дальнейшего рассмотрения.

Во втором варианте близкие к современности ямальские выборки сравнивали с выборкой, взятой на пике численности ондатры в этом же регионе в 1955 г. (табл. 3). Дискриминантный анализ позволяет графически представить полученные результаты (рис. 2). Видно, что эллипсоиды, включающие в себя 95% наблюдений по каждой выборке, существенно перекрываются друг с другом, хотя различия вдоль первой канонической переменной статистически значимы (см. табл. 3). Хорошо видно, что различия между выборками разных лет сопоставимы по размаху с различиями между наиболее современной пробой и выборкой, взятой в 1955 г. Это позволяет говорить о том, что если такие различия имеются, то они не очень велики по масштабу и сопоставимы с обычными межгодовыми. Поэтому можно полагать, что близкая к современности и удаленная во времени к началу акклиматизации популяции морфометрически достаточно близки.

При сравнении между собой исходных выборок 1955 г. из южной и северной популяций ондатры по отдельным признакам существенные различия обнаружены по ростральной ширине, длине лицевой части, резцового отверстия и длине нижнего зубного ряда (табл. 4). Многомерное сравнение также выявило существенные различия между этими группировками ($p < 0.001$). Интересно отметить, что трансгрессия между выборками по значениям первой дискриминантной канонической функции очень мала: 93.1% значений функции особей северной популяции и 89.2% – южной не перекрываются. Это высокий уровень устойчивого своеобразия сравниваемых групп, поэтому уже в 1955 г., несмотря на сходство по комплексу морфофизиологических признаков (Смирнов, Шварц, 1959), они существенно отличались по размерам и форме черепа.

В разных выборках ондатры могут проявляться разные формы групповой изменчивости в понимании А.В. Яблокова (1966). Для того чтобы иметь возможность учесть влияние этих факторов изменчивости, в общее сравнение южных и

Таблица 2. Краниометрическое сравнение ямальских выборок ондатры 1988 и 1989 гг.

Признак	Выборка ондатры		Стандартизованные коэф. дискрим. функции
	1988 г. (n = 58)	1989 г. (n = 75)	
КБД	57.24 ± 0.17	57.18 ± 0.21	-0.400
РШ	7.54 ± 0.04	7.58 ± 0.04	0.069
СШ	34.57 ± 0.14	34.56 ± 0.14	-0.141
МГШ	6.23 ± 0.04	6.35 ± 0.04	-0.492
НШ	24.13 ± 0.09	24.04 ± 0.10	-0.094
ДЛЧ	37.94 ± 0.12	37.84 ± 0.13	0.219
ВЧ	19.36 ± 0.07	19.06 ± 0.07	1.115
ДРО	11.39 ± 0.09	11.19 ± 0.07	0.348
ДД	20.31 ± 0.10	20.39 ± 0.11	-0.601
ДВЗР	14.32 ± 0.06	14.13 ± 0.04	0.401
ДНЗР	14.65 ± 0.04	14.68 ± 0.04	-0.345

Таблица 3. Дискриминантный анализ аллохронных северных выборок ондатры

Признак	Стандартизованные коэф. дискрим. функции	
	DCF1	DCF2
Ростральная ширина	-0.327	0.447
Скуловая ширина	-0.485	0.746
Межглазничная ширина	-0.093	-0.156
Длина лицевой части	0.174	-0.851
Длина резцового отверстия	0.159	0.213
Длина диастемы	0.314	0.025
Длина верхнего зубного ряда	0.918	0.585
Длина нижнего зубного ряда	-0.481	0.015
Собственные числа	0.611	0.091
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.21$

северных ондатр, наряду с уже упомянутыми выборками 1955 г., были включены в качестве маркирующих эту изменчивость следующие выборки. Из современных северных проб взяты три выборки с п-ва Ямал для характеристики размаха хронографической изменчивости и масштаба локальных различий между соседними поселениями ондатры: 1 – микропопуляция-1 (1988 г.); 2 – микропопуляция-1 (1989 г.); 3 – микропопуляция-2 (1989 г.). На юге для характеристики размаха различий, связанных с полом, сборы 1965 г. представлены выборками самцов и самок. В остальных случаях выборки разных полов были объединены.

