РЕАЛИЗАЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

РЕАЛИЗАЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

НОВОСИБИРСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
2003

УДК 591.15:599.323.4
ББК 28.693.36
Р 31

Издание осуществлено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту 03-04-62021

Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих/ А. Г. Васильев, В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов и др. — Новосибирск: Издательство СО РАН, 2003. — 232 с.

В книге изложены новые подходы к исследованию внутривидовой изменчивости млекопитающих, основанные на представлении об онтогенетической природе реализации фенотипического разнообразия в ответ на действие географических и внутрипопуляционных факторов. В основу положены материалы, полученные в ходе многолетних исследований природных и экспериментальных популяций млекопитающих. Рассматриваются общие проблемы изучения фенотипической изменчивости млекопитающих в природных популяциях. Анализируются морфогенетические аспекты межпопуляционной изменчивости. Подробно исследуются закономерности фенотипической изменчивости популяций млекопитающих в ходе динамики численности. Показано, что направленные изменения морфооблика популяции или внутрипопуляционных групп в ответ на значимые эколого-географические или плотностно-зависимые факторы могут сформировать противоположные варианты морфологической конституции в отношении размеров, формы, характера асимметрии особей, плодовитости и цвета шкурки. Это приводит к нарушению ожидаемого соответствия фенотипических и географических дистанций, отклонению от известных экогеографических правил, правила Читти и др.

Книга представляет интерес для зоологов, экологов, генетиков, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов, а также широкого круга читателей, интересующихся современными проблемами популяционной биологии.

Авторы
А. Г. Васильев, В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов, В. Ю. Ковалева, В. М. Ефимов, Л. Ю. Епифанцева, А. А. Поздняков, Т. А. Дугал, С. А. Абрамов

Ответственный редактор
засл. деят. науки РФ, доктор биол. наук Ю. С. Равкин

Рецензенты
д-р биол. наук, проф. О. А. Жигальский,
д-р биол. наук Н. М. Бажан, д-р биол. наук Л. Г. Вартапетов

Утверждено к печати Ученым советом Института систематики и экологии животных СО РАН и Ученым советом Института экологии растений и животных УрО РАН

ISBN 5-7692-0612-8

© Коллектив авторов, 2003
© Издательство СО РАН, 2003

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (*В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов, А. Г. Васильев*) 6

ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (*В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов, А. Г. Васильев*) 8

1.1. Географическая изменчивость млекопитающих 9
1.2. Онтогенетические аспекты межпопуляционной изменчивости 14
1.3. Внутрипопуляционная фенотипическая изменчивость 17
1.4. Подходы к сравнительному анализу форм изменчивости 19
1.5. Перспективы использования морфологических признаков 20
1.6. Проблема использования фенов неметрических пороговых признаков скелета для оценки эпигенетического своеобразия популяций 23

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ 27

ГЛАВА 3. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ КОНСТИТУЦИИ 43

3.1. Генетическая обусловленность морфологической конституции. Анализ размеров и формы (*В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов*) 46
3.2. Многомерный генетический анализ фенотипического разнообразия в популяциях грызунов (*В. Ю. Ковалева, В. М. Ефимов, А. Л. Маркель*) 51
3.3. Морфогенетическая реакция полевок на нетипичные условия среды (виварий) (*В. И. Фалеев, В. Ю. Ковалева*) 54
3.4. Динамическая характеристика полового диморфизма в популяциях млекопитающих 58
3.4.1. Динамика половых различий размеров и формы черепа в популяциях полевок (*Ю. К. Галактионов, В. И. Фалеев, Т. А. Дупал, С. А. Абрамов*) 60
3.4.2. Изменчивость колориметрических признаков самцов и самок водяной полевки (*Ю. К. Галактионов, В. И. Фалеев*) 67
3.4.3. Влияние селекции по поведению на размеры и форму черепа самцов и самок американской норки (*А. В. Харламова, В. И. Фалеев, О. В. Трапезов*) 68

ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ДОМЕСТИКАЦИИ НА СКОРОСТЬ И НАПРАВЛЕНИЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ: ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ ГЕТЕРОХРОНИИ (*А. Г. Васильев, Л. Н. Трут, Л. В. Осадчук*) 74

4.1. Многомерный краниометрический анализ серебристо-черных лисиц из экспериментальных стоков 78

4.1.1. Дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти у эмбрионов ..... –

4.1.2. Дискриминантный анализ размеров и формы черепа сеголеток 79

4.2. Фенетический анализ 85

ГЛАВА 5. ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОТИПОВ КОРЕННЫХ ЗУБОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЛЕВОК ЧЕРЕЗ БИЛАТЕРАЛЬНУЮ АСИММЕТРИЮ ИХ ПРОЯВЛЕНИЯ (*В. Ю. Ковалева, А. А. Поздняков, В. М. Ефимов*) 95

ГЛАВА 6. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ В УСЛОВИЯХ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ СРЕДЫ 101

6.1. Изменчивость в связи с абиотическими факторами (*В. Ю. Ковалева, В. И. Фалеев, В. М. Ефимов*) ..... –

6.2. Изменчивость популяций млекопитающих в процессе динамики численности 109

6.2.1. Изменчивость морфометрических признаков (*В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов, Л. Ю. Епифанцева*) ..... –

6.2.2. Изменчивость колориметрических признаков (*Ю. К. Галактионов, В. И. Фалеев*) 121

6.2.3. Флуктуирующая асимметрия и фаза численности (*Л. Ю. Епифанцева, В. Ю. Ковалева, В. И. Фалеев*) 123

6.2.4. Изменчивость морфофизиологических индикаторов и показателей билатеральной асимметрии в связи с фазой динамики численности (*Ю. К. Галактионов, В. М. Ефимов*) 125

6.3. Селективная составляющая фенотипической изменчивости в процессе динамики численности (*Ю. К. Галактионов, В. И. Фалеев*) 131

ГЛАВА 7. ПАРАЗИТЫ КАК ФАКТОР МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ 136

7.1. Сопряженная с гельминтозами морфофизиологическая и репродуктивная изменчивость полевок (*Ю. К. Галактионов*) ..... –

7.2. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами (*Ю. К. Галактионов, А. Г. Васильев, В. М. Ефимов*) 139

7.3. Альтернативная форма изменчивости и динамика численности (*Ю. К. Галактионов*) 148

ГЛАВА 8. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ ПОЛЕВОК НА ГРАДИЕНТНЫЕ УСЛОВИЯ СРЕДЫ (ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ) (*В. И. Фалеев, Л. Ю. Епифанцева, Т. А. Дупал, С. А. Абрамов*) 152

8.1. Изменчивость размеров 153

8.2. Изменчивость формы 163
8.2.1. Межпопуляционные различия в оптимуме ареала (Барабинская лесостепь) ..... –
8.2.2. Межпопуляционные различия на периферии ареала..... 168
8.2.3. Межпопуляционные различия по ареалу вида 171
8.3. Сравнительный анализ изменчивости равнинных и горных популяций 174

ГЛАВА 9. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ (МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО В ПРОЯВЛЕНИИ РАЗНЫХ ФОРМ ИЗМЕНЧИВОСТИ)..... 187
9.1. Внутрипопуляционная (в ходе динамики численности) и межпопуляционная изменчивость (*В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов*)..... 188
9.2. «Виварная» и географическая изменчивость (*В. И. Фалеев, В. Ю. Ковалева*)..... 196

ЗАКЛЮЧЕНИЕ (*В. И. Фалеев, А. Г. Васильев*)..... 202

ЛИТЕРАТУРА 204

ВВЕДЕНИЕ

Анализ соответствия между организмами и средой — одна из центральных проблем современной биологии. Понятно, что это соответствие проявляется как способность популяции адекватно реагировать на действующие факторы. Поэтому исследование особенностей реализации фенотипического потенциала популяции в условиях меняющейся среды является важной теоретической задачей на пути понимания механизмов устойчивости биологических систем.

Несмотря на очевидную значимость общих подходов к изучению биологических явлений, *в конструктивном смысле* они используются сравнительно редко [Кряжимский, 1998]. Например, основные усилия при анализе внутривидовой фенотипической изменчивости могут быть затрачены на то, чтобы исключить влияние одних форм изменчивости при рассмотрении других. Вместе с тем популяционные ответы на средовые воздействия имеют много общего. Увеличение размеров особей, в частности, может быть следствием эффекта Читти [Chitty, 1952; Krebs, Myers, 1974; Boonstra, Krebs, 1979; Чернявский, Ткачев, 1982; Markowski, Ostbye, 1992], правила Бергмана [Шмальгаузен, 1935; Наумов, 1963; Майр, 1968; Шмидт-Ниельсен, 1987; Ashton et al., 2000] или соответствующих условий среды, благоприятных для роста и развития [Lidicker, Ostfeld, 1991; Wolff, 1993; Лидикер, 1999]. В результате на морфогенетическом уровне мы имеем дело с одной и той же реакцией на различные факторы, обусловленной свойствами онтогенетических регуляторных механизмов [Уоддингтон, 1947; Шмальгаузен, 1968; Мицкевич, 1978; Alberch, 1980; Рэфф, Кофмен, 1986; Беляев, Трут, 1989; Trut, 1999].

Онтогенетические аспекты становления морфологического разнообразия все чаще обсуждаются в литературе. Значительные усилия сосредоточены на проблеме связи онтогении и филогении [Alberch, 1980, 1982; Шишкин, 1981, 1988; Gould, 1982a, 1982b; Smith, 1983; Queiroz, 1985; Медников, 1989; Voss, Marcus, 1992; Atchley et al., 1992; Гродницкий, 2001]. Анализу морфологической диверсификации на популяционном уровне внимания уделяется существенно меньше [Васильев, 1996; Васильев и др., 2000], и результаты часто выглядят достаточно противоречивыми. Неоднозначная интерпретация эколого-географических правил, известные противоречия эффекта Читти требуют конструктивных подходов к анализу морфологической изменчивости количественных признаков и нового обобщения данных.

Перспективным выглядит использование арсенала фенетики [Sokal, Sneath, 1963; Майр, 1971; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980, 1982; Васильев, 1982, 1988; Магомедмирзаев, 1990]. Эпигенетические представления о формировании популяционного фенетического разнообразия [Васильев и др., 2000] могут быть развиты при исследовании популяций в контролируемых условиях среды, например, в ходе доместикации.

В ряду факторов, влияющих на популяцию, существенную роль играют организмы других видов, в частности, паразиты. Отбор на устойчивость к паразитам, как и к другим средовым воздействиям, затрагивая разные системы признаков, также способен оказывать влияние на морфооблик популяции.

Понимание того, что в основе фенотипических ответов на средовое воздействие лежат онтогенетические (эпигенетические) процессы [Шмальгаузен, 1942; Уоддингтон, 1947; Берг, 1977; Шишкин, 1981, 1986, 1988; Hafner, Hafner, 1984; Алтухов, 1989; Грант, 1991; Jernvall, 1995], смещает акценты в изучении морфологической изменчивости с идентификации внешних экологических факторов на анализ морфогенетической специфики популяции. Поэтому разработка теоретических и методических подходов к сравнительному анализу форм внутривидовой морфологической изменчивости, исходя из общей (внутренней) природы реакции популяции на действующие факторы, представляется весьма актуальной. Использование современных математических методов [Уилкс, 1967; Рао, 1968; Кендалл, Стьюарт, 1976; Браверман, Мучник, 1983; Животовский, 1991] дает возможность онтогенетической интерпретации изменчивости метрических признаков, позволяя анализировать конкретные морфогенетические траектории или схемы роста [Блэкит, 1968; Atchley et al., 1981; Галактионов и др., 1995]. В таком случае непрерывная морфологическая изменчивость принимает дискретный характер и может анализироваться в контексте биоразнообразия.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории популяционной экологии и генетики СО РАН и лаборатории генетики и селекции ИЦиГ СО РАН за любезно предоставленные материалы, В. Ю. Музыке, Г. Г. Назаровой, А. В. Харламовой за совместную обработку и обсуждение.

Работа выполнена по интеграционным проектам СО РАН (№ 56) и УрО РАН и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 01-04-49571, 03-04-49625, 03-04-48175), а также фонда НАТО (#LST.CLG.979216).

Глава 1
ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Число исследований разнообразных форм внутривидовой изменчивости (возрастной, сезонной, географической, хронографической и т. п.) в настоящее время неизмеримо велико. Предпринято множество попыток классификации явлений фенотипической изменчивости. В некоторых случаях обзоры таких классификаций [Яблоков, 1966; Захаров, 1987; Пантелеев и др., 1990] почти не пересекаются. Анализируют признаки, относящиеся к самым разным функциональным системам и органам.

Поскольку внутривидовая изменчивость предполагает определенные этапы дивергенции форм [Завадский, 1968; Меттлер, Грэгг, 1972; Шварц, 1980; Грант, 1991; и др.], при ее изучении обычно сравнивают группировки животных, отличающиеся степенью их пространственной и морфологической дифференциации, включая таксономический уровень (сравнение подвидов). Внутри популяции отчетливые фенотипические различия могут демонстрировать выборки, взятые в неодинаковые моменты времени, например, в разные фазы популяционного цикла численности [Krebs, Myers, 1974; Nakata, 1984; Sauer, Slade, 1986; Ефимов, Галактионов, 1988; Lidicker, Ostfeld, 1991; Евсиков, Мошкин, 1994; Oli, 1999].

При идентификации явлений фенотипической изменчивости обычно исходят из того, какой источник или фактор и какого именно разнообразия исследуется. При этом факторы изменчивости должны быть контролируемы либо четко регистрируемы. Но, вероятно, не всегда целесообразно ограничиваться узкими списками вариантов разнообразия, поскольку развитие науки предоставляет все новые возможности выхода за рамки любой фиксированной классификации изменчивости. В частности, относительно недавно начали изучать изменчивость в зависимости от фазы численности популяции, сравнивая выборки с подъемов, пиков, спадов и депрессий [Chitty, Chitty, 1960; Krebs, Myers, 1974; LeDuc, Krebs, 1975; Mallory et al., 1981; Andersen, Wiig, 1982; Галактионов и др., 1985, 1988, 1991; Viro, 1987].

Сравнение группировок, различающихся уровнем дифференциации, состоянием численности, степенью территориальной удаленности, экологическими условиями существования и др., обычно сопряжено с необходимостью исключить, тем или иным способом, влияние одной формы изменчи-

вости при анализе другой. Сравнимость, в частности, может достигаться использованием выборок, сходных в отношении пола, возраста, фазы динамики численности и т. п. Вместе с тем продуктивным может быть исследование смешанных или комплексных типов изменчивости. Кроме того, нужно учитывать и условность разделения на различные формы изменчивости, и их возможную «вложенность». Изменчивость в зависимости от абиотических факторов может быть частью хронографической, если изучается одна популяция в одной точке в течение нескольких лет, или географической (пространственной, межпопуляционной, биотопической), если взяты выборки из разных местообитаний с различными условиями среды.

Среди разнообразных форм изменчивости вида в наибольшей степени привлекают внимание изменения в пространстве (географическая изменчивость) и во времени (хронографическая). Вообще говоря, при любых межпопуляционных сравнениях исследователь имеет дело с популяциями, подверженными временной изменчивости. Эти формы изменчивости могут обладать принципиальными различиями, поскольку в одном случае имеет место адаптация к локальным эколого-географическим условиям, в другом — к влиянию факторов, зависящих, например, от плотности популяции. Вопрос о наличии общих механизмов популяционной изменчивости в пространстве и во времени остается в значительной мере открытым.

1.1. Географическая изменчивость млекопитающих

Под географической изменчивостью в широком смысле понимают все различия между любыми пространственно разделенными популяциями. Целью межпопуляционных исследований в ряде случаев является вычленение дискретных фенотипических группировок, которые можно было бы трактовать как таксоны подвидового ранга, либо, если это не удается, описать характер изменчивости признака в пространстве, в том числе клинальную изменчивость [Россолимо и др., 1988; Humphrey, Setzer, 1989; Baumgardner, Kennedy, 1993; Provensal, Polop, 1993; Krystufek, 1993, 1996; Kitchener et al., 1994; Taylor et al., 1994; Eger, 1995; Elrod, Kennedy, 1995; Loy et al., 1996; Левых, 2001; Storz et al., 2001]. При этом следует иметь в виду, что клинальная изменчивость является в первую очередь изменчивостью отдельных популяций внутри вида [Новоженов, 1982].

Регистрируемое соответствие между конкретными средовыми факторами и морфологическими характеристиками особей в популяции [Лукин, 1940] позволяет формулировать подобный параллелизм в виде так называемых экогеографических правил: Бергмана, Аллена, Глогера и др. [Майр, 1968]. Достаточно ожидаемым можно признать увеличение размеров теплокровных животных к северу (правило Бергмана). И хотя, по мнению П. А. Пантелеева с соавторами [1990], «не было получено чего-либо точно установленного относительно верности правила Бергмана», очевидно, что правило Бергмана — существенный фактор, с которым необходимо считаться [Шмальгаузен, 1935, 1968; Шмидт-Ниельсен, 1987; Owen, 1989; Baumgardner, Kennedy, 1993; Ashton et al., 2000; Storz et al., 2001; и др.].

Специальные исследования [Ashton et al., 2000] показали наличие сопряженных трендов изменчивости размер особи — широта местности и размер — температура внутри всех анализируемых отрядов и у большинства семейств млекопитающих. Оказалось, что количество видов, обнаруживающих положительную корреляцию между размерами и широтой, было больше 50 % (78 видов из 110). Также и количество видов, для которых отмечена отрицательная корреляция между размерами и температурой среды, превышало 50 % (48 видов из 64). Тем не менее, цитируемые авторы не принимают гипотезу сохранения тепла в качестве объяснения правила Бергмана. Это связано с тем, что им не удалось обнаружить ожидаемого в соответствии с этой гипотезой более строгого следования правилу Бергмана со стороны мелких млекопитающих по сравнению с крупными. Более того, оказалось, что роды *Dipodomys*, *Microtus*, представители семейства Mustelidae в целом не следуют правилу Бергмана.

Согласно Э. Майру [1968], роющие млекопитающие почти не подчиняются правилу Бергмана, особенно в районах, где образуется снежный покров, так как они хорошо защищены от холода. Однако в качестве объяснения противоречию с указанной гипотезой эти сведения нельзя признать удовлетворительными: четыре из пяти видов роющих млекопитающих трех семейств (Geomyidae, Soricidae, Talpidae) тем не менее отчетливо следуют правилу Бергмана. Подобное отмечается и среди других роющих видов млекопитающих [Ashton et al., 2000]. Таким образом, имеется широкая поддержка правилу Бергмана.

Можно согласиться с П. А. Пантелеевым с соавторами [1990], что, несмотря на многочисленные исключения, нет оснований подвергать сомнению лежащую в основе этого правила концепцию теплообмена. Но следует иметь в виду, что температура среды — лишь один из многих факторов, влияющих на размеры особей и морфооблик популяции в целом. В частности, она вряд ли является основной причиной соответствия правилу Бергмана изменчивости размеров тропических млекопитающих [Storz et al., 2001]. У кенгуровой крысы (*Dipodomys agilis*) более крупные особи отмечены как в северных, так и в южных частях ареала, а самые мелкие — в северных [Best, 1983].

Фенотип представляет собой компромисс между противоположными давлениями отбора [Левонтин, 1978; Северцов, 1990], и многие виды теплокровных могут подвергаться действию факторов, как нейтрализующих выгодность увеличенных размеров тела, так и усиливающих этот эффект. Разнообразная природа адаптивной изменчивости размеров тела [Шмальгаузен, 1935; Шмидт-Ниельсен, 1987; Baumgardner, Kennedy, 1993] не всегда дает возможность регистрировать корреляцию со специфическим экологическим фактором [Owen, 1989]. Существует более чем одно объяснение изменчивости размеров, и трудно считать один предсказывающий фактор лучше другого [Sugg et al., 1990]. Поэтому правило Бергмана, по мнению ряда авторов, — эмпирическое обобщение, требующее дальнейшего анализа.

Следует также иметь в виду, что и в эмпирическом отношении географическая изменчивость может оказаться несогласованной с данным прави-

лом. В частности, из материалов уже указанных авторов [Пантелеев и др., 1990; Ashton et al., 2000] следует, что 32 (из 110) и 16 (из 64) видов млекопитающих не подтверждали корреляцию размеры — широта местности и размеры — температура среды соответственно. Существенным представляется также факт направленного увеличения размеров (вопреки правилу Бергмана) к югу ареала [Башенина, 1962; Best, 1983; Малеева, Елькин, 1986; Owen, 1989]. В некоторых случаях такие отклонения формулируются как «правило оптимума» [Терентьев, 1965; Ларина, 1966; Geist, 1987; и др.]. У красной полевки отмечено увеличение размеров всех экстерьерных и большинства интерьерных признаков с запада на восток, причем это наблюдается в пределах одной (лесостепной) зоны [Левых, 2001]. Любое обнаруженное исключение может оказаться достаточно ценным [Берри, 1977] для понимания процесса адаптации природных популяций к конкретным условиям среды. Например, в суровые зимы, вопреки правилу Бергмана, в популяции кротов выживают самые мелкие особи из-за дефицита корма [Юдин, 1980].

Исследования, направленные на выяснение причин, от которых зависит географическая изменчивость, продолжают вызывать интерес [Башенина, 1977; Baker et al., 1978; Berven et al., 1979; Hammond et al., 1999]. Иногда обнаруженные взаимосвязи кажутся довольно неожиданными. В частности, сравнение дендрограмм сходства *Microtus oeconomus* по первому нижнему коренному зубу (M_1) показало [Поздняков, Литвинов, 1994], что выборки группируются в соответствии с различиями в уровне видового богатства сообщества, оцененного на основе индекса Симпсона [Одум, 1986]. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена показывает наличие достоверной корреляции ($P < 0{,}025$ %) между долей определенного морфотипа M_1 и уровнем видового богатства [Литвинов, 2001]. У полевки Миддендорфа также наиболее высока доля простых морфотипов в более простых обедненных тундровых сообществах по сравнению с лесотундрой [Литвинов, Поздняков, 1993]. По мнению цитируемых авторов, эти данные могут свидетельствовать об общей природе факторов, формирующих видовое сообщество и внутривидовую морфологическую изменчивость.

Наблюдаемое разнообразие литературных данных и их определенная несогласованность свидетельствуют об актуальности поиска непротиворечивой концепции, обобщающей полученные результаты.

Различия между выборками одного и того же вида мышей выявляют, в одном случае, большую значимость географических факторов (выборки из северной и южной Британии), в другом (Оксфорд-Эрмитажная гибридная зона) — подтверждают возможность того, что существуют генетические различия между расами, определяющие морфологическую дифференциацию [Delany, Whittaker, 1969]. Выборки обыкновенной бурозубки объединились в морфометрические группы по их географическому положению и оказались не связаны с принадлежностью к той или иной хромосомной расе [Searle, Thorpe, 1987]. Частоты аллозимов не показали разницы, тогда как многомерный анализ позволил различить хромосомные формы домовой мыши по краниометрическим признакам [Thorpe et al., 1982]. У зайца-русака [Hartl et al., 1993] фенетические дистанции между пятью группами популяций сов-

пали с молекулярными (электрофоретическая изменчивость белков, кодируемых 54 локусами).

Генетическая дифференциация увеличивается пропорционально величине факторов изоляции, например, расстоянию [Ли, 1978]. Но в этом случае среда может вызвать постепенную фенотипическую изменчивость прямо, так же как генетическую — опосредованно [Jolicoeur, 1959]. Генетические данные отражают историческую или генеалогическую связь популяций, а морфометрические — локальную адаптацию, влияние окружающих факторов [Smith, Patton, 1984]. Хотя, имея дело с географическими популяциями, не всегда возможно отличить равновесную картину как результат некоего градиента во внешней среде от исторически сложившейся картины, обусловленной миграцией или даже распространением генов из очага, где первоначально возникла мутация [Майр, 1974; Левонтин, 1978].

В отличие от изоляции расстоянием, роль внешних средовых факторов не определяется столь однозначно. Во многом фенотипическая реакция обусловлена степенью экстремальности средовых воздействий [Северцов, 1990] и опосредуется величиной морфогенетической устойчивости (пластичности) вида, определяемой свойствами онтогенетических регуляторных механизмов [Шмальгаузен, 1935; Alberch, 1980; Рэфф, Кофмен, 1986; Беляев, Трут, 1989; Trut, 1999]. Подтверждением, очевидно, могут служить наблюдения за *Peromiscus leucopus* [Elrod, Kennedy, 1995], в которых не выявлено связи морфологических дистанций с географическим расстоянием, экологическими различиями местообитаний и климатом. Следовательно, можно предполагать, что часто наблюдаемое соответствие географических и фенотипических дистанций [Jolicoeur, 1959; Taylor et al., 1977; Васильев, 1982, 1984, 1996; Дупал, 1994, 2000; и др.] будет не всегда однозначно проявляться у разных видов и в разных условиях.

Отклонение от соответствия географических и морфометрических дистанций О. Л. Россолимо [1979] связывает со сменой ландшафтов. Наблюдаемые средние значения выборок зубов водяной полевки в плоскости первых двух канонических осей соответствовали ландшафтному положению популяций [Смирнов, Бененсон, 1980]. В некоторых случаях нарушение закономерностей изменчивости рассматривается как указание на подвидовой уровень дифференциации [Большаков, Шварц, 1962; Большаков, 1968]. Б. Кристуфек [Krystufek, 1996] не обнаружил согласования географической изменчивости с границами подвидов.

Очевидно, что и среда, и генетический фактор одинаково значимы в морфологической дифференциации [Berven et al., 1979; Kitchener, Schmitt, 1994]. Популяции *Rana clamitans* различались темпами эмбрионального развития. При этом клинальная морфологическая изменчивость и характер развития были вызваны средой, однако одновременно выявились значимые генетические различия в чувствительности к температуре, скорости роста и т. п. [Berven et al., 1979].

В конечном итоге генетически обусловленный фенооблик животного представляет собой совокупный продукт влияния как внутренних (эпигенетических), так и внешних (экологических) средовых факторов. Например,

эволюция зубных бугорков основана на модификации времени инициации развития бугорков в ходе онтогенеза, тогда как тренды в соотношении размеров и формы зубов отражают скорее экологические, чем онтогенетические ограничения [Jernvall, 1995]. И это при том, что зубы закладываются очень рано и отличаются большей устойчивостью к внешним факторам, чем, например, костная система (возможно, потому, что они меньше подвержены гормональным влияниям) [Харрисон и др., 1979].

Вопрос, в какой мере наблюдаемая изменчивость есть адаптация к конкретным условиям среды, а в какой — результат влияния генов, контролирующих развитие как целое [Lammers et al., 2001], или не сводимых к генетически управляемым эпигенетических процессов [Аналитические аспекты, 1991], остается до некоторой степени открытым. Многие морфозы, возникая под влиянием внешнего воздействия, не являются приспособлениями в том смысле, что не увеличивают вероятность выживания и размножения особей в условиях действующих факторов. Например, прерванная жилка крыла дрозофилы, возникающая как реакция онтогенеза на нестандартные условия развития [Уоддингтон, 1964], не меняет существенно функционирование данного органа. Тем не менее, морфофункциональные изменения, сопровождающие развитие организма в новой среде, оказываются «экологически адекватными» [Гродницкий, 2001].

Неидентичные мутации могут вызывать близкий или даже одинаковый фенотипический эффект, и конечный результат, отбираемый средой, может достигаться генетически разными способами [Медников, 1989]. В природе отбор всегда идет по фенотипам или, понимая фенотип как общий продукт взаимодействия множества генов в онтогенезе [Конюхов, 1986], по онтогенетическим траекториям [Шишкин, 1984б, 1986; Queiroz, 1985; Медников, 1987]. Фактически каждая стадия морфогенеза может рассматриваться как адаптивная [Рэфф, Кофмен, 1986], и на этой основе в ряду поколений происходит отбор генотипов.

Поэтому во многих случаях более перспективно исследовать сам характер адаптациогенеза, нежели оценивать долю генетической или модификационной составляющих регистрируемых различий. В конечном итоге «нормальный фенотип, как и модифицированный, не наследуется, в том и другом случае наследуется лишь способность к реализации в фенотипе того или иного варианта развития, той или иной адаптивной нормы» [Медников, 1989]. Следует также иметь в виду, что онтогенез представляет собой динамический процесс и отдельные стадии морфогенеза не могут рассматриваться как нечто четко ограниченное. Например, стадии морфогенеза окраски млекопитающих определяются и исходной концентрацией пропигментов, и характером их взаимодействия, и геометрией поверхности, в пределах которой они появляются [Alberch, 1985].

Понимание того, что межпопуляционная изменчивость реализуется через популяционные онтогенетические процессы, позволяет вести поиск общих закономерностей географической изменчивости исходя из внутренней (морфогенетической) обусловленности реакции популяции на действующие факторы.

