

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. К. І. ПРАЛЬГАУЗЕНА
Українське теріологічне товариство

Препринт 92.2

ФЕНОТИПІЧНЕ РОЗНОМАНІТТЯ
В ПОПУЛЯЦІЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

К И Е В
Інститут зоології АН України
1992

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

Препринт 92. 2

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
В ПОПУЛЯЦИЯХ МАЕКПИТАЮЩИХ

Г. 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. Несподіванно 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 вивченого ареалу.

Табл. 18. Ил. 14. Библиогр.: 62 назв.

Рецензент канд. биол. наук И. Г. Емельянов

Утверждено к печати ученым советом
Института зоологии АН Украины



ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ И
ДИВЕРГЕНЦИИ ПОЛЕВОК ГРУППЫ *ALTICOLA MACROTIS*

Оценка степени биологического разнообразия природных сообществ, понимаемого прежде всего как многообразие их видового состава, может быть в значительной мере затруднена недостаточной разработанностью систематики во многих группах организмов, неопределенностью или спорностью таксономического статуса отдельных форм. Не исключено, что в некоторых случаях спорные ситуации возникают не только из-за плохой изученности таксонов, но, в том числе, и из-за незавершенности самого процесса дивергенции. В этой связи выяснение таксономических отношений в конкретных группах помимо чисто прикладного значения представляет и теоретический общебиологический интерес в плане познания механизмов микроэволюционного процесса. Несомненно, что анализ таксономических взаимоотношений в спорных случаях требует проведения комплексного и всестороннего изучения популяционной изменчивости с применением самых разнообразных методов. В итоге приходится переходить к анализу биологического разнообразия на более глубоком, популяционном уровне. Одним из примеров спорной ситуации в систематике грызунов является положение и состав подрода *Aschizomys* рода азиатских горных полевок *Alticola*. До сих пор нет единого мнения о его составе.

В последние годы было принято объединять все известные формы этой группы в один политипический вид большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861), включая в число его подвидов наряду с номинативным (*A. m. macrotis* Radde, 1861) и алтайским (*A. m. vinogradovi* Rasorenova, 1933) подвидами лемминговидную полевку (*A. m. lemmingus* Miller, 1898) [8, 9], хотя в более поздних публикациях за последней формой по-прежнему сохраняется видовая самостоятельность [11]. Кроме того, одна из южносибирских форм с гольца Сохондо недавно описана в качестве самостоятельного вида *A. fetisovi* Galkina et Epifantzeva sp. nova [7].

Обнаружение значительной межпопуляционной изменчивости кранио- и одонтологических признаков [1], кариотипа [22], некоторых молекулярных характеристик генома [13], не сопровождающейся, по крайней мере в изученных случаях, репродуктивной

изоляция [2] вскрыло объективные причины трудностей в определении таксономической структуры *Aschizomys*, находящегося, по мнению перечисленных авторов, в процессе интенсивного формообразования. Остаются по-прежнему актуальными поиск новых признаков и применение новых методов для анализа взаимоотношений между географическими формами большеухой и лемминговидной полевок [8]. При этом ведущую роль, на наш взгляд, должны играть методы, позволяющие прямо или косвенно судить о генетической дивергенции близких форм. Одним из таких методов является фенетический анализ [15], основанный на использовании фенов пороговых неметрических признаков и нацеленный на оценку фенетических дистанций между популяционными группировками [18, 19, 25, 27]. Цель данной работы заключалась в проведении фенетического анализа популяционного разнообразия и выявлении общей картины дивергенции форм полевок группы *A. macrotis-lemmings* по неметрическим признакам скелета. К числу несомненных достоинств метода относится возможность генетической интерпретации результатов [23, 24], а также их микроэволюционной трактовки [17, 20]. Кроме того, применение названного метода возможно на коллекционном материале, а исключение признаков, связанных с полом и возрастом, допускает использование материала в наиболее полном объеме, что также немало важно при работе с этой мало изученной и относительно слабо представленной в коллекциях группой полевок.

Попытки фенетического анализа таксономических отношений между отдельными представителями большеухой полевки уже неоднократно предпринимались нами ранее [4, 5]. В настоящем исследовании проведено фенетическое сравнение всех известных форм на доступном нам материале в пределах ареала от Алтая до крайнего северо-востока Сибири, включая Северную Якутию. К сожалению, мы не имели возможности исследовать выборку *Alticola fetisovi* sp. nova с гольца Сохондо в фенетическом отношении.

Материалы и методы

Изучены серии черепов из коллекций зоологического музея Института экологии растений и животных (Екатеринбург). В их сборе в разные годы принимали участие помимо авторов многие сотрудники института. Кроме того исследованы также материалы

