

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# Млекопитающие горных территорий

Материалы международной конференции  
13–18 августа 2007 г.



Москва ❖ 2007

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт экологии горных территорий  
Кабардино-Балкарского научного центра  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Териологическое общество  
Программа Отделения биологических наук РАН  
«Биологические ресурсы России фундаментальные основы  
рационального использования»



# Материалы международной конференции

13-18 августа 2007 г.

Товарищество научных изданий КМК

Москва • 2007

Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции. М.: Т-во научных изданий КМК. 2007. 373 с.

В сборнике представлены материалы докладов, заслушанных на международной конференции, которая состоялась 13-18 августа 2007 г. в Институте экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН (г. Нальчик) при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Териологического общества при РАН. Представленные работы отражают различные аспекты экологии, морфологии, систематики, эволюции, охраны и рационального использования млекопитающих горных территорий. Для зоологов, этологов, экологов.

Ответственные редакторы: д.б.н. В.В. Рожнов (ИПЭЭ РАН)  
д.б.н. Ф.А. Темботова (ИЭГТ КБНЦ РАН)

Конференция поддержана ОБН РАН  
и Программой Отделения биологических наук РАН  
«Биологические ресурсы России фундаментальные основы  
рационального использования»

УДК 575.17:599.323

## Гомологическая изменчивость неметрических признаков как основа многомерного фенотипирования (на примере горных млекопитающих)

*И.А. Васильева*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург  
via@ipae.uran.ru*

## Homologous variation of non metrical characters as the basis for multidimensional phenotyping (exemplified by mountain mammals)

*I.A. Vasil'eva*

Разработка морфологических критериев диагностики близких видов, особенно видов-двойников, и оценка их региональной «работоспособности» имеет особую актуальность для зон их симпатрии, в том числе для горных территорий, отличающихся повышенным биологическим разнообразием в силу характерной для гор вертикальной поясности и высокой мозаичности локальных местообитаний.

Представляется перспективным применить для этой цели не количественные (метрические), а структурные (качественные, или неметрические) краниологические признаки: проявление или не проявление в фенотипе мелких морфологических структур (дополнительных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, развития вставочных косточек, отростков, перемычек или выпадения фрагментов костей). Их анализ является традиционным для фенетики популяций и широко и успешно применяется на внутривидовом уровне для выявления популяционной структуры видов и внутривидовой дифференциации у млекопитающих (Berry, 1963, 1964; Яблоков, Ларина, 1985).

Изучение изменчивости неметрических признаков — эффективный инструмент оценки поливариантности процесса индивидуального развития морфологическими методами (Васильев, 2005; Васильева, 2006). Фены неметрических признаков, проявляющие качественную, альтернативную, изменчивость с пороговым механизмом фенотипического проявления, распространены у большого числа видов грызунов (Berry, Searle, 1963; Ларина, Еремкина, 1988) и представителей других отрядов млекопитающих (Vauchau, 1988), что позволяет нам говорить о гомологических рядах из-

менчивости этой системы признаков в пределах подсемейства Cricetidae в понимании Н.И. Вавилова (1920) и дополняющего его правила родственных отклонений Н.П. Кренке (1933–1935). На современном этапе теоретической базой для обоснования эмпирических обобщений Вавилова и Кренке служит современная эпигенетическая концепция гомологии Г. Стриедтера (Striedter, 1998), опирающаяся на модель эпигенетического ландшафта К.Х. Уоддингтона (1970). Эпигенетическая концепция гомологии фокусирует внимание на онтогенетическом осуществлении структур в филогенетическом времени, однако при этом остается недостаточно разработанной проблема визуализации и практической идентификации эпигенетических ландшафтов разных таксономических форм (Brigandt, 2002). Нам представляется, что применение методов многомерного статистического анализа для изучения фенетического разнообразия может приблизить нас к решению этой проблемы.