1.2. Онтогенетические аспекты межпопуляционной изменчивости

Считается, что межпопуляционная изменчивость имеет генетическую основу [Майр, 1974]. Даже в сходных условиях среды по случайным причинам могут появиться различные адаптивные тренды [Wright, 1943]. Размеры и форма черепа у разных социальных групп макаки (*Macaca mulatta*) различались в близких условиях среды, отражая генетические различия, а не средовые. В большей мере это проявилось на признаках с высокой наследуемостью [Cheverud, 1981]. Фенотипической дифференциации популяций во многом способствует пространственная изоляция, которая резко ослабляет или прекращает поток генов.

Вместе с тем, согласно данным Форда [Ford, 1971, цит. по: Медников, 1989], может наблюдаться фенотипическое сходство изолированных популяций бабочки *Triphaena comes* в результате действия разных генетических механизмов. Работы по доместикации показывают, что в основе возникающих морфологических отклонений не всегда лежат специфические генетические изменения. Трудно связать наблюдаемую феноменологию с эффектами стохастических процессов и инбридинга [Трут, 1997]. У лисиц (*Vulpes fulvus*) при доместикации уменьшается ширина и высота мозгового черепа, укорачивается и расширяется лицевой череп [Трут и др., 1991а, б]. Эти изменения происходят либо вследствие изменения сроков появления тех или иных структур, либо изменения темпов их роста в онтогенезе. Роль морфогенетических сигналов в период эмбрионального развития могут играть гормоны и нейротрансмиттеры [Мицкевич, 1978]. На беспозвоночных животных (*Philonthus decorus*, Staphylinidae) показано, что обработка куколок жуков синтетическим аналогом ювенильного гормона приводит к образованию морфозов, соответствующих относительно ранним стадиям онтогенеза [Тихомирова, 1991].

Онтогенетическая область морфологии в большей мере принадлежит эволюционным исследованиям [Шмальгаузен, 1968; Alberch, 1980, 1982; Шишкин, 1981, 1988; Gould, 1982a, b; Smith, 1983; Queiroz, 1985; Voss, Marcus, 1992; Гродницкий, 2001]. В настоящее время формируются подходы к изучению морфогенетического разнообразия на популяционном уровне [Васильев, 1996; Васильев и др., 2000].

Необходимость учета популяционной специфики морфогенетического развития становится все более очевидной и при исследовании географической изменчивости [Berven et al., 1979; Hafner, Hafner, 1984; Грант, 1991; Zelditch et al., 1991; Voss, Marcus, 1992; Галактионов и др., 1995]. В конечном итоге как морфологическое следствие эпигенетических процессов в популяции [Уоддингтон, 1964; Медников, 1981; Шишкин, 1984а; Alberch, 1985; Riska, Atchley, 1985; Васильев и др., 2000; Гродницкий, 2001] может рассматриваться, например, изменчивость размеров.

В некоторых случаях онтогенетические аспекты определяют специфику различий между выборками таксономического уровня. В частности, отмеченные у жука *Philonthus decorus* морфозы имеют черты, более характерные для близкого вида *P. quisquiliarius* [Тихомирова, 1991]. Подобные примеры можно привести и для позвоночных. Анализ морфооблика северосибирской

полевки, имеющей меньшие размеры, выпуклую верхнюю поверхность черепа, отсутствие гребней (у перезимовавших отмечаются боковые валики в межглазничной области черепа), позволяет констатировать ее ювенильный облик по сравнению с полевкой Миддендорфа. В результате черепа взрослых зверьков северосибирской полевки сходны с черепами молодых зверьков полевки Миддендорфа [Литвинов, 2001]. С другой стороны, у *Mastomys natalensis* специфика роста, проявляющаяся в зависимости от сезона и выпадения осадков, приводила в конце периода роста к дифференциации особей, при которой их можно было принять за самостоятельные таксономические группы [Leirs et al., 1993].

На семи родах (14 видов) неотропических грызунов также выявлено, что морфологические различия отражают онтогенетические приспособления морфологии черепа [Voss, Marcus, 1992]. Виды хлопковых хомяков четко различаются по степени относительного удлинения лицевой части, относительной средненебной ширине при рождении и скорости онтогенетических изменений [Zelditch et al., 1991]. На это указывает наличие корреляции между градиентом переднезаднего роста черепа и относительным уменьшением ширины средненебной области в онтогенезе. Причем различия не исчерпываются гетерохронными процессами. Они включают разницу в геометрии роста черепа, что свидетельствует об изменениях в пространственном распределении скоростей роста.

Если оставить рассуждения об эволюционных событиях на основе анализа одновременно существующих рецентных форм, то становится понятным, что морфологическая дифференциация территориально разобщенных популяций — результат соответствующих изменений на ранних онтогенетических стадиях [Hafner, Hafner, 1984; Грант, 1991]. Например, популяции могут различаться темпами эмбрионального развития особей [Berven et al., 1979]. В постэмбриональный период значительная мобильность ювенильных признаков, связанных с приобретением осевым черепом дефинитивных пропорций (возрастная изменчивость), также приводит к существенным географическим различиям популяций. В различных природных условиях признаки как бы фиксируются у взрослых зверьков на разных возрастных стадиях [Громов, 1967].

При анализе объектов, этапы развития которых достаточно хорошо обособлены (амфибии), онтогенетическая обусловленность внутривидовой морфологической дифференциации становится особенно отчетливой. Например, в Беларуси у северных лягушек *Rana arvalis* Nils. по сравнению с южными глаза более сближены, что выглядит как относительное недоразвитие соответствующего отдела черепа [Галактионов и др., 1995]. Этот результат согласуется с непосредственными наблюдениями за их индивидуальным развитием.

Таким образом, можно рассматривать географические различия как изменчивость в скорости различных дифференцировок [Шмальгаузен, 1982], т. е. в скорости роста разных частей тела [Грант, 1991].

Процесс развития канализирован [Шмальгаузен, 1942, 1968, 1982; Уоддингтон, 1957; Alberch, 1980, 1982, 1985; Gould, 1982a, b]. В этом смысле

фенотипические вариации не случайны. Сохранение популяции неизменной часто может быть более вероятно, чем ее адаптивное изменение [Северцов, 1990]. Скрытый резерв адаптивного реагирования появляется лишь в ответ на действие экстремального для данного вида фактора. И дискретность модификаций может быть связана не с дискретностью среды, а с совершенствованием механизмов реагирования на внешние воздействия.

Понятно, что в сходных условиях следует ожидать более сходные морфологические следствия. Обитание в близких биотопических условиях, даже при существенной пространственной изоляции, обусловило близость фенотипической структуры у красной полевки [Левых, 2001]. У узкочерепной полевки фенотипическое сходство также оказалось связано с принадлежностью к одной ландшафтной зоне или к сходным местообитаниям [Дупал, 1994, 2000].

Согласно Л. С. Бергу [1977], географический ландшафт, способствуя проявлению скрытых потенций организма, оказывает нивелирующее воздействие, «проявляя у разных форм одни и те же признаки». Определенные морфозы (необычные фенотипы) также возникают в ответ на определенные изменения среды развития [Гродницкий, 2001]. Причем под действием данного фактора многие особи в популяции могут получить один и тот же морфоз. Эксперименты Г. Х. Шапошникова [1961] показали, что в условиях лаборатории генетическая ассимиляция морфозов возможна в течение 10—15 поколений.

Но онтогенез способен одинаково реагировать и на различные внешние воздействия [Belousov, 1993; Goodwin, 1993, цит. по: Гродницкий, 2001]. Если генотипический продукт адаптивен, то можно предполагать, что отбор благоприятствовал фенотипам, которые приводят к развитию одного и того же признака в различных средах [Грант, 1991]. В частности, в эксперименте одну и ту же адаптивную модификацию можно вызвать разными воздействиями [Северцов, 1990]. Специфическая окраска крыльев бабочки (*Arachinia levana-prorsa* L.), связанная со способностью к перенесению куколками низких температур, может быть вызвана и охлаждением, и световым воздействием, и рядом других факторов, способных вызвать диапаузу [Яхонтов, 1969].

Рассматривая фенотипические параллелизмы [Татаринов, 1985] как результат генетической общности популяций (гомологичные мутации гомологичных генов) и сходства механизмов морфогенеза (эпигенетическая общность), можно отметить, что гомологии на уровне фенотипического признака — явление несравненно более частое, чем это следует из генетических дистанций. То есть конечный результат, отбираемый средой, может достигаться генетически разными способами [Медников, 1981]. Поэтому, несмотря на значительное генетическое разнообразие, часто наблюдается морфологическое сходство особей, обусловленное канализированностью онтогенетических процессов. М. А. Шишкин [1984а, 1986 и др.] видит в этом роль стабилизирующего отбора.

Приведенные результаты говорят об очевидной перспективности поиска морфогенетической общности пространственно значительно удаленных популяций.

То, что самоорганизующиеся процессы в онтогенезе не сводятся к генетической детерминации, в настоящее время понятно. Например, изменение натяжений эмбриональной ткани способно менять спектр синтезируемых организмом белков [Аналитические аспекты, 1991]. Не сводимые к генетически управляемым (и потому эпигенетические) процессы в развитии способны формировать устойчивые неоднородные структуры в пределах достаточно широких генетических вариаций. Предшествующая морфологическая структура накладывает отпечаток на последующие преобразования [Берг, 1977; Мейен, 1978; Белоусов, 1987; Чайковский, 1990, цит. по Гродницкий, 2001], например, ограничивая диапазон генных мутаций и рекомбинаций [Уоддингтон, 1947]. Согласно С. Дж. Гулду [Gould, 1982b], внутренние факторы построения организма — равный партнер отбору.

В пределах одного вида «все зиготы имеют один и тот же потенциальный спектр путей развития и различаются лишь по вероятности их осуществления» [Шишкин, 1986]. В таком случае, при сравнительном исследовании большого числа популяций возможно выявить морфогенетическую составляющую, более часто реализуемую в различных географических условиях. Поиск общих ответов популяции в условиях флуктуирующей среды представляется весьма перспективным, позволяя, например, понять, каким образом при чрезвычайно высоком разнообразии ответов на отбор [Левонтин, 1978] организмы могут развиваться в достаточно ограниченном числе направлений, а иногда — в одном и том же [Вавилов, 1935; Яхонтов, 1969; Берг, 1977; Alberch, 1980; Татаринов, 1985; Беляев, Трут, 1989; Грант, 1991; Trut, 1999; Belousov, 1993; Goodwin, 1993, цит. по: Гродницкий, 2001].

Такой подход к изучению особенностей реализации морфологического разнообразия означает возможность сравнения внутрипопуляционной и межпопуляционной форм изменчивости и, в конечном итоге, позволяет приблизиться к пониманию механизмов фенотипической устойчивости и пластичности живых систем.

1.3. Внутрипопуляционная фенотипическая изменчивость

Современные представления о популяции как о динамической системе дают основание предполагать изменение во времени различных ее параметров. Наиболее выраженной, вероятно, следует считать возрастную изменчивость [Berry, Searle, 1963; Берри, 1977], способную существенно перекрывать иные ее формы [Яблоков, 1966; Пантелеев, Терехина, 1976; Шварц, 1980; Patton, Brylski, 1987]. Поэтому усилия обычно направлены на то, чтобы исключить влияние возраста на результаты популяционных исследований [Berry, Searle, 1963; Patton, Brylski, 1987; Rohlf, Bookstein, 1987; Zhou Yanlin et al., 1994; и др.]. Лишь в некоторых случаях изучение возрастной специфики становится самостоятельной задачей [Шварц, 1980; Галактионов, 1981; Оленев, 1989; Ковалева, 1999; и др.].

Изменчивости оказалась подвержена и степень выраженности полового диморфизма, что показано на примере популяций грызунов [Grulich, 1987; Николаева, 1990; Галактионов, 1995, 1999; Storz et al., 2001]. Большинство

видов грызунов имеют мелкие размеры, и половой диморфизм, если он обнаруживается, связан с более крупными размерами самцов [Ralls, 1977]. Тем не менее, на фоне устойчивого полового диморфизма регистрируются факты изменения его величины в одной популяции, например в процессе динамики численности [Николаева, 1990], или в разных популяциях [Bergstrom, 1984; Grulich, 1987], вплоть до инверсии [Storz et al., 2001].

В частности, у фруктовой мыши *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae), половые размерные различия которой меняются в направлении широтного градиента, самцы были в среднем крупнее на севере, а самки — на юге [Ibid]. Приведенные результаты говорят о динамической характеристике полового диморфизма в природных популяциях. Изменение степени полового диморфизма наблюдалось и у других видов. При сравнении одичавших и фермерских норок (*Mustela vison*) половой диморфизм последних оказался менее выражен [Lynch, Hayden, 1995]. Кошки, живущие в природе, также имеют больший половой диморфизм, чем домашние [Reig et al., 2001].

Меняющиеся характеристики особей могут относиться к достаточно традиционным формам изменчивости (половая, возрастная, сезонная, биотопическая), рассматриваемым в рамках различных ее классификаций [Яблоков, 1966; Майр, 1971, 1974; Шварц, 1977; Филипченко, 1982; Захаров, 1987], или быть сравнительно специфичными, отражая различия мигрантов и оседлых [Keith, Tamarin, 1981; Васильев, 1996; Davis-Born, Wollf, 2000], восприимчивых или устойчивых к инвазии [Галактионов и др., 1990, 1991], различно окрашенных морф [Бажан, 1991; Мошкин и др., 1991]. Но часто изменчивость таких параметров оказывается в той или иной степени сопряженной с колебаниями численности популяции. Поэтому среди форм внутрипопуляционной фенотипической изменчивости особое место занимает изменчивость, сопровождающая колебания численности животных [Ford, Ford, 1930; Элтон, 1934; Калабухов, 1941; Шмальгаузен, 1968; Krebs, Myers, 1974; Шилов, 1991; Lindstrom et al., 2001].

Хотя впервые феномен связи фенотипической изменчивости с колебаниями численности популяции описан уже в 1930 г. [Ford, Ford, 1930], а зависимость между сезонными изменениями численности и самой изменчивостью — еще раньше [Thompson et al., 1911, цит. по: Шмальгаузен, 1968], результаты наблюдений по-прежнему достаточно противоречивы [Lindstrom et al., 2001]. Ряд исследователей считает, что перестройки носят случайный, ненаправленный характер [Гриценко и др., 1983; Smith, Patton, 1984; Кимура, 1985; Глотов и др., 1986] и являются следствием генетико-автоматических процессов [Дубинин, Ромашев, 1932; Элтон, 1934; Большаков, Кубанцев, 1984; и др.]. Другие отмечают воспроизводимость некоторых признаков в определенные фазы динамики численности [LeDuc, Krebs, 1975; Mallory et al., 1981; Viro, 1987], и существенная роль при этом отводится естественному отбору [Калабухов, 1941; Шилов, 1991; и др.].

Отчетливая связь колебаний численности и массы тела животных привела к заключению о соответствующей причинной обусловленности циклов численности [Chitty, Chitty, 1960; Boonstra, Krebs, 1979], хотя Дж. Вольф [Wolff, 1993] полагает, что звери с крупными размерами — скорее результат

благоприятных кормовых условий, чем плотностно-зависимого отбора. По мнению В. Лидикера [Lidicker, Ostfeld, 1991; Лидикер, 1999], появление крупных особей может быть обусловлено длительными воздействиями условий, благоприятных для роста и выживания. А «гигантизм — интересный эпифеномен регуляции популяционной плотности». Поэтому, хотя динамика качества популяции — столь же характерное ее свойство, как и динамика численности [Шварц, 1980], вопрос о характере связи фенотипической изменчивости популяции с динамикой численности и фазами популяционного цикла остается открытым.

1.4. Подходы к сравнительному анализу форм изменчивости

На фоне растущего числа работ по фенотипической изменчивости все более очевидной становится потребность в обобщении полученных результатов. Однако выяснение общих законов изменчивости вида в конечном итоге возможно лишь на основе изучения всех форм внутривидовой изменчивости в их единстве [Шварц, 1977]. Это смещает акценты с их противопоставления и исследования в «чистом виде» к анализу взаимосвязи и поиска общей природы морфологических преобразований популяции в ответ на действие разных факторов. Необходимость сравнительного анализа форм изменчивости «в одних и тех же единицах измерения» побуждает исследователей искать адекватные способы статистической обработки [Pavlinov et al., 1993].

В основе преобразований фенотипической структуры популяции в пространстве и во времени лежит онтогенетическая реакция организмов [Шмальгаузен, 1935, 1942, 1968; Уоддингтон, 1957, 1964; Alberch, 1980, 1985; Шишкин, 1981, 1984б, 1986; Gould, 1982a, b; Atchley et al., 1984; Татаринов, 1985; Рэфф, Кофмен, 1986; Медников, 1987, 1989; Северцов, 1990; Jernvall, 1995]. Это позволяет сравнивать различные формы изменчивости вида [Шварц, 1963, 1980; Яблоков, 1966; Филипченко, 1982; Захаров, 1987; Пантелеев и др., 1990; и др.] под общим углом морфогенетического ответа популяции. В этом смысле очевидна определенная ограниченность (предсказуемость) вариантов изменчивости, основывающихся на онтогенетических процессах [Alberch, 1980, 1982; Smith, 1983; Рэфф, Кофмен, 1986; Медников, 1987; Беляев, Трут, 1989; Магомедмирзаев, 1990; Trut, 1999; Гродницкий, 2001].

Одновременный анализ различных форм внутривидовой изменчивости может быть достаточно перспективным. Например, сравнительное исследование сезонной и географической изменчивости гамазового клеща *Varroa jacobsoni* дало возможность более полно представить характер территориальной экспансии этого тропического вида в условиях умеренного климата [Акимов и др., 1989, 1990]. В таком случае одновременное использование выборок разных фаз динамики численности позволяет оценить роль внутрипопуляционных факторов в формировании межпопуляционных различий.

И хронографической, и географической изменчивости оказались подвержены лишь те признаки окраски самцов турухтана (*Phylomachus pugnax*), которые коррелировали с морфофизиологическими показателями (в частно-

сти с общим весом тела птиц), что позволило сделать вывод о едином механизме приспособления к условиям среды, меняющимся во времени и пространстве [Добринский, 1969].

Сходную направленность изменений выявило сопоставление возрастной, половой и географической изменчивости пропорций черепа [Голенищев, 1986]. Подобный параллелизм обнаруживается при сравнении возрастной изменчивости с половым диморфизмом и морфологическими различиями групп внутри каждого пола [Пузаченко, 2001]. В некоторых случаях взаимосвязь разных типов изменчивости прослеживают и на исторических промежутках времени [Якименко, Воронцов, 1982; Монахов, 1983; Малеева, Елькин, 1986; и др.].

Такой общий взгляд на изменчивость, подразумевающий одновременный анализ различных ее форм, представляется весьма перспективным, позволяя исследовать фенотипические «ответы» популяции, степень ее фенотипической пластичности и устойчивости.

Принцип гомеостаза биологических систем [Lerner, 1954; Holling, 1973; Майр, 1974; Шварц, 1980; Шилов, 1985; Евсиков, 1987] предполагает существенные флуктуации их компонентов, направленные на компенсацию возмущающих воздействий [Анохин, 1978; Одум, 1986]. Например, животные, обитающие в разнообразных по условиям местообитаниях, имеют большую фенотипическую пластичность, проявляющуюся в изменчивости массы органов и их функций [Hammond et al., 1999]. Поэтому фенотипическая пластичность — основа устойчивого существования популяции в условиях флуктуирующей среды [Кирпичников, 1940; Шмальгаузен, 1968; Северцов, 1990; Грант, 1991]. Еще Г. Ф. Гаузе [1939] показал, что при слабой начальной стойкости выживают те организмы, которые дают более широкие адаптивные модификации, т. е. происходит отбор на пластичность.

Отсюда анализ внутривидового разнообразия и механизмов его поддержания приобретает общебиологический интерес. Например, позволяет исследовать причины способности видов и/или внутривидовых группировок существовать неопределенно долгое время, не меняя фенотипического облика [Северцов, 1988].

1.5. Перспективы использования морфологических признаков

Адаптации Metazoa (использующих в массе одни и те же метаболические пути) во многом носят морфологический характер, поэтому морфологические показатели по-прежнему остаются наиболее употребимыми в экологических исследованиях. При морфологическом подходе к изучению изменчивости популяций важным является то, что кажущиеся незначительными морфологические изменения часто коррелированы с важнейшими особенностями жизнедеятельности организмов [Уоддингтон, 1964; Мицкевич, 1978; Никитюк, 1978; Харрисон и др., 1979; Шмальгаузен, 1982; Рэфф, Кофмен, 1986; Ушаков, 1989]. Следовательно, изменение отдельных признаков может указывать на изменение состояния всего организма и, в конечном итоге, популяции в целом.

Исследователи обычно ограничиваются небольшим набором признаков, анализируемых порознь, без учета того, что отбор идет не на отдельные признаки, а на их комплексы [Берри, 1977; Шмальгаузен, 1982; Мазер, Джинкс, 1985] или онтогенезы [Atchley et al., 1981; Riska, Atchley, 1985; Ефимов и др., 1987; Акимов и др., 1990; Галактионов и др., 1995].

Например, традиционный признак при изучении изменчивости в связи с динамикой численности — масса тела [Mallory et al., 1981; Fuller, 1985; Krebs, Wingate, 1985; Lidicker, Ostfeld, 1991; Hansson, 1995]. Часто она может рассматриваться совместно с изменчивостью репродуктивных показателей [Keller, Krebs, 1970; Rose, Gaines, 1978; Tamarin, 1978; Boonstra, Boag, 1987; Drost, Fellers, 1991] или массы надпочечников [To, Tamarin, 1977; Tamarin, 1978; Ивантер и др., 1985; Тихонова и др., 1990]. В ряде работ наряду с показателями репродукции и массой надпочечников исследуются, например, частоты аллелей локусов, кодирующих белки крови [LeDuc, Krebs, 1975; Gaines et al., 1978]. Но чаще изменчивость частот таких локусов изучается вне связи с какими-либо показателями, возможно, с ними сопряженными и изменяющимися в зависимости от колебаний плотности и численности животных [Tamarin, Krebs, 1969; Bowen, 1982; Baccus, Wolff, 1989].

Независимо исследуются краниальные и одонтологические признаки, морфофизиологические показатели. Вместе с тем понятно, что любой отдельно взятый признак или некоторое их число, как бы функционально они ни были важны сами по себе, могут быть лишь составляющими конституционально весьма различных особей [Блэкит, 1968; Никитюк, 1978; Харрисон и др., 1979; Рэфф, Кофмен, 1986; Алтухов, 1989]. В свете представлений о целостности морфогенеза становится неизбежным переход от анализа отдельных признаков к их взаимосвязанным совокупностям [Corbet et al., 1970; Blackith, Reyment, 1971; Thorpe, 1976; Atchley et al., 1981; Мазер, Джинкс, 1985; Животовский, 1991].

Морфологические признаки, будучи конечными звеньями в цепи биохимических и физиологических реакций [Рэфф, Кофмен, 1986; Ушаков, 1989], основаны всегда на сложных онтогенетических взаимозависимостях [Шмальгаузен, 1968]. Статистические связи между признаками сформировавшегося органа отражают результаты морфогенетических процессов, происходящих на соответствующих этапах органогенеза [Магомедмирзаев, 1990]. В ходе исследований признаков, меняющихся в онтогенезе, формируется представление о том, что «сами онтогенетические трансформации являются признаками» [Queiroz, 1985]. Поэтому анализировать их надо совместно, прибегая к соответствующим математическим методам обработки данных.

В современных морфологических исследованиях применяют различные методы многомерной статистики: метод главных компонент, множественную регрессию, дискриминантный анализ, кластерный анализ, многомерное шкалирование и т. д. [Thorpe, 1976, 1983]. Представление о сопряженном варьировании различных признаков в ходе морфогенеза побуждало искать комплексы признаков, образующих некоторую целостность, практически с начала века. Примером могут служить «конгрегации» [Смирнов, 1923, 1924], корреляционные плеяды и дендрограммы [Терентьев, 1959, 1960; Выханду,

1964]. В настоящее время для этих целей используется разложение корреляционной матрицы на собственные векторы [Кендалл, Стьюарт, 1976; Thorpe, 1976, 1983; Atchley et al., 1981; Животовский, 1991] — метод главных компонент, получивший широкое распространение (см. главу 2).

Использование методов многомерного статистического анализа позволяет свести исходное множество метрических параметров в относительно небольшое число «схем роста», на которые и действует в первую очередь отбор. Исследуется изменчивость комплексов признаков (накопленная за онтогенетически определенный период их сопряженного развития), отражающих функциональную целостность организма — тип конституции [Никитюк, 1978; Hafner, Hafner, 1984; Рэфф, Кофмен, 1986; Беляев, Трут, 1989; Магомедмирзаев, 1990; Грант, 1991].

Исходя из представлений о формировании комплексов коррелированных признаков в морфогенезе [Магомедмирзаев, 1990; Трут и др., 1991; и др.], можно предполагать наличие сходных компонент изменчивости у популяций одного вида, обитающих в сходных условиях, и у популяций близких видов.

В настоящее время становится понятным, что изменчивость (в том числе непрерывных количественных признаков) имеет определенные ограничения. В литературе все больше внимания уделяется вопросу о канализированности развития организма [Alberch, 1980, 1982, 1985; Gould, 1982a, b; Татаринов, 1985; Шишкин, 1986; Медников, 1987; Васильев, 1996; Гродницкий, 2001]. Во многом это определяется исторически сложившимися свойствами регуляционных систем, контролирующих развитие как целое [Уоддингтон, 1947; Шмальгаузен, 1968; Медников, 1981; Smith, 1983; Рэфф, Кофмен, 1986; Беляев, Трут, 1989]. В результате в ограниченном числе направлений, а иногда в одном и том же [Вавилов, 1935; Яхонтов, 1969; Берг, 1977; Alberch, 1980; Татаринов, 1985; Грант, 1991; Belousov, 1993; Trut, 1999; Goodwin, 1993, цит. по Гродницкий, 2001] могут развиваться значительно отстоящие группы организмов. Это позволяет проводить сравнительный анализ форм изменчивости, исходя из общей (онтогенетической) природы становления морфологического разнообразия в условиях флуктуирующей среды.

При сравнении структуры краниометрической изменчивости 14 видов семи родов неотропических мышевидных грызунов было отмечено сходство первых главных компонент [Voss, Marcus, 1992]. Это не кажется неожиданным, если учесть, что при анализе морфологических признаков первая компонента характеризует изменчивость размеров животных в процессе роста или «размерно-возрастную» изменчивость [Thorpe, 1976; Галактионов и др., 1979; Atchley et al., 1981; Gibson et al., 1984; Sugg et al., 1990]. Обычно наблюдаемые корреляции признаков в этом случае — результат их совместного роста в течение эмбрионального и раннего постнатального периода в силу влияния общих факторов, регулирующих рост. Например, соматомедин является общим миогеном, оказывающим влияние на рост многих органов, включая мозг [Riska, Atchley, 1985]. В процесс роста вовлекаются и такие краниометрические характеристики, которые обусловлены мышечной деятельностью или частным ростом костей [Zelditch, Carmichael, 1989].

В течение последующего постнатального роста, когда ряд признаков в основном достигает дефинитивного размера [Виноградов, 1921; Snyder, 1954; Попов, 1960; Башенина, 1977; Шварц, 1980], гены, активные в течение позднего роста, способны влиять на рост тела, но мало влияют на такие признаки, например, как величина мозга [Riska, Atchley, 1985]. Их изменчивость может отражаться последующими (второй и т. д.) компонентами, характеризующими соотносительный (частный) рост на более поздних этапах онтогенеза (изменчивость формы).

Ранний рост — гиперпластический, он происходит в основном за счет увеличения числа клеток и отражается на размерах особи. На поздних стадиях более отчетливым становится изменение формы, морфооблик животного складывается из частных морфогенетических компонент [Atchley et al., 1981; Трут и др., 1991а; Atchley et al., 1992]. Наличие или отсутствие сходства на этом уровне может быть сопряжено с более глубокими морфологическими преобразованиями [Patton, Brylski, 1987].

В некоторых случаях регистрируется сходство видов и в изменчивости формы. Практически полное совпадение обнаруживают первые две главные компоненты краниометрической изменчивости полевки-экономки и водяной полевки. Существенно, что первые две компоненты краниометрической изменчивости серебристо-черных лисиц, также интерпретируемые как общие размеры и форма, сохраняют свою устойчивость и при отборе на доместикационные свойства поведения, приводящем к резким уклонениям от видоспецифической нормы [Трут и др., 1991а].

Морфометрические признаки широко используются для выявления источников изменчивости, оценки особенностей интеграции элементов черепа, исследования уровня морфологической дифференциации между популяциями и таксономическими единицами [Zelditch et al., 1989]. Неизбежной трудностью при работе с метрическими характеристиками является «всепроникающее влияние размеров» [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Паавер, 1976; Corrucini, 1977; Dodson, 1978], главным образом, в связи с возрастной неоднородностью особей [Berry, Searle, 1963; Dodson, 1978; Mihok, Fuller, 1981]. Использование многомерных методов анализа, позволяющих выявлять размерно-возрастную долю изменчивости [Thorpe, 1976; Atchley et al., 1981; Thorpe et al., 1982; Rohlf, Bookstein, 1987; Zhou Yanlin et al., 1994], становится еще более привлекательным. Естественно, это не исключает возможности использования общепринятых способов определения относительного возраста животных (см. главу 2) и учета его возможного влияния на результаты исследований.