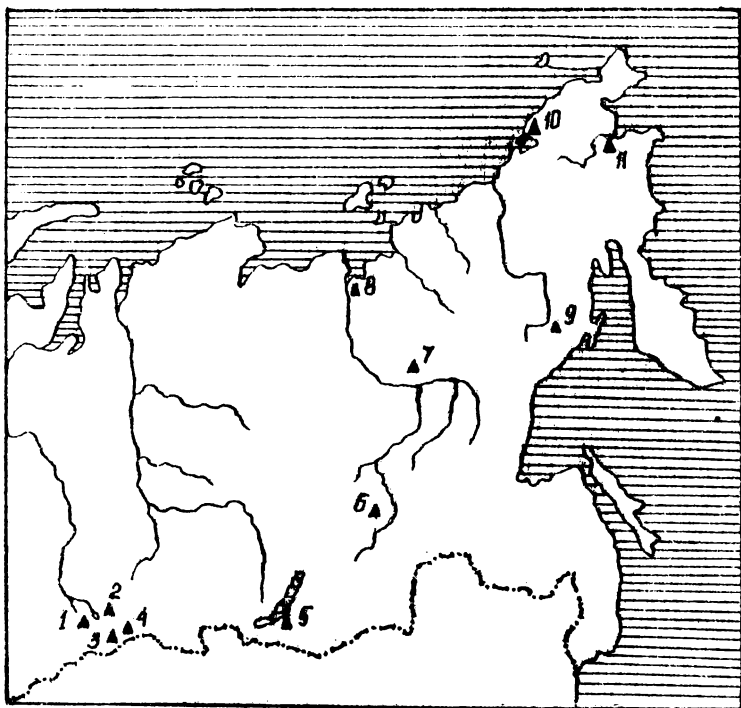


Рис. 1. Схема географического размещения выборок. 1-11 - номера выборок (соответствуют номерам в табл. 1)

других учреждений, любезно предоставленные нам коллегами (табл. 1). Всем им выражаем искреннюю благодарность. Материал представлен выборками из 11 географических точек (рис. 1) и 4 виварных разводов. Всего изучено 944 черепа. Распределение материала по выборкам приведено в табл. 1.

Весь материал был проклассифицирован по 21 неметрическому признаку (рис. 2), описание большинства из них дано в предшествующей публикации [4], посвященной сравнению алтайского и номинативного подвидов. Этот список дополнен признаками, обнаруженными у лемминговидной полевки. В связи с отсутствием общепринятой номенклатуры неметрических признаков предлагаемые ниже названия признаков следует рассматривать в качестве рабочих.

1. Удвоенное предглазничное отверстие.
2. Наличие переднелобного отверстия.

Таблица 1. Сведения об изученном краниологическом материале

№№ выб.	Место сбора	Годы сбора	Число черепов	Коллекторы	Место хранения
1	Теректинский хр.	74-75	17	К. Б., Н. Е.	ИЭРИЖ
1а	То же (виварий) <i>A. m. vinogradovi</i>	74-77	139	А. П., И. К., И. В.	- " -
2	Окрестности оз. Телецкого	66 68	7 10	В. Б. Л. Г.	- " - БИ
3	Хр. Чихачева	72, 74	21	Н. Е.	ИЭРИЖ
4	Хр. Паган-Шибату	79	28	Н. П.	- " -
5	Хр. Хамар-Дабан	75	22	К. Б., А. В., И. К.	- " -
5а	То же (виварий) <i>A. m. macrotis</i>	75-77	131	А. П., И. К., И. В.	- " -
6	Басс. р. Олекмы	61-78	127	Ю. Р.	ИБ ЯНЦ
7	Верхоянский хр.	87-89	33	Ю. Л., И. О.	- " -
8	Окр. г. Тикси	63-82	211	В. В., Н. Е., И. В.	ИЭРИЖ
9	Кольмское на- горье, р. Куду	82 83	5 63	О. С. В. К., А. Ц.	- " - ИБПС
9а	То же (виварий) <i>A. m. lemninus</i>	82	10	А. Ц.	ИЭРИЖ
10	Окр. г. Певек	78-80	74	Н. С., Г. Б., И. К.	"
10а	То же (виварий) <i>A. m. lemninus</i>	74-78	32	Э. Г., А. В. "	"
11	Окр. г. Анадырь	75 78	3 11	В. К. Н. С.	БПИ ИЭРИЖ

Примечание: К. Б. - К. И. Бердугин, А. В. - А. Г. Васильев, А. П. - А. В. Покровский, А. Ц. - А. А. Цветкова, В. В. - В. Н. Большаков, И. К. - В. Г. Кривошеев, Г. В. - Г. Е. Быкова, И. Б. - И. Е. Бененсон, И. В. - И. А. Васильева, И. К. - И. А. Кузнецова, И. О. - И. М. Охлопков, Л. Г. - Л. И. Галкина, Н. Е. - Н. Г. Евдокимов, Н. П. - Н. И. Путинцев, Н. С. - Н. Г. Смирнов, О. С. - О. Ф. Садыков, В. Г. - Э. А. Гилева, Ю. Л. - Ю. А. Луковцев, Ю. Р. - Ю. В. Ревин, ИЭРИЖ - Ин-т экологии растений и животных УРО АН, Екатеринбург; БИ - Биол. ин-т СО АН, Новосибирск; ИБ ЯНЦ - Ин-т биологии ЯНЦ СО АН, Якутск; ИБПС - Ин-т биол. проблем Севера ДВО АН, Магадан; БПИ - Биол.-почв. ин-т ДВО АН, Владивосток.

3. Крупное заднелобное отверстие.
4. Удвоенное решетчатое отверстие.
5. Отсутствие височного отверстия.
6. Наличие "окна" на сосцевидной кости.
7. Одиночное затылочное отверстие.
8. Наличие отверстия в затылочном мышечке.
9. Одиночное отверстие подъязычного нерва.
10. Наличие переднего предчелюстного отверстия.
11. Наличие заднего предчелюстного отверстия.
12. Незамкнутый задний край неба.