С этой целью нами разработана процедура многомерного неметрического фенотипирования (Васильева и др., 2005). Под фенотипированием в данной работе понимается процедура выявления фенетического своеобразия естественных группировок животных (популяций, подвидов, инбредных линий, видов и надвидовых таксонов разного ранга) на основе многомерного группового анализа встречаемости фенов и индивидуальных фенетических композиций. Графическое представление результатов многомерного анализа фенетических данных как компонентного, так и дискриминантного (или канонического) представляется нам одним из возможных методов визуализации эпигенетических ландшафтов. Возможность вычис-

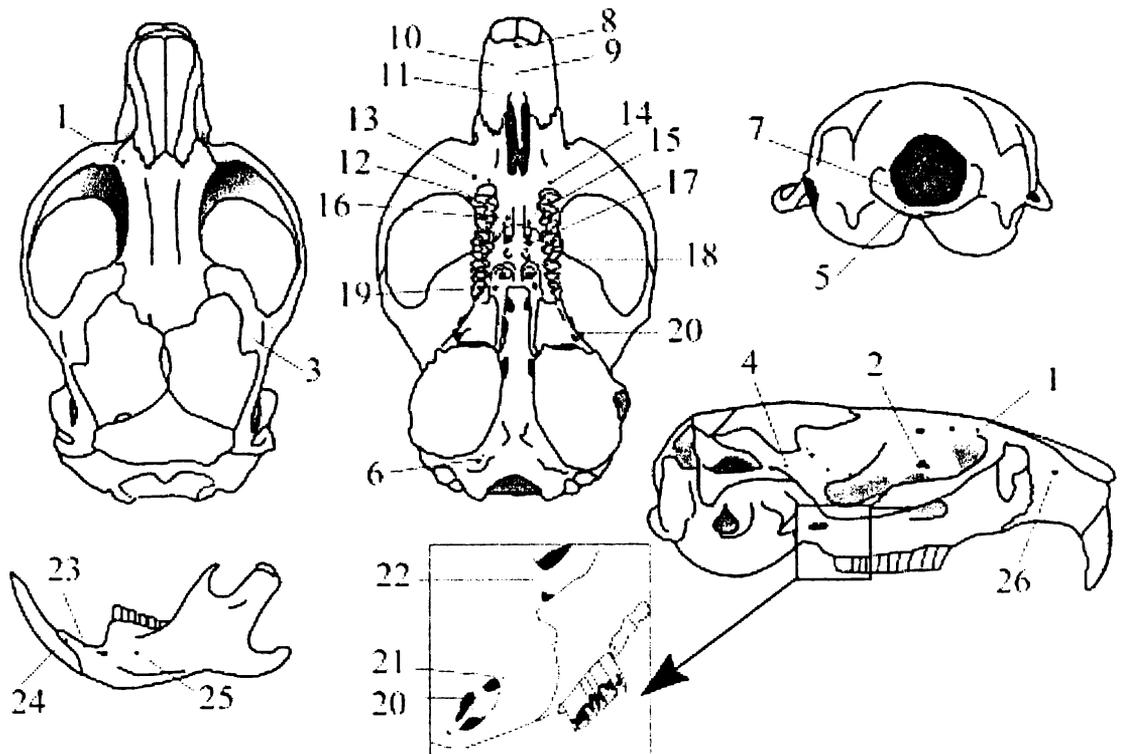


Рис. 1. Схема расположения фенев неметрических признаков на черепе восточноевропейской полевки. Фены: 1 — FOan, 2 — FEtd, 3 — FTm(-), 4 — FTмасро, 5 — FCnif, 6 — FHgdu, 7 — FHgla, 8 — FPmme\*, 9 — FPmmero, 10 — FPmlaan, 11 — FPmla, 12 — FMxzm, 13 — Mxzmor, 14 — FMx, 15 — FMxPlan, 16 — FMxPl, 17 — FPldu, 18 — MgPlpolc, 19 — FPlmn, 20 — FCm, 21 — FRtacan, 22 — PnIo, 23 — FMtdoan, 24 — FMtrpica, 25 — FMas, 26 — FPOan. Кодовые обозначения фенев соответствуют таковым в таблице.