1.6. Проблема использования фенов неметрических пороговых признаков скелета для оценки эпигенетического своеобразия популяций

Поскольку метод косвенного эпигенетического сравнения группировок не является общепринятым и рутинным, следует очень коротко осветить его сущность и историю появления. Строго генетическим можно назвать

исследование, в котором осуществляется определенным образом спланированная система скрещиваний. В то же время следует подчеркнуть, что проведение косвенного генетического сравнения природных популяций без осуществления специальных скрещиваний в настоящее время весьма широко практикуется с использованием цитогенетических, электрофоретических и иных молекулярно-генетических методов (например, RAPD и др.). Аналогичные взгляды на возможность проведения косвенных генетических сопоставлений природных популяций по частотам неметрических пороговых признаков скелета высказывали английские генетики Х. Грюнеберг [Grüneberg, 1963], Р. Берри и А. Сиэрл [Berry, Searle, 1963]. Грюнеберг обосновывал такую возможность тем, что частоты мелких аберраций в строении скелета (minor variants) значимо коррелируют с проявлением крупных мутаций (major variants), а следовательно, отражают особенности наследственной конституции. По мнению Р. Берри [1977], проявление таких мелких аберраций в строении скелета определяется и модифицируется по крайней мере десятью-двадцатью генами, поэтому если взять выборку из 20 разных признаков, то специфика частот признаков характеризует специфическую информацию о 200—400 генах. С его точки зрения, это более представительная информация о специфике генома, чем полученная при электрофоретическом анализе, когда характеризуются в лучшем случае 20—40 энзимов и их вариаций, а следовательно, 20—40 генов, которые их кодируют.

Близкая по смыслу идея была высказана в России Н. В. Тимофеевым-Ресовским и А. В. Яблоковым [1973]. Согласно их гипотезе, частоты фенов — дискретных альтернативных вариаций признаков в силу своей элементарности и дальнейшей неподразделенности должны косвенно отражать специфику генетической структуры и генотипического состава популяций. Формирование в России фенетики популяций [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980] привлекло к этому направлению внимание многих исследователей.

В последние годы все яснее становится, что фенетика основана на популяционном анализе процессов развития (эпигенеза) и является своеобразным «популяционным окном» в онтогенез и морфогенез [Яблоков, 1987; Захаров, 1987; Васильев, 1988; Магомедмирзаев, 1990; Васильев и др., 2000; Корона, Васильев, 2000; Ковалева и др., 2002].

Мы полагаем, что фенетика — это популяционная дисциплина, которая именно на популяционном уровне позволяет изучать развитие (альтернативные пути развития) и дает возможность сравнительного эпигенетического анализа не только популяций и внутривидовых таксонов, но и групп на более высоком таксономическом уровне в пространстве и времени. Идея необходимости такого популяционного видения онтогенеза отчетливо угадывается в первых работах по феногенетике Н. В. Тимофеева-Ресовского и Б. Л. Астаурова. Однако впервые четко эта мысль была сформулирована А. В. Яблоковым [1974] и успешно развивалась в работах его учеников и последователей [Захаров, 1978, 1981, 1987; Кожара, 1987; Васильев, 1988]. Глубокое обоснование этой идеи приводит в своей монографии М. М. Магомедмирзаев [1990].

В последнее время возрос интерес к различным, в том числе эволюционным, аспектам эпигенетики [Alberch et al., 1979; Alberch, 1980; Шишкин, 1984а, б, 1987; Белоусов, 1987; Rieppel, 1990; Saunders, 1990]. Особенно важны в этом отношении теоретические работы М. А. Шишкина и П. Олберча, которые фактически объединяют и развивают взгляды И. И. Шмальгаузена [1968] и К. Уоддингтона [1947, 1970]. Эпигенетике принадлежит ведущая роль в развитии фенетики [Васильев, 1982, 1988]. Интересно в этой связи заметить, что задолго до формирования сегодняшних эпигенетических представлений С. С. Шварц предвидел важность такого синтеза: «Теория Шмальгаузена—Уоддингтона поднимает дарвинизм на новую, более высокую ступень развития, так как в большей степени связывает закономерности онто- и филогенеза в единую теоретическую систему» [Шварц, 1968. С. 13].

По словам ведущего специалиста в области генетики развития млекопитающих Б. В. Конюхова, «фенотип многоклеточного организма рассматривается сейчас не как мозаика признаков, контролируемых отдельными генами, а как общий продукт взаимодействия многих тысяч генов в онтогенезе. Следовательно, генотип развивающегося организма предоставляет собой эпигенетическую систему, или, как назвал его Уоддингтон, эпигенотип» [Конюхов, 1986. С. 264]. В этом плане также интересно привести мнение Н. В. Тимофеева-Ресовского и В. И. Иванова, писавших, что «сложность взаимоотношений между кодом наследственной информации, с одной стороны, и фенотипом — с другой, давно уже ясна генетикам. И лишь критики генетики, не имеющие к ней отношения, приписывают генетикам примитивные линейные схемы ген—признак. Генотип работает в онтогенезе не как сумма генов, определяющих соответствующую сумму признаков, а как целостная система, в которой каждый ген ответствен за многие признаки, а каждый признак определяется многими генами» [Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966. С. 116]. Уже из этих высказываний становится ясно, что те альтернативные проявления изменчивости, которые на практике сравнительно легко обнаруживаются и называются фенами, в генетическом отношении должны быть далеко не элементарными.

Хорошо известно, что друг с другом взаимодействуют не сами гены, а их продукты [Конюхов, 1986]. Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов, собственно, и называются эпигенетическими. Эпигенетические взаимодействия и обеспечивают весь сложнейший процесс самосборки организма, т. е. эпигенез — развитие с новообразованием. К этому следует добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность, — свойства «признаков», а не генов, так как гены на молекулярном уровне функционируют кодоминантно [Митрофанов, 1977; Конюхов, Нончев, 1981]. Трудно в свете этого сомневаться в том, что явления доминантности и рецессивности обеспечиваются эпигенетическими механизмами морфогенеза.

Английские генетики [Dempster, Lerner, 1950; Searle, 1960; Grüneberg, 1963] в 1950—1960-х гг. экспериментально обосновали представление о пороговых признаках (threshold characters) и явлении эпигенетического полиморфизма [Berry, Searle, 1963]. Обсуждению данного вопроса посвящена

большая литература, поэтому напомним лишь основные итоги этих исследований.

Существует множество альтернативно варьирующих признаков, которые на самом деле имеют количественную основу варьирования. В ходе развития на их варьирование накладываются эпигенетические пороговые ограничения. При достижении критической (пороговой) величины такой количественный признак может вести себя как качественный, т. е. проявиться или не проявиться в фенотипе [Grüneberg, 1955]. Проявившись же в фенотипе, он варьирует, как обычный количественный признак. Если в процессе эмбриональной закладки пороговый уровень массы зачатка зуба не достигается, то он вообще не проявится в фенотипе, хотя генетически закладка зачатка зуба достаточно жестко детерминирована. Наиболее известен классический пример отсутствия у части мышей линии CBA третьего верхнего коренного зуба, который приводится в работах Х. Грюнеберга [Grüneberg, 1951, 1952]. Х. Грюнеберг экспериментально показал, что, если критическая масса эмбрионального зачатка зуба не достигается, он может не проявиться в фенотипе. Наши собственные опыты по резкой разбалансировке материнской диеты, проведенные на мышах линии CBA, приводили к сильному уменьшению размеров тела потомков, что сопровождалось трехкратным увеличением экспрессии этой аномалии: частота фена — отсутствие третьего коренного зуба — возрастала с 2—3 % в контроле до 9—10 % в экспериментальной группе [Васильев и др., 1986]. Эти же эксперименты показали, что по подавляющему большинству признаков смещение частот фенов было весьма небольшим или отсутствовало, что указывает на чрезвычайную устойчивость эпигенетической системы в ответ на возмущающее влияние среды на процесс развития. Хорошо известно появление у человека с возрастом так называемого «зуба мудрости», который тоже является типичным примером такого порогового признака.

Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, преодолевая которые, он качественно изменяется [Васильев, 1988]. Подавляющее большинство таких морфологически хорошо различимых и дискретных устойчивых состояний пороговых признаков на практике рассматриваются как фены. Действительно, есть все основания понимать фен как устойчивое состояние порогового признака. Примечательно, что к такому же в целом определению фена, но исходя из других соображений, пришел М. В. Мина [1986].

Местоположение эпигенетических порогов на единой количественной шкале варьирования признака достаточно жестко сохраняется в единой по происхождению группировке, но различается в разных группах (линиях, популяциях). Именно на этом основан метод оценки «фенетических дистанций» по комплексу частот неметрических пороговых признаков [Васильев и др., 1986], разработанный Р. Берри [Berry, 1963] и его последователями [Hartman, 1980]. В нашей работе этот метод является ключевым и универсальным при проведении фенетического анализа сравниваемых популяций и экспериментальных групп.

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использован полевой материал, собранный в период с 1976 по 1995 г. В качестве модельного вида исследуется водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.). Данные собраны в Каргатском и Убинском районах Новосибирской области на границе лесостепи и подтаежной зоны. Точки сбора материала удалены примерно на 50 км. Отловы в среднем начинали в конце мая и заканчивали в начале октября. Популяция водяной полевки анализировалась на протяжении трех циклов: 1978, 1979, 1985, 1986, 1991—1993 гг. — фазы подъема; 1980, 1987, 1995 гг. — фазы пика; 1981, 1988 гг. — фазы спада; 1982, 1983, 1989, 1990 гг. — фазы депрессии численности. По данным многолетних учетов [Максимов, Ердаков, 1985], относительная численность этого вида на исследуемой территории изменялась более чем в 300 раз: от 0,06 до 20,47 особей на 100 ловушко-суток. Фазы динамики определялись изменением относительной численности по годам и уточнялись анализом фазовых портретов (рис. 2.1), полученных в результате обработки главными компонентами многолетних временных рядов по заготовкам шкурок водяной полевки и по заболеваемости людей туляремией [Ефимов, Галактионов, 1983; Ефимов и др., 1988; Галактионов, Николаева, 1992; Галактионов, 1994].

Рис. 2.1. Фазовый портрет динамики численности водяной полевки в Новосибирской области.

Животных отлавливали капканами в болотах, затопленных колках, ирригационных канавах, в придорожных кюветах до тех пор, пока это не приводило к резкому сокращению числа новых кормовых столиков, т. е. отлов пытались приблизить к абсолютному. Ближе к осени, по мере выхода водяной полевки на места зимовки, капканы ставили у выходов из нор и в ходы между норами на полях и лугах. Кроме того, грызунов ловили в ловчие цилиндры (или конусы), установленные в канавках через 10 м один от другого по пять цилиндров в каждой. Общее число животных — свыше 2500 экз.

Дополнительно использован материал (127 экз.) по водяной полевке, собранный на западном побережье оз. Байкал в дельте р. Сарма (Иркутская обл.) в 1987, 1989 гг. Байкальская популяция представляет собой сравнительно мономорфную, изолированную группировку на периферии ареала. Все особи относятся к генотипу с бурой окраской шерсти. Значительная часть животных имеет белые пятна, локализованные на голове и груди [Музыка и др., 1990]. Несмотря на некоторый рост численности популяции и заселение полевками новых стаций по берегам рек, средняя плотность размножающихся особей в демах оставалась одинаковой в оба года (3—5 особей на 100 м береговой линии). Не обнаружено каких-либо отличий в условиях обитания в 1989 г. по сравнению с 1987 г.

Показатели оттенка цвета шкурок водяной полевки (1655 экз.) снимались на спектрофотометре через синий, зеленый и красный светофильтры [Покровский и др., 1962]. В отличие от предложенной методики, показатели оттенка, кроме спины (признаки 1—3), снимались и с брюха (признаки 4—6), измерение под каждым светофильтром проводилось трижды для уменьшения ошибки, в статистическую обработку включалось среднее значение, а данные обрабатывались методом главных компонент [Ефимов и др., 1978; Галактионов, Фалеев, 2000].

Для оценки репродуктивных показателей у самок подсчитывали число овулирующих яйцеклеток (желтых тел беременности), живых эмбрионов, плацентарных пятен; регистрировали случаи гибели яйцеклеток и полной (или частичной) резорбции имплантированных эмбрионов. Наличие или отсутствие каждого варианта беременности обозначалось как 1 или 0 соответственно. С помощью коэффициентов корреляции оценена неслучайность распределения по компонентам самок с нормально протекающей беременностью и ее различными нарушениями.

Основной материал по полевке-экономке (*Microtus oeconomus* Pall.) собран в Прителецкой тайге. Наблюдения проводили в течение 13 лет (с 1982 по 1995 г.) на Телецком стационаре ИСЭЖ СО РАН (Республика Алтай, Турочакский р-н). Дополнительно использованы материалы по чергинской популяции полевки-экономки, собранные в окрестностях Чергинского стационара ИСЭЖ СО РАН (Республика Алтай, Шебалинский р-н) в течение 8 лет (с 1979 по 1988 г.). При индивидуальном осмотре определяли пол, участие в размножении и принадлежность к возрастной группе.

Животных отлавливали в ловчие конуса по стандартной методике [Юдин и др., 1979]. Отлов проводился в характерных для полевки-экономки биотопах: сырых или умеренно влажных участках, поросших осоками, зла-

ками, разнотравьем, по краям болот, в долинах ручьев, в осиново-пихтовых лесах по склонам, на высокотравных лугах. Одновременно использовали не менее трех ловчих канавок в разных биотопах. За период исследований на Телецком стационаре отработано 16755 конусо-суток, на Чергинском — около 14885 конусо-суток. Общее количество исследованных животных данного вида составило 910 экз.

Относительная численность полевки-экономки в прителецкой популяции менялась от 2,6 до 14,9 особей на 100 конусо-суток. При этом было отмечено четыре пика численности — в 1984, 1987, 1990, 1994 гг. В чергинской популяции относительная численность колебалась от 0,5 до 4,6 особей на 100 конусо-суток. Пики численности зарегистрированы в 1980, 1984, 1987 гг. Таким образом, для популяций полевки-экономки окрестностей Чергинского и Телецкого стационаров характерны синхронные 3—4-летние колебания численности [Ковалева, 1999], типичные для большинства видов полевок.

Полевой материал по высокогорным полевкам подрода *Aschizomys* собран в 1984—1990 гг.: на хр. Бол. Хамар-Дабан (1984—1990 гг.), хр. Обручева (1986 г.), хр. Северный Хэнтей (1986 г.). Отлов проводился в различных биотопах давилками и стандартными линиями конусов. Всего в высокогорьях отработано 6860 ловушко-суток. Отловлено 210 экз. представителей подрода *Aschizomys*.

Материал, собранный из одной популяции большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde) в гольцовом поясе хр. Бол. Хамар-Дабан в 1984—1990 гг., характеризует все фазы численности: пик (1984, 1989), спад (1985, 1990), депрессия (1986, 1987), подъем (1988). Большеухая полевка — типично специализированный горный вид, имеющий низкую относительно стабильную численность с небольшой амплитудой флуктуаций [Большаков, 1972]. В популяции хр. Хамар-Дабан отмечены более чем 10-кратные перепады численности между фазами пика и депрессии [Фалеев, Епифанцева, 2000]. В силу простоты возрастной структуры исследуемой популяции выборки каждого сезона состояли из двух отчетливых возрастных групп: сеголетки первой генерации и перезимовавшие.

Отловы красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) проводились стандартными ловчими канавками в Прителецкой тайге с 1981 по 1989 г. Численность популяции имела регулярные колебания, период которых составлял 3 года [Новиков, Фалеев, 1988; Новиков, 1991]. Отчетливо выделялись годы пиков численности (1981, 1984, 1987), с абсолютным максимумом в конце июня (20—24 особи на 100 ловушко-суток), после которого начиналось снижение численности. Пред- и послепиковый годы, которые можно условно обозначить как «депрессия» и «подъем», не имели отличий по уровню численности (которая колеблется в пределах 5—8 особей на 100 ловушко-суток). Общий объем материала — свыше 500 экз.

При оценке влияния климатических факторов на краниометрическую изменчивость водяной полевки и полевки-экономки были использованы данные по многолетним колебаниям среднемесячной температуры и количества осадков. Они получены на ближайших к анализируемым популяциям метеорологических станциях: в Северной Барабе (г. Каргат) приблизительно

в 40 км от места отлова водяной полевки и в Прителецкой тайге (пос. Яйлю, Турочакский р-н) — 20 км от мест отлова полевки-экономки.

Полевой материал по копытным представлен двумя видами. Данные по дикому северному оленю (*Rangifer tarandus* L.) собраны в ходе охотничье-промыслового отстрела (начало зимы) за период 1976—1989 гг. на Таймыре (р. Пясина), в Якутии (Оленекская протока) и в Томской области (левобережье Оби). Кроме того, использованы черепа из Эвенкии (левобережье Енисея). Всего обработано 400 черепов. Предполагается [Марков и др., 1994], что все исследуемые популяции представляют один подвид *Rangifer tarandus sibiricus* Murrey, 1886.

Данные по лосю (*Alces alces* L.) представлены промысловой выборкой (150 экз.) из двух обособленных группировок в пределах Сузунского и Тогучинского районов Новосибирской области, для которых отмечены сходная численность и близкие величины промыслового изъятия [Унжаков, Фалеев, 1989; Фалеев, Унжаков, 1990].

Наряду с полевым материалом исследованы музейные коллекции по разным видам. Коллекционный материал по водяной, узкочерепной (*Microtus gregalis* Pall.), большеухой (*Alticola macrotis* Radde), лемминговидной (*Alticola lemminus* Mill.) полевкам любезно предоставлен Зоологическими музеями Зоологического института РАН, Института экологии растений и животных УрО РАН, Института прикладной экологии Севера СО РАН, Института систематики и экологии животных СО РАН, Московского госуниверситета, Кабардино-Балкарского госуниверситета. Объем музейного материала составил по водяной около 1500 экз., по узкочерепной — свыше 1200 экз., по горным полевкам — свыше 500 экз.

В работе использован виварный материал по водяной полевке, любезно предоставленный лабораторией популяционной экологии и генетики ИСЭЖ СО РАН [Музыка и др., 1990]. С целью предотвращения инбридинга виварную группу ежегодно пополняли животными из той же популяции (с. Крещенка, Убинский р-н, Новосибирская область). Коэффициент родства подбираемых для размножения родительских пар не превышал 12,5 %. С ноября по май виварные полевки находились при искусственном освещении. Животных содержали индивидуально в металлических клетках 30 × 25 × 50 см при свободном доступе к воде и корму (вареное зерно, морковь, проростки пшеницы). Гнездовой материал — сено. В возрасте 21 дня детенышей отсаживали в индивидуальные клетки [Евсиков и др., 1989; Назарова, Евсиков, 2000]. В нашей работе виварными считались особи, родившиеся в виварии как от лабораторных, так и от диких полевок, в том числе от самок, пойманных беременными в природе. Виварные животные (до 5-го поколения) анализировались в 1989—1994 гг. Общий объем материала — более 200 экз.

Полевку-экономку (разного возраста) содержали в полевом виварии на протяжении трех летних сезонов: 1989, 1990 и 1994 гг. Условия содержания полевок: температура, освещенность, диета, фактор беспокойства и др., не различались. Лишь в 1994 г. одна группа полевок содержалась в условиях пониженных температур (6—12 °С). Длина светового дня при искусственном

освещении в этом случае соответствовала природной. Полевок держали в индивидуальных вольерах с подстилкой из опилок со свободным доступом к воде и корму. В качестве корма использовали овес, прикорневые части растений. В конце августа всех оставшихся полевок забивали и вскрывали. Объем материала составил 133 экз.

Данные по американской норке (*Mustela vison* Schreb.) обработаны совместно с сотрудниками Института цитологии и генетики СО РАН [Харламова и др., 1999, 2000]. Исследованы черепа животных (выращенных в лаборатории генетики и селекции ИЦиГ СО РАН) стандартной темно-коричневой окраски, прошедших отбор в двух контрастных направлениях в течение 8—11 поколений. В группе ручных норок животных отбирали на усиление спокойно-исследовательского поведения по отношению к человеку. В группе агрессивных осуществляли противоположно направленный отбор на элиминацию страха и усиление реакции активной защиты [Трапезов, 1991]. Контролем служили стандартные совхозные норки, не подвергавшиеся селекции по поведению. Всего проанализировано 195 животных 7-месячного возраста. Все животные содержались в одинаковых клеточных условиях на экспериментальной базе Института цитологии и генетики СО РАН и кормились по одним и тем же нормам и рационам.

Эмбрионы «ручных» и «диких» серебристо-черных лисиц были получены в марте 1989 и 1990 гг. на звероферме СО РАН в ходе экспериментальных исследований сотрудниками ИЦиГ СО РАН докт. биол. наук Л. Н. Трут и докт. биол. наук Л. В. Осадчук. Нами было изучено 88 нижнечелюстных ветвей эмбрионов обеих групп лисиц двух возрастов: 45 и 50 дней, разделенных по полу. Черепа эмбрионов после непродолжительного (15 мин) помещения в кипящую воду тщательно препарировали, а нижнечелюстные ветви обсушивали на плоском стекле. Измерение нижних челюстей эмбрионов проводили методом теневой морфометрии, помещая правые мандибулы буккальной стороной к источнику света с использованием проекционного аппарата. Увеличенный темный контур нижней челюсти при увеличении (×7,5) проецировался на контрастную миллиметровую бумагу с нанесенными координатными осями и ориентировался определенным образом [Festing, 1973]. С каждой нижней челюсти снимали по 8 промеров (рис. 2.2). Все значения промеров логарифмировали для уменьшения возможного эффекта размерной изменчивости, а затем центрировали и нормировали [Atchley, 1987]. Перед дискриминантным анализом каждую группу исследовали методом главных компонент для оценки однородности выборок и выбраковки заведомо «уродливых» объектов. Формальный анализ не выявил «уродливых» че-

Рис. 2.2. Схема измерений нижней челюсти эмбрионов серебристо-черных лисиц по методу Фестинга [Festing, 1973].

1—8 — номера промеров.

люстей у изученных эмбрионов. Изучали и степень скоррелированности признаков друг с другом по каждой выборке. Существенных корреляций, указывающих на наличие сильных связей, не было обнаружено. Методом Бартлетта оценивали однородность ковариационных матриц, используя его χ^2-аппроксимацию. Оценка не выявила значимых различий, что указывает на сходную направленность выборочных облаков рассеивания в фазовом пространстве.

Параллельно был собран материал по черепам сеголеток «ручных» и «диких» лисиц в момент массового забоя животных на звероферме СО РАН для оценки эпигенетического своеобразия животных на основе исследования частот встречаемости фенов неметрических пороговых признаков (рис. 2.3).

Полевой материал по мелким млекопитающим анализировался по стандартному набору экстерьерных и интерьерных признаков [Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985; и др.]: длина тела, ступни, хвоста; масса тела и внутренних органов (надпочечников, почек, селезенки, сердца, печени). При анализе краниометрической изменчивости полевок также использован общепринятый набор признаков черепа [Виноградов, Громов, 1952; Atchley et al., 1981; Егоров, 1983; Thorpe, Leamy, 1983; Россолимо и др., 1988]. Был выбран 21 наиболее употребимый признак с небольшими вариациями (в схемах промеров и наборе признаков) у разных видов:

1) высота черепа в области барабанных камер — от наиболее низкой точки обеих барабанных камер до наиболее высокой точки черепа в теменной области;

2) общая длина черепа — от наиболее выступающих назад точек на затылочных мыщелках до наиболее выдающейся вперед точки на наружной стороне резцов;

3) кондилобазальная длина черепа — от правого мыщелка до наиболее выдающейся вперед части межчелюстной кости;

4) длина лицевой части — от заднего края верхних коренных зубов до наиболее выдающейся вперед точки на наружной стороне резцов;

5) длина мозговой части — значение признака получали вычитанием от общей длины (2) длины лицевой части (4);

6) межглазничная ширина — наиболее узкое расстояние между глазницами;

7) длина верхней диастемы — от переднего края альвеол первых коренных зубов до заднего края ближайшей альвеолы резца;

8) длина верхнего ряда коренных зубов — от заднего края коренных зубов до переднего края альвеол первых коренных зубов;

9) скуловая ширина — между наружными краями скуловых дуг, в наиболее удаленных от черепа точках;

10) наибольшая ширина черепа между наиболее выступающими в стороны частями ламбдоидного гребня;

11) ширина мозговой камеры — в месте сужения черепа перед барабанными камерами;

12) высота мозговой части — от нижнего края затылочных мыщелков до верхней точки ламбдоидного гребня;

Рис. 2.3. Схема размещения фенов неметрических пороговых признаков черепа лисицы (1—66 — номера признаков). Частично использованы признаки, приведенные в работе Т. Съевольда [Sjøvold, 1977] по норвежским лисицам. Обозначения использованных нами фенов: 1 — FPman, 2 — FPmlaan, 3 — FPmI, 4 — FPmII, 5 — FPmIII, 6 — FPmIV, 7 — FPmlapo, 8 — FNspo, 9 — FNsme, 10 — FNsan, 11 — FMxan, 12 — FMxsuI, 13 — FMxsuII, 14 — FMxI, 15 — FMxII, 16 — FMxIII, 17 — Floacif, 18 — Floacim, 19 — Floacsu, 20 — RdPmIdu, 21 — FLrdu, 22 — FLrsu, 23 — FeFpl, 24 — FLrve, 25 — FSodu, 26 — FSopo, 27 — FEtdu, 28 — FTm, 29 — FTman, 30 — FTmpo, 31 — FPgl, 32 — CoPlp, 33 — FHgdu, 34 — FCntr, 35 — FCnve, 36 — FOcsuI, 37 — FOcsuII, 38 — FCnac, 39 — MgFOvbc, 40 — MgFOvlg, 41 — PrBsI, 42 — PrBsII, 43 — FOvacan, 44 — FOvacpo, 45 — FOvacex, 46 — FOvaccd, 47 — PrPtac, 48 — FPtpo, 49 — FiOrbi, 50 — FOpac, 51 — FOvacex, 52 — FPldu, 53 — FPlmidu, 54 — FSpl, 55 — FPlorI, 56 — FPlorII, 57 — FMtandu, 58 — FMtI, 59 — FMtII, 60 — FMtIII, 61 — FMbar, 62 — FMbacpo, 63 — FMbagIdu, 64 — FMbagII, 65 — M3(-), 66 — RdPmIdu.

13) высота от верхнего края затылочного отверстия — от верхнего края затылочного отверстия до верхней точки ламбдоидного гребня;

14) основная длина черепа — от заднего края альвеол резцов до наиболее выдающейся вперед точки на вырезе основной затылочной кости;

15) длина носовых костей — расстояние между наиболее выступающими вперед и назад точками носовых костей;

16) длина твердого неба — от заднего края альвеолы резца до наиболее выдающейся вперед точки на вырезе небной кости;

17) ширина между верхними рядами коренных зубов — наибольшая ширина между наружными краями коренных зубов;

18) длина нижней челюсти от сочленовного отростка до наиболее удаленного края альвеолы по внутренней стороне резца;

19) длина нижней челюсти от наиболее удаленной точки углового отростка до самой удаленной точки на альвеоле резца внутренней стороны;

20) высота восходящей ветви нижней челюсти — от нижнего края челюсти до наиболее выдающегося края венечного отростка;

21) наибольшая высота в средней части черепа — от небной кости до сагиттального срастания.

Для снижения ошибки измерения промеры черепов полевок в лабораторных условиях выполнялись в двух повторностях. Если разница между измерениями одного и того же промера превышала 0,4 мм, то измерение проводилось в третий раз. Для статистической обработки использованы средние значения нескольких измерений признака.

Чтобы избежать влияния колебаний влажности воздуха в помещении на величину исследуемых краниометрических показателей [Alexander, 1960], промеры выполнялись в течение зимы, когда колебания влажности незначительны [Фалеев, Шушпанова, 1982].

При изучении билатеральной морфотипической изменчивости коренных зубов для большеухой полевки привлечены характеристики асимметрии проявления разных морфотипов третьего верхнего моляра M^3 в правом и левом зубных рядах, выделенных на основании изменчивости складчатости боковых сторон зуба [Епифанцева, 1998]. Каждая популяция фенотипически характеризовалась частотами встречаемости морфотипов данного моляра в возрастных группах adultus и subadultus, симметрией их проявления в правом и левом зубных рядах. Степень сходства выборок определялась по показателю сходства Животовского, а достоверность различий — с помощью критерия идентичности [Животовский, 1984].