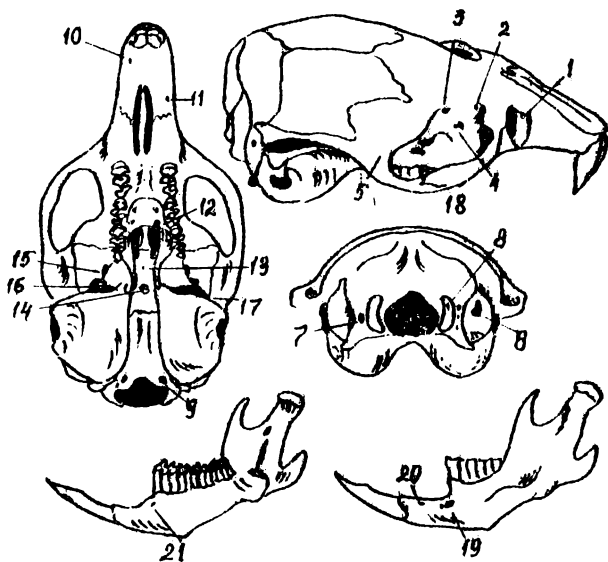


Рис. 2. Расположение фенотипических признаков на черепе большешулой полевки. 1-21 - номера признаков (см. текст).

13. Наличие медиального отверстия на основной клиновидной кости.
14. Наличие "окна" на основной клиновидной кости.
15. Наличие дополнительной костной перегородки в области овального отверстия.
16. Редукция костной перегородки, приводящая к слиянию овального и медиального рваного отверстий.
17. Слияние овального и бокового рваного отверстий.
18. Наличие костного мостика в нижней части глазницы, соединяющего внутриорбитальный альвеолярный вырост с алисфероидом.
19. Удвоенное подбородочное отверстие.
20. Наличие нижнечелюстного отверстия I.
21. Наличие нижнечелюстного отверстия II.

Для билатеральных признаков отмечали наличие или отсутствие признака на каждой из сторон черепа. Частоты признаков

вычисляли по отношению к общему числу изученных сторон за вычетом поврежденных. Для сравнения выборок по частотам признаков рассчитывали фенетические дистанции (D) согласно рекомендациям Берри и Сьевальда [18, 19, 27]. Для каждой выборки вычисляли среднюю величину ее фенетической дистанции от всех остальных или среднюю уникальность (U), в отличие от Берри, который рассчитывал суммарный показатель уникальности [19]. Кластерный анализ проводили методом невзвешенных парных групп с использованием средней арифметической (UPGMA) по матрице фенетических дистанций [28]. Дополнительно выполнялась процедура неметрического шкалирования матрицы дистанций методом минимального стресса [25, 26].

Первоначальную классификацию проводили, подразделяя выборки по полу и возрасту (генерации), а также по времени сбора материала. Это позволило проверить возможную связь проявления отдельных признаков с полом, календарным возрастом (в лабораторных колониях), принадлежностью к сезонным генерациям (в природных популяциях) и оценить в рамках хронографической изменчивости частот признаков там, где это было возможно.

Сравнение самцов и самок в четырех выборках, из которых две виварные и две природные, выявило в 8 случаях из 84 (менее 10 %) статистически значимые различия по отдельным признакам (табл. 2), но при этом фенетические дистанции по 21 признаку между выборками равного пола во всех парах сравнения оказались статистически недостоверными.

Аналогичная картина выявлена при сравнении виварных выборок зверьков равного возраста: в 3 случаях из 42 обнаружены значимые сдвиги по отдельным признакам, а фенетические дистанции по всему комплексу признаков также статистически недостоверны (табл. 3).

Напротив, в природных популяциях лемминговидной полевки сравнение переживавших животных и сеголеток в 9 случаях из 14 выявило неслучайные сдвиги, значимыми оказались и фенетические дистанции (табл. 4).

Отмечены колебания частот во времени как по отдельным признакам, так и по их комплексу (табл. 5). На протяжении примерно 20 лет фенетические дистанции между выборками разных лет в Тиксинской популяции колеблются от 0,031 до 0,099, что может быть связано с зимовавшими животными.

Относительно невысокий уровень этих внутривидовых

Таблица 2. Фенетические дистанции между самцами и самками в четырех выборках большеухой полевки

Выборка	Количество		Номера признаков, по которым различия достоверны	Фенетические дистанции
	самцов	самок		
<i>A. m. vinogradovi</i> (виварий)	49	57	5*, 10**	0,002±0,007
<i>A. m. macrotis</i> (виварий)	53	45	16**	0,004±0,007
<i>A. m. lemmings</i> Тикси	56	48	6*, 10*, 16*	0,009±0,008
<i>A. m. lemmings</i> Певек	46	41	2*, 11*	0,002±0,010

Примечание: в этой и двух последующих таблицах
 * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$

Таблица 3. Фенетические дистанции между выборками зверьков разного возраста в виварии