ления дискриминатных и классификационных функций, предоставляемая аппаратом дискриминантного анализа, позволяет использовать его и для целей диагностики. Поэтому в более узком смысле фенотипирование — это определение *таксономической* принадлежности выборки или отдельной особи, отнесение ее с определенной вероятностью к какому-либо из ранее изученных видов (выступающих в качестве обучающих групп) на основе обучающего дискриминантного анализа встречаемости фенев и использования дискриминантных ключей.

Проиллюстрируем процедуру фенотипирования на примере уральских популяций видов-двойников обыкновенных полевок *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis*. С этой целью нами применен дискриминантный анализ встречаемости фенев с проведением предварительной многомерной ординации классификационного массива индивидуальных фенетических композиций с помощью метода главных компонент. Расчеты выполнены с использованием статистических пакетов Statistica 5.5 и PAST 1.68. В качестве обучающих групп были использованы выборки

лабораторных колоний обыкновенной и восточноевропейской полевок, видовой принадлежность которых была определена методами цитогенетики под руководством Э.А. Гилевой. Дополнительно использовали коллекции из природных популяций обоих видов-двойников, часть которых также была кариотипически изучена сотрудниками группы Э.А. Гилевой, а другая часть рассматривалась как свободные тест-группы при проведении видовой диагностики. Всего было изучено 15 выборок черепов видов-двойников обыкновенной полевки из Уральского региона, общим объемом 407 экз. (музейные коллекционные сборы автора, а также А.Г. Васильева, Д.Ю. Нохрина, Е.А. Хиревич и М.В. Чибиряка из Оренбургской, Свердловской, Пермской и Челябинской областей). Кроме того, в нашем распоряжении имелась выборка 14 экз. *Microtus arvalis transcausicus* из горных районов Закавказья (материал собран Л.Л. Давтяном в 1978-1979 гг. на побережье оз. Севан в Армении). Считается, что на большей территории Армении обитает 46-хромосомная полевка — кариотипическая форма «*obscurus*» (Дзуев, Малкаров, 1976). Однако в некото-

рых районах, в частности, в Араратской долине, встречается также и *M. rossiaemeridionalis* (Малыгин, 1983). Представляло несомненный интерес, применив технологию фенотипирования, на индивидуальном уровне определить видовую принадлежность закавказских обыкновенных полевок. В качестве своеобразной внешней группы использована выборка (54 экз.) близкого вида из той же группы — илийская полевка (*Microtus ilaeus*).

Весь материал был проклассифицирован по 44 неметрическим признакам, 26 из которых, приведенные ниже в таблице, указаны на рисунке 1.

Проявление фена по каждому признаку на левой и правой сторонах тела кодировали цифрой 1, а отсутствие — 0 (в анализ включены только целые черепа). Затем была проведена многомерная ординация на основе метода главных компонент. Такая процедура позволяет исключить многие технические проблемы, осложняющие проведение дискриминантного анализа непосредственно на исходных классификационных данных. В частности, при переходе от исходных признаков к главным компонентам устраняется некоторая «остаточная» слабая скоррелированность признаков (явно коррелирующие признаки исключаются на этапе предварительного анализа), т.к. происходит ортогонализация компонент. Кроме того, уменьшается их число (редукция) без потери информации, а также становится возможным использование признаков с низкой величиной дисперсии (в тех случаях, когда частота признака близка к 0 или 1). Итоговую матрицу индивидуальных значений главных компо-

нент использовали как основу для проведения дискриминантного анализа.

На первом этапе сравнивали только кариотипированных зверьков из виварных колоний трех видов (рис. 2).