У полевки-экономки телецкой популяции морфотипы коренных зубов M_1 и M^3 выделялись по числу замкнутых треугольников на жевательной поверхности и сложности строения лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли M_1 и талонидного отдела M^3 [Поздняков, 1993, 1995]. При выделении морфотипов сначала подсчитывали количество замкнутых треугольников на жевательной поверхности, которое обозначали буквой. Для M_1: четыре замкнутых треугольника — K, пять — M; для M^3: два замкнутых треугольника — A, три — B, четыре — C, вариант со слившимися четвертым и пятым треугольниками — E. Затем определяли сложность строения лаби-

альной и лингвальной сторон передней непарной петли M_1, а также талонидного отдела M^3, которую обозначали цифрами: слева от буквы — степень сложности лабиальной стороны зуба, справа — лингвальной.

При статистической обработке материала для каждого зуба определяли показатель асимметрии: каждой особи ставили в соответствие цифру 1, если морфотипы справа и слева различались, и 0 — в противном случае. Между показателями асимметрии M_1 и M^3 вычисляли коэффициент корреляции.

Далее для каждого зуба были рассчитаны таблицы сопряженности между морфотипами, встретившимися с правой и левой сторон одной особи. В этих таблицах проанализировано нарушение симметрии встречаемости одних и тех же пар морфотипов в прямом и обратном порядках с помощью φ-критерия Фишера [Плохинский, 1961].

Из дальнейшего анализа исключили морфотипы, встретившиеся менее трех раз. Каждую таблицу сопряженности транспонировали и поэлементно усредняли с исходной для «снятия» направленной асимметрии и получения симметричной матрицы. Для определения частот встречаемости тех или иных морфотипов с какой-либо стороны при условии, что с другой стороны встретился некоторый определенный морфотип, каждая строка матрицы нормировалась на сумму ее значений. Таким образом, каждому морфотипу было поставлено в соответствие некоторое эмпирическое дискретное распределение частот по одному и тому же набору градаций (морфотипов), причем каждый морфотип одновременно играет роль и объекта, и признака.

В качестве расстояния между наборами частот, а следовательно, и между поставленными им в соответствие морфотипами, было выбрано традиционно используемое расстояние Кавалли-Сфорца [Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Животовский, 1991]:

$$R = \sqrt{\sum\left(\sqrt{p_i} - \sqrt{q_i}\right)^2},$$

где p_i, q_i — частоты. Это расстояние является эвклидовым расстоянием между объектами, если в качестве координат выбрать квадратные корни частот. В методе главных компонент также используется эвклидово расстояние между объектами, причем центрирование признаков не изменяет расстояния между ними. Поэтому для того, чтобы отобразить взаимное расположение объектов на плоскости с сохранением выбранного расстояния, из частот морфотипов извлекли квадратные корни, после чего полученную матрицу обрабатывали без нормирования методом главных компонент.

Коэффициент асимметрии (K_x) парных органов водяной полевки вычислен по формуле

$$K_x = |x_1 - x_2|/(x_1 + x_2),$$

где x_1, x_2 — значения признака для левого и правого органов каждой особи. Учитывая, что распределения веса селезенки и всех коэффициентов асимметрии оказались асимметричными, эти признаки были подвергнуты логарифмическому преобразованию, после чего они центрировались, нормировались и обрабатывались методом главных компонент.

При выборе неметрических признаков черепа водяной полевки руководствовались критериями, изложенными в работе [Васильев, 1984]. Нумерация признаков (рис. 2.4) сохраняется в дальнейшем в таблицах и в тексте. Двойная нумерация означает, что признак билатеральный. Первое число — номер признака на левой, второе — на правой стороне черепа. Признаки 9 и

Рис. 2.4. Расположение неметрических признаков (1—64) на черепе водяной полевки.

38 — унитарные. Наличию признака, как правило, альтернативно отсутствие; прочие альтернативные состояния указываются в скобках. Проявление признака кодировалось 1, альтернативное состояние — 0.

Всем признакам даны условные русские названия: 1, 2 — отверстие на носовой кости в средней части, 3, 4 — предорбитальное отверстие в области челюстно-предчелюстного шва; 5, 6 — переднее предорбитальное отверстие; 7, 8 — отверстие в области лобно-носового шва; 9 — крупное центрально-лобное отверстие (от 1 и больше); 10, 11 — отсутствие височного отверстия; 12, 13 — дополнительное височное отверстие; 14, 15 — верхнее положение височного хода; 16, 17 — нормальное положение височного хода (под скуловым отростком); 18, 19 — нижнечешуйчатое «карманообразное» отверстие; 20, 21 — выпадение фрагмента сосцевидной кости; 22, 23 — верхнее мыщелковое отверстие; 24, 25 — нижнее мыщелковое отверстие; 26, 27 — дополнительное боковое подъязычное отверстие; 28, 29 — утроенное подъязычное отверстие; 30, 31 — верхнечелюстное «предзубное» отверстие; 32, 33 — боковое верхнечелюстное отверстие; 34, 35 — незамкнутый задний край неба; 36, 37 — слияние задней петли M^3 с прилегающим внутренним треугольником; 38 — медиальное отверстие на основной клиновидной кости; сопровождающие отверстия в области foramen ovale: 39, 40 — боковое; 41, 42 — нижнее; 43, 44 — центральное; 45, 46 — переднее; 47, 48 — верхнее; 49, 50 — заднее; 51, 52 — дополнительное подбородочное отверстия; 54 — нижнее боковое околорезцовое отверстие нижней челюсти; 55, 56 — верхнее околорезцовое отверстие нижней челюсти; 57, 58 — отверстие в промежутке между угловым и сочленовным отростками; 59, 60 — отверстие на вершине углового отростка; 61, 62 — верхнее сопровождающее отверстие мандибулярного канала; 63, 64 — наличие крупного отверстия (от 1 и больше) на резцовом валике нижней челюсти.

Для анализа морфометрической изменчивости копытных использованы рекомендуемые схемы промеров черепа и экстерьера [Banfield, 1961; Соколов, Данилкин, 1981; Марков и др., 1994]. В частности, у дикого северного оленя исследованы следующие краниометрические признаки:

1 — основная длина, 2 — наибольшая ширина, 3 — длина носовых костей, 4 — заноздревая ширина, 5 — длина зубного ряда верхней челюсти, 6 — длина диастемы верхней челюсти, 7 — высота затылочной кости, 8 — ширина носовых костей, 9 — ширина межклыковая, 10 — ростральная высота, 11 — диаметр резцового отверстия, 12 — скуловая ширина, 13 — мастоидная ширина, 14 — длина мозговой части, 15 — длина лицевой части, 16 — межглазничная ширина.

При включении в краниометрический анализ сеголетков длина зубного ряда верхней челюсти не использовалась из-за различий в числе зубов.

Краниометрический анализ американской норки выполнен на основе традиционных промеров (20 признаков), используемых в различных группах хищных млекопитающих [Новиков, 1956; Трут и др., 1991а, б; и др.].

Относительный возраст полевок определяли по размерам и форме черепа, степени развития гребней [Виноградов, 1921; Кучерук, Кулик, 1955; Пантелеев, 1968]. У корнезубых полевок анализировали стадию формирова-

ния корней зубов [Кошкина, 1955; Тупикова, Каледа, 1957; Европейская... полевка, 1981; Новиков, 1991]. Дополнительно у разных видов учитывали вес и размеры тела, состояние генеративной системы, степень развития тимуса. В качестве контроля использовали черепа животных известного возраста, рожденных и выращенных в виварии.

Определение возраста копытных животных (с точностью до года) выполнено на основе гистологического анализа продольных срезов первых резцов, окрашенных гематоксилином [Клевезаль, Клейненберг, 1967]. Животные старше 8 лет составили в общей выборке северного оленя менее 5 % [Абрамов и др., 2000]. Зарегистрированный максимальный возраст особи — 14 лет (таймырская популяция).

Анализ структуры выборок животных с известным возрастом показал применимость метода главных компонент для определения возраста как грызунов [Галактионов и др., 1979; Ефимов, Галактионов, 1980; Галактионов, 1981; Фалеев, 1983; Дупал, 1994; и др.], так и копытных [Абрамов и др., 2000]. В частности, при анализе животных с известным возрастом (от 1 до 8 мес.), полученных из вивария ИЭРиЖ УрО РАН (63 экз.), выявлено, что у самок узкочерепной полевки наблюдается четкая возрастная структура. Выделяются молодые, взрослые (1,5—3,5 мес.) и перезимовавшие (4 мес. и старше). Молодые и взрослые самцы по размерам не отличаются. Перезимовавшие животные соответствуют возрасту старше 4,5 мес. [Дупал, 1994].

У водяной полевки, наряду с отчетливыми размерно-возрастными группами сеголеток, возрастная неоднородность присуща также перезимовавшим особям (рис. 2.5). В зависимости от времени рождения в разных популяциях более или менее отчетливо видны три размерно-возрастные группы.

Рис. 2.5. Размерно-возрастная неоднородность перезимовавших самцов водяной полевки по краниометрическим признакам. Квадраты — волго-ахтубинская пойма, треугольники — барабинская лесостепь (фаза подъема численности). I — родившиеся в конце сезона размножения, II — родившиеся в течение сезона размножения, III — дважды зимовавшие. Здесь и далее — ГК — главная компонента.

У северного оленя в направлении первой главной компоненты возрастные группы, соответствующие сеголеткам, полуторагодовалым, полувзрослым (два—три года) и взрослым (старше четырех лет), проявляются внутри каждой исследованной популяции, в том числе и у животных Якутии (рис. 2.6).

Значительные морфометрические дистанции между животными возраста от одного до трех лет — результат интенсивного роста черепа в этот период. Взрослые животные старше

четырех—пяти лет образуют смешанную группу. В силу существенного снижения темпов роста в этой группе индивидуальные вариации размеров черепа перекрывают возрастные. У лося также обнаруживаются высокие коэффициенты корреляции первой главной компоненты с возрастом: 0,84 ($P < 001$) у самцов и 0,68 ($P < 001$) у самок.

Для оценки скорости роста в популяциях, когда возраст животных в выборке был известен (северный олень), значения первой компоненты использовались в качестве обобщенной размерной характеристики. Были построены нелинейные регрессии

$$Y = B_0 - B_1 e^{-kt},$$

где Y — размер особи (значение первой компоненты) в момент времени t (возраст в годах). Это уравнение предложено Броди [Brody, 1945] и широко применяется для описания роста копытных [Wood et al., 1962; Bandy et al., 1970; МакИвэн, 1975].

Рис. 2.6. Расположение возрастных групп самцов и самок якутской популяции дикого северного оленя в пространстве краниометрических главных компонент: *а* — сеголетки, *б* — полуторагодовалые, *в* — полувзрослые, *г* — взрослые.

Для статистической обработки данных использовали общепринятые методы одномерной и многомерной статистики: коэффициент вариации, t-критерий Стьюдента, критерий χ^2, φ-критерий Фишера, линейную регрессию, дискриминантный анализ, метод главных компонент [Плохинский, 1961; Уилкс, 1967; Рао, 1968; Уильямсон, 1975; Кендалл, Стьюарт, 1976; Животовский, 1991].

Метод главных компонент

Для получения интегральных характеристик фенотипа выборки обрабатывались методом главных компонент с предварительным центрированием

и нормированием [Рао, 1968; Кендалл, Стьюарт, 1976; Дубров, 1978; Браверман, Мучник, 1983; и др.]. Компонентный анализ в настоящее время широко используется для анализа популяций животных [Галактионов и др., 1978, 1979а; Diersing, Hoffmeister, 1981; Ефимов и др., 1988; Животовский, 1991; Voss, Marcus, 1992; Krystufek, 1993; Zhou Yanlin et al., 1994; Васильев, 1996]. Показана его применимость при изучении географической изменчивости [Фалеев, 1982а, б; Thorpe, Baez, 1987; Акимов и др., 1989; Baumgardner, Kennedy, 1993; Kitchener, Schmitt, 1994; Elrod, Kennedy, 1995; Loy et al., 1996] и внутрипопуляционной [Eger, 1977; Atchley et al., 1981; Трут и др., 1991; Provensal, Polop, 1993; Галактионов и др., 1995; Фалеев, Галактионов, 1997; Васильев и др., 2000].

Понятно, что статистические связи между признаками дефинитивного органа отражают результаты морфогенетических процессов, происходящих на разных этапах органогенеза [Магомедмирзаев, 1990]. В ряде случаев происхождение морфометрических главных компонент удается связать с конкретными периодами онтогенеза, в которые могла бы «накопиться» изменчивость, проявляющаяся у взрослых особей [Галактионов и др., 1985, 1995; Акимов и др., 1990; Ковалева и др., 1996].

Таким образом, имеется статистический и содержательный метод анализа, позволяющий рассматривать изменчивость сопряженно варьирующих признаков через призму индивидуального развития животных. Общим для таких подходов является анализ размеров и формы.

Метод главных компонент позволяет на основе небольшого числа параметров (главных компонент) описать значительную часть изменчивости исходных признаков. Первые несколько (обычно три—четыре) главных компонент отражают свыше 70—90 % совокупной изменчивости [Животовский, 1991]. При этом первая главная компонента представляет собой координатную ось, которая проходит в направлении максимальной дисперсии исходных признаков, ось второй главной компоненты ортогональна первой, и дисперсия вдоль этой компоненты — максимальная из оставшейся. Аналогично определяются последующие компоненты. При проекции исследуемых объектов на плоскость, образованную главными компонентами, можно оценивать морфометрические дистанции между реально существующими совокупностями особей. Содержательная интерпретация компонент выполняется на основе оценки величины вклада признаков в компоненту. Величина вклада — мера изменчивости признака относительно других по оси компоненты. Положительный знак означает, что признак увеличивается в направлении компоненты, отрицательный — уменьшается. Наряду со значениями вкладов признаков в ряде случаев использованы коэффициенты корреляции признаков с компонентами, имеющие тот же содержательный смысл, их отличие — лишь в множителе (квадратный корень собственного числа).

Поскольку компоненты изменчивости ортогональны по построению, отсутствие корреляций между ними предполагает наличие независимых причин, обусловливающих изменчивость по каждой из компонент. Наборы коррелированных признаков, вносящих максимальные вклады в компоненту, позволяют дать ей содержательную биологическую интерпретацию. Так, при

анализе количественных признаков, подверженных изменчивости в связи с ростом особей, на долю первой главной компоненты приходится большая часть общей изменчивости (для краниометрических признаков от 55 до 90 % в зависимости от степени однородности выборки), при этом большинство признаков, как правило, вносят в компоненту примерно равные положительные вклады. Это дает основание интерпретировать первую главную компоненту как размерно-возрастную [Thorpe, 1976; Галактионов и др., 1979; Atchley et al., 1981; Фалеев, 1982; Gibson et al., 1984; Sugg et al., 1990; Zhou Yanlin et al., 1994; Дзеверин, 1995; Krystufek, 1996].

Вклады признаков во вторую главную компоненту, отражая разнонаправленную изменчивость соответствующих фрагментов, характеризуют изменчивость общей формы [Галактионов, 1981; Atchley et al., 1981; Фалеев, 1982; Patton, Brylsky, 1987; Thorpe, Baez, 1987; Трут и др., 1991; и др].

Считается, что при разложении изменчивости на главные компоненты удается свести исходное множество признаков в относительно небольшое число схем роста, на которые и действует в первую очередь отбор [Блэкит, 1968]. Предполагается, что главные компоненты отражают различные независимые «поля действия» генов [Животовский, 1984] и что изменчивость, вскрываемая главными компонентами, ортогональными по построению, восходит к различным стадиям онтогенеза, что, например, показано на схемах роста общих размеров и веса мозга [Riska, Atchley, 1985]. Любая линейная комбинация признаков — направление в признаковом пространстве — сама является признаком («селекционным индексом»), по которому в принципе можно вести отбор. На выборках лабораторных крыс двух чистых линий показано, что многомерный генетический анализ уже после первого скрещивания позволяет определить перспективные для отбора направления в многомерном признаковом пространстве [Ефимов и др., 2001].

Для статистической корректности осуществлялись специальные процедуры [Кульбак, 1967; Уилкс, 1967]. Выборки анализировались в едином координатном пространстве признаков. Чтобы устранить влияние межвыборочной изменчивости при расчете компонент, производили центрирование каждой выборки своими средними, после чего выборки объединялись в единую внутривыборочную матрицу. Для нее вычислялись среднеквадратичные отклонения, корреляционная матрица и матрица собственных векторов. Затем производились масштабирование и поворот пространства — центрирование исходных выборок едиными средними, нормировка среднеквадратичными отклонениями объединенной внутривыборочной матрицы и умножение на ее собственные векторы. Полученные таким образом главные компоненты фенотипической изменчивости отражают интегральные биологические закономерности, общие для всех выборок, входящих в рассматриваемую совокупность. Рассматривая компоненты как новые характеристики, для каждой выборки по ним рассчитывались средние, их ошибки и достоверность различий между выборками по t-критерию. Судя по биологическому смыслу исследуемых (морфометрических) признаков, в этих компонентах, главным образом, отражаются морфогенетические взаимозависимости [Животовский, 1991].

Распределение любых «вариантных» особей, например, с определенным типом конституции, по компонентам на фоне гистограммы всего распределения [Животовский, 1991] позволяет наглядно судить об их смещении к краям гистограммы и, соответственно, о связи с интегральными показателями, а степень и достоверность этой связи можно оценивать, например, через вычисление коэффициентов корреляции [Фалеев, Галактионов, 1997].

При сравнении изменчивости разных видов центр тяжести одной популяции помещался в компонентное пространство другой. Прообразом этого способа обработки является метод профилей С. Р. Царапкина [Zarapkin, 1934; Царапкин, 1960; Егоров, 1983]. В этом методе одна из групп (обычно самая представительная) принимается за стандарт. Средние значения других групп нормируются средними и сигмами стандарта по формуле

$$\overline{x}_i' = (\overline{x}_i - \overline{x}_{ст})/\sigma_{ст},$$

что равносильно помещению центров тяжести других групп в центрированное и нормированное признаковое пространство стандарта. Среднеквадратичное отклонение от стандарта — коэффициент дивергенции С. Р. Царапкина — фактически является евклидовым расстоянием в этом пространстве. После поворота признаков к главным компонентам, при котором расстояние между объектами не меняется, центры тяжести других групп оказываются в компонентном пространстве стандарта, что позволяет изучать не только величину, но и направление межпопуляционной изменчивости, а также взаимное расположение групп.

Глава 3
МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ КОНСТИТУЦИИ

Как отмечалось в главе 2, использование многомерного статистического анализа позволяет свести исходное множество признаков к небольшому числу морфогенетических схем роста [Блэкит, 1968]. Это дает возможность представить изменчивость метрических признаков в виде сравнительно отчетливых фенотипических вариантов. Рассматривая конкретные наборы показателей, сопряженно варьирующих на определенных этапах онтогенеза, можно характеризовать морфологическое разнообразие популяций на основе конституциональной специфики внутрипопуляционных групп особей.

Несмотря на некоторую неопределенность понятия конституции, традиционно его употребляют как морфологическую характеристику фенотипа. Конституция представляет собой целостность морфологических и функциональных признаков, унаследованных и приобретенных, обусловливающую особенности реактивности организма, специфику обмена веществ и динамику онтогенеза. При относительно низкой генетической детерминированности отдельных составляющих ее характеристик конституция, как целостность, может иметь высокий уровень наследственной обусловленности [Никитюк, 1978]. В практических исследованиях это понятие обычно используется как любая характеристика фенотипа на основе совокупности функционально сходных признаков (например, окрасочная конституция и т. п.). Но и в этом случае термин отражает, прежде всего, функциональную целостность организма [Никитюк, 1978; Харрисон и др., 1979; Шварц, 1980; Алтухов, 1989; Галактионов и др., 1995; Фалеев, Галактионов, 1997; и др.].

Многомерный анализ двух видов полевок (экономки и водяной полевки) показал, что признаки, давшие наименьший вклад в первую (размерно-возрастную) компоненту и отличающиеся от остальных нелинейным характером роста, образовали вторую главную компоненту. Наибольший вклад в нее вносит межглазничная ширина (табл. 3.1, 3.2), для которой характерны: ранняя стабилизация окончательных размеров, сравнительно небольшой размах индивидуальной изменчивости, наименьшие коэффициенты относительной скорости роста (по отношению к кондилобазальной длине) и относительное уменьшение этого признака на поздних этапах онтогенеза [Пантелеев, 1968; Шварц, 1980; Гилева и др., 1981; Европейская... полевка, 1981;

Таблица 3.1
Вклады черепных признаков (×1000) самцов сеголетков барабинской популяции водяной полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	217	039	214
Общая длина	243	−071	−082
Кондилобазальная длина	243	−067	−092
Длина лицевой части	241	−053	−053
Длина мозговой части	209	−082	−152
Межглазничная ширина	047	898	−018
Длина верхней диастемы	237	−059	−126
Длина ряда коренных зубов	201	071	002
Скуловая ширина	240	015	−010
Наибольшая ширина	235	−001	−026
Ширина мозговой камеры	203	249	−033
Высота мозговой части	213	017	182
Высота от затылочного отверстия	161	−074	882
Основная длина черепа	237	−043	−128
Длина носовых костей	217	−146	−100
Длина твердого неба	235	−038	−152
Ширина между верхними рядами коренных зубов	184	254	022
Длина нижней челюсти от сочленовного отростка	239	−043	−032
Высота восходящей ветви	230	−063	−080
Длина нижней челюсти от углового отростка	237	−037	−075
Высота от небной кости	224	020	148
Собственное число, %	78,0	5,18	3,14

Liang-Kong, Shiraishi, 1992; Обыкновенная полевка, 1994]. Следующий по величине вклад дает ширина мозговой камеры, имеющая сходный характер роста. Оба признака имеют наименьшие коэффициенты вариации [Ковалева, 1999].

Известно, что изменчивость комплекса признаков, включающего, в том числе, межглазничную ширину и ширину мозговой камеры, является следствием различий по скорости роста животных, причем более высокой скорости роста соответствуют большие величины этих признаков [Шварц, 1962, 1980]. Из исследований Эчли [Atchley et al., 1981] следует, что у одновозрастных (189 дней) лабораторных крыс, отобранных в течение нескольких поколений на повышенный привес тела, межглазничная ширина была больше, чем у крыс, отобранных на пониженный привес, т. е. более высокой скорости роста соответствует большая ширина межглазничного промежутка. Эти исследования дают основания считать, что внутрипопуляционная изменчивость формы черепа по второй главной компоненте отражает различия в скорости роста особей.

Таблица 3.2
Матрица корреляций (×1000) главных компонент с признаками и возрастом телецкой полевки-экономки

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	808*	266*	172*
Общая длина	984*	−117	−039
Кондилобазальная длина	985*	−110	−037
Длина лицевой части	969*	−136*	−057
Длина мозговой части	947*	−087	−017
Межглазничная ширина	364*	730*	−456*
Длина верхней диастемы	931*	−103	−034
Длина верхнего ряда коренных зубов	798*	−174*	−077
Скуловая ширина	957*	−038	−006
Наибольшая ширина	932*	032	−025
Ширина мозговой камеры	667*	498*	−011
Высота мозговой части	797*	070	261*
Высота от затылочного отверстия	517*	345*	671*
Основная длина черепа	978*	−121	−037
Длина носовых костей	894*	−157*	−027
Длина твердого неба	948*	−133*	−042
Ширина между верхними рядами коренных зубов	768*	029	−176*
Собственное число, %	73,19	6,63	4,73
Полевой возраст	764*	−026	084

* $P < 0{,}001$.

Коэффициент корреляции (при анализе одинаковых наборов признаков) первых главных компонент исследуемых видов составил 0,994, вторых компонент — 0,869 ($P < 0{,}001$).

Комплексный краниометрический анализ дает возможность исследовать морфогенетические процессы в популяции. Характер вкладов признаков в главные компоненты позволяет предположить, что они являются отражением последовательных стадий морфогенеза. Например, вторая компонента характеризует процесс формообразования у молодых полевок на ранних этапах постнатального развития, когда еще происходит относительное увеличение межглазничной ширины и ширины мозговой камеры — признаков, для которых известна относительно ранняя стабилизация окончательных размеров в онтогенезе [Виноградов, 1921; Snyder, 1954; Канеп, 1968; Паавер, 1976; Башенина, 1977]. Вклады признаков в третью главную компоненту отражают, на наш взгляд, начало становления дефинитивного облика черепа полевок. Этот процесс сопровождается увеличением высоты черепа в области формирования затылочного гребня (см. табл. 3.1, 3.2). У самок происходит также увеличение длины ряда коренных зубов и ширины между ними и относительное уменьшение длины мозговой части черепа. Этому не противоречат литературные данные [Шварц, 1980; Башенина, 1994; и др.].

По третьей главной компоненте обнаружена отрицательная корреляция с датой отлова ($P < 0{,}01$). Поскольку третья главная компонента свободна от размерно-возрастной составляющей изменчивости, данный результат означает, что по направлению к осени увеличивается доля особей с ювенильными чертами черепа.

3.1. Генетическая обусловленность морфологической конституции. Анализ размеров и формы

Для оценки изменчивости, обусловливаемой действием генетических факторов, был проанализирован материал, полученный Кастлом [Castle, 1922] на трех предварительно отобранных чистых породах кроликов, содержащихся в одинаковых условиях. Исследованы две близкие породы — польская (23 экз.), гималайская (8 экз.) и одна «расово новая» — фламандская (5 экз.), а также их гибриды F_1 (69 экз.) и F_2 (262 экз.), всего 367 самцов и самок. В связи с невыраженными половыми различиями самцы и самки объединены автором в общую группу. Выполненный нами раздельный морфометрический анализ полов не меняет общей картины изменчивости (табл. 3.3, 3.4). Использовано восемь морфометрических показателей: масса тела, длина уха, промеры черепа (три) и костей конечностей (три).

В. Е. Кастлом [Castle, 1922] показано, что при скрещивании чистых пород в F_1 и в F_2 рождаются особи промежуточных размеров. Но когда родительские породы не отличаются значительно (польский и гималайский кролики), то размеры особей в F_1 увеличиваются из-за гетерозиса, так что гибридные особи могут превысить размеры более крупной породы. При скрещивании самой крупной породы и любой другой меньшей проявляется лишь увеличение размеров в F_1 относительно строго промежуточного наследования. Изменчивость в F_2 регулярно больше [Castle, 1922]. При компонентном анализе данного материала, наряду с оценкой генетически обуслов-

Таблица 3.3

Вклады морфометрических признаков (×1000) самцов и самок чистых пород кроликов в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Общая длина черепа	370	−007	−045
Предорбитальная ширина черепа	348	451	−234
Посторбитальная ширина черепа	270	635	−001
Длина бедра	414	−288	−175
Длина голени	393	−362	−241
Длина плечевой кости	398	−288	−043
Длина уха	285	071	922
Масса тела	320	294	006
Собственное число, %	59,7	14,6	8,6

Таблица 3.4
Вклады морфометрических признаков (×1000) самок чистых пород кроликов в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Общая длина черепа	374	−029	−091
Предорбитальная ширина черепа	348	407	−201
Посторбитальная ширина черепа	272	618	−096
Длина бедра	406	−312	−133
Длина голени	385	−393	−187
Длина плечевой кости	392	−302	−011
Длина уха	294	−040	924
Масса тела	334	327	−187
Собственное число, %	61,3	15,8	8,2

ленных размерных различий, мы ставили целью выявить специфику межпородных конституциональных различий в форме.

Дистанции, полученные между генетически различными породами кроликов в проекции на первую (размерную) компоненту, согласуются с результатами Кастла. Видно (рис. 3.1), что размерные различия пород ($P < 0{,}001$) отражаются на всех исследуемых признаках (см. табл. 3.3). Тем самым подтверждается вывод, сделанный на основе анализа генетических корреляций [Castle, 1922], о том, что генетические факторы, влияющие на размеры, у кролика являются общими (общий генетический фактор роста), действуя в одном направлении на все части тела. Причем различия пород проявляются уже с самого начала развития в неодинаковых темпах клеточных делений [Шмальгаузен, 1984].

В направлении первой главной компоненты обнаруживаются также и различия гибридов (см. рис. 3.1). В F_1 гетерозис выражен наиболее отчетливо у сходных по размерам пород. Так, гибриды первого поколения «польская—

Рис. 3.1. Различия чистых пород кроликов (самцы и самки вместе (в овалах)) и их гибридов первого (в прямоугольниках) и второго поколения в пространстве морфометрических главных компонент.

P — польская, H — гималайская, F — фламандская породы.

гималайская» смещены по первой компоненте в сторону увеличения размеров. И значительная часть гибридных особей превышает наиболее крупную из родительских форм. В F_2 размеры вновь возвращаются к промежуточному положению. В результате различия между гибридами первого и второго поколения достоверны ($P < 0{,}001$). При скрещивании наиболее крупной породы (Flemish) с любой другой (см. рис. 3.1) наблюдается лишь эффект доминирования: превышение размеров гибридов F_1 относительно строго промежуточного положения.