Дискриминантный анализ, проведенный по 8 промерам черепа, показал, что первые четыре

Таблица 4. Сравнение южной и северной выборок ондатры 1955 г. по комплексу краниометрических признаков

Признак	Северная выборка ($n = 39$)	Южная выборка ($n = 37$)	Стандартизованные коэф. дискрим. функции
РШ	7.60 ± 0.06	7.17 ± 0.06	-0.406
СШ	34.98 ± 0.20	34.66 ± 0.19	0.179
МГШ	6.20 ± 0.07	6.10 ± 0.05	0.008
ДЛЧ	38.27 ± 0.18	38.86 ± 0.18	0.840
ДРО	11.51 ± 0.09	12.64 ± 0.14	0.682
ДД	20.59 ± 0.13	20.26 ± 0.16	-1.296
ДВЗР	14.53 ± 0.06	14.86 ± 0.06	-0.370
ДНЗР	14.75 ± 0.07	15.15 ± 0.06	0.382
Собственное число			1.6559
Уровень значимости			$p < 0.001$

Таблица 5. Дискриминантный анализ формы и размеров черепа ондатры южных и северных популяций на разных этапах акклиматизации

Признак	Стандартизованные коэф. дискриминантных функций		
	DCF1	DCF2	DCF3
Ростральная ширина	-0.504	0.022	0.247
Скуловая ширина	-0.053	-0.274	0.701
Межглазничная ширина	0.050	0.000	0.596
Длина лицевой части	0.361	-0.214	-0.180
Длина резцового отв.	0.688	-0.440	0.178
Длина диастемы	-0.612	0.663	-0.497
Длина верхнего зубного ряда	0.142	1.250	0.273
Длина нижнего зубного ряда	0.080	-0.525	0.241
Собственные числа	1.270	0.360	0.205
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

канонические переменные “объясняют” 96.3% общей изменчивости (табл. 5). Наиболее информативными, на наш взгляд, можно считать первые две канонические переменные, объясняю-

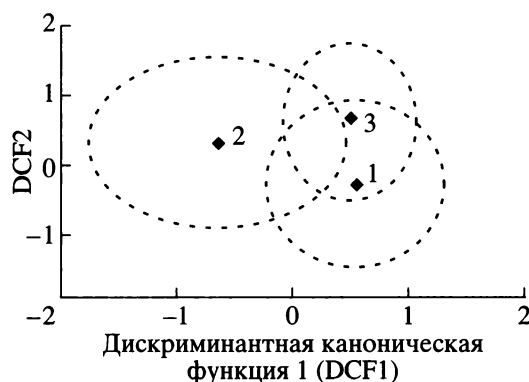


Рис. 2. Дискриминантный анализ формы и размеров черепа аллохронных северных выборок ондатры. Выборки: 1 – сборы 1988 г.; 2 – 1989 г.; 3 – 1955 г. Эллипсоиды включают по каждой выборке 95 % наблюдений.

щие 81% общей дисперсии. Графическая интерпретация полученных результатов представлена на рис. 3. Хорошо видно, что проекции центровидов всех северных выборок на первую дискриминантную ось компактно расположены в области отрицательных значений (в левой части графика), а южных – в области положительных значений (в правой). Таким образом, различия вдоль первой дискриминантной канонической функции отражают различия между южными и северными ондатрами и характеризуют в целом проявление географических различий.

Различия вдоль второй канонической оси интерпретировать сложнее. Видно, что строго в направлении этой оси наблюдается наибольший размах различий между полами в южных выборках 1965 г., а также и на севере, и на юге – между разными локальными поселениями (микрораспределениями). Нужно отметить, что на юге выборки 1955 г. и 1965 г. взяты с соседних, удаленных на 30 км, озер. Изменчивость вдоль третьей оси характеризует и половые и хронографические различия (рис. 3), и ее однозначная интерпретация также