На графике хорошо видно, что по индивидуальным композициям фенов, в плоскости первых двух дискриминантных функций каждый из сравниваемых видов занимает совершенно определенную специфическую область морфологического пространства, лишь в некоторой степени пересекаясь с другими. Тем самым, наглядно демонстрируется визуализация эпигенетических ландшафтов сравниваемых форм, в данном случае — видов-двойников и илийской полевки. Вдоль первой дискриминантной оси (64.4% межгрупповой дисперсии) выражены различия между илийской полевкой и обеими «обыкновенными» в широком смысле, по второй оси (34.6%) проявляется специфика видов-двойников. Доля корректной классификации всех кариотипированных групп превысила 95%. Следует заметить, что варианты «ошибочной» диагностики являются отражением правила родственных отклонений Кренке, то есть проявлением эпигенетически сходных вариантов развития структуры черепа у близких видов.

На следующем этапе к массиву данных по кариотипированным животным из лабораторных колоний (выборка илийской полевки далее не использовалась) добавили природные выборки и провели «обучающий» дискриминантный анализ. Включение в обучающий дискриминантный анализ некаротипированных коллекционных материалов из популяций обыкновенных полевок, обитающих в разных местах Урала, позволило расклассифицировать их и отнести к одному из видов-двойников (рис. 3). Хорошо видно, что все выборки по средним значениям дискриминантной функции разделились на две большие совокупности, маркированные «обучающими» кариотипированными группами, соответственно своей видовой принадлежности. Видно также, что размах географической изменчивости внутри видов не перекрывает уровня межвидовых различий. Дискриминантный анализ объединенного материала по всем популяциям дает тоже высокий уровень точности диагностики видов-двойников (95%).

Полученные результаты, таким образом, позволяют на основе дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных фенетических композиций проводить достаточно надежную групповую диагностику видов-двойников. Тем не менее, применение этой технологии, использующей предварительную многомерную ординацию исходных данных методом главных компонент, не позволяет провести определение видовой принадлежности от-

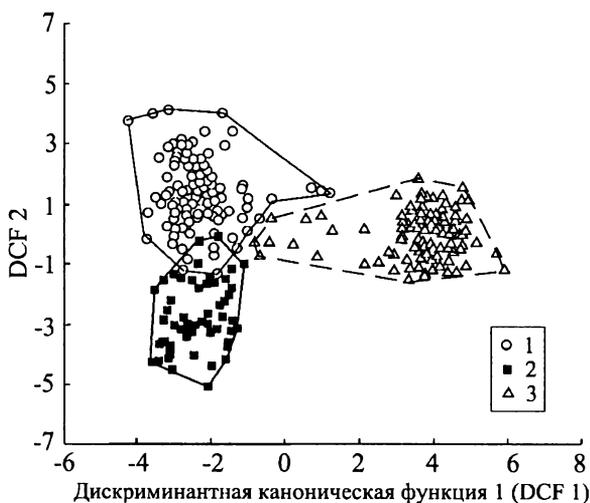


Рис. 2. Дискриминантный анализ значений главных компонент индивидуальных композиций фенов неметрических признаков черепа восточноевропейской *M. rossiaemeridionalis* (1), обыкновенной *M. arvalis* (2), и илийской *M. ilaeus* (3) полевок