Выборка	Число зверьков возраста		Номера признаков, по которым различия достоверны	Фенетическая дистанция
	3-6 мес.	>6 мес.		
<i>A. m. vinogradovi</i>	31	37	4**, 5*	-0,002±0,010
<i>A. m. macrotis</i>	67	28	11*	0,006±0,009

Таблица 4. Различия между сеголетками и перезимовавшими

Выборка	Число зверьков генерации		Номера признаков, по которым различия достоверны	Фенетическая дистанция
	Сеголетки	Перезимки		
Тикси	150	46	5*, 7**, 12***, 15*	0,019±0,006*
Певек	62	24	2*, 4**, 6**, 12**, 21*	0,062±0,012*

Таблица 5. Фенетические дистанции между одновременными выборками в Тикси

Время сбора	1963-1964	~ 1973	1979	1981-1982
1963-1964	-	0,060	0,099	0,031
1973	0,009	-	0,094	0,089
1979	0,009	0,010	-	0,055
1981-1982	0,006	0,007	0,008	-

Примечание: В нижней треугольной матрице содержатся усредненные среднеквадратические отклонения. Все дистанции статистически достоверны, за исключением различий между 1981 и 1982 гг.

различий по сравнению с масштабом межпопуляционных дистанций (табл. 8) позволил объединить самцов и самок, сеголеток и перерывовавших животных, собранных в разные годы, в единую совокупность для каждой географической точки. Вопрос о различиях между природными и виварными выборками обсуждается в работе специально.

Результаты и их обсуждение

Частоты неметрических признаков в изученных выборках полевок представлены табл. 6 и 7. Обращают на себя внимание некоторые резкие различия в частотах отдельных признаков. Так, например, виварные колонии алтайского и номинативного подвидов заметно различаются по частоте одиночного отверстия подъязычного нерва: 50,0 и 3,2 % соответственно. Еще более резко выражено различие по частоте признака 18. У алтайской полевки он практически отсутствует (0,7 %), а у забайкальской более 90 % особей имеют в нижней части глазницы костный мостик, соединяющий заднюю часть внутриорбитального альвеолярного выроста с алисфеноидом. Это различие проявляется и между природными выборками названных форм. В природных выборках с Алтая и Тувы признак 18 варьирует от 16 до 41 %. У лемминговидной полевки он не встречен ни разу. В то же время для всех выборок лемминговидных полевок характерна высокая встречаемость "окна" на сосцевидной кости (признак 6). В южносибирских популяциях его частота не превышает 20 %, а в виварных колониях он от-

Таблица 6. Частоты фенотипов в выборках из южно-сибирских популяций

Выборка	1	1а	2	3	4	5	Ба
1	12,1	4,5	0	5,2	1,8	6,8	0,8
2	23,5	4,7	40,6	18,9	27,3	34,9	19,5
3	29,4	41,4	24,2	36,8	26,8	34,9	45,8
4	5,9	9,0	12,9	13,5	5,6	4,7	1,9
5	11,8	8,4	0	0	14,8	0	2,3
6	0	0	6,7	18,2	10,2	0	0
7	15,2	12,3	15,1	25,8	12,0	9,5	20,6
8	61,8	39,5	12,5	21,9	37,3	14,3	29,6
9	48,5	50,0	25,0	37,5	32,0	2,3	3,2
10	17,7	22,4	5,9	31,6	40,7	4,5	13,5
11	38,2	38,9	44,1	31,6	55,6	6,8	5,8
12	3,7	14,3	11,5	21,2	21,4	5,4	24,4
13	0	3,7	18,2	23,5	28,0	0	0,8
14	0	0,7	0	0	4,0	0	0
15	0	0	0	2,8	16,4	0	0
16	30,8	28,0	0	0	0	4,7	2,9
17	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0,7	41,2	21,6	16,7	83,7	91,2
19	0	4,2	0	0	0	0	10,4
20	19,3	26,7	12,1	15,8	33,9	27,3	22,7
21	9,7	1,8	0	2,6	0	2,3	1,5

Примечание: номера выборок соответствуют таковым в табл. 1

сутствует полностью. Кроме того лемминговидная полевка отличается редукцией костной перегородки, разделяющей овальное и медиальное рваное отверстия (признак 16). Популяция из окрестностей г. Тикси выделяется высокой частотой признака 10, а также дополнительной перегородкой в области овального отверстия (признак 15). Интересно отметить, что в Анадырской выборке обнаружен признак 17, характерный только для нее.

Расчет фенетических дистанций между выборками по всему комплексу признаков выявил прежде всего большое сходство виварных колоний с исходными природными популяциями (табл. 8). Во всех 4 случаях наиболее близкой группой к выборке из виварной колонии, судя по наименьшей величине фенетической дистанции, оказалась выборка из соответствующей природной популяции, откуда были взяты зверьки-основатели. На наш взгляд, эти данные достаточно убедительно свидетельствуют о принципиальной возможности использования фенетических характеристик в качестве маркеров генеалогического родства.