Известно, что несмотря на влияние общих факторов роста, отдельные части и отдельные органы могут изменяться в известных пределах независимо от остального тела [Шмальгаузен, 1935, 1984]. Например, скелет может быть описан также на основе факторов ширины костей, фактора длины конечностей и т. п. [Харрисон и др., 1979]. Удлинение скелета обусловлено ростом хряща и поддерживается гормонами роста, тогда как массивность в большей мере обусловлена надкостницей и зависит прежде всего от функции и факторов крепости [Scott, 1957, цит. по Jolicoeur, 1959]. Через процессы развития отдельных концентраций мезенхимы, генерирующих скелетную ткань, могут меняться, например, отростки нижней челюсти [Atchley et al., 1992]. Таким образом, морфооблик животного складывается из частных морфогенетических компонент.

Компонентный анализ позволяет выявлять частные генетические факторы [Atchley et al., 1981; Трут и др., 1991а; Харламова и др., 1999, 2000], влияющие на становление формы. Анализируемые породы различаются по особенностям формы (вторая и третья главные компоненты). Вторая главная компонента характеризует скелет животного (см. табл. 3.3, 3.4). Можно считать, что в данном случае выявляются генетические факторы, определяющие степень эврисомности конституции (увеличение ширины черепа при уменьшении длины костей конечностей), т. е. общую форму. Крайнее верхнее положение по компоненте занимает польская, нижнее — гималайская породы ($P < 0{,}001$).

Рис. 3.2. Различия чистых пород кроликов и их гибридов в пространстве морфометрических главных компонент. Самки.

Обозн. см. рис. 3.1.

Третья главная компонента отражает главным образом изменчивость длины уха. Пользуясь терминологией Эчли [Atchley et al., 1981], третью главную компоненту можно охарактеризовать как компоненту частной формы.

В пространстве второй и третьей главных компонент отчетливо проявляются особенности гибридов (рис. 3.2), выраженные в превышении

соответствующих параметров гибридов F_1 над каждой из пород родителей или над строго промежуточным положением. То есть видна явная аналогия между изменениями формы (вторая и третья главные компоненты) и изменением размеров (первая компонента) у гибридов. Это дает основание считать обнаруженную изменчивость проявлением гетерозиса по параметрам, определяющим общую и частную форму у гибридов F_1.

В таком случае возможно охарактеризовать эти параметры с позиции их качества для особи. По второй компоненте превышение гибридов F_1 относительно пород родителей выражается в увеличении степени эврисомности конституции. По третьей компоненте в гибридах первого поколения наблюдается некоторая тенденция увеличения значений костных признаков и уменьшения длины уха, что позволяет оценить данное направление изменчивости как эффект прироста костной массы.

Пока нет достаточных данных, позволяющих характеризовать гетерозис формы. В наших исследованиях природных популяций можно лишь отметить, что большая массивность (эврисомность) черепа самок водяной полевки (вторая краниометрическая главная компонента) оказалась сопряжена с их лучшими репродуктивными характеристиками (см. раздел 4.3).

Поскольку морфометрические компоненты могут оцениваться как независимые признаки, способные наследоваться [Atchley et al., 1981; Животовский, 1984], можно вести отбор по признакам формы (вне анализа размеров особи), в том числе учитывая гетерозис, скрытый от глаз исследователя, пользующегося обычной статистикой.

Селекция по поведению американской норки (см. раздел 3.4.3) подтверждает вклад генетической системы, детерминирующей форму черепа, при разных векторах отбора [Харламова и др., 1999, 2000]. Вторая главная компонента также характеризует степень развития черепа в ширину относительно его длины (табл. 3.5). В направлении компоненты увеличивается его массивность. При отборе на агрессивное поведение значение данной компоненты выше как у самцов, так и у самок ($P < 0{,}01$). Адаптивный смысл сопряженности агрессивного поведения с увеличением массивности скелета в природных популяциях достаточно ясен.

Таким образом, конституция животных может быть оценена с позиции влияния генетических факторов, формирующих независимые совокупности признаков в соответствующие периоды онтогенеза.

Что касается природных популяций, то трудности оценки генетической составляющей изменчивости столь очевидны, что такая оценка часто не входит в цели исследования. Некоторые попытки решения задач такого рода предприняты на признаках окраски меха животных, которая контролируется генетически [Евсиков, 1966; Searle, 1968; Маркерт, Уршпрунг, 1973; Silvers, 1979; Прасолова и др., 1991; Трут и др., 1997]. В свою очередь, отчетливая связь изменений окраски шкурки (водяной полевки) с динамикой численности популяции (см. раздел 4.2.2) позволила рассмотреть селективную составляющую процесса.

При статистической обработке колориметрических признаков обнаружилось, что в пространстве первой и второй главных компонент полевки

Таблица 3.5
Вклады (×1000) краниометрических признаков (выборочно с максимальным вкладом в компоненты II—IV) американской норки в главные компоненты (совокупная выборка)

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Кондилобазальная длина	232	−139	−005	022
Длина верхнего зубного ряда	219	−238	−043	−191
Ширина задненебной вырезки	142	−171	848	086
Длина задненебной вырезки	199	037	261	124
Длина твердого неба	212	−270	−140	−248
Высота от затылочных мыщелков	221	−062	−094	277
Высота от затылочного отверстия	197	049	−148	628
Максимальная высота мозговой капсулы	220	104	−182	205
Высота мозговой капсулы без слуховых барабанов	214	101	−159	315
Длина мозгового отдела	222	−073	115	114
Заглазничная ширина	116	826	−215	−195
Максимальная ширина мозговой капсулы	225	157	027	−062
Ширина между верхними зубными рядами	208	086	−013	−354
Межглазничная ширина	217	147	042	−040

имеют нормальное, непрерывное распределение, а все показатели оттенка, взятые через синий, зеленый и красный светофильтры, дали в эти компоненты примерно равные вклады: в первую компоненту — только положительные, во вторую — оттенки спины — отрицательные, а брюха (обычно более светлоокрашенного) — положительные (табл. 3.6).

Таблица 3.6
Вклады показателей (×1000) оттенков меха спины и брюха водяной полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента	
	I	II
Спина:		
синий	394	−429
зеленый	421	−401
красный	411	−390
Брюхо:		
синий	399	429
зеленый	411	430
красный	414	365
Собственное число, %	72,7	21,3

Чтобы установить, что означает вариабельность вкладов признаков окраски, шкурки расположили в соответствии с их распределением в пространстве компонент. Оказалось, что в направлении первой компоненты шкурки, как на спине, так и на брюхе, темнеют, т. е. уменьшается их белизна. Соответственно, правый край распределения занимают меланисты, левый — наиболее светлоокрашенные особи. По второй компоненте у шкурок сглаживается контрастность окраски между спиной и брюхом. Поэтому первая компонента названа компонентой общего потемнения или белизны, а вторая — контрастности. На обе компоненты пришлось 94 % общей дисперсии. Это означает,

что в их координатах отражены наиболее заметные фенотипические события (см. раздел 4.2.2).

Внутрипопуляционное разнообразие окраски проявилось также в половом диморфизме (см. раздел 3.4.2) и сезонной изменчивости. Сезонная изменчивость связана с различиями в контрастности меха: шкурки водяной полевки первой половины лета (отловы до 16.07) имеют менее выраженную ($P < 0,05$) контрастность в окраске спины и брюха. В этом случае не исключено специфическое влияние средовых факторов, учитывая чувствительность окрасочных генетических систем к средовым воздействиям [Трут и др., 1997]. Степень белизны в окраске шкурок животных первой и второй половин лета (вне зависимости от цикла численности) оказалась похожей.

3.2. Многомерный генетический анализ фенотипического разнообразия в популяциях грызунов

Известно, что под внешним фенотипическим разнообразием в природных популяциях скрывается еще и генотипическая составляющая. Однако оценить ее долю можно только в лабораторных условиях. Ранее на лабораторных грызунах была показана довольно высокая наследуемость краниометрических признаков (0,4—0,6). Для того чтобы оценить наследуемость получаемых из них компонент, достаточно обращаться с ними, как с обычными признаками [Рокицкий, 1974].

На рис. 3.3 приведена теоретическая схема взаимного расположения родительских поколений и их гибридов в случае простейшей аддитивно-доминантной модели наследования, если мы рассматриваем одновременно несколько признаков [Мазер, Джинкс, 1985; Маркель и др., 2001]. В рамках этой модели F_1 может находиться в любой точке плоскости в зависимости от степени доминирования. Но F_2 обязательно находится посередине между *m* и F_1.

Рис. 3.3. Расположение центроидов выборок при аддитивно-доминантной модели наследования (*m* — среднее между родительскими линиями). Квадраты — родители, треугольники — гибриды.

На рис. 3.4 представлены результаты скрещивания двух линий лабораторных крыс, НИСАГ и WAG. Взяты черепа родителей и гибридов первого и второго поколений (самцы, 56 экз.). У всех животных промерено 17 краниометрических признаков. Средние всех четырех выборок обработаны методом главных компонент.

Из рис. 3.4 видно, что по первой компоненте (70 %

Рис. 3.4. Многомерный анализ наследуемости промеров черепа лабораторных крыс.

Квадраты — центроиды выборок, кружки — F_1, треугольники — F_2.

общей изменчивости) наблюдается гетерозис. Гибриды F_1 значительно превышают по размерам обе родительские линии. В различия между родительскими линиями (третья компонента, 3 % общей изменчивости) основной вклад вносит межглазничная ширина (0,648). В целом черепа НИСАГ имеют укороченную лицевую часть и более широкую и длинную мозговую часть черепа. Расположение F_1 и F_2 согласуется с аддитивной моделью наследования, поскольку по оси ординат они находятся примерно посредине между обеими родительскими линиями. Это значит, что в направлении третьей компоненты эффект доминирования практически отсутствует. Коэффициент наследуемости в узком смысле $h^2 = 0{,}82$. Дисперсия F_1 достоверно меньше дисперсии F_2 ($F(31;11) = 5{,}65$; $P < 0{,}01$).

По мнению С. С. Шварца [1980], одним из существенных факторов, определяющих различия в пропорциях черепа, является скорость роста животных, маркером которой является межглазничная ширина. Поэтому есть основания полагать, что изменчивость по компоненте «аддитивной наследуемости» отражает наследственно обусловленные различия между особями по скорости роста.

Полученные в эксперименте направления изменчивости сравнены с главными компонентами выборок из природных популяций четырех видов мышевидных грызунов Горного Алтая — полевки-экономки, красной, красно-серой полевок и восточно-азиатской мыши, — а также водяной полевки Западной Сибири (табл. 3.7).

Компонента «аддитивной наследуемости» — это фактически компонента скорости роста, подверженная, как было показано нами ранее, влиянию ранневесенних температур, опосредованному через сдвиг сроков начала размножения. Следовательно, по одним и тем же признакам популяция может иметь значительную долю генотипического разнообразия и в то же время чутко реагировать на изменения условий внешней среды. По-видимому, для важных адаптивных признаков так и должно быть. В этом случае популяция имеет двойной резерв — на уровне отдельной особи в пределах ее нормы реакции и на уровне популяции в пределах ее генотипического разнообразия.

Таблица 3.7

Коэффициенты корреляции компонент «гетерозиса» (Г) и «аддитивной наследуемости» (А) с главными компонентами краниометрической изменчивости природных популяций (в скобках — номера главных компонент природных популяций)

Вид	N	Г	А
M. oeconomus	350, самцы	0,998(I)	0,780(II)
A. peninsulae	72	0,996(I)	0,654(III)
A. terrestris	901, сеголетки	0,996(I)	0,718(II)
C. rutilus	67	0,987(I)	0,522(III)
C. rufocanus	73	0,997(I)	0,727(III)

Чтобы посмотреть в динамике найденные компоненты, по каждой из компонент вычислены годовые средние (рис. 3.5). Было замечено, что пики на кривой «аддитивной наследуемости» (скорости роста) предшествуют пикам на кривой «гетерозиса» (размеров черепа). Чтобы подчеркнуть эту закономерность, последняя сдвинута на год вперед (см. рис. 3.5). В явном виде эта зависимость изображена на рис. 3.6. Оказалось, что скорость роста в текущем году определяет размеры черепа полевок на следующий год. При высокой скорости роста размеры черепа достигают предельных значений и выходят на плато.

Рис. 3.5. Динамика численности Ч, компонент размеров А и скорости роста Г, лаг 1 год черепа полевки-экономки.

Рис. 3.6. Зависимость размеров черепа полевки-экономки от скорости роста в предыдущем году (годовые средние).

Каким образом в природных популяциях может реализовываться подобная закономерность? Из результатов лабораторного эксперимента (см. рис. 3.4) видно, что гибридизация гомозигот с различающейся скоростью роста приводит в следующем поколении к увеличению размеров черепа вследствие гетерозиса. Если допустить, что в природе происходит аналогичный процесс, то возможен следующий сценарий. Из локальных местообитаний, в которых обитает полевка-экономка, во второй половине лета происходят миграции неполовозрелых особей в соседние местообитания. Если весьма осторожно предположить, что мигрирующие особи генетически отличаются по скорости роста, то их скрещивание с резидентами весной следующего года приведет к увеличению размеров черепа у потомков. В следующих поколениях этот эффект ослабнет из-за генетического расщепления. Конечно, это всего лишь гипотеза, которая нуждается в дальнейшей проверке.

3.3. Морфогенетическая реакция полевок на нетипичные условия среды (виварий)

В оценке средового влияния на морфооблик животного существенной трудностью является выделение «в чистом виде» среди прочих фактора, обусловившего ту или иную морфогенетическую реакцию. Поэтому в нашей работе вместо поиска такого фактора основные усилия были направлены на

анализ фенотипических последствий влияния внешней среды, когда такое влияние было очевидным. Для этой цели использованы виварные животные, испытывающие существенное и нетипичное в целом для вида средовое влияние [Слоним, 1971].

Лабораторные животные широко используются в разнообразных исследованиях. При экстраполяции результатов, полученных в виварии, на природную среду вопрос о соответствии лабораторной колонии природной популяции требует, в некоторых случаях, специального обсуждения [Шварц, 1960]. Виварная группировка может пополняться особями разных фаз динамики численности [Кузнецова, 1987], что, вероятно, отражается на ее фенооблике [Hansson, 1995]. Но, очевидно, самостоятельный интерес представляет вопрос — насколько существенны фенотипические изменения популяции в нетипичных в целом для вида условиях [Ердаков и др., 1977]? Показано, например, что обитание популяций в нетипичных для вида биотопах ведет к увеличению гетерозиготности по отдельным локусам и расширению диапазона изменчивости краниометрических признаков [Левых, 2001].

Для одних видов животных в виварии отмечали изменение размеров [Barnet, Dickson, 1984; Hansson, 1995], темпа роста [Cameron, Spencer, 1983], окраски [Покровский, Большаков, 1979], упрощение характера складчатости моляров [Большаков и др., 1980], уменьшение разнообразия морфотипов нижних коренных зубов [Liang-Kong, Satoshi, 1992]. Для других форм таких отклонений не зарегистрировано [Покровский, Большаков, 1979; Большаков и др., 1980]. В этой связи целью наших исследований было выявить характер морфологической реакции животных на нетипичные условия среды, а также соотнести «виварную» изменчивость с изменчивостью природных популяций в пространстве и во времени (вторая задача рассматривается в разделе 6.1.2).

Исследования выполнены на водяной полевке. Проанализированы четыре первые главные компоненты, описывающие около 85 % общей изменчивости черепа (первая — 66,5 %, вторая — 9,8, третья — 4,7, четвертая — 3,5 %). Сравнивались особи из одной популяции — подтаежная зона Барабинской низменности (Убинский район Новосибирской области). Природная выборка представлена полевками (136 экз.), отловленными в фазы пика (1980), спада (1988, 1989) и депрессии (1990) численности. Виварные животные (до 5-го поколения) анализировались в 1989—1993 гг. (112 экз.). Чтобы исключить «принцип основателя» и оценить непосредственно виварный эффект, ежегодно в разных вариантах скрещивания использовали диких родителей. Виварными считались особи, родившиеся в виварии как от лабораторных, так и от диких (49 экз.) полевок, в том числе от самок, пойманных беременными в природе. Исследованы перезимовавшие самцы и самки. Дополнительно включены полевки (20 экз.) возраста 1—2 мес. (группа subadultus в природе). Животных содержали в индивидуальных вольерах при свободном доступе к корму [Евсиков и др., 1989; Назарова, Евсиков, 2000].

Первая главная компонента интерпретируется как размерно-возрастная. Все признаки, за исключением межглазничной ширины, дали положительный и примерно равный вклад. Различий в размерах между одновозрастными виварными и природными зверьками по компоненте не обнаружено.

Таблица 3.8

Вклады (×1000) краниометрических признаков (выборочно, с максимальным вкладом во вторую—четвертую компоненты) водяной полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер	256	−079	278	175
Межглазничная ширина	−055	595	363	208
Длина верхней диастемы	252	075	−299	233
Длина верхнего зубного ряда	179	−402	167	434
Ширина мозговой камеры	182	439	173	212
Высота от затылочных мыщелков	228	−028	433	−063
Высота от затылочного отверстия	183	−046	468	−748
Ширина между верхними рядами коренных зубов	168	404	−158	−036
Высота от твердого неба	236	−286	241	161
Собственное число, %	66,5	9,8	4,7	3,5

Последующие главные компоненты характеризуют изменчивость формы черепа, а вклады признаков в компоненты отражают различия в соотносительной скорости роста соответствующих структур на этапах их совместного развития.

Вторая главная компонента характеризует развитие черепа в небной области (табл. 3.8). По этой компоненте обнаружен эффект содержания зверей в виварии. Все потомки виварных или диких родителей, выращенные в виварии при искусственном или естественном освещении, независимо от пола, возраста, степени родства четко отличаются ($P < 0{,}001$) от особей, отловленных в природе в любой фазе численности (рис. 3.7). Это означает, что регистрируемая изменчивость является прямой морфогенетической реакцией на условия вивария.

Рис. 3.7. Краниометрические различия виварных и диких водяных полевок в пространстве второй и третьей главных компонент.

Треугольники — виварные, прямоугольники — дикие особи.

Содержание в виварии сопровождается увеличением относительной ширины черепа при некотором его уплощении и укорочении в средней части (см. табл. 3.8). Отмеченный морфооблик

проявляется у животных уже в первый месяц жизни (рис. 3.8) — наиболее «чувствительный» к виварным условиям этап онтогенеза. В дальнейшем темпы фенотипических преобразований заметно снижаются.

По третьей главной компоненте отличия особей, выращенных в виварии, от природных незначительны ($P < 0,05$). Они проявляются в уплощении мозговой коробки (см. табл. 3.8), более выраженном у старых полевок. Тем не менее, этот результат, свидетельствующий об уменьшении объема мозговой капсулы виварных особей по сравнению с природными, аналогичен морфогенетическим процессам, наблюдающимся при доместикации у лисиц [Трут, 1997] и норок. С учетом известной связи между размерами тела и мозга [Hafner, Hafner, 1984; Riska, Atchley, 1985], особенно выраженной в пренатальный и ранний постнатальный период [Riska, Atchley, 1985], это является косвенным указанием на возможные функциональные изменения мозга при искусственном разведении животных. Соответствующие изменения мозговой капсулы при содержании в полевом виварии отмечены также для экономки. Можно видеть в этом аналог сезонной изменчивости краниологических показателей, наблюдающейся у других видов грызунов [Wasilewski, 1956; Kaneko, 1978; Quay, 1984; Яскин, 1988]. Согласно И. М. Громову [1967], подобная изменчивость может быть лишь следствием «значительной мобильности ювенильных признаков, связанных с приобретением осевым черепом дефинитивных пропорций».

Рис. 3.8. Краниометрические различия виварных и природных выборок водяной полевки разных лет в пространстве второй и четвертой главных компонент.

Прямоугольники — выборки из природы, треугольники — виварные выборки, Sad — общая выборка виварных особей возраста 1—2 мес.

Краниометрическая дифференциация природных выборок разных лет, взятых с различных фаз динамики численности, регистрируется в направлении четвертой главной компоненты (см. рис. 3.8). Заметные межгодовые различия по этой компоненте демонстрируют и виварные животные. Однако масштаб хронографической изменчивости меньше виварной (вторая компонента), и она проявляется по независимой совокупности признаков.

Таким образом, морфогенетическая реакция на нетипичные условия внешней среды отличается от реакции на факторы, сопряженные с колебаниями численности популяции.

Понятно, что выявленная изменчивость виварных животных — «реальный ответ реального организма». Но необычные уклонения во внешних фак-

торах могут вызвать необычные изменения фенотипа [Шмальгаузен, 1968; Черепанов, 1986]. Свойство пластичных признаков — наличие скрытого резерва адаптивного реагирования, проявляющегося в ответ на действие экстремальных факторов среды [Северцов, 1990]. Резкая смена условий увеличивает темпы формообразовательных процессов, способствует проявлению скрытой изменчивости [Беляев, Трут, 1989]. В этой связи представляется важным выяснить, насколько меняется морфооблик животного в ответ на нетипичные (виварные) условия, и являются ли морфологические следствия, вызванные содержанием в виварии, аналогичными таковым в природе. В основе географической изменчивости, например, также может лежать встреча особей с нетипичными в целом для вида условиями [Красилов, 1977; Левонтин, 1978]. Для ответа на этот вопрос выполнена прямая оценка степени сходства (по набору признаков и их взаимоотношениям в процессе развития) виварной краниометрической изменчивости с географической (см. раздел 9.2).

3.4. Динамическая характеристика полового диморфизма в популяциях млекопитающих

Значительные усилия, направленные на разделение генетической и средовой составляющих фенотипической изменчивости, не всегда оправдываются при оценке экологического смысла регистрируемых эффектов в природных популяциях. Наличие генетических систем с высокой чувствительностью к средовым воздействиям означает возможность широкого спектра фенотипической экспрессии одного и того же генотипа, сопровождающейся (в экспериментальной доместикации) соответствующими изменениями регуляторных параметров развития [Трут и др., 1997]. С другой стороны, фенотипическое сходство может наблюдаться в результате действия разных генетических механизмов [Ford, 1971, цит. по Медников, 1989].

Обзор литературных данных показывает наличие разнообразных морфогенетических ответов на средовое влияние. Определенные морфозы могут возникать в связи с определенными изменениями среды развития. Но онтогенез способен одинаково реагировать и на различные внешние воздействия [Шмальгаузен, 1968; Северцов, 1990; Грант, 1991; Гродницкий, 2001]. Фактически наследуется «лишь способность к реализации в фенотипе того или иного варианта развития, той или иной адаптивной нормы» [Медников, 1989]. В конечном итоге нас может интересовать отбор на стабильность осуществления морфогенетических вариантов [Шишкин, 1984а, б]. Поэтому все больше внимания уделяется изучению специфики морфогенетической реакции особей на действующий фактор.

Изучение динамических характеристик полового диморфизма в этом смысле достаточно перспективно и дает возможность исследовать морфологические эффекты в сравнимых условиях природной среды с известной степенью генетических различий между группами (самцы и самки одной популяции).

Наличие полового диморфизма у млекопитающих — хорошо известный факт [Шмальгаузен, 1968; Майр, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Мейер, 1980; Grulich, 1987; Markowski, Ostlye, 1992; Ventura, 1992, 1993; Reig et al., 2001; и др.]. В большинстве работ обсуждаются размерные отличия самцов и самок. В некоторых случаях результаты выглядят достаточно противоречивыми, когда большие размеры отмечаются у самцов [Башенина, 1962, 1977; Ralls, 1977; Голенищев, 1982; Яскин, 1988; Пантелеев и др., 1990; Markowski, Ostbye, 1992], самок [Европейская... полевка, 1981; Schulte-Hostedde, Millar, 2000; Lammers et al., 2001] или такие различия практически отсутствуют [Чернявский, Ткачев, 1982; Owen, 1989; Hammond et al., 1999].

В исследуемой нами популяции полевки-экономки размерные различия между самцами и самками не проявляются ни в одной возрастной группе. Некоторые отличия связаны с комплексом признаков, образующим вторую главную компоненту, в том числе по межглазничной ширине и ширине мозговой камеры. Учитывая содержательную интерпретацию второй главной компоненты, можно говорить о различиях в характере роста самцов и самок. Специальные исследования показали, что если исключить возможное завышение возраста более крупных самцов, половые различия в размерах и форме черепа становятся более отчетливыми [Ковалева, 1999].

Роль особенностей роста в формировании половых различий наглядно демонстрируют также данные по копытным, имеющим длительный период онтогенетического развития. И у лося, и у дикого северного оленя половые различия в строении черепа носят преимущественно размерный характер. На начальных этапах постнатального роста различия отсутствуют. У сеголетков и полуторагодовалых особей (северный олень) ни в одной из популяций не выявляется достоверных половых различий [Абрамов и др., 2000]. С возрастом различия накапливаются и становятся достоверными к трем годам, к тому времени, когда рост у самок в значительной мере тормозится. У взрослых особей (4 года и старше) половые различия наиболее выражены. Самцы имеют бóльшие по сравнению с самками размеры черепа ($P < 0{,}001$), особенно в лицевой части. У лося половые различия (первая главная компонента) наиболее отчетливо проявляются к 4,5 годам, и их основным источником также является разная продолжительность интенсивного роста самцов и самок.

Устойчивый диморфизм в размерах обычно сопряжен с различиями в темпах и продолжительности роста животных разного пола [Мина, Клевезаль, 1976; Kaneko, 1978; Stamps, 1993; Мейер и др., 1996; Пузаченко, 2001; Lammers et al., 2001]. Вместе с тем, наши материалы показывают, что у разных видов млекопитающих в различных условиях может наблюдаться изменение величины половых различий. В частности, если у узкочерепной полевки половой диморфизм в размерах сохраняется в разных географических популяциях [Дупал, 1994], то у водяной полевки половые различия в одном случае существенны, в другом — практически исчезают [Николаева, 1990; Фалеев, 1993; Галактионов, 1999]. У красной полевки выраженность полового диморфизма также менялась во времени, что может быть связано [Новиков, 1991] с более интенсивным ростом самцов в первой фазе роста (летне-осенний сезон) и самок — во второй (весна следующего года).

3.4.1. Динамика половых различий размеров и формы черепа в популяциях полевок

Большинство видов грызунов имеют мелкие размеры, и половой диморфизм, если он обнаруживается, связан с более крупными размерами самцов [Ralls, 1977]. Однако у Chinchillidae самки массивнее, чем самцы [Lammers et al., 2001]. Более крупные размеры самок отмечаются во многих популяциях бурундуков, хотя причины этого неизвестны [Schulte-Hostedde, Millar, 2000]. Возможно, что крупные самки могут быть «лучшими матерями», имея больший выводок, более качественное молоко, обеспечивая лучшую охрану выводка и т. п. [Ralls, 1977]. В таком случае неясно, почему большие размеры самок скорее исключение, чем правило. Есть мнение также, что репродуктивный вклад мелких и крупных самок примерно одинаков [Пузаченко, 2001]. Ситуация тем более усложняется при инверсиях полового диморфизма. В частности, у фруктовой мыши (*Cynopterus sphinx*) самцы были в среднем крупнее на севере, а самки — на юге [Storz et al., 2001].

Согласно гипотезе Гамильтона и Зук [Лохмиллер, Мошкин, 1999], генетически детерминированная потенциальная устойчивость животных к паразитам коррелирует с развитием вторичных половых признаков, вовлеченных в половой отбор. В некоторых случаях это, вероятно, объясняет наличие выраженного полового диморфизма. Но причины ослабления половых различий и их динамики остаются не вполне понятными.

Флуктуация половых различий чаще обсуждается как эволюционный феномен [Шмальгаузен, 1968]. Однако в эксперименте выраженность полового диморфизма у мышей и американской норки удалось изменить в течение немногих поколений [Korkman, 1957, цит. по Шварц, 1980; Харламова и др., 2000]. По-видимому, к этому же явлению можно отнести зарегистрированное варьирование величины половых различий у полевок в зависимости от их популяционной принадлежности [Bergstrom, 1984; Grulich, 1987] или динамики численности [Николаева, 1990; Галактионов, 1999].

Адаптивность регистрируемых различий самцов и самок часто принимается a priori. Вместе с тем, половые различия в росте и конечных размерах некоторых костей могут быть адаптивными, но могут быть лишь следствием действия генов, контролирующих развитие как целое. Понятно, что вероятность реализации той или иной морфогенетичекой схемы [Шишкин, 1986; Васильев, 1988] также может быть под контролем отбора.

Более подробно характер и динамику полового диморфизма в природных популяциях, различных по географическому положению и состоянию численности, мы рассматриваем на примере двух видов полевок разной экологической специализации: узкочерепной и водяной.

В пространстве первой и второй главных компонент отчетливо проявляются морфометрические различия между географическими выборками узкочерепной полевки. В направлении от лесостепи к северной и южной границам ареала наблюдается (рис. 3.9) увеличение общих размеров черепа (первая компонента). Хотя увеличение размеров самцов и самок периферических популяций выражено в неодинаковой степени, у полевок всех анали-

зируемых популяций регистрируются достоверные половые различия ($P < 0{,}001$). Устойчивый половой диморфизм в размерах не дает оснований говорить о популяционной специфике полового отбора у узкочерепной полевки. Скорее он свидетельствует о сохранении различий в темпах и продолжительности роста самцов и самок [Мина, Клевезаль, 1976; Stamps, 1993; Мейер и др., 1996] в различных географических условиях.