затруднена. Таким образом, вдоль второй и третьей оси в большей степени представлены проявления тех форм групповой изменчивости, которые обуславливают смещение количественных оценок межпопуляционных различий. Если сопоставить масштабы взаимного удаления выборок, которые специально были включены в анализ как маркирующие определенную форму изменчивости, то хорошо видно, что по сравнению с размахом географических различий они невелики. Так, в пространстве, образованном первой и второй, а также первой и третьей каноническими переменными, размах половых различий вполне сопоставим с хронографическими колебаниями. Уровень различий между локальными поселениями не намного их превышает. Поэтому, следует признать, что лишь первая каноническая переменная характеризует устойчивые различия между северной и южной популяциями, которые в наименьшей степени определяются средовыми причинами. Из рис. 3 видно, что с 1955 г. уровень межпопуляционных различий не изменился. Специально проведенный кластерный анализ средневыборочных значений первой дискриминантной функции показал, что четко выделяются два основных кластера, характеризующие южных и северных ондатр (рис. 4а). По структуре кластеров видно, что уровень различий, обусловленных полом и условиями разных лет, значительно ниже, чем величина случайных различий между локальными поселениями, но и эти различия существенно ниже межпопуляционных.

Фенетический анализ. Наибольший интерес для нас представлял фенетический (неметрический) анализ сравниваемых группировок ондатры (табл. 6). Предварительно был проведен анализ связи фенотипических признаков с полом на выборке из Курганской области, собранной в 1965 г., так как именно у этих зверьков наблюдались половые различия по морфометрическим признакам. Расчеты показали, что ни по одному из фенотипических признаков не проявилось статистически значимых различий между полами. Общая фенетическая дистанция (MMD) между полами составила -0.0040 ± 0.0081 и оказалась статистически не достоверной. Фенетические различия между полами на севере тоже пренебрежимо малы: 0.0004 ± 0.0042 и статистически недостоверны ($p \geq 0.05$). Сравнение выборок, собранных в разные годы на севере, показало, что близкие к современности выборки 1988 г. и 1989 г. мало отличаются друг от друга, а удаленная во времени выборка 1955 г. достаточно близка к ним, хотя и отличается от них несколько больше, чем они друг от друга (табл. 7). Близки в фенетическом отношении и южные аллохронные выборки (табл. 7). Различия между двумя смежными локальными поселениями ондатры на полуострове Ямал того же порядка: 0.029 ± 0.006 . Масштаб всех этих различий вполне со-

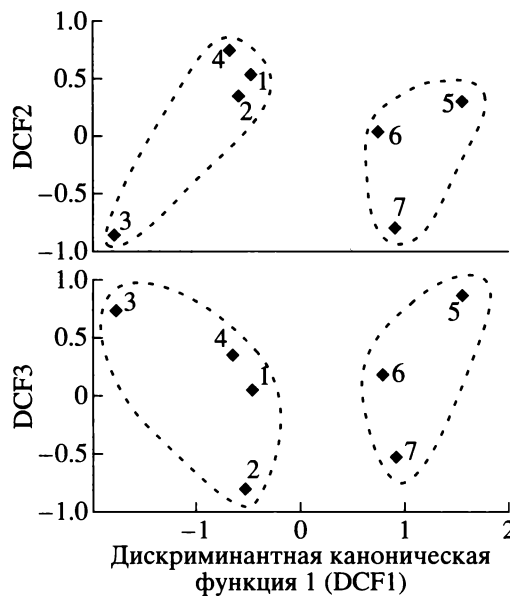


Рис. 3. Дискриминантный анализ формы и размеров черепа северных и южных популяций ондатры на разных этапах акклиматизации (проекции центроидов выборок на три первые дискриминантные функции). Северные выборки: 1 – микропопуляция-1 (1988 г.); 2 – микропопуляция-1 (1989 г.); 3 – микропопуляция-2 (1989 г.); 4 – материалы В.С. Смирнова и С.С. Шварца (1955 г.). Южные выборки: 5 – материалы В.С. Смирнова и С.С. Шварца (1955 г.); 6 – самцы, 1965 г.; 7 – самки, 1965 г. Пунктиром околнурены центроиды северной и южной популяций. DCF1-DCF3 – дискриминантные функции.