Таблица 7. Частоты фенотипов в выборках из северо-восточных популяций

Выборка	6	7	8	9	9а	10	10а	11
1	19,0	14,5	5,4	12,3	0	3,7	8,0	11,1
2	38,5	16,1	8,7	13,3	10,0	31,5	18,8	42,9
3	60,3	40,7	45,3	43,4	40,0	40,5	39,1	50,0
4	3,3	1,7	1,6	6,1	15,0	14,9	3,2	7,1
5	9,3	11,1	6,0	1,0	0	3,4	0	0
6	20,8	67,6	49,6	39,2	35,0	88,0	82,0	92,0
7	10,2	20,6	22,7	13,9	25,0	47,9	25,4	30,8
8	18,6	14,7	7,7	59,7	70,0	36,7	15,6	57,7
9	11,9	23,5	27,9	16,4	5,0	5,8	3,1	11,5
10	20,3	63,3	72,5	5,7	5,0	7,8	3,2	0
11	22,6	29,3	13,6	2,8	5,0	2,9	0	3,6
12	38,6	23,6	16,6	51,9	55,0	11,4	2,2	10,7
13	6,1	0	8,5	0	0	17,3	0	21,4
14	0	4,8	8,6	0	0	0	0	14,3
15	6,3	66,0	84,1	11,3	45,0	8,1	4,7	3,6
16	51,7	51,0	87,3	34,6	25,0	76,8	64,2	100
17	0	0	0	0	0	0	0	21,4
18	0	0	0	0	0	0	0	0
19	4,4	0	2,6	1,0	5,0	0	0	0
20	41,3	45,5	64,3	1,0	0	6,1	1,6	14,8
21	15,7	45,5	55,0	28,2	75,0	74,8	54,7	14,8

Из природных выборок наиболее сходными оказались зверьки с побережья оз. Телецкого, хребта Чихачева и из Тувы (хр. Цаган-Шибету). Это вполне согласуется с наименьшим географиче-

Таблица 8. Фенетические дистанции между виварными и природными выборками

Природные выборки	В и в а р и й			
	<i>A. m. vinogradovi</i>	<i>A. m. macrotis</i>	<i>A. m. lemmings</i>	
			р. Кулу	Певек
Теректинск. хр.	0,018±0,012	0,456±0,012	0,398±0,028	0,473±0,016
Оз. Телецкое	0,215±0,012	0,194±0,012	0,546±0,028	0,597±0,017
Хр. Чихачева	0,140±0,011	0,264±0,011	0,407±0,027	0,509±0,016
Цаган-Шибету	0,182±0,008	0,354±0,008	0,499±0,024	0,715±0,012
Хр. Хамар-Дабан	0,405±0,009	0,036±0,009	0,659±0,026	0,644±0,014
р. Олекма	0,189±0,006	0,491±0,006	0,311±0,021	0,315±0,010
Верхоянский хр	0,489±0,008	0,882±0,009	0,325±0,025	0,363±0,013
г. Тикси	0,678±0,002	1,139±0,002	0,511±0,018	0,538±0,007
р. Кулу	0,303±0,005	0,550±0,005	0,047±0,021	0,191±0,010
г. Певек	0,679±0,004	0,959±0,004	0,226±0,021	0,063±0,009
г. Анадырь	0,699±0,014	1,029±0,014	0,473±0,030	0,209±0,018

Таблица 9. Фенетические дистанции между выборками большеухой полевки из 11 географических точек

Выборка	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0,205	0,154	0,176	0,377	0,167	0,428	0,652	0,238	0,542	0,563
2		0,012	0,085	0,105	0,311	0,543	0,939	0,413	0,705	0,772
3			0,034	0,225	0,220	0,419	0,688	0,283	0,565	0,669
4				0,316	0,250	0,404	0,667	0,415	0,743	0,810
5					0,414	0,795	1,054	0,521	0,849	0,897
6						0,213	0,378	0,177	0,353	0,370
7							0,064	0,343	0,363	0,512
8								0,581	0,500	0,628
9									0,251	0,344
10										0,161

Примечание: Значения усредненных среднеквадратических отклонений колеблются от 0,005 до 0,024. Все фенетические дистанции статистически достоверны за исключением различий между группами 2 и 3.

ским расстоянием между ними и, очевидно, указывает на отсутствие изолирующих преград. В то же время при относительно малой географической удаленности этих популяций от Теректинского хребта они довольно сильно отличаются от типичных представителей алтайского подвида и несут ряд промежуточных черт между алтайским и номинативным подвидами. В целом уровень различий возрастает при попарном сопоставлении южных и северо-восточных популяций по сравнению с различиями внутри этих участков ареала. При этом с увеличением географического расстояния возрастают и фенетические дистанции. Однако это соответствие неоднозначно. Так, например, при одинаковой географической удаленности тиксинской и верхнеколымской популяций лемминговидной полевки от южносибирских первая характеризуется максимальным уровнем эпигенетической дивергенции и отличается наибольшей уникальностью из всех северо-восточных ($U = 0,615$), вторая - минимальным уровнем и проявляет промежуточные черты между северными и южными формами ($U = 0,381$). Пропорциональность фенетических дистанций географическому расстоянию между выборками должна наблюдаться лишь в случае "правильного выбора путей расселения и миграций животных" [3]. Действительно, верхнеколымская популяция по своему географическому положению вполне могла бы быть промежуточным

пунктом при освоении предковыми формами *Aschizomys* Северо-Восточной Сибири во второй половине плейстоцена. В этом отношении наши данные вполне согласуются с представлением о южно-сибирском происхождении подрода, высказанном на основании зоогеографического анализа [10]. Наименее уникальной в фенетическом отношении является выборка из Южной Якутии ($U = 0,265$), а также выборки с Алтая и юго-запада Тувы, у которых показатель средней уникальности невелик (U варьирует от 0,327 до 0,419). Это позволяет предполагать их наибольшую географическую близость к гипотетическому центру формирования и дивергенции подрода *Aschizomys*. Напомним, что подобным образом Ю. Г. Рычков и А. А. Мовсесян [14] сделали удачную попытку реконструировать черты предковой популяции монголоидов Сибири.