Рис. 3.9. Половые различия в размерах и форме черепа географически разобщенных популяций узкочерепной полевки в пространстве главных компонент.

Иж — ижморская, Мо — монгольская, НО — нижнеобская. Заштриховано — самцы.

Половые различия данного вида в форме черепа (на фоне сохранения межпопуляционных дистанций) не столь однозначны. В направлении второй главной компоненты (см. рис. 3.9), характеризующей общую форму черепа, и третьей, отражающей соотносительное развитие тканей, слагающих зубы и челюсти (табл. 3.9), отличия выражены лишь в монгольской популяции (Восточный Хангай, степная зона — $P < 0{,}01$ и $P < 0{,}05$ соответственно). В этой же популяции, а также в ижморской (Кемеровская обл., лесостепная зона) заре-

Таблица 3.9

Вклады (×1000) краниометрических признаков узкочерепной полевки в первую—четвертую главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Кондилобазальная длина	357	−103	−002	−195
Скуловая ширина	329	019	−131	318
Ширина лобной кости	218	422	306	196
Межглазничная ширина	−065	786	−167	−392
Длина лицевого отдела	339	−147	000	052
Длина мозгового отдела	283	022	−003	−570
Затылочная ширина	313	168	015	137
Максилярная высота	277	325	−116	480
Длина верхней диастемы	337	−105	202	−023
Длина верхнего зубного ряда	314	−062	−358	−163
Длина нижней диастемы	182	−057	704	−231
Длина нижнего зубного ряда	311	−141	−399	−109
Собственное число, %	58,3	10,1	9,8	5,5

Рис. 3.10. Половой диморфизм размеров черепа (первая главная компонента) в популяциях водяной полевки.

Ба — барабинская; Ка — казахстанская; Хо — хомустахская, Ле — ленская, ЛВ — лено-вилюйская (Якутия); Та — таймырская; Ку — кумская, Те — терская (Сев. Кавказ). Заштриховано — самцы.

гистрирован половой диморфизм ($P < 0{,}05$) по признакам, связанным с мозговым отделом черепа (четвертая главная компонента). В северной (нижнеобской) лесотундровой популяции половые различия по форме черепа отсутствуют.

В отличие от узкочерепной полевки половые различия в размерах черепа у водяной полевки менее выражены. Из восьми исследуемых популяций (рис. 3.10) лишь в двух — кумской (Северный Кавказ, р. Кума) и барабинской (Новосибирская область, Барабинская лесостепь) — самцы оказались достоверно крупнее ($P < 0{,}01$). В остальных выборках значимых половых различий в размерах черепа не обнаружено. Полученные данные не показывают зависимости величины полового диморфизма от географического положения популяции (северного или южного) и общих размеров особей (см. рис. 3.10).

Достоверных различий в общей форме черепа (вторая главная компонента) не выявлено ни в одной из исследуемых выборок. Незначительные половые различия прослеживаются в кавказских и якутской (ленская) популяциях по параметрам частной формы, отражающей развитие затылочной области черепа (третья главная компонента), но лишь в ленской популяции эти различия достоверны ($P < 0{,}01$).

Рис. 3.11. Половые различия формы черепа (третья и четвертая главные компоненты) в популяциях водяной полевки.

Обозн. см. на рис. 3.10.

Более отчетливо различаются самцы и самки в большинстве популяций по четвертой главной компоненте, характеризующей соотносительное развитие зубных рядов и мозговой части черепа (рис. 3.11). У всех самок относительно больше длина зубных рядов и ширина между ними, но относительно меньше длина мозгового отдела черепа и межглазничная ширина (табл. 3.10).

Подобные различия иногда связывают с разной

Таблица 3.10
Вклады (×1000) черепных признаков водяной полевки разных географических популяций в первые четыре главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер	243	180	292	−005
Общая длина черепа	295	−126	−084	−066
Кондилобазальная длина	295	−147	−089	−093
Длина лицевой части	279	−004	−189	186
Длина мозговой части	220	−279	066	−413
Межглазничная ширина	−034	622	−174	−501
Длина верхней диастемы	262	−152	−073	−099
Длина верхнего ряда зубов	198	142	−301	496
Скуловая ширина	265	094	−015	−011
Ширина затылочной кости	260	120	−019	−119
Ширина мозговой камеры	183	413	−100	−221
Высота мозговой камеры	205	188	478	185
Высота от затылочного отверстия	168	149	582	168
Основная длина черепа	270	−186	−088	−110
Длина носовых костей	234	−209	017	−074
Длина небной кости	257	−103	−168	−012
Ширина между верхними зубами	177	284	−309	361
Высота от небной кости	255	050	155	−031
Собственное число, %	58,7	6,9	5,9	5,4

специализацией полов в популяции [Hillis, Mallory, 1996; Post et al., 1999]. Самки, например, способны питаться более крупными частями растений, что сопряжено с размерами челюсти [Lammers et al., 2001]. В свою очередь относительное увеличение мозгового отдела самцов связывают с селективными процессами, определяемыми социальными взаимодействиями особей [Provensal, Polop, 1993]. Эти объяснения выглядят достаточно привлекательно, но вряд ли их можно считать исчерпывающими для исследуемых видов. Тем более что в северных популяциях узкочерепной (нижнеобская) и водяной (таймырская) полевок различия в форме черепа отсутствуют.

Обращает также внимание неожиданно большие, наряду с зубным рядом, значения мозгового отдела черепа (четвертая главная компонента) у самок узкочерепной полевки в ижморской и монгольской популяциях (см. табл. 3.9). По логике авторов [Provensal, Polop, 1993], следовало бы полагать для данного вида большую напряженность социальных отношений у самок.

Таким образом, сравнение географических популяций исследуемых видов полевок показывает неоднозначную картину полового диморфизма размеров и формы черепа.

Существенным источником морфологического разнообразия могут быть внутрипопуляционные динамические процессы, например, в связи с

Рис. 3.12. Динамика половых различий размеров черепа (первая главная компонента) водяной полевки барабинской популяции в ходе динамики численности. Заштриховано — самцы.

изменениями численности. Для того чтобы оценить возможное влияние таких факторов на величину полового диморфизма, исследована краниометрическая изменчивость водяной полевки на протяжении двух циклов динамики численности популяции водяной полевки (Барабинская лесостепь).

Половой диморфизм в размерах черепа барабинской популяции сохраняется во все анализируемые годы ($P < 0{,}01$), хотя его величина меняется во времени (рис. 3.12). Во втором цикле, когда размеры животных обоих полов (в отличие от первого) увеличивались к пику, половые различия были несколько больше ($P < 0{,}001$). Изменение размеров полевок обоих полов в ходе динамики численности привело к тому, что размеры черепа самок выборки 1987 г. (фаза пика) оказались статистически не отличимыми от размеров черепа самцов первого цикла (1978—1980 гг.).

Половые различия в форме черепа проявились, главным образом, по четвертой главной компоненте (рис. 3.13), отражающей морфогенез средней

Рис. 3.13. Половые различия формы черепа (третья и четвертая главные компоненты) водяной полевки барабинской популяции в ходе динамики численности. Заштриховано — самцы.

его части (табл. 3.11). На внутрипопуляционном уровне во все фазы цикла регистрируется та же закономерность, отмеченная в разных географических популяциях: череп самок характеризуется относительно большими значениями зубных рядов и меньшими — мозгового отдела. Однако и в данном случае величина половых фенотипических различий существенно варьирует. В конце фазы подъема второго цикла половой диморфизм уменьшается ($P < 0,05$), а в фазе пика и спада исчезает.

Несмотря на обнаруженную видоспецифичность полового диморфизма, можно видеть некоторые общие его характеристики. Это выражается в бóльших размерах самцов (когда половые различия имеют место), отсутствии различий в размерах (водяная полевка) и форме черепа самцов и самок в северных популяциях, а также в сходных отделах черепа, подверженных половой изменчивости.

Вместе с тем, полученные результаты означают, что при работе с мелкими млекопитающими неизбежны случаи, когда половые различия не будут найдены. Это может относиться к определенным географическим популяциям, отдельным видам или выборкам, взятым в разные фазы и циклы численности. Например, из работы Бергстрома [Bergstrom, 1984] следует, что в двух популяциях пенсильванской полевки (*Microtus pensylvanicus*) половой

Таблица 3.11

Вклады (×1000) черепных признаков водяной полевки барабинской популяции разных фаз численности в компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер	254	187	300	−052
Общая длина черепа	235	−177	−112	−118
Кондилобазальная длина	301	−169	−096	−051
Длина лицевой части	285	005	−174	223
Длина мозговой части	222	−329	033	−372
Межглазничная ширина	026	511	−181	−544
Длина верхней диастемы	269	−182	−069	−028
Длина верхнего ряда зубов	191	194	−267	505
Скуловая ширина	268	105	−005	−033
Ширина затылочной кости	259	121	−039	−179
Ширина мозговой камеры	182	381	−224	−272
Высота мозговой камеры	213	195	496	082
Высота от затылочного отверстия	177	141	569	108
Основная длина черепа	280	−204	−092	−056
Длина носовых костей	237	−199	015	−031
Длина небной кости	264	−121	−185	054
Ширина между верхними зубами	170	365	−236	328
Высота от небной кости	261	079	165	−025
Собственное число, %	55,4	7,6	6,0	5,9

диморфизм отсутствует, а в удаленной от них на 650 км — имеется: самцы крупнее, и у них больше значения ширины черепа (вторая главная компонента).

Устойчивый половой диморфизм узкочерепной полевки, выраженный в более крупных размерах самцов, — явление достаточно распространенное [Ralls, 1977], что приводит к неизбежному выводу об определенном селективном преимуществе особей крупных размеров в условиях конкуренции за самку [Грант, 1991]. Однако приспособленность, измеряемая вкладом в генофонд следующего поколения, определяется, прежде всего, успехом размножения [Майр, 1968]. В этом случае крупные размеры не обязательно дают самцам выигрыш в приспособленности [Wolff, 1993], например, по сравнению с половой активностью. Прямые исследования Паттона с соавторами, приведенные в одной из его работ [Patton, Brylsky, 1987], показывают, что и мелкие, и крупные самцы имеют одинаковую вероятность быть отцом потомства. Объяснение крупных размеров особей длительными воздействиями условий, благоприятных для роста и выживания [Lidicker, Ostfeld, 1991], вполне справедливо, но мало что дает для понимания величины половых различий и ее динамики.

Поиск преимуществ крупных размеров особей того пола, у которого они регистрируются, — обычный путь интерпретации половых различий. Но адаптивность крупных размеров самок выглядит в этом случае не менее убедительной, чем самцов. У водяной полевки северных популяций, самцы и самки которых имеют наиболее крупные размеры, размерные половые различия отсутствуют. Следовательно, можно говорить о том, что крупные размеры самок здесь также благоприятны, например, в связи с более крупным выводком [Соломонов, 1980]. Возможный аргумент, что правило Бергмана способно маскировать половой диморфизм, не подтверждается нашими исследованиями северной популяции узкочерепной полевки, где сохраняется высокий уровень половых различий ($P < 0{,}001$). В случае, когда характер полового диморфизма меняется в разных частях ареала на противоположный [Storz et al., 2001], объяснение становится еще более затруднительным.

Размеры и форма черепа — признаки с высокой фенотипической пластичностью, реагирующие на множество различных факторов. При этом селективные преимущества могут быть независимы друг от друга и строго аддитивны [Майр, 1968]. Разнообразие вариантов взаимодействия «фенооблик популяции — среда» позволяет в случае отчетливого полового диморфизма более или менее успешно объяснять преимущество данного морфооблика в условиях влияния регистрируемых факторов.

Например, одним из скрытых, но достаточно мощных формообразующих факторов в популяции грызунов являются паразиты, которые способствуют дифференцированной смертности животных разного типа конституции или оказывают влияние на характер развития особи. Кроме того, устойчивость животных к паразитам коррелирует с развитием вторичных половых признаков, вовлеченных в половой отбор [Лохмиллер, Мошкин, 1999]. Запах самцов, особенности их поведения и другие гормонально зависимые атрибуты пола также могут иметь селективное значение [Там же]. В свою очередь

морфогенетические эффекты гормонов [Мицкевич, 1978], в том числе их способность изменять размеры и форму черепа [Трут, 1997], хорошо известны.

Абиотические компоненты среды (температура, влажность), а также плотность популяции оказываются не менее существенными в морфологических преобразованиях полевок (см. раздел 6.1), что, вероятно, может отражаться на характеристике половых различий.

Эти данные, очевидно, могут в той или иной мере объяснить наличие выраженного полового диморфизма. В некоторых случаях можно попытаться понять также и причины стойкого отсутствия половых различий. В частности, предполагаемая селективная обусловленность полового диморфизма резистентностью к паразитам, а также обедненность паразитическими организмами регионов с экстремальными климатическими условиями, подробно анализируемая в обзоре [Лохмиллер, Мошкин, 1999], позволяет считать возможным отсутствие половых различий у полевок северных популяций.

Однако флуктуация половых различий — явление менее определенное. Часто оно означает, что при влиянии фактора на один из полов морфологические характеристики другого пола также могут меняться. Чтобы проследить возможные параллельные фенотипические изменения самцов и самок, проанализированы выборки из популяции водяной полевки Новосибирской области на протяжении двух циклов численности на признаках окраски меха.

3.4.2. Изменчивость колориметрических признаков самцов и самок водяной полевки

Чтобы наглядно представить направления одновременных фенотипических преобразований самцов и самок, последовательно соединили центроиды (средние по компоненте значения окраски шкурок) выборок водяной полевки отдельно для самцов и самок. В первом цикле половой диморфизм в окраске меха был хорошо выражен: мех самок темнее ($P < 0{,}001$), а контрастность в окраске спины и брюха у них менее заметна ($P < 0{,}01$), чем у самцов. Но если в первом цикле половые различия обусловлены синхронностью фенотипических траекторий самцов и самок, то во втором цикле эта синхронность нарушилась, и самки в пик численности приобрели самцовый фенотип (рис. 3.14). Этот результат совпадает с выводами, полученными в данной главе при анализе краниометрических признаков водяной полевки: размеры черепа самок выборки 1987 г. (фаза пика) оказались статистически неотличимы от самцов первого цикла (1978—1980 гг.).

Таким образом, причиной варьирования половых различий является неодинаковая фенотипическая реакция полов на совокупность средовых условий.

Могут ли различаться фенотипические ответы самцов и самок на действие одного и того же фактора? Работы по доместикации млекопитающих показывают высокую вероятность однонаправленных изменений [Беляев, Трут, 1989]. Тем не менее, различная реакция самцов и самок на один и тот же средовой фактор (дефицит натрия в корме) обнаружена, например, у

Рис. 3.14. Характеристика белизны и контрастности шкурок водяной полевки выборок разных лет в пространстве первой и второй главных компонент.

1978—1979, 1985, 1986 гг. — подъем численности; 1980, 1987 гг. — пик; 1981, 1988 гг. — спад; 1982, 1983 гг. — депрессия. Треугольники — выборки самцов, квадраты — самок.

Peromyscus maniculatus [Woolfenden, Millar, 1997]. На рост самцов в выводке дефицит натрия не влиял, а рост самок при дефиците натрия был медленнее, чем в контроле. Изменения температуры среды или сроков начала вегетации по-разному влияют на характер роста самцов и самок оленей (*Cervus elaphus*), меняя величину полового диморфизма [Post et al., 1999]. Следовательно, можно ожидать разной морфогенетической реакции полов на действие одного и того же вектора отбора.

Экспериментальная проверка этого положения выполнена на американской норке (*Mustela vison* Schreb.). Исследуемый вид характеризуется значительным половым диморфизмом в размерах животных. Оценивали изменения размеров и формы черепа животных при разнонаправленной селекции по поведению (на агрессивный и ручной типы).

3.4.3. Влияние селекции по поведению на размеры и форму черепа самцов и самок американской норки

Отбор по поведению оказал влияние на размеры черепа особей, что отразилось на характере полового диморфизма [Харламова и др., 1999, 2000]. У самцов при селекции как на агрессивный тип поведения, так и на доместикацию происходит уменьшение общих размеров черепа (первая главная компонента) по сравнению с контрольной выборкой (рис. 3.15). Причем у

ручных самцов это выражено в большей степени ($P < 0{,}01$) и (если сравнивать абсолютные значения признаков) отражается на большем числе промеров (табл. 3.12).

Различия между селекционируемыми и контрольными самцами существеннее по признакам с более длительным периодом роста, т.е. они накапливаются в течение онтогенеза. Напротив, агрессивные и ручные самцы различаются в большей степени по характеристикам мозгового отдела (см. табл. 3.12), который раньше достигает дефинитивных размеров [Виноградов, 1921; Snyder, 1954; Канеп, 1968; Орлов, 1968; Паавер, 1976]. Следовательно, существуют

Рис. 3.15. Распределение центроидов выборок американской норки в пространстве первой и второй главных компонент.

1а — агрессивные самцы ($n = 28$); 2а — агрессивные самки ($n = 39$); 1р — ручные самцы ($n = 33$); 2р — ручные самки ($n = 37$); 1к — контрольные самцы ($n = 22$); 2к — контрольные самки ($n = 35$).

Таблица 3.12

Основные промеры черепа (мм) самцов норки из разных поведенческих групп

Признак	Ручные	Агрессивные	Контроль
Кондилобазальная длина	64,6±0,4###	65,3±0,4##	66,7±0,5
Длина верхнего зубного ряда	24,1±0,1	23,8±0,2	24,3±0,2
Высота нижней челюсти	19,1±0,1##	19,3±0,2	19,9±0,2
Ширина задненебной вырезки	6,5±0,1	6,6±0,1***	6,6±0,1
Длина задненебной вырезки	10,3±0,1#	10,5±0,1*	10,7±0,1
Длина твердого неба	29,3±0,2##	29,1±0,3##	30,2±0,2
Высота мозговой капсулы	23,5±0,1##	24,1±0,1**	24,2±0,2
Высота мозговой капсулы без слуховых барабанов	21,0±0,1#	21,4±0,1*	21,5±0,2
Высота от затылочного отверстия	10,7±0,1###	11,6±0,1	11,7±0,1
Длина мозгового отдела	35,0±0,2##	35,5±0,3	36,0±0,3
Заглазничная ширина	11,6±0,1#	12,5±0,1#***	12,0±0,2
Максимальная ширина мозговой капсулы	28,3±0,3##	28,9±0,2##	29,8±0,3
Скуловая ширина	39,0±0,3##	39,1±0,4##	40,7±0,5
Ширина между верхними зубными рядами	22,3±0,2##	22,4±0,1#	23,0±0,2
Межглазничная ширина	14,7±0,1#	14,9±0,1	15,3±0,2

Примечание. Здесь и далее в таблицах # — $P < 0{,}05$, ## — $P < 0{,}01$, ### — $P < 0{,}001$ — по сравнению с контролем; * — $P < 0{,}05$, ** — $P < 0{,}01$, *** — $P < 0{,}001$ — между ручными и агрессивными.

комплексы признаков, реагирующие на вектор отбора по поведению в более ранний период онтогенеза.

Селекция у самок также сопровождается изменением общих размеров (хотя и в меньшей степени, в силу их менее выраженного роста). Но, в отличие от самцов, при отборе на агрессивность наблюдается тенденция увеличения размеров черепа (см. рис. 3.15). По трем промерам высоты и заглазничной ширине черепа (табл. 3.13) агрессивные самки достоверно ($P < 0,05$) превосходят контрольных. Ручные самки (так же, как ручные самцы), напротив, мельче контрольных ($P < 0,05$). В результате размерные различия между ручными и агрессивными самками (по компоненте) становятся максимальными ($P < 0,001$).

Таким образом, размеры (черепа) самок меняются в зависимости от отбираемого типа поведения, а размеры самцов уменьшаются при селекции по поведению независимо от ее направленности. Изменчивость размеров подтверждает возможность асимметричного фенотипического ответа самцов и самок на действие одного и того же фактора. Кроме того, уменьшение размеров как ручных, так и агрессивных самцов означает вероятность одинаковой фенотипической реакции внутрипопуляционных групп на векторы отбора разной направленности.

Увеличение размеров черепа агрессивных самок и уменьшение его размеров у самцов несколько ослабляют половой диморфизм в агрессивной группе, а по одному из промеров (ширина крыловидных отростков) различия исчезают. Так как половой диморфизм у данного вида является устойчи-

Таблица 3.13

Основные промеры черепа (мм) самок норки из разных поведенческих групп

Признак	Ручные	Агрессивные	Контроль
Кондилобазальная длина	58,8±0,2	59,9±0,3**	59,9±0,4
Длина верхнего зубного ряда	21,6±0,1	21,8±0,1	21,9±0,1
Длина нижней челюсти	35,2±0,1#	36,1±0,2***	35,8±0,2
Ширина задненебной вырезки	5,8±0,1##	6,3±0,1***	6,2±0,1
Длина задненебной вырезки	9,2±0,1	9,5±0,1*	9,5±0,1
Длина твердого неба	26,0±0,1#	26,2±0,2	26,5±0,2
Высота мозговой капсулы	21,5±0,1	21,9±0,1#**	21,5±0,1
Высота мозговой капсулы без слуховых барабанов	19,3±0,1	19,7±0,1#*	19,2±0,1
Высота от затылочного отверстия	9,5±0,1#	10,2±0,1#**	9,9±0,1
Длина мозгового отдела	32,4±0,1	33,0±0,2*	32,8±0,2
Заглазничная ширина	11,2±0,1	11,5±0,1#**	11,1±0,1
Максимальная ширина мозговой капсулы	26,5±0,1	27,0±0,1*	26,6±0,1
Скуловая ширина	34,5±0,1	35,3±0,2**	34,8±0,3
Ширина между верхними зубными рядами	20,6±0,1	20,8±0,1	20,7±0,1
Межглазничная ширина	12,8±0,1	13,3±0,1*	13,0±0,1

вой характеристикой, его исчезновение даже по одному из метрических признаков говорит о глубине преобразований, происходящих при отборе по поведению у американской норки.

В силу выявленной специфики морфологической реакции самцов и самок на отбор наименее выраженным половой диморфизм по размерам черепа становится между ручными самцами и агрессивными самками (см. рис. 3.15). А по признакам (ширина крыловидных отростков и заглазничная ширина), рост которых отстает от роста общих размеров черепа, различия недостоверны.

Вторая главная компонента характеризует степень развития черепа в ширину относительно его длины. Различия по второй главной компоненте между самцами и самками в контрольной группе отсутствуют (см. рис. 3.15). При отборе на агрессивное поведение половой диморфизм также не выявляется: значение данной компоненты (см. рис. 3.15) выше как у самцов, так и у самок ($P < 0{,}01$ по сравнению с контролем), т. е. наблюдается сходная морфологическая реакция полов (изменчивость формы) на данный вектор отбора по поведению.

В случае противоположно направленного отбора — на ручное поведение — половой диморфизм в форме черепа отчетливо проявляется как результат асимметричного морфогенетического ответа полов. Меньшее значение компоненты (см. рис. 3.15) наблюдается у самцов ($P < 0{,}01$) по сравнению с самками. Можно полагать, что вторая главная компонента отражает генетическую систему, детерминирующую общую форму черепа, причем действие предполагаемой генетической системы затрагивается вектором отбора по поведению [Трут и др., 1991а, б].

Полученные результаты показывают, что при отборе по поведению в изменчивости общей формы черепа самцов и самок регистрируются тенденции, противоположные изменчивости его размеров. Однонаправленно, независимо от вектора отбора, форма черепа меняется у самок, тогда как самцы демонстрируют зависимость характера морфогенеза от направления селекции: общая форма черепа ручных и агрессивных особей изменяется в противоположных направлениях.

Эти данные подтверждают общие закономерности в изменчивости размеров и формы в связи с отбором по поведению: возможность асимметричной фенотипической реакции (самцов и самок) на действие одного фактора и одинаковой — в ответ на векторы отбора разной направленности. Понятно, что это не исключает у каждого пола возможности проявления специфического морфооблика, соответствующего направлению селекции. В частности, общим для обоих полов является увеличение относительной ширины (эврисомности) черепа (вторая компонента) у агрессивных особей по сравнению с контрольными ($P < 0{,}01$).

Третья главная компонента (см. табл. 3.5) характеризует морфогенез в области средней части черепа (небная область). По этой компоненте выявляются небольшие половые различия (рис. 3.16) у контрольных животных ($P < 0{,}05$). Селекция по поведению вызывает морфологические преобразования указанного отдела черепа, аналогичные отмеченным для его общей

Рис. 3.16. Распределение центроидов выборок американской норки в пространстве третьей и четвертой главных компонент

Обозначения групп см. рис. 3.15.

формы (вторая главная компонента). И у агрессивных, и у ручных самок форма черепа меняется в одном направлении, хотя у ручных морфологические преобразования более заметны ($P < 0{,}01$). В группах самцов изменения формы средней части черепа разнонаправленны. Полученные результаты позволили предположить, что действие генетической системы, определяющей развитие небной области, скоррелировано с полом животных [Харламова и др., 1999, 2000].

Четвертая главная компонента отражает изменчивость мозговой части черепа (см. табл. 3.5). В направлении компоненты увеличиваются признаки, связанные с объемом мозговой капсулы. Половые различия по компоненте не обнаружены ни в одной из групп (см. рис. 3.16). Формирование данного отдела черепа и у самцов, и у самок оказалось чувствительным к вектору отбора по поведению. Все агрессивные животные отличаются от ручных относительно большими размерами мозговой части черепа ($P < 0{,}001$ — самцы и $P < 0{,}01$ — самки), животные контрольной группы занимают, соответственно, промежуточное положение.

Таким образом, селекция на агрессивный и ручной типы поведения приводит к направленным изменениям размеров и формы черепа американской норки. Однако характер этих изменений зависит от пола животного. Подтверждается вывод (см. раздел 3.4.2), что один и тот же вектор отбора (на ручной или агрессивный тип поведения) действительно способен вызвать как общие, так и противоположно направленные морфологические эффекты у самцов и самок, что отражается на величине полового диморфизма. Полученные результаты позволяют предполагать наличие стадий развития, как независимых от направления отбора, так и чувствительных к нему.

В указанном эксперименте выявляется также устойчиво воспроизводящаяся морфогенетическая реакция самцов и самок в ответ на действие отбора по поведению независимо от его направленности. То есть флуктуация половых различий, связанная с неодинаковой морфогенетической реакцией самцов и самок на действующий фактор, может иметь достаточно жесткие ограничения. Согласно Гулду [Gould, 1982a, b], внутренние факторы построения организма — равный партнер отбору.

В ряде случаев это способствует формированию довольно «правильной» картины наблюдаемой изменчивости. В частности, изменение соотносительных темпов морфогенеза самцов и самок в циклирующей популяции

Рис. 3.17. Плотностно-зависимая динамика полового диморфизма (компонента общих размеров) полевки-экономки по морфофизиологическим признакам.
1 — половой диморфизм, *2* — численность.

полевки-экономки вызвало флуктуацию половых различий (рис. 3.17), практически полностью повторяющую ($r = 0{,}72$; $P < 0{,}01$) ход динамики численности.

Различные онтогенетические ответы самцов и самок на один и тот же эпигенетический или селективный фактор, обусловленные, вероятно, исторически сложившимися свойствами регуляционных систем [Уоддингтон, 1947; Шмальгаузен, 1968; Рэфф, Кофмен, 1986], повышают разнообразие фенотипических вариантов, способствуя устойчивому существованию популяции в условиях флуктуирующей среды.

Обнаруженная неодинаковая морфогенетическая реакция на вектор отбора внутрипопуляционных группировок с определенной степенью генетических различий, к которым относятся самцы и самки, вероятно, означает принципиальную возможность контрастных фенотипических ответов на отбор и у других внутрипопуляционных эколого-функциональных группировок разного уровня дифференциации.

Глава 4
ВЛИЯНИЕ ДОМЕСТИКАЦИИ НА СКОРОСТЬ И НАПРАВЛЕНИЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ: ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ ГЕТЕРОХРОНИИ

Процесс доместикации характеризуется, как правило, быстрым возникновением крупных наследственных перестроек, которые сопровождаются резкими морфологическими изменениями, сдвигами в функционировании нейроэндокринной системы и поведении животных [Боголюбский, 1959, 1972; Цалкин, 1972; Шварц, 1972, 1980; Беляев, 1974, 1982; Трут, 1991; и др.]. Трудно сомневаться в том, что доместикация является мощным фактором, ускоряющим процесс эпигенетической диверсификации [Berry, Jakobson, 1975; Alberch, 1980; Шишкин, 1984а, б; Васильев, 1996], однако специальных количественных исследований доместикации на уровне эмбрионального морфогенеза и начальных этапов постнатального развития немного и проблема эта еще далеко не решена [Трут, 1991, 2000].