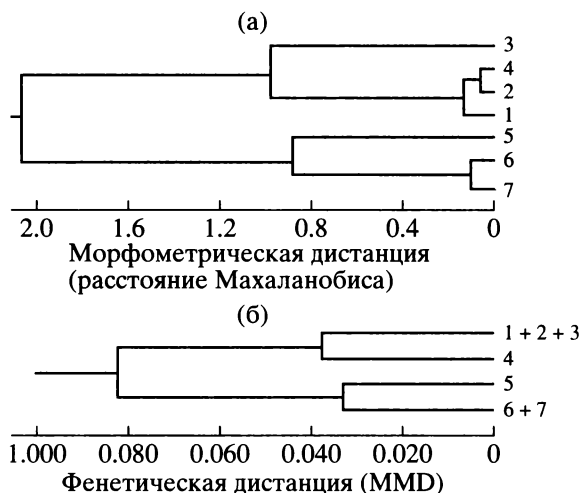


Рис. 4. Кластерный анализ (UPGMA) южной и северной аллохронных популяций ондатры по морфометрическим (а) и неметрическим (б) дистанциям. Номера выборок те же, что и на рис.3. Значок “+” означает объединение соответствующих выборок.

гласуется с аналогичными данными по другим видам, явно не превышая внутривидового уровня (Berry, 1963; Hartman, 1980; Васильев, 1984; Васильев и др., 1986).

Таблица 6. Частоты встречаемости фенотипических признаков черепа в сравниваемых популяциях ондатры, %

Признак	Северная популяция		Южная популяция	
	1955 г. (n = 94)	1988–1989 гг. (n = 312)	1955 г. (n = 218)	1965 г. (n = 220)
1	25.6	17.7	10.9	19.1
2	36.2	45.2	44.5	61.4
3	51.1	50.3	46.3	49.6
4	28.7	49.4	36.9	41.4
5	6.4	9.6	5.1	11.4
6	14.5	10.3	25.3	22.3
7	88.4	86.8	77.1	80.0
8	30.2	24.3	62.3	50.9
9	79.0	92.1	96.2	89.5
10	79.0	70.1	58.5	71.1
11	47.9	64.4	57.3	65.0
12	36.2	41.3	19.3	21.8
13	1.1	4.8	2.8	1.4
14	24.4	16.7	17.9	20.9
15	84.9	81.5	49.4	76.8
16	26.6	15.9	22.2	20.5
17	78.0	77.5	85.3	78.2
18	61.9	73.7	35.3	49.4
19	9.5	19.6	18.5	24.7

Таблица 7. Сравнение выборок северной и южной популяций во времени

Сравниваемые пары выборок	Фенетические дистанции (MMD ± MSD)
Северные выборки:	
1988 г.–1989 г.	0.013 ± 0.006
1988 г.–1955 г.	0.035 ± 0.008
1989 г.–1955 г.	0.019 ± 0.008
Южные выборки:	
1955 г.–1965 г.	0.036 ± 0.007

Примечание. Все различия статистически достоверны.

Матрица фенетических дистанций (MMD) между северными и южными выборками, характеризующими разные этапы акклиматизации ондатры, была обработана с помощью кластерного анализа (рис. 4б). Хорошо видно, что различия между выборками разных лет, собранными в одних и тех же районах, и на юге и на севере практически одинаковы и не превышают уровня характерных внутривидовых различий (Васильев, 1984). Видно также, что южные и северные

выборки образуют два самостоятельных кластера. Уровень их обособления составляет 0,083 и сопоставим с величиной MMD-дистанций между “хорошими” популяциями других видов (Васильев, 1984).