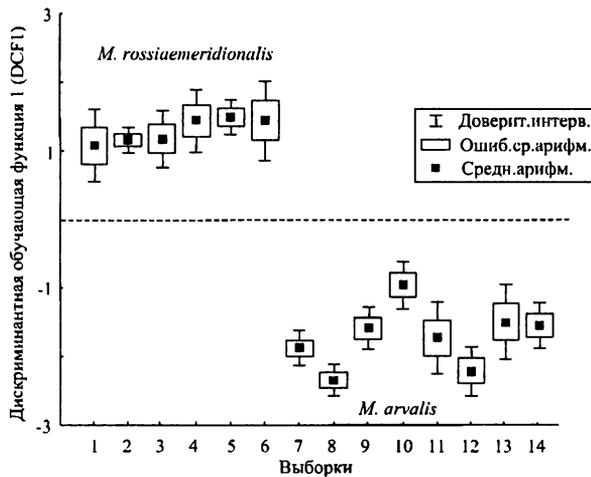


Рис. 3. Результаты обучающего дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных фенетических композиций при фенотипировании выборок восточноевропейских (1–6) и обыкновенных (7–14) полевок. Картиотипированные выборки: 1–3, 7.

дельной, произвольно взятой особи и разделить потенциально смешанные выборки двух видов. Эта задача актуальна для зон симпатрии двух видов, в том числе для Уральского и Кавказского регионов. Для индивидуального фенотипирования требуется использовать прямые оценки индивидуальных проявлений желательного меньшего числа фенотипов, имеющих наибольшее диагностическое значение.

С этой целью были выбраны 26 неметрических признаков, корреляция которых с дискриминантной функцией, полученной по главным компонентам, была наиболее высокой и по ним проведен дискриминантный анализ исходных признаков (кодировка 0 и 1) картиотипированных выборок обоих видов. Это позволило составить диагностический фенетический «ключ» (табл. 1).

Для того, чтобы определить видовую принадлежность отдельно взятой особи, необходимо проклассифицировать ее по указанным 26 признакам, обозначая проявление конкретного фена (с каждой стороны) цифрой 1, а отсутствие — 0, затем умножить их на соответствующие каждому признаку коэффициенты видовых классификационных функций, просуммировать эти произведения по всем признакам, включая значения констант, и сравнить полученные величины. Видовую принадлежность особи можно определить по большему значению одной из альтернативных классификационных функций.

Другой облегченный способ диагностики состоит в том, чтобы провести такую же процедуру перемножения и последующего суммирования для нестандартизованных коэффициентов дискриминантной

функции (табл. 1), а затем сравнить полученное значение с критической величиной полусуммы расстояния между центроидами (средними значениями) обучающих выборок, равной в данном случае 0,5156. Значения функции, превышающие эту пороговую величину, указывают на принадлежность объекта к восточноевропейской полевке, а не достигающие этого порога — к обыкновенной.

Проверка эффективности диагностического ключа, проведенная на случайно взятых сериях особей (по 10 экз.) из других картиотипированных групп Уральского региона (рис. 3: выборки 1 и 8), подтвердила правильность определения видовой принадлежности всех тестируемых объектов.

Дополнительно эффективность предложенного регионального ключа для фенотипирования видов-двойников обыкновенной полевки протестирована нами на краниологическом материале обыкновенной полевки из географически удаленной горной популяции из Армении. После классификации краниологического материала по 26 ключевым фенам 14 из 17 особей (82, 4%) были «фенотипированы» как *Microtus arvalis*, и это подтвердило данные Л.Л. Давтяна (1982). Что касается оставшихся трех особей, то по значениям дискриминантной и классификационных функций они скорее носили промежуточный характер, и не могли идентифицироваться как типичная *M. rossiaemeridionalis*, поэтому затруднение с их идентификацией мы склонны объяснить региональными особенностями горной закавказской популяции. Таким образом, фенотипирование на основе ключа, разработанного для уральских симпатрических популяций видов-двойников обыкновенных полевок, даже в географически удаленном закавказском регионе дает обнадеживающие результаты.

В более широком смысле, однако, процедура фенотипирования может иметь не только диагностический, но также и эвристический аспект. При выявлении структуры фенетического разнообразия близких форм и сопоставлении степени их взаимного сходства-различия фенетический анализ дает объективные морфологические критерии для суждения о ранге наблюдаемых различий и, в конечном счете, на основе степени эпигенетической дивергенции позволяет выявлять уровни таксономической иерархии.