Что же касается тиксинской популяции, то ее фенетическое своеобразие даже при коррекции формального географического расстояния и оценке его по наиболее вероятным путям расселения зверьков непропорционально велико. Нарушение этой пропорциональности, по-видимому, указывает не только на длительное изолированное существование этого поселения, но, вероятно, и на независимое его формирование. Возможно, что и своеобразие забайкальской формы ($U = 0,555$) может быть связано с аналогичными причинами.

Заслуживает внимания, на наш взгляд, обнаружение относительно большего фенетического сходства чукотских полевков с алтайскими, чем с забайкальскими. Эти данные согласуются с высказанным еще А. П. Разореновой [12] мнением о сходстве вновь описанного ею вида *A. vinogradovi* по ряду таксономических признаков с лемминговидной полевкой, в то время единственным представителем рода *Aschizomys*. Надо полагать, что именно нахождение и описание *A. vinogradovi* позволило в дальнейшем отнести алтайскую и забайкальскую полевков к подроду *Aschizomys* и даже объединить их в один вид с лемминговидной полевкой. В последние годы сходство алтайской и чукотской форм отмечено также по некоторым молекулярно-генетическим характеристикам [13]. Все сказанное может послужить основанием для предположения о более тесной филогенетической связи алтайской и чукотской форм и об их относительно недавнем расхождении. Это согласуется и с зоогеографическими представлениями об относительно недавнем проникновении *Aschizomys* на крайний Северо-Восток Сибири в голоцене уже после разрушения

Берингийского моста.

Группирование выборок по относительному фенетическому сходству-различию (рис. 3) выявило обособление двух основных групп, соответствующих традиционному таксономическому подразделению на собственно большеухую и лемминговидную полевки. В первую, южносибирскую группу вошли выборки алтайского и номинативного подвидов и географически промежуточные между ними. Вторую, северо-восточную группировку образовали только популяции лемминговидной полевки. Единственное исключение представляет южноякутская выборка из бассейна р. Олекмы: она присоединилась к кластеру алтайских популяций. Проведение дополнительной процедуры неметрического шкалирования матрицы попарных дистанций позволило представить взаимное расположение всех 15 изученных выборок в виде точек на плоскости (рис. 4). Уровень стресса в ходе шкалирования составил 6,9 %, что, по ранжированию Краскела [26], попадает в ряд хорошего соответствия. На этом рисунке отчетливо проявляется "промежуточность" южноякутской выборки, являющейся как бы связующим звеном между двумя основными группами, что не противоречит и ее центральному географическому положению. Повторная кластеризация уже шкалированной матрицы дистанций привела к тому, что на вновь полученной дендрограмме (рис. 5) южноякутская выборка заняла место среди выборок из верхнеколымской популяции, что интуитивно воспринимается более приемлемым. Неустойчивое поведение этой выборки при кластерном анализе, на наш взгляд, указывает на объективное отсутствие резкой границы между выявленными двумя крупными подразделениями. По всей вероятности, в данном случае мы имеем дело с единой системой вибрирующих популяций, находящихся на разных этапах дивергенции.

В свою очередь внутри этих больших подразделений также наблюдается высокая степень дивергенции. В целом уровень дивергенции внутри лемминговидных полевки сопоставим с таковым между алтайским и забайкальским подвидами, поэтому реальное число подвидов в этой группе представляется большим, чем описано до настоящего времени. Лемминговидная полевка представлена комплексом дифференцированных форм. Несомненно, что североякутская форма (тиксинская и верхоянская выборки) заслуживает выделения в отдельный подвид, наряду с чукотским и южноякутским.

Таким образом, проведенный фенетический анализ выявил

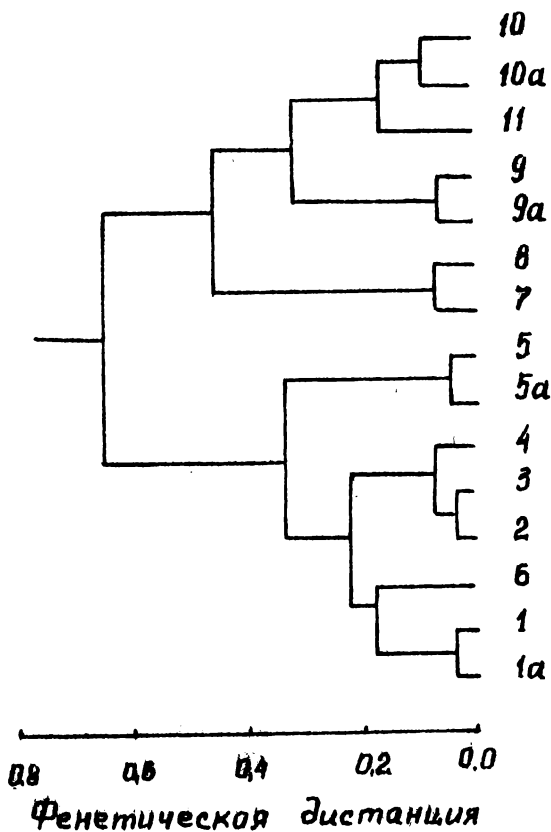


Рис. 3. Дендрограмма, построенная на основе исходной матрицы фенетических дистанций (UPGMA). 1-11 - номера выборок.