В Институте цитологии и генетики СО РАН уже более 40 лет длится уникальный эксперимент по доместикации серебристо-черных лисиц (форма *Vulpes vulpes fulvus* Desm.) путем селекции животных по признакам поведения. Результатом этой экспериментальной работы стало создание стока доместицированных («ручных») лисиц, характеризующихся не только отсутствием агрессивности по отношению к человеку, но и эмоционально положительной реакцией на него. Ручные лисицы представляют собой результат длительного искусственного отбора животных, не проявляющих комплекс агрессивно-трусливых реакций на человека. Относительно дикие лисицы фермерских популяций (в дальнейшем именуем эту группу «дикие») устойчиво сохраняли этот комплекс, хотя экспрессия реакций дикости на современном этапе эксперимента слабее, чем в начале промышленного разведения лисицы. Генетический анализ показал высокую наследственную обусловленность этих поведенческих характеристик [Беляев, 1987; Трут, 1991].

Широко известна концепция дестабилизирующего отбора, разработанная академиком Д. К. Беляевым, трактовавшим быстрые наследственные изменения, происходящие при доместикации, как результат отбора по интегральным поведенческим признакам, скоррелированным с общими системами регуляции организма [Беляев, 1983, 1987]. Д. К. Беляев в связи с этим писал: «...наследственная реорганизация поведения диких животных, пре-

вращение их путем селекции в домашних, ручных — есть, по-видимому, коренной и важнейший результат доместикации. Он ведет к изменениям функционального состояния нейроэндокринных механизмов, определяющих гормональный статус и регулирующих коренные процессы онтогенеза и жизнедеятельности животных. Влияние этого изменения распространяется, нужно думать, не только на воспроизведение животных, но и на все процессы индивидуального развития» [Беляев, 1972. С. 44].

Хорошо известно, что в ходе экспериментальных работ с серебристо-черными лисицами были обнаружены генетически обусловленные сдвиги в сроках полового созревания и начала размножения у лисиц, не проявляющих агрессивно-трусливых реакций на человека [Осадчук, Шуркалова, 1992; Osadchuk, 1992]. Они есть в фермерских популяциях, хотя и в небольшом количестве. Однако в отличие от ручных они никогда не проявляют эмоционально-положительных реакций на человека. Сезон размножения лисиц начинается в январе и длится до конца марта, однако отдельные животные могли размножаться вне пределов нормального сезона. Если судить по подъему половых гормонов в препубертатный период [Осадчук, 1977а, б, 1998], половое созревание наступает в среднем на месяц раньше. Разная скорость созревания и развития у доместицированной группы животных может быть связана с эффектом гетерохронии морфогенеза, вызванной нарушением нейроэндокринной системы при искусственном отборе.

В ряде работ было показано, что в группе ручных лисиц встречаются особи, отличающиеся от контрольных «диких» по ряду внешних морфологических признаков: появление пегостей у ручных животных, вислость ушей, закрученный колечком хвост, а также по некоторым краниометрическим признакам [Трут, 1991; Трут и др., 1991а, б]. В этой связи важно было определить, затронул ли процесс доместикации серебристо-черных лисиц эмбриональную стадию индивидуального развития, а именно, поздний эмбриогенез, т. е. период, когда уже хорошо выражены морфогенетические явления. Для этого нами была предпринята попытка морфометрического исследования формы и размеров нижних челюстей эмбрионов лисиц на поздних стадиях эмбриогенеза, используя технологию жесткого сканирования нижней челюсти и многомерного анализа ее формы и размеров у линейных животных, которая была предложена М. Фестингом [Festing, 1973]. Этот метод широко используется генетиками при оценке линейной принадлежности животных и называется «генетическим мандибулярным тестированием». Параллельно нами был собран большой материал по черепам сеголеток «ручных» и «диких» лисиц в момент массового забоя животных на звероферме СО РАН, позволяющий оценить, как тенденции поздней эмбриональной фазы прослеживаются в постнатальный период. Представляло интерес выяснить, в какой степени доместикация затронула особенности эпигенетической системы, которые маркируются частотой встречаемости фенов неметрических пороговых признаков. В качестве отправной точки для проведения такого исследования мы использовали результаты, полученные Т. Съевольдом с применением данного метода на норвежских популяциях лисицы [Sjøvold, 1977], и собственный опыт изуче-

ния неметрических пороговых признаков черепа в природных популяциях уральских лисиц.

Серебристо-черная форма обыкновенной лисицы обитает на севере американского континента, населяя практически те же стации, что и обыкновенная — на территории России. В начале XX века, как хорошо известно, серебристо-черная лисица начала успешно разводиться искусственно на специальных зверофермах в Канаде. Лисицы, которые длительно подвергались селекции по поведенческим признакам на звероферме Института цитологии и генетики СО РАН, происходят от одного из продуктивных канадских стоков таких лисиц. Их уже нельзя считать полностью дикими, так как они многие поколения разводятся человеком и в генетическом отношении не могут считаться совершенно не затронутыми отбором на терпимость к человеку. Поэтому можно полагать, что эксперименты по направленному искусственному отбору на эти поведенческие качества, которые проводились под руководством Д. К. Беляева, начаты уже на группе, в той или иной мере подвергнутой такому, часто бессознательному, отбору. Несомненно, что еще до экспериментов на звероферме ИЦиГ СО РАН группа будущих экспериментальных лисиц прошла через длительный искусственный отбор на улучшение качества мехового покрова и генетически была изменена этими процессами. Исходя из таких представлений, можно полагать, что те основные черты фенотипа, которые характеризуют таксономическое своеобразие североамериканских лисиц, не могли сохраниться полностью в неизменном виде. Однако нельзя сомневаться и в том, что лисицы по-прежнему несут в себе главные генетические особенности этого резко дифференцированного подвида (*V. vulpes fulvus* Desm.).

Таким образом, данное сравнение, не являясь ни с зоологической, ни с генетической точки зрения абсолютно строгим, все же представляет значительный интерес с позиций изучения относительных темпов и направлений возможных микроэволюционных преобразований морфогенеза, которые могут проявиться при доместикации и, в свою очередь, быть соотнесены с масштабом микроэволюционных изменений.

В данной главе на генетически хорошо изученном материале по серебристо-черным лисицам проведена оценка морфологической и феногенетической дифференциации, связанной с экспериментальной доместикацией этих животных. Феногенетический анализ проводили с использованием методов косвенного эпигенетического сравнения выборок по комплексу неметрических пороговых признаков скелета, разработанных еще английскими генетиками школы Х. Грюнеберга в начале 60-х годов прошлого века [Grüneberg, 1955, 1963; Grewal, 1962; Berry, Searle, 1963]. В последние годы методы анализа неметрических пороговых признаков скелета вновь стали широко применяться при феногенетическом (эпигенетическом) сравнении природных популяций млекопитающих [Hartman, 1980; Pankakoski, Nurmi, 1986; Zakharov et al., 1991; Suchentrunk, 1993; Markowski, 1995; Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Васильев и др., 2000].

Использование сочетания многомерных морфометрического и фенетического методов анализа позволяет соотнести между собой морфогенетические и эпигенетические эффекты, вызванные экспериментальной доместикацией лисиц. Важно при этом учитывать, что данное сравнение дает возможность одновременно соотнести между собой масштабы микроэволюционных изменений (между североамериканским и уральским подвидами лисицы), дифференциации смежных природных популяций, эффектов доместикации и половых различий у экспериментальных и природных лисиц.

Хорошо известно, что отбор на повышение степени доместикации привел у многих млекопитающих к серьезным генетическим и физиологическим изменениям, сдвигам сезонной реакции на фотопериод, морфологическим изменениям по окраске и строению шерсти, а также затронул многие другие системы признаков [Боголюбский, 1959; Шварц, 1972; Шмальгаузен, 1983; Трут, 1991]. Наиболее известно, что у серебристо-черных лисиц при прогрессирующей доместикации такие сдвиги проявились в изменении поведения и наложили свой отпечаток на окрасочные признаки [Трут, 1991, 2000].

Обычно при доместикации наблюдается появление характерных краниологических особенностей, таких как «мопсообразность» черепа, т. е. укорочение его лицевой части, а также усиление в некоторых случаях ювенилизации, которая проявляется в относительном уменьшении гребней, увеличении мозговой части и уменьшении лицевой, сужении расстановки скуловых дуг [Боголюбский, 1959]. В других случаях происходит общее увеличение размеров и изменение пропорций черепа, приводящее к существенному изменению его формы в направлении сенильности, усилении развития или, наоборот, редукции зубной системы. Последние эффекты отражают известное при доместикации явление гиперфункции и усиления одних органов (роль которых связана с функцией, необходимой человеку), а также деградации и редукции ряда других органов, связанное с утерей исходных диких черт фенотипа [Боголюбский, 1959, 1972; Цалкин, 1972; Шварц, 1972, 1980]. Следует отметить, что нам известны только две работы, в которых были предприняты краниометрические сравнения серебристо-черных лисиц, находящихся на разных стадиях доместикации [Трут и др., 1991а, б]. В одной из них анализируются аллометрические зависимости роста черепа диких и доместицированных лисиц, а в другой предпринято сравнение этих групп методом главных компонент. До настоящего времени при сравнении доместицированных и диких лисиц экспериментальных стоков не использовался дискриминантный анализ. В этой связи нами была предпринята попытка проведения дискриминантного краниометрического анализа серебристо-черных лисиц, разводимых длительное время на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН. Представляло интерес сравнить на основе современной технологии многомерной статистики группы доместицированных и диких серебристо-черных лисиц одного и того же возраста на ранних этапах пренатального и постнатального онтогенеза.

4.1. Многомерный краниометрический анализ серебристо-черных лисиц из экспериментальных стоков

4.1.1. Дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти у эмбрионов

Результаты дискриминантного анализа показали, что уже в возрасте 45 дней эмбрионы доместицированных лисиц отстают в росте и развитии от диких лисиц (рис. 4.1). Видно, что центроиды эмбрионов диких лисиц смещены вперед вдоль дискриминантной канонической функции I ДКФ (в сторону больших размеров) и отстоят друг от друга в большей степени, чем центроиды эмбрионов доместицированных животных. Полигоны у диких лисиц трансгрессируют меньше, чем у доместицированных. Вероятно, у эмбрионов диких лисиц при относительно больших общих размерах мандибулы в этом возрасте уже начинают проявляться различия в ее форме, которые в той или иной степени обусловлены компетенцией к половым гормонам. Различия вдоль первой оси, связанные с различными размерами лисиц, статистически значимы ($P < 0{,}001$). Различия между полами вдоль второй дискриминантной оси недостоверны. Ограниченное число наблюдений не позволяет подтвердить это явление формально статистически.

Сходная картина наблюдается и при сравнении между собой эмбрионов этих групп лисиц в возрасте 50 дней, однако на этом этапе различия в форме (пропорциях) нижней челюсти проявляются уже и у диких, и у доместицированных лисиц. Обобщенный вариант дискриминантного анализа по всем группам эмбрионов, включающим оба возраста, показан на рис. 4.2. Пунктиры соединяют одноименные группы эмбрионов, и хорошо заметно, что «онтогенетические траектории» развития эмбрионов диких и доместицированных лисиц различны и с возрастом эти различия возрастают. Для упрощения объяснений в виде векторов нанесены направления межгрупповых различий в пространстве первых двух дискриминантных функций. Между вектором размерно-возрастных различий и вектором «усиления доместикации»

Рис. 4.1. Дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти 45-дневных эмбрионов ручных и диких серебристо-черных лисиц: «генетический мандибулярный тест» Фестинга [Festing, 1973].

Здесь и далее ДКФ — дискриминантные канонические функции. Центроиды выборок: 1 — ручные самцы, 2 — ручные самки, 3 — дикие самцы, 4 — дикие самки.

наблюдается отрицательная связь. Это означает, что эмбрионы доместицированных лисиц растут медленнее, чем эмбрионы диких. Так как между эмбрионами на стадии 50 дней различия в изменении формы мандибулы не параллельны, а усиливаются, то можно говорить о том, что замедление роста мандибул у доместицированных лисиц приводит к формированию других пропорций нижней челюсти, чем у диких животных. Направление межгрупповых различий между полами на этой стадии развития почти совпадает с направлением усиления черт доместикации. Это означает, скорее всего, что на последних этапах эмбриогенеза к возрасту 50 дней различия в морфогенезе нижней челюсти у доместицированных и диких лисиц уже проявляются и обусловлены в основном разным временем наступления компетенции к половому гормону [Atchley et al., 1985; Atchley, 1987]. Если на этой стадии развития доместицированные лисицы отстают в росте и развитии от диких, то к 7—8-му месяцу постнатального онтогенеза картина резко меняется.

Рис. 4.2. Дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти 45- и 50-дневных эмбрионов серебристо-черных лисиц.

Центроиды выборок 45-дневных эмбрионов: 1 — ручные самцы, 2 — ручные самки, 3 — дикие самцы, 4 — дикие самки. Центроиды выборок 50-дневных эмбрионов: 5 — ручные самцы, 6 — ручные самки, 7 — дикие самцы, 8 — дикие самки. На графиках приведены ошибки выборочных значений для I ДКФ и II ДКФ.

4.1.2. Дискриминантный анализ размеров и формы черепа сеголеток

Результаты краниометрического сравнения по отдельно взятым признакам сеголеток самцов и самок лисиц, принадлежащих к двум генетически заведомо различным стокам диких и ручных животных, приведены в табл. 4.1. Следует подчеркнуть, что мы использовали средние оценки по результатам трех независимых измерений одних и тех же промеров черепа, которые делались в разное время. Поскольку материал являлся в высшей степени однородным по возрасту и подразделенным по полу, а забой животных проходил в течение одного дня, мы пренебрегли фактами наличия нескольких сильных связей между отдельными линейными промерами и включили весь набор признаков в анализ. При этом следует подчеркнуть, что предварительная оценка методом Бартлетта подтвердила однородность ковариационных матриц сравниваемых выборок.

Таблица 4.1
Краниометрическое сравнение диких и доместицированных серебристо-черных лисиц

Признак	Ручные		Дикие		Множественное сравнение
	Самцы $n = 37$	Самки $n = 38$	Самцы $n = 33$	Самки $n = 36$	
Кондилобазальная длина	150,5±0,5	142,2±0,6	148,4±0,5	140,7±0,7	***
Общая длина	145,0±0,5	137,4±0,5	143,0±0,5	135,7±0,6	***
Длина лицевого отдела	93,4±0,4	88,2±0,4	91,9±0,4	86,9±0,5	***
Ширина рострума	24,5±0,1	23,3±0,1	25,0±0,1	23,7±0,2	***
Скуловая ширина	73,8±0,3	70,6±0,2	73,6±0,5	70,9±0,3	***
Межглазничная ширина	25,3±0,2	24,7±0,2	26,8±0,2	25,5±0,2	***
Заглазничная ширина	23,1±0,2	24,0±0,2	23,7±0,3	24,0±0,2	*
Ширина мозговой капсулы	46,9±0,1	46,1±0,2	47,5±0,2	46,5±0,2	***
Длина нижней челюсти	111,6±0,4	105,2±0,5	110,9±0,4	105,1±0,5	***
Длина верхней челюсти	46,5±2,8	47,9±2,9	39,2±1,2	37,1±1,1	**
Длина нижнего зубного ряда	69,7±2,7	62,5±2,9	76,5±1,3	72,9±1,2	***
Длина верхнего зубного ряда	78,7±0,4	74,8±0,3	78,0±0,3	74,1±0,4	***
Высота челюсти	48,4±0,2	47,2±0,2	48,5±0,2	47,5±0,2	***
Ширина хоан	12,6±0,1	12,3±0,1	12,5±0,2	12,4±0,1	n.s.
Наибольшая ширина черепа	47,7±0,2	45,9±0,2	48,0±0,2	46,6±0,3	***
Ширина надглазничных отростков	33,5±0,3	33,2±0,3	34,4±0,3	33,4±0,3	*

Примечание. * — $P < 0,05$; ** — $P < 0,025$; *** — $P < 0,01$; n.s. — различия недостоверны.

По результатам множественного сравнения, проведенного на основе однофакторного дисперсионного анализа, хорошо видно (см. табл. 4.1), что различия между сравниваемыми группами лисиц проявляются по большинству краниометрических признаков. Лишь по одному признаку — ширине хоан — различия недостоверны. Хорошо выражен половой диморфизм: самцы имеют несколько более массивный череп по сравнению с самками в обеих группах. Использование непараметрического критерия знаков Z подтверждает превышение значений у самцов над самками по большинству абсолютных промеров (у ручных $P < 0,05$, а у диких $P < 0,01$). Интересно, что по относительным размерам, т. е. по форме черепа, также наблюдаются резко выраженные различия между полами у представителей обеих групп. Непараметрический критерий Z по большинству индексированных значений промеров доказывает факт своеобразия пропорций черепа у самцов и самок (и у ручных, и у диких лисиц $P < 0,05$). Попарное сравнение доместицированных и диких животных показывает, что череп ручных лисиц заметно крупнее, чем у диких, по целому ряду промеров (общей длине, длине лицевой части, ширине рострума, межглазничной ширине, длине верхней челюсти и нижнего зубного ряда). Дикие самцы, однако, имеют большую ширину мозговой капсулы.

При использовании непараметрического критерия знаков для сравнения размеров и пропорций черепа доместицированных и диких лисиц были получены следующие оценки. По абсолютным размерам как у самок, так и у самцов ручные животные имеют большие значения примерно только по половине взятых промеров (в обоих случаях не обнаруживается какого-либо значимого преобладания: $P > 0{,}05$). Пропорции при этом различаются по большинству параметров (в обоих случаях по непараметрическому критерию знаков средние индексы у диких животных имеют, как правило, большие значения, чем у ручных, при $P < 0{,}05$). Наиболее резкие различия по пропорциям черепа наблюдаются как у самцов, так и у самок по двум признакам: относительной длине верхней челюсти и нижнего зубного ряда. Ручные лисицы обоих полов имеют относительно более длинную верхнюю челюсть одновременно с относительно укороченным нижним зубным рядом. Интересно, что наибольшие по величине различия по пропорциям между ручными самцами и самками обнаруживаются именно по этим признакам: у ручных самцов верхняя челюсть относительно короче, чем у самок, а нижний зубной ряд длиннее. Примечательно, что в данном случае эти признаки, которые в большей степени отражают различия в пропорциях группы ручных лисиц, в неменьшей степени связаны и с проявлением полового диморфизма. Важно отметить и то, что у диких животных по индексам этих признаков в отличие от ручных нет каких-либо заметных различий, что также отличает их от ручных лисиц.

Дополнительную информацию дает дискриминантный анализ формы и размеров черепа серебристо-черных лисиц, который позволяет не только получить интегральные оценки по комплексу признаков, но и выбрать наиболее устойчивые признаки и их сочетания, которые в максимально возможной степени различают друг от друга сравниваемые группы [Ким и др., 1989]. Как видно из табл. 4.2, первые две дискриминантные канонические функции объясняют в сумме 97,6 % изменчивости, отражающей наиболее устойчивые различия между группами. Различия вдоль этих дискриминантных осей оказываются статистически значимыми. Это позволяет в дальнейшем использовать при дискриминации только первые две канонические функции как достаточно адекватно описывающие различия между группами лисиц (различия вдоль третьей оси статистически недостоверны: $P > 0{,}05$).

Хорошо известно, что дискриминантный анализ основан на максимизации отношения дисперсии, характеризующей межгрупповые различия по отношению к дисперсии внутригрупповых различий, поэтому на первое место выходят признаки и их сочетания, которые мало варьируют внутри групп, но максимально, насколько это возможно, различают представителей этих групп друг от друга. Такие признаки можно вполне рассматривать в качестве «таксономических», т. е. устойчиво диагностирующих данную группу [Reyment et al., 1984]. В табл. 4.2 приведены стандартизованные коэффициенты по всем изученным признакам. Видно, что по первой дискриминантной функции наиболее существенны различия, связанные с такими признаками, как общая длина черепа, межглазничная и заглазничная ширина, длина верхней челюсти и наибольшая ширина черепа. Их сочетание позволяет

Таблица 4.2

Дискриминантный анализ формы и размеров черепа серебристо-черных лисиц (стандартизованные коэффициенты дискриминантной канонической функции, ×1000)

Признак	Дискриминантные канонические функции		
	I	II	III
Кондилобазальная длина	362	187	694
Общая длина	593	644	−747
Длина лицевого отдела	083	093	−030
Ширина рострума	306	−272	−051
Скуловая ширина	136	107	−265
Межглазничная ширина	−488	−1146	−385
Заглазничная ширина	−363	52	−020
Ширина мозговой капсулы	251	−241	−319
Длина нижней челюсти	−017	113	−414
Длина верхней челюсти	363	−238	−140
Длина нижнего зубного ряда	213	−134	305
Длина верхнего зубного ряда	−163	−277	−255
Высота челюсти	−049	018	455
Ширина хоан	−186	162	258
Наибольшая ширина черепа	−509	−233	878
Ширина надглазничных отростков	363	369	−286
Собственное число	2,429	0,866	0,081
Доля дисперсии, %	79,1	25,7	2,4
Критерий Уилкса (Λ)	0,145	0,496	0,925
Уровень значимости	< 0,001	< 0,001	>> 0,05

выявить наиболее устойчивые различия, которые можно, опираясь на взаимное расположение центроидов выборок (рис. 4.3), интерпретировать в основном как различия между полами.

Действительно, на рисунке видно, что если опустить проекции центроидов на первую дискриминантную ось, то крайнее левое положение займут самки обеих групп, а крайнее правое — самцы. Очевидно также, что вдоль первой дискриминантной оси проявляются и размерные различия: центроиды групп наиболее крупных по размерам черепа лисиц располагаются правее, в области положительных значений. На вторую дискриминантную ось приходится 25,7 % дисперсии. Как видно на рисунке, наибольшие межгрупповые различия вдоль этой оси проявляются между ручными и дикими лисицами, т. е. связаны с эффектом доместикации. Наибольший вклад в дискриминацию формы и размеров черепа ручных и диких лисиц вносит сочетание различий по общей длине черепа, а также межглазничной и заглазничной его ширине. Таким образом, различия вдоль первой оси можно интерпретировать как проявление «полового диморфизма», а ортогональную компоненту различий вдоль второй оси рассматривать как «эффект доместикации».

Рис. 4.3. Дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти сеголеток серебристо-черных лисиц.

Центроиды выборок: 1 — ручные самцы, 2 — ручные самки, 3 — дикие самцы, 4 — дикие самки.

В итоге проведенного краниометрического сравнения двух генетически различных стоков лисиц можно заключить, что устойчивые фенотипические свойства, связанные с эффектом доместикации, у сеголеток лисиц проявляются несколько слабее, чем половой диморфизм, уходя на второй план. Дисперсия, связанная с половым диморфизмом, по своей величине приблизительно в три раза превышает дисперсию, обусловленную результатами процесса доместикации. Межгрупповые направления изменчивости, связанные с проявлением полового диморфизма и эффекта доместикации, не только не совпадают, но и оказываются в значительной мере независимыми, так как векторы изменчивости почти ортогональны друг другу (коэффициент корреляции между осями близок к нулю). Поскольку при дискриминантном анализе сильно варьирующие и нестабильные признаки уходят на второй план, кажущееся противоречие в том, что при одномерном анализе признаки, которые в большей степени отражают своеобразие ручных лисиц, связаны и с проявлением полового диморфизма, можно объяснить тем, что именно эти признаки являются и крайне нестабильными. В целом ручные лисицы отличаются от диких не только несколько большими размерами черепа, но, главное, его специфическими пропорциями.

Особый аспект сравнения представляет оценка надежности классификации на основе результатов дискриминантного анализа, т. е. правильности отнесения особей к той или иной группе лисиц (табл. 4.3). Из таблицы видно, что все четыре сравниваемые группы четко различаются между собой. Надежность классификации отдельных особей по значениям дискриминантных функций оказалась достаточно высокой, так как безошибочно распознается 97,3 % особей, принадлежащих к группе ручных самцов, 79 — к группе ручных самок, 84,9 — диких самцов и 75 % — диких самок. Таким образом, краниометрические различия между ручными и дикими серебристо-черными лисицами достаточно велики и стабильно проявляются, устойчиво характеризуя каждую генетически своеобразную группу.

Из рис. 4.3 видно также, что в данном случае ситуация противоположна той, которая наблюдалась на поздней эмбриональной стадии. Доместици-

Таблица 4.3
Результаты оценки правильности классификации особей по группам серебристо-черных лисиц на основе дискриминантных функций, %

Исходная группа	Предполагаемая группа				Число особей в исходной группе
	1	2	3	4	
1. Ручные самцы	97,3	0,0	2,7	0,0	37
2. Ручные самки	2,6	79,0	2,6	15,8	38
3. Дикие самцы	9,1	3,0	84,9	3,0	33
4. Дикие самки	0,0	16,7	8,3	75,0	36

рованные лисицы по форме и размерам черепа крупнее одноименных групп диких лисиц. Самые большие размеры имеет череп ручных самцов, а самым мелким черепом обладают дикие самки серебристо-черных лис. Направление изменений пропорций черепа, обусловленных фактором доместикации, ортогонально вектору различий в форме черепа, связанных с полом, т. е. в отличие от поздней стадии эмбриогенеза на этом этапе развития изменение пропорций черепа не связано с полом. Однако оба указанных направления межгрупповых различий положительно коррелируют с общими размерами животных и их возрастом. Это означает наличие полового диморфизма у лисиц обеих групп (большие размеры самцов), а также уже отмеченный факт бóльших размеров доместицированных лисиц по сравнению с дикими. Для отдельно взятой нижней челюсти картина дискриминации практически та же, что и для промеров всего черепа. Уменьшение относительной и абсолютной длины нижнего зубного ряда у ручных лисиц, которое в наибольшей степени бросается в глаза как одно из морфологических последствий доместикационного процесса, может быть отнесено к разряду обычно наблюдающихся при одомашнивании морфологических эффектов: редукции отдельных структур и органов [Боголюбский, 1959, 1972]. Тот факт, что различия между ручными и дикими лисицами затрагивают не столько абсолютные размеры, сколько пропорции, указывает на глубинную генетическую перестройку в ходе морфогенеза, так как пропорции, т.е. форма, генетически более строго определены, чем общие размеры, часто зависящие от трофических причин [Atchley et al., 1981]. Все это говорит о том, что генетические преобразования при искусственном отборе лисиц по поведению в сторону снижения порога агрессивности затронули морфогенез и проявились в существенных изменениях структуры черепа этих животных.

В итоге проведенного морфометрического сравнения двух групп лисиц по краниологическим признакам черепа от поздних стадий эмбриогенеза до стадии постнатального развития, предшествующей репродуктивной фазе, можно заключить следующее. Резкая смена скоростей роста и формирования структуры черепа у доместицированных лисиц от более медленной в пренатальный период, чем у группы диких лисиц, до более ускоренной в предрепродуктивный этап постнатального развития указывает на типичный случай гетерохронии. На схеме, иллюстрирующей это явление, видно, как разные

скорости роста и развития сравниваемых групп на разных этапах онтогенеза приводят к резким различиям между доместицированными и дикими животными в размерах, а также, несомненно, и в пропорциях черепа. Разные аллометрические зависимости роста по ряду промеров черепа у экспериментальных стоков лисиц были обнаружены Л. Н. Трут с соавторами [Трут и др., 1991б]. Таким образом, наблюдаемые нами различия в размерах и пропорциях черепа между доместицированными и дикими лисицами несомненно связаны с явлением гетерохронии морфогенетического процесса.

4.2. Фенетический анализ

Доместикация лисиц, как было показано ранее, затронула морфогенетические процессы, привела к преобразованиям в структуре черепа и, следовательно, неизбежно должна была затронуть и неметрические признаки скелета и проявиться в изменении частот их дискретных вариаций — фенов. Для проведения фенетического анализа необходимо было использовать достаточно большую «выборку признаков», которая позволила бы выявить тонкие различия в организации феногенеза при доместикации. Детальный поиск аберрантных структур на черепе ручных и недоместицированных серебристо-черных лисиц позволил обнаружить 66 фенов неметрических пороговых признаков черепа, классификация которых была устойчивой (см. рис. 2.3, табл. 4.4). Они представляют собой различные мелкие отклонения в строении черепа и нижней челюсти, включая появление или редукцию отдельных костных структур и зубов, наличие дополнительных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, и другие вариации. По каждому признаку использовали фены двух состояний (присутствие той или иной дискретной аберрации или ее отсутствие в фенотипе).

Предварительно был проведен анализ связи признаков с размерами. Из литературных данных по разным видам млекопитающих известно, что связь проявления фенов с размерами, как правило, указывает на высокую зависимость их проявления в фенотипе от среды [Berry, Searle, 1963; Grüneberg, 1963]. Выборки диких и ручных лисиц подразделялись по кондилобазальной длине на две группы каждая: «мелких» (значения промера ниже среднего арифметического) и «крупных» (значения выше среднего) животных. Сравнение частот фенов крупных и мелких лисиц выявило в группе ручных животных девять признаков (13,6 % от общего их числа), а в группе диких — семь признаков (10,6 %), которые значимо отличаются по встречаемости. Лишь по трем признакам: 7 (заднее боковое предчелюстное отверстие), 12 (верхнее верхнечелюстное отверстие) и 49 (ость на орбитальной вырезке), различия в этих группах совпадают. Таким образом, лишь небольшой процент признаков связан с размерами черепа и не может существенно проявиться на оценках фенетических дистанций.