Мы применили этот подход для изучения эпигенетической дивергенции среднеазиатских горных полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* (подрод *Neodon*) и обоснования обособленности таласской формы арчевой полевки по сравнению с другими формами полевок этой группы. Изучено 709 экз. 5 картиотипированных форм из виварных колоний ИЭРЖ УрО РАН (основатели привезены с Гиссар-

Таблица 1. Ключ для фенотипирования видов-двойников обыкновенных полевков по итогам дискриминантно-го анализа индивидуальных фенетических композиций 26 фенов черепа

Признак	Дискриминантная функция		Корреляция с переменными	Классификационные функции	
	Нестанд. коэфф.	Станд. коэфф.		<i>Microtus rossiaemer.</i>	<i>Microtus arvalis</i>
FOran	0.301	0.115	0.074	6.590	5.612
FEtdu	-0.238	-0.096	-0.060	1.661	2.432
FTm(-)	0.822	0.332	0.281	4.253	1.588
FTmacpo	-1.313	-0.295	-0.197	2.518	6.778
FCnif	0.791	0.249	0.012	-2.015	-4.579
FHgdu	0.435	0.193	0.119	3.993	2.582
FHgla	0.277	0.100	-0.105	3.681	2.783
FPmme*	0.769	0.197	0.172	16.912	14.417
FPmmepo*	-1.202	-0.379	-0.356	1.575	5.475
FPmlaan	-1.465	-0.618	-0.287	-1.395	3.358
FPmla	-0.795	-0.266	-0.185	-0.442	2.138
FMxzm	-0.682	-0.341	-0.068	2.089	4.300
FMxzmor	-0.920	-0.426	-0.129	1.690	4.673
FMx	0.666	0.241	0.144	1.434	-0.726
FMxPlan	-0.474	-0.194	-0.149	3.597	5.134
FMxPl	-0.357	-0.155	-0.073	7.615	8.773
FPldu	0.590	0.275	0.236	5.594	3.680
MgPlpolc	0.063	0.011	-0.061	-6.831	-7.036
FPImn	-0.208	-0.101	-0.132	2.903	3.578
FCm	-1.009	-0.444	-0.291	3.478	6.751
FRtacan	-0.713	-0.294	-0.218	0.973	3.285
Pnlo	0.825	0.139	0.014	46.392	43.716
FMtdoan	-0.825	-0.139	-0.014	-2.758	-0.082
Fmtpricla	0.148	0.022	0.019	-1.144	-1.626
FMas	-0.236	-0.115	0.051	3.563	4.329
FPoan	0.347	0.162	0.004	3.469	2.344
Константа	0.144			-43.511	-46.310
Дисперсия	2.3923	2.3923			
Канонич. корр.	0.84				
Хи-квадр.	192.99				
d.f.	26				
Уровень знач.	p < 0.001				

кого, Туркестанского хребтов, а также с восточного Памира: пос. Чечекты и оз. Каракуль и западного Тянь-Шаня: хр. Таласский Алатау, заповедник «Аксу-Джабаглы»). Виварное разведение осуществлялось под руководством В. Н. Большакова и А. В. Покровского при участии автора, материал также кариотипирован Э. А. Гилевой.

Нами проведен многомерный дискриминантный (канонический) анализ по фенам 42 гомологичных неметрических признаков черепа, обнаруженных у этой группы форм. Результаты приведены на рисунке 4. Приходящаяся на первые две канонические перменные дисперсия составляет 90% и позволяет адекватно оценить своеобразие сравнимых форм.

Из рисунка видно, что таласские арчевые полевки четко обособлены от всех других — полигон рассеивания их ординат смещен на графике влево. В то же время полигоны всех остальных группировок накла-

дываются друг на друга, то есть эпигенетические различия между ними выражены в значительно меньшей степени, чем между ними и таласской формой. Таким образом, таласская форма арчевой полевки, по-видимому, приближается к уровню видовой самостоятельности, поэтому попытка создания дискриминантного ключа для ее диагностики и методики ее фенотипирования вполне может оказаться востребованной в ближайшее время. По набору ключевых признаков таласские арчевые полевки могут быть фенотипированы с точностью до 100% (Васильева, 2000, 2006).