сложную относительно непротиворечивую иерархическую картину эпигенетической дивергенции форм подрода *Aschizomys*, которая в принципе согласуется с существующими представлениями о его таксономической структуре и даже отражает объективные причины неоднозначного толкования ранга отдельных форм. Обнаружение этим методом относительно большей по сравнению с южносибирскими подвидами обособленности лемминговидной полевки и ее значительной внутренней неоднородности и пространственной структурированности вынуждает придавать ей более высокий, нежели подвидовой, ранг дивергенции, вероятно заслуживающий таксономического закрепления. Наиболее приемлемой трактовкой таксономических отношений в изученной группе, на наш взгляд,

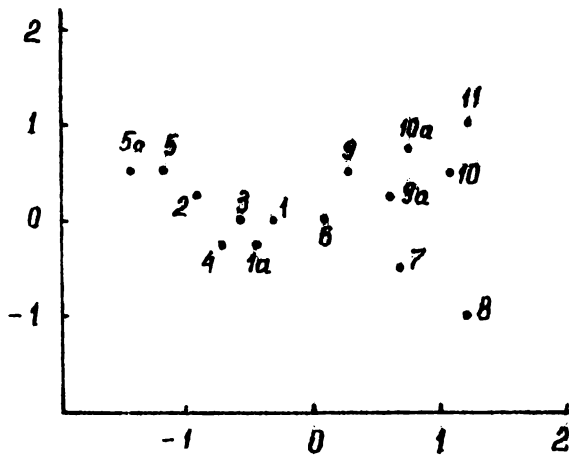


Рис. 4. Размещение выборок на плоскости после процедуры неметрического шкалирования матрицы фенетических дистанций методом минимального стресса. 1-11 - номера выборок.

следует признать выделение надвида *Alticola macrotis* с полувидами: *A. macrotis* и *A. lemminus*, каждый из которых в свою очередь представлен несколькими подвидами: *A. m. macrotis* (забайкальский), *A. m. vinogradovi* (алтайский), *A. l. lemminus* (чукотско-корякский), *A. l. vicina* (южнокутский) и *A. l. jacutensis* subsp. nova (североякутский). Наличие промежуточных форм на уровне полувидов и широких зон интерградации между подвидами, по-видимому, не позволяет сегодня прийти к окончательному решению, поэтому вопрос о числе подвидов остается открытым. К сожалению, из-за отсутствия коллекционных материалов по недавно описанному новому виду *Alticola fetisovi* пока не представляется возможным сопоставить уровень его фенетического обособления с описанными формами. Однако, при многомерном количественном сравнении одонтометрических характеристик этой формы с остальными, упоминающимися в данной работе, обнаружено, что степень ее морфометрического обособления не превышает различий между лемминговидной и большеухой полевками. По строению жевательной поверхности верхнего третьего коренного зуба полевка Фетисова ближе всего к забайкальскому

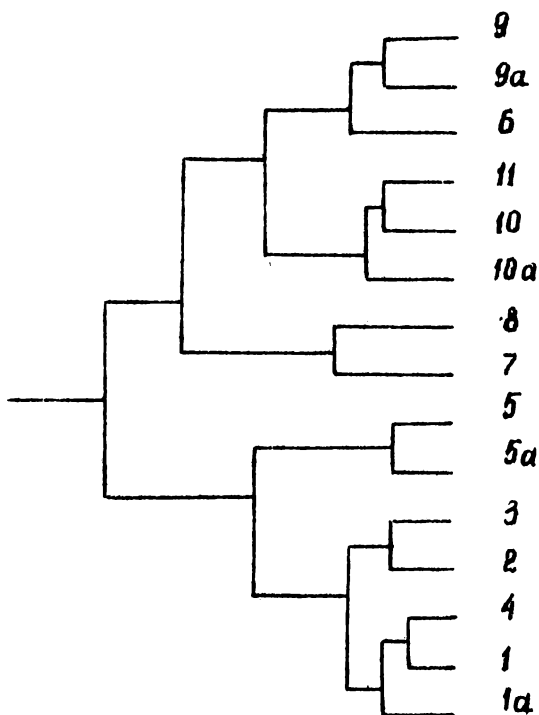


Рис. 6. Дендрограмма, построенная по шкалированной матрице фенетических дистанций (UPGMA). 1-11 - номера выборок.

подвиду большеухой полевки [6]. Поэтому есть некоторые основания предполагать, что полевка Фетисова из Южного Забайкалья (голец Сохондо) может при дальнейшем изучении оказаться третьим подвидом в системе надвида *A. macrotis*.