Таким образом, и многомерный морфометрический и неметрический (non-metrical) анализы краниологических признаков ондатры показали один и тот же результат. Уже на первых ранних этапах акклиматизации между северными и южными ондатрами, происходящими от одной, генетически однородной партии зверьков из Канады, возникли стойкие морфологические различия популяционного ранга, уровень которых, по-видимому, почти не изменился за последующий полувек период изолированного обитания. Эти различия возникли за очень короткий отрезок времени и сопровождалась преобразованием формы и размеров черепа и паттерна неметрических пороговых признаков, определяющего частоту проявления тех или иных дискретных вариаций фенотипа. Такое “быстрое реагирование” для устойчивых морфологических структур несколько неожиданно, так как более лабильные морфофизиологические характеристики, исследованные на начальном этапе акклиматизации (Смирнов, Шварц, 1959), не изменились в то время, когда краниологические параметры уже отражали дифференциацию, связанную с обитанием в разных природных зонах. Важно подчеркнуть, что обнаруженные нами различия между северной и южной популяцией, выявленные многомерными морфометрическими и неметрическими методами, допускают генетическую интерпретацию (Grüneberg, 1963; Berry, 1964; Atchley et al., 1981), косвенно указывая на генетическое своеобразие сравниваемых группировок. Интересно заметить, что разная скорость созревания зверьков на юге и севере, проявление полового диморфизма у южных животных при несколько меньших общих размерах черепа, чем у северных, также свидетельствует об определенных эпигенетических преобразованиях, связанных, по-видимому, со значительными генетическими изменениями (Васильев и др., 1992). Е. Панкакоски и К. Нурми (Pankakoski, Nurmi, 1986) тоже пришли к заключению о дифференциации географически удаленных популяций ондатры в Финляндии и формировании ее популяционной структуры на севере Европы. Они также указывают на устойчивость проявления эпигенетических признаков черепа ондатры, однако малое число изученных ими структур, на наш взгляд, не позволило им увидеть параллель между результатами многомерного морфометрического и неметрического (фенетического) подходов.

В итоге можно заключить, что акклиматизация ондатры сопровождалась в Западной Сибири интенсивным географическим формообразованием и дифференциацией популяций. За сравни-

тельно небольшой срок, измеряемый лишь десятилетиями поколений, произошли существенные преобразования эпигенетической системы северной и южной вновь образованных популяций ондатры. После фазы быстрого преобразования наступил длительный стазис, и за большое число последующих поколений изменения были меньше, чем за первую фазу быстрой перестройки. При этом морфофизиологические признаки, считающиеся лабильными, оказались более консервативными, чем краниологические, которые принято считать стабильными. Полученные результаты свидетельствуют о высоком потенциале вида в отношении быстрых генетических преобразований. Это, возможно, и обусловило успешность акклиматизации ондатры в большинстве природных зон нашей страны. Темпы перестройки фенотипа однородных в генетическом отношении уральских популяций ондатры вполне согласуются со скоростью изменений в гетерогенных финских популяциях, имеющих смешанное происхождение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г.* Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 2. С. 164–176.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Стариченко В.И., Любашевский Н.М.* Экспериментальное изучение устойчивости неметрических пороговых признаков скелета линейных мышей // Генетика. 1986. Т. 22. № 7. С. 1191–1198.
- Ким Дж.-О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др.* Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е.* Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Смирнов В.С., Шварц С.С.* Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959. С. 91–137. (Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР. Вып.18).
- Цыганков Д.С.* Методика определения возраста и продолжительности жизни ондатры (*Fiber zibeticus* L.) // Зоол. журн. 1955. Т.34. № 3. С.640–651.
- Чесноков Н.И.* О закономерностях акклиматизации ондатры // Экология. 1976. № 6. С.63–70.
- Шварц С.С.* Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959. С. 3–22. (Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР. Вып. 18).
- Яблоков А.В.* Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
- Яблоков А.В.* Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.
- 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. V. 35. P. 1037–1055.
- Berry R.J.* Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genet. Res. Camb. 1963. V. 4. P.193–220.
- Berry R.J.* The evolution of an island population of the house mouse // Evolution. 1964. V. 18. № 3. P. 468–483.
- Festing M.F.W.* A multivariate analysis of subline divergence in the shape of mandible in C57BL/Gr mice // Genet. Res. Camb. 1973. V. 21. P. 121–132.
- Grüneberg H.* The Pathology of Development. Oxford:Blackwell, 1963. 309 p.
- Hartman S.E.* Geographic variation of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammalogy. 1980. V. 61. N 3. P. 436–448.
- Pankakoski E., Nurmi K.* Skull morphology of Finnish muskrats: geographic variation, age differences and sexual dimorphism // Ann. Zool. Fennici. 1986. V. 23. N 1. P.1–32.
- Sjøvold T.* The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // Homo. 1973. V. 24. P.204–233.