В целом к числу несомненных достоинств рассмотренной процедуры фенотипирования можно отнести возможность привлекать музейные коллекции и реабилитировать полученные ранее сведения по распространению, биологии и экологии видов-двойников, в значительной степени обесцененные из-за неопреде-

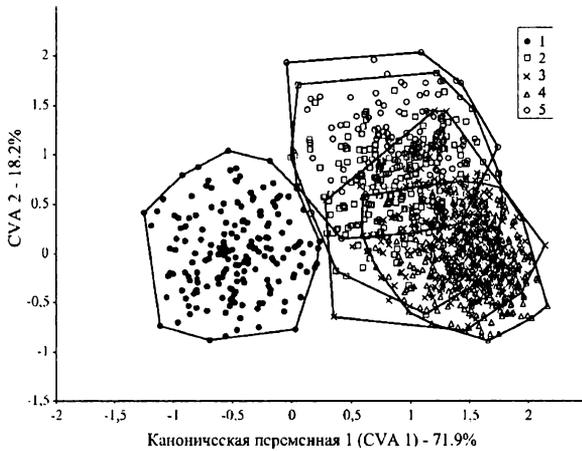


Рис. 4. Канонический анализ индивидуальных композиций 42 фенов неметрических признаков черепа у зверьков таласской (1), гиссарской (2), чечектинской (3), каракульской (4) и туркестанской (5) популяций арчевых и памирских полевков

ленности их таксономической привязки. Большое число гомологичных неметрических признаков позволяет применять для их сравнительного анализа многомерные статистические методы, что повышает разрешающую способность морфологических критериев, необходимую для корректной диагностики, и обеспечивает их «наглядность» через визуализацию групповых эпигенетических ландшафтов. И, наконец, сравнение близких форм в едином морфологическом пространстве может иметь эвристический эффект, позволяя выявлять обособленные группы, «выбивающиеся из общего контекста», и дает объективные критерии для решения спорных таксономических проблем.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 07-04-00161\_a.

## Литература

Вавилов Н.И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов. 16 с.

Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.

Васильева И.А. 2000. Анализ эпигенетической дивергенции полевков группы *Microtus juldasci-carruthersi* при гибридизации // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. С. 31–33.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. 2005. Эпигенетическая дивергенция видов двойников: *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяции в пространстве и времени: сб. матер. докл. VIII Всеросс. популяц. семин. Н. Новгород. С. 47–49.

Васильева И.А. 2006. Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург. 46 с.

Дзуев Р.И., Малкаров С.М. 1976. О распространении и биотопической приуроченности кариотипических форм обыкновенной полевки Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик. № 6. С. 136–141.

Кренке Н.П. 1933–1935. Феногенетическая изменчивость: сб. работ отд-ния фитоморфогенеза. Труды Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М. Т. 1. 860 с.

Ларина Н.И., Еремина И.В. 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–52.

Малыгин В.М. 1983. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука. 207 с.

Bauchau V. 1988. Non-metrical variation in wild mammals: a bibliography // Mammal. Rev. Vol. 18. P. 195–200.

Berry R.J., Searle A.G. 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. London. Vol. 140. P. 557–615.

Brigandt I. 2002. Homology and the origin of correspondence // Biology and Philosophy. Vol. 17. P. 389–407.

Gruneberg H. 1963. The Pathology of Development. Oxford: Blackwell. 309 p.

Striedter G.F. 1998. Stepping into the same river twice: homologues as recurring attractors in epigenetic landscapes // Brain, Behavior and Evolution. Vol. 52. 218–231.