В итоге проведенного исследования можно прийти к выводу о том, что примененный в работе фенетический метод анализа, основанный на использовании устойчивых состояний пороговых признаков - фенотипов, не только позволяет приблизиться к оценке эпигенетической дивергенции спорных в таксономическом отношении форм, но и выявить реальную картину их биологического разнообразия в пределах изученного ареала.

Список литературы

1. Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. - М.: Наука, 1980. - 140 с.
2. Большаков В. Н., Кузнецова И. А., Покровский А. В. Экспериментальные исследования алтайской и забайкальской горных полевок (размножение, рост, развитие, гибридизация) // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. - 1982. - 87, вып. 5. - С. 3-12.
3. Васильев А. Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биол. - 1984. - 45, N 2. - С. 164-175.
4. Васильева И. А. Васильев А. Г. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1851) // Популяц. экология и морфология млекопитающих. - Свердловск, 1984. - С. 53-70.
5. Васильева И. А., Васильев А. Г., Гилева Э. А. Межпопуляционная дифференциация лемминговидной полевки (оценка фенетических дистанций) // Териология, орнитология и охрана природы / Тез. докл. 11 Всесоюз. симпов.). - Якутск, 1986. - С. 10-11. - (Биол. проблемы Севера; Вып. 3).
6. Васильева И. А., Васильев А. Г., Гилева Э. А. О взаимоотношениях *Alticola (Aschizomys) fetisovi* с другими представителями подрода по данным многомерного морфометрического анализа // 5-й Съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР / Тез. докл., 29 янв.-2 февр. - М., 1990. - 1. - С. 47-48.
7. Галкина Л. И., Епифанцева Л. Ю. Новый вид горной подлевки из Забайкалья (Rodentia, Cricetidae) // Вестн. зоологии. - 1988. - N 2. - С. 30-33.
8. Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). - Л.: Наука, 1977. - 504 с. - (Фауна СССР, Млекопитающие; Т. 3, вып. 8).
9. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен - современность). - Л.: Наука, 1981. - 456 с.
10. Кишинский А. А. Формирование горной териофауны Северо-Восточной Сибири // Основные проблемы териологии. - М., 1972. - С. 177-198. - (Тр. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. секц. зоологии; Т. 48).

11. Павлов И.Я., Россолимо О.Л. Систематика млекопитающих СССР / Исследования по фауне Советского Союза. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. - 286 с.
12. Разоренова А.П. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. - 1933. - 42, вып. 1. - С. 78-80.
13. Рыбников Д.Е., Гилева Э.А., Мирошниченко Г.П. Исследования ДНК азиатских горных полевок // Териология, орнитология и охрана природы / Тев. докл. 11-го Всесоюз. сим-пов.). - Якутск, 1986. - С. 68-69. - (Биол. проблемы Севера; Вып. 3).
14. Рычков Ю.Г., Мовсесян А.А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения // Человек. Эволюция и внутривид. дифференциация. - М.: Наука, 1972. - С. 114-132. - (Тр. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., Секц. антропологии; Т. 43).
15. Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. - М.: Наука, 1980. - 136 с.
16. Яблоков А.В. Популяционная биология. - М.: Высш. шк., 1987. - 303 с.
17. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. - М.: Высш. шк., 1985. - 159 с.
18. Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus* // Genet. Res. Camb. - 1963. - 4. - P. 193-220.
19. Berry R.J. The evolution of an island population of the house mouse // Evolution. - 1964. - 18, N 3. - P. 468-483.
20. Berry R.J. Genetics of insular populations of mammals with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals // Biol. J. Linn. Soc. - 1986. - 23. - P. 205-230.
21. Bolshakov V.N., Gileva E.A., Bykova G.V. Chromosome variation in the Asian mountain vole, *Alticola macrotis* Radde, 1861 (Rodentia, Cricetidae) // Ann. Zool. - 1985. - 23, Pt. 2. - P. 53-69.
22. Bykova G.V., Vasilyeva I.A., Gileva E.A. Chromosomal and morphological diversity in 2 populations of Asian mountain vole, *Alticola lemmings* Miller (Rodentia, Cricetidae) //

- Experientia. 1978. - **34**. - P. 1146-1148.
23. Gréwal M.S. The rate of genetic divergence in the C57BL strain of mice // Genet. Res. Cambr. - 1962. - **3**. - P. 225-237.
24. Gruneberg H. The pathology of development. A study of inherited disorders in animals. - Oxford : Blackwell Sci. Publ., 1963. - 309 p.
25. Hartman S.E. Geographic variation of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. - 1980. - **61**, N 3. - P. 436-448.
26. Kruskal J.B. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a non-metric hypothesis // Psychometrika. - 1964. - **29**. - P. 1-27.
27. Sjøvold T. The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // Homo. - 1973. - **24**. - P. 204-233.
28. Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical taxonomy / The principles and practice of numerical classification. - San Francisco : Freeman, 1973. - 573 p.

Содержание

Васильев А. Г., Васильева И. А., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение проблемы соотношения генетического и фенотипического разнообразия популяций на примере линейных мышей	3
Васильев А. Г., Валеева Е. А., Малафеев Ю. М. Изучение фенотипического разнообразия популяций ондатры в связи с её акклиматизацией на севере Западной Сибири	16
Васильева И. А., Васильев А. Г. Генетический анализ популяционного разнообразия и дивергенции полевок группы <i>Alticola macrotis</i>	37