Требования к несмещенности оценок фенетических дистанций предусматривают необходимость исключать высокую корреляцию признаков друг с другом для того, чтобы информация не дублировалась в ходе расчетов. Однако связь признаков друг с другом нами не оценивалась, поскольку прак-

Таблица 4.4

Встречаемость фенов неметрических признаков черепа и нижней челюсти у сравниваемых групп серебристо-черных лисиц, %

Признак	Ручные		Дикие	
	Самцы $n = 74$	Самки $n = 76$	Самцы $n = 72$	Самки $n = 66$
1	2	3	4	5
1	36,00	40,27	49,20	57,35
2	55,26	59,72	42,85	63,38
3	72,36	62,50	51,56	46,47
4	72,36	54,16	59,37	66,19
5	39,47	48,61	31,25	39,43
6	14,49	24,28	20,63	11,26
7	44,73	48,61	38,09	28,37
8	18,18	18,91	15,62	20,27
9	41,55	36,48	23,43	32,43
10	28,20	17,56	18,75	9,45
11	90,90	82,43	85,93	90,41
12	71,79	68,91	56,25	43,83
13	30,76	27,02	31,25	26,02
14	46,15	28,37	35,93	56,16
15	35,83	31,08	54,68	36,98
16	55,12	43,24	35,93	39,72
17	82,05	72,97	87,5	71,23
18	35,89	27,02	34,37	45,20
19	0,00	0,00	3,12	2,73
20	8,97	9,45	34,37	20,54
21	22,58	26,86	27,58	26,76
22	20,89	22,05	40,98	29,57
23	62,85	36,23	29,03	26,76
24	16,00	32,39	22,22	25,71
25	3,89	2,70	4,68	5,47
26	25,64	18,91	15,62	8,21
27	2,56	10,81	23,43	17,80
28	65,38	63,51	68,75	60,81
29	79,48	79,72	79,68	77,02
30	21,78	22,97	35,93	35,13
31	78,94	75,67	81,25	74,32
32	57,69	72,97	57,81	72,97
33	5,26	10,81	17,81	9,45
34	21,06	9,45	6,25	5,40
35	27,63	20,27	39,06	31,08
36	65,78	60,81	65,62	56,75

Окончание табл. 4.4

1	2	3	4	5
37	13,15	21,62	23,43	33,78
38	48,68	51,35	48,43	62,16
39	23,07	18,91	21,87	14,86
40	16,25	6,75	10,93	9,45
41	29,48	21,62	10,93	9,45
42	5,12	6,75	3,12	0,00
43	7,69	4,05	7,81	10,81
44	0,00	0,00	6,25	1,35
45	23,07	28,37	45,31	58,10
46	2,56	10,81	6,25	1,35
47	57,69	37,83	56,25	48,64
48	20,51	13,51	23,43	13,51
49	30,76	37,83	32,81	29,72
50	69,23	60,81	75,00	72,97
51	1,28	4,05	3,12	2,70
52	48,71	52,70	57,81	49,31
53	16,66	10,81	15,62	24,65
54	36,36	30,13	33,87	33,78
55	44,87	43,24	67,18	54,79
56	74,35	71,62	73,43	65,75
57	29,48	21,62	42,18	41,89
58	5,12	8,10	15,62	21,62
59	3,84	9,45	7,81	10,81
60	91,02	97,29	96,87	97,29
61	47,43	35,13	34,37	21,62
62	71,79	48,64	56,25	40,54
63	50,00	52,70	35,93	33,78
64	33,33	27,02	29,68	35,13
65	0,00	0,00	4,68	5,41
66	3,85	2,70	10,93	12,16

Примечание. Признаки см. с. 37.

тически во всех известных нам литературных источниках подчеркивается отсутствие таковой по подавляющему большинству неметрических признаков у лисицы [Sjøvold, 1973, 1977].

Особый интерес представляло фенетическое сравнение выборок по полу, так как ранее были обнаружены различия в проявлении полового диморфизма по морфометрическим особенностям черепа лисиц. Попарное сравнение частот фенов у ручных и диких животных разного пола показало, что по целому ряду признаков проявляются достоверные различия. У ручных самцов достоверно чаще встречаются признаки 4, 14, 23, 32, 47, 62, но реже 24, 27, 34, 46, тогда как у диких самцов значимо чаще встречаются признаки

15, 17, но реже 2, 14. Совпадает лишь признак 14, но у ручных животных он преобладает у самцов, а у диких лисиц, наоборот, у самок. Таким образом, различия между полами выражены по очень небольшому числу признаков, причем, по-видимому, носят случайный, ненаправленный характер.

Примечательно, что уровень фенетических дистанций между самками и самцами, оцененный по всему комплексу признаков, также весьма невысок и сопоставим с величиной обычных фенетических различий между смежными поселениями в одной популяции у различных видов млекопитающих на сплошном участке ареала [Berry, Jakobson, 1975; Васильев, 1984; Васильев и др., 2000]. Фенетическая дистанция между ручными самцами и самками, как и между дикими, мала и составляет в первом случае 0,015± ±0,005, а во втором — 0,009±0,005.

Таким образом, смещение оценок за счет половых различий крайне невелико, хотя у ручных животных фенетическая дистанция между самцами и самками и оказывается статистически значимой ($P < 0,05$). Результаты фенетического сравнения всех четырех групп животных приведены в табл. 4.5.

При сравнении диких и ручных лисиц видно, что величина фенетических дистанций как между самцами, так и между самками значительно превышает выявленный уровень половых различий, превосходя его в несколько раз (см. табл. 4.5). Самцы фенетически удалены друг от друга в несколько большей степени, чем самки, как это было выявлено и при многомерной краниометрической оценке. Фенетические дистанции в обоих случаях, которые характеризуют результаты доместикационного процесса, статистически достоверны. При сравнении полигонов А. С. Серебровского [1970], которые построены по 12 дающим наиболее весомый вклад в межгрупповые различия признакам, хорошо видно, что различия между доместицированными и дикими лисицами по частотам фенов велики, а различия между полами выражены в значительно меньшей степени (рис. 4.4).

Кластерный анализ фенетических дистанций, проведенный методом UPGMA, показал, что четко выделяются два кластера: один включает ручных лисиц обоих полов, а другой — обе группы диких животных (рис. 4.5). Верхний уровень иерархии в этом случае отражает средний фенетический эффект доместикации, который приблизительно составляет 0,05. Такая величина фенетических различий наблюдается обычно при сравнении смежных

Таблица 4.5

Фенетические дистанции между ручными и дикими серебристо-черными лисицами разных полов

Сравниваемая группа	1	2	3	4
1. Ручные самцы	–	0,015	0,054	0,072
2. Ручные самки	0,005	–	0,031	0,040
3. Дикие самцы	0,005	0,005	–	0,009*
4. Дикие самки	0,005	0,005	0,005	–

Примечание. Фенетические дистанции (MMD) приведены выше диагонали, а величины среднеквадратических отклонений (MSD) — ниже. * — различия статистически недостоверны.

Рис. 4.4. Полигоны Серебровского, построенные для сравниваемых экспериментальных групп серебристо-черных лисиц по наиболее контрастно различающимся частотам 12 неметрических признаков черепа, %. Отдельно приведены полигоны для самцов и самок каждого экспериментального стока лисиц.

Рис. 4.5. Кластерный анализ (UPGMA) фенетических дистанций (MMD — mean measure of divergence) между выборками экспериментальных групп серебристо-черных лисиц, вычисленных по частотам фенов 66 неметрических признаков черепа.

Номер групп см. табл. 4.5.

популяций на сплошном участке ареала или резко различающихся и удаленных поселений в одной и той же популяции. Следовательно, фенетические последствия процесса доместикации сопоставимы у серебристо-черных лисиц с уровнем, близким к масштабу популяционных различий. В отличие от результатов краниометрической оценки в этом случае половой диморфизм выражен по небольшому числу признаков и по своему масштабу значительно уступает эффекту доместикации. Нужно подчеркнуть, что с момента возникновения фенетики фенетические различия интерпретировались как косвенно характеризующие генетическое своеобразие сравниваемых групп [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, Ларина, 1985]. При этом, однако, предполагалось, что на следующем этапе должны последовать прямые генетические исследования. В нашем случае дикие и ручные лисицы представляют собой заведомо генетически разные стоки, генетическая специфика которых детально и многократно показана большим числом исследователей. Так как в возрастном отношении это практически одна и та же группа животных, которая выращивалась на одной и той же звероферме, то выявленные фенетические и краниометрические различия между ними в основном имеют генетическую, а не средовую природу. В итоге можно заключить, что у исследованных групп лисиц фенетические признаки в меньшей степени, чем краниометрические, сцеплены с полом и в большей степени отражают процесс доместикации. Обе системы признаков — количественные и качественные — дополняют друг друга и дают более полное представление об эффекте доместикации, проявляющемся в изменении строения и развития черепа лисиц, чем если использовать их по отдельности.

Особый интерес представляет возможность сравнить уровни фенетических различий, полученных при сопоставлении природных уральских популяций обыкновенной лисицы с доместицированными североамериканскими серебристо-черными лисицами, которые, как известно, относятся к единому политипическому виду *Vulpes vulpes* L. С этой целью фенетические дистанции были вычислены между всеми сравниваемыми основными группами лисиц с учетом их пола, включая природные выборки обыкновенной лисицы и группы лисиц экспериментальной зверофермы: «ручных» и «диких» (табл. 4.6).

Из таблицы хорошо видно, что все группы серебристо-черных лисиц в фенетическом отношении в значительной степени отличаются от всех природных уральских популяций, причем независимо от пола ручные животные более удалены от природных популяций обыкновенной лисицы, чем «дикие». Последнее может быть истолковано в пользу направленного характера фенетических преобразований в сторону наибольшего проявления черт доместикации, которые должны были усилиться в ходе искусственного отбора по поведению и, следовательно, максимально быть выражены именно у ручных лисиц.

Более наглядны результаты кластерного анализа, проведенного на основе этой матрицы фенетических дистанций (рис. 4.6). Четко выделяются два больших кластера. Один включает все группы доместицированных серебристо-черных лисиц, а второй — все природные популяции уральских

Таблица 4.6
Сравнение масштаба фенетических дистанций между группами доместицированных и природных лисиц (MMD × 1000)

Выборка	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Ручные самцы	–	15	54	72	312	326	263	315	257
2. Ручные самки	5	–	31	40	337	324	256	324	256
3. Дикие самцы	5	5	–	9	232	246	190	241	205
4. Дикие самки	5	5	–	–	244	235	189	252	207
5. Самцы, Свердловская обл.	5	5	5	5	–	20	56	79	92
6. Самки, Свердловская обл.	6	6	6	6	6	–	45	68	63
7. Самцы, Челябинская обл.	5	5	5	5	5	6	–	14	41
8. Самки, Челябинская обл.	5	5	6	5	5	7	6	–	68
9. Самки, Оренбургская обл.	5	5	5	5	5	6	5	5	–

Примечание. Среднеквадратические отклонения приведены под диагональю (MSD × 1000).

лисиц. Уровень их фенетического обособления достаточно высок и составляет 0,265. Такие значения фенетических дистанций характерны обычно при сравнении резко дифференцированных популяций животных, принадлежащих к разным генетическим линиям и даже разным подвидам [Васильев и др., 2000]. Тот факт, что между двумя формами лисиц обнаружен такой уровень различий, не удивителен, так как они действительно принадлежат исходно к двум разным подвидам лисицы. Примечательно, что лисицы разных полов объединяются в иерархически самые низкие по уровню значений кластеры, которые имеют приблизительно один и тот же масштаб величин. Таким образом, уровень половых различий по комплексу фенетических признаков как у природных, так и у доместицированных лисиц в значительной степени совпадает. Самое интересное, на наш взгляд, заключается в том, что уровень фенетических, а следовательно, эпигенетических различий, возникших при искусственной доместикации лисиц,

Рис. 4.6. Кластерный анализ (UPGMA) фенетических дистанций (MMD) между выборками экспериментальных групп серебристо-черной и природных популяций уральской лисицы.

Все сравнения проведены с учетом половой принадлежности животных. В свердловской и челябинской популяциях уральской лисицы имеются выборки обоих полов, а оренбургская популяция представлена только выборкой самок (1—9 см. табл. 4.6).

приближается к уровню различий между природными уральскими популяциями лисиц. С одной стороны, это говорит о высокой степени произошедших в ходе доместикации феногенетических перестроек, а с другой, показывает, что искусственный отбор по поведенческим признакам за относительно небольшое число поколений может привести к дифференциации, которая соответствует уровню межпопуляционных различий у этого вида. Тем не менее, величина эпигенетических различий между дикими и ручными серебристо-черными лисицами в 4—5 крат меньше, чем между подвидами. Другими словами, масштаб преобразований при экспериментальной доместикации лисиц велик, но в данном случае не достигает уровня собственно микроэволюционных различий, т. е. различий между подвидами [Шварц, 1980]. Интересно, что независимо от половой принадлежности величина средних MMD-дистанций между группой доместицированных «ручных» и природными уральскими популяциями лисиц в среднем на 25 % больше, чем при таком же сравнении экспериментальной группы «диких» (рис. 4.7). Это говорит о том, что природные популяции уральских лисиц в феногенетическом отношении ближе к группе «диких», чем к группе «ручных». Следовательно, экспериментальная доместикация привела к изменению эпигенетической системы у «ручных» животных по сравнению с природными популяциями вида в специфическом направлении, которое не проявилось у экспериментальной группы «диких» лисиц.

Интерпретируя полученные результаты, можно полагать, что быстрая и направленная перестройка эпигенетической системы, сопоставимая с уровнем межпопуляционных различий, могла быть достигнута при искусственном отборе лишь при наличии в широком спектре морфогенетических траекторий исходной экспериментальной группы лисиц той альтернативы, которая ведет к формированию фенотипа неагрессивного животного. В ходе отбора произошло «накатывание» и «углубление» этой морфогенетической траектории [Шишкин, 1984а] или, по терминологии К. Уоддингтона [1964], креода, т. е. произошла реаранжировка и перестройка эпигенотипа. По нашим представлениям, каждая особь в популяции имеет сходный потенциальный спектр креодов и субкреодов, типичных для протекания морфогенеза в данной популяции. С этой точки зрения стремительная перестройка эпигенотипа всего за несколько по-

Рис. 4.7. Средние величины фенетических дистанций (MMD × 1000) сравниваемых экспериментальных групп серебристо-черных лисиц (с учетом половой принадлежности) от всех природных популяций уральских лисиц.

колений вполне объяснима. Одновременно этот случай может быть ключевым при объяснении быстрого формирования морфофизиологического разнообразия пород собак в историческое время. Продолжая эту мысль, можно предположить, что если эти преобразования связаны лишь с перестройкой функционирования эпигенотипа, то структурные молекулярно-генетические перестройки не должны быть велики. Действительно, во многих работах показано, что морфологическое разнообразие пород собак не сопровождается большими молекулярно-генетическими изменениями. Все это указывает на ограниченные возможности молекулярно-генетических перестроек за счет искусственного отбора, но одновременно, что эпигенетические изменения при этом могут быть чрезвычайно велики по результатам, проявляющимся в фенотипе. В принципе данный механизм искусственного отбора феноменологически весьма напоминает процесс акклиматизации и реакклиматизации, когда в течение нескольких первых поколений иммигрантов происходит быстрое адаптивное изменение и перенастройка морфогенеза, что, судя по характерным временам процесса, может быть осуществлено только при эпигенетической (регуляторной) перестройке [Васильев и др., 1999]. В дальнейшем идет медленное преобразование и отшлифовка морфогенеза у акклиматизированной группы организмов.

Мы полагаем в этой связи, что лишь в том случае, когда вновь приобретенные морфогенетические изменения будут осуществляться полностью автономно за счет глубокой молекулярно-генетической реаранжировки эпигенотипа и станут необратимыми, это морфогенетическое новшество можно рассматривать как микроэволюционное явление. В случае экспериментального стока ручных животных достигнутый эффект вполне можно приравнять к начальным этапам микроэволюционного процесса, однако еще не завершенного.

Регуляторный характер эпигенетических преобразований должен быть связан с изменением или рассогласованием скоростей тех или иных морфогенетических процессов. Обнаруженное нами явление гетерохронии в морфогенезе экспериментальных стоков лисиц является подтверждением этому. На рис. 4.8 схематично показано изменение скоростей роста черепа ручных и диких лисиц из экспериментальных стоков. Возможно, что явление гетерохронии, проявляющееся в начальном замедлении скорости развития и сохранении ювенильных черт на поздней эмбриональной стадии развития у ручных лисиц, ведет к их частичной педоморфизации. Не удивительно поэтому, что у многих ручных лисиц, несмотря на сравнительно большие размеры черепа, не формируются мелкие последние коренные зубы и относительно укорочены размеры нижней челюсти. В данном случае некоторое замедление скорости эмбрионального развития в группе доместицированных лисиц, а затем его ускорение в ранний постнатальный период неизбежно проявляется и в специфике расстановки эпигенетических порогов, обусловливающих проявление в фенотипе дискретных вариаций неметрических признаков у экспериментальных ручных и диких лисиц. Можно полагать, что новая эпигенетическая система, сформировавшаяся у ручных лисиц в результате искусственного отбора, обусловливает новую расстановку эпигене-

Рис. 4.8. Теоретическая схема изменения скоростей роста и развития черепа у животных двух экспериментальных стоков серебристо-черных лисиц на разных этапах пренатального и постнатального онтогенеза: эффект гетерохронии.

Стрелками указаны предполагаемые онтогенетические времена взятия сравниваемых выборок эмбрионов и сеголеток лисиц.

тических порогов и ограничений, что, в свою очередь, ведет к устойчивому проявлению измененных частот фенов пороговых неметрических признаков черепа и изменению его формы и размеров.

Таким образом, проведенный нами многомерный морфометрический и фенетический анализ показал, что искусственный отбор по особенностям поведения за сравнительно короткий срок (небольшое число поколений) по сравнению с характерным временем микроэволюционных перестроек (сотни поколений) привел к существенным и устойчивым краниологическим и феногенетическим преобразованиям у экспериментальной группы лисиц, сопоставимым с величиной дифференциации смежных природных популяций уральских лисиц, но оказался, тем не менее, ниже уровня подвидовой дивергенции *Vulpes vulpes* L. Морфогенетическая перестройка приводит к гетерохронии роста и развития черепа в группе доместицированных лисиц и сопровождается педоморфизацией черепных структур. В свою очередь, изменение скоростей развития сопряжено с изменениями эпигенетической системы доместицированных животных, маркируемых изменением частот ряда неметрических пороговых признаков черепа. Примечательно, что в эпигенетическом отношении группа «ручных» лисиц оказалась существенно больше удалена от природных обыкновенных лисиц из уральских популяций, чем экспериментальная группа «диких» животных. Последнее указывает на специфическое направление морфогенетической перестройки, произошедшей при экспериментальной доместикации.

Глава 5

ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОТИПОВ КОРЕННЫХ ЗУБОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЛЕВОК ЧЕРЕЗ БИЛАТЕРАЛЬНУЮ АСИММЕТРИЮ ИХ ПРОЯВЛЕНИЯ

При изучении фенетической изменчивости полевок основное внимание обычно уделяется выделению и каталогизации фенов, подсчету частот и сравнению их в разных выборках [Большаков и др., 1980; Ларина, Еремина, 1982, 1988]. Гораздо реже анализируются взаимоотношения между самими фенами, а также системный характер их проявления в фенотипе [Васильев, 1996]. При системном подходе каждый фен рассматривается как элемент некоторой структуры, положение которого по отношению к другим фенам не случайно, а строго определено внутренними закономерностями морфогенеза. Эти закономерности можно выявить, исследуя билатеральную асимметрию фенетических признаков.

Отклонения от точной симметрии возникают как в результате нормального развития в случае направленной асимметрии, так и вследствие неспособности особи полностью компенсировать средовые и генетические нарушения развития в случае флуктуирующей асимметрии. Тем не менее в обоих случаях неодинаковая реализация парных признаков с двух сторон одной и той же особи представляет собой конечные стадии возможных вариантов морфогенеза на основе одной программы развития. Это дает возможность на популяционном уровне по частотам совместной встречаемости фенов судить о структуре их морфогенетической близости.

Впервые этот подход применен для выявления естественной системы переходов между билатеральными композициями фенов овального отверстия черепа прометеевой полевки [Васильев, 1996]. Нами изучены структуры фенетической изменчивости морфотипов коренных зубов M_1 и M^3 полевки-экономки на основании статистического анализа частот их билатеральной встречаемости в популяции.

При оценке половозрастных особенностей морфотипической изменчивости полевки-экономки вся выборка была разбита на соответствующие группы (самцы: juv, n = 14; sad, n = 128; adu, n = 144; sen, n = 60; самки: juv,

n = 15; sad, n = 115; adu, n = 105; sen, n = 20) и для каждой из них были вычислены частоты морфотипов M_1 и M^3 и доли особей, асимметричных по каждому зубу. Достоверной разницы ни по частотам морфотипов, ни по долям асимметричных особей между этими группами обнаружено не было. Таким образом, морфотипы жевательной поверхности коренных зубов исследуемой популяции полевки-экономки не имеют половозрастной специфики, что дает основание для объединения выборок при последующем анализе структуры морфотипической изменчивости.

Между показателями асимметрии M_1 и M^3 не обнаружено достоверной корреляции (r = 0,019, n = 710). Следовательно, асимметрия по каждому зубу в ходе морфогенеза возникает независимо одна от другой. Возможно, это связано с разновременной закладкой этих зубов (M_1 прорезается первым, а M^3 — последним). Однако отсутствие статистической связи между показателями асимметрии M_1 и M^3 означает, что не выявлено общей причины, способствующей проявлению асимметрии одновременно по обоим признакам. Таким образом, наши результаты согласуются с результатами авторов, не находящих корреляции между проявлениями асимметрии по разным признакам [Van Valen, 1962; Mason et al., 1967; Patterson, Patton, 1990; Акимов и др., 1990; Leamy, 1992; Kimball et al., 1997].

По данным И. В. Ереминой [Европейская... полевка, 1981], доля полностью симметричных особей по рисунку жевательной поверхности моляров в разных популяциях рыжей полевки колеблется от 53,3 до 93 %. В исследованной телецкой популяции полевки-экономки доля асимметричных пар морфотипов жевательной поверхности зубов составила 29,5 % для M_1 и 26,2 % — для M^3.

Далее в таблицах сопряженности были проанализированы нарушения билатеральной симметрии встречаемости одних и тех же пар морфотипов в прямом и обратном порядке.

Так, пара морфотипов 2K5—1K5 (первым приводится морфотип справа) встретилась 85 раз (табл. 5.1), тогда как обратная пара 1K5—2K5 — всего 33 раза. Различия высоко достоверны (t = 5,1, n = 714, P < 0,001). Пара 2K6—2K5 — 17 раз, а пара 2K5—2K6 — всего один раз (t = 4,4, n = 714, P < 0,001). Число остальных пар ниже диагонали равно 56, выше — только 18 (t = 4,7, n = 714, P < 0,001). Так как морфотипы в таблицах упорядочены фактически по их сложности, то это означает, что с правой стороны челюсти достоверно чаще встречаются более сложные морфотипы M_1.

Аналогична, хотя и не так ярко выражена, ситуация с M^3 (табл. 5.2). Сумма пар морфотипов ниже диагонали 113, выше — 73 (t = 3,16, n = 720, P < 0,01). Точно так же справа достоверно чаще встречаются более сложные морфотипы M^3. Таким образом, по обоим зубам M_1 и M^3 имеется направленная асимметрия.

Направленная асимметрия морфотипов жевательной поверхости зубов была отмечена ранее и для других видов полевок [Еремина, 1974; Смирнов, Бененсон, 1980; Малеева, 1982].

Далеко не случайным оказалось и расположение морфотипов M_1 на плоскости первой и второй главных компонент (71,4 % общей изменчиво-

Таблица 5.1

Совместная встречаемость морфотипов M_1 с правой и левой сторон нижней челюсти

Правая	Левая													
	1K4	1K5	1K6	2K4	2K5	2K6	2K7	3K5	2M3	2M4	3M3	3M4	4M4	Σ
1K4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1K5	0	190	3	0	33	0	0	0	1	0	0	0	0	227
1K6	0	12	18	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	35
2K4	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
2K5	2	85	1	2	244	1	0	0	4	0	0	0	0	339
2K6	0	4	9	0	17	25	0	0	3	1	0	0	0	59
2K7	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
3K5	0	2	0	0	5	0	0	4	0	0	0	0	0	11
2M3	0	2	0	0	11	1	0	0	16	0	0	0	0	30
2M4	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	0	5
3M3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
3M4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
4M4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Σ	2	296	31	5	314	32	1	4	25	3	1	0	0	714

Таблица 5.2

Совместная встречаемость морфотипов M^3 с правой и левой сторон верхней челюсти

Правая	Левая																
	1A2	1A3	2A2	2A3	0B2	0B3	1B2	1B3	2B3	0C1	1C1	1C2	0E1	0E2	1E1	1Y3	Σ
1A2	14	1	2	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
1A3	0	4	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
2A2	1	0	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
2A3	0	1	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6
0B2	7	0	0	0	312	8	24	4	0	0	1	0	1	0	0	0	357
0B3	0	1	0	0	16	38	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	68
1B2	1	0	0	1	48	3	98	4	0	1	2	0	0	0	0	0	158
1B3	0	0	0	0	5	10	8	45	0	0	0	0	0	2	0	0	70
2B3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0C1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4
1C1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	6	0	0	0	0	0	8
1C2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	3
0E1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	4
0E2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	4
1E1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
1Y3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Σ	24	7	6	6	389	61	136	68	0	3	9	2	5	4	0	0	720

Рис. 5.1. Расстояние Кавалли-Сфорца между морфотипами M_1 в проекции на плоскость первых двух главных компонент.

сти). Прослеживаются два гомологичных ряда, различающихся наличием или отсутствием дополнительного зубца на лингвальной стороне передней непарной петли: 1K6—2K6—2M4 и 1K5—2K5—2M3 соответственно (рис. 5.1). Усложнение параконидного отдела в этих двух рядах происходит одинаково — сначала образуется входящий угол на лабиальной стороне зуба, а затем происходит обособление еще одного треугольника с лингвальной стороны и число замкнутых полей увеличивается на единицу; одновременно с обособлением треугольника уменьшается число зубцов на передней непарной петле. Начальным членом третьего ряда, очевидно, является морфотип 1K4. Несколько нарушает общую картину положение морфотипа 3K5. Однако, если учесть третью компоненту (14,1 % общей изменчивости), по которой морфотип 3K5 отстоит далеко от всех остальных морфотипов, то все становится на свои места (рис. 5.2). Исходя из общей схемы дифференциации жевательной поверхности [Поздняков, 1995], этот морфотип относится к другому способу усложнения передней непарной петли, не характерному для полевки-экономки и связанному с образованием дополнительного выступа на ее лабиальной стороне. Возможно, этим объясняется редкость этого морфотипа (встретился в семи парах, из них в шести — на правой стороне в сочетании с 1K5 и 2K5).

Рис. 5.2. Расстояние Кавалли-Сфорца между морфотипами M_1 в проекции на плоскость первой и третьей главных компонент.

Полученная схема взаимного расположения морфотипов на плоскости первой и второй главных компонент фактически является фрагментом более общей схемы трансформаций морфотипов M_1, разработанной А. А. Поздняковым [1995] на основании их внешнего сходства. Элементарными трансформациями этой схемы являются образование дополнительных зубцов на одной из сторон зуба и увеличение числа замкнутых полей. Однако одна схема получена статистическими методами на основании час-

тот встречаемости разных морфотипов с правой и левой сторон одной и той же особи, другая — на основании визуального сходства морфотипов. Таким образом, несмотря на различные принципы, на основании которых были построены эти две схемы, они совпали, из чего следует, что внешнее сходство морфотипов отражает их морфогенетическую близость.

Расположение морфотипов M^3 на плоскости первой и второй главных компонент (44,3 % общей изменчивости) также является неслучайным, хотя элементарных трансформаций больше и картина более многомерна (рис. 5.3).

Выделяются два основных класса морфотипов: А и В. Класс В может быть получен из класса А путем отчленения треугольника на лабиальной стороне зуба (1А2—0В2, 2А2—1В2, 1А3—0В3, 2А3—1В3). Схема отношений между парами аналогичных морфотипов одинакова. Так, ряды морфотипов 1А2—2А2 и 1А3—2А3; 0В2—1В2 и 0В3—1В3 характеризуются появлением у второго морфотипа дополнительного зубца на лабиальной стороне талонуса. Ряды (1А3—2А3, 0В3—1В3) отличаются от рядов 1А2—2А2, 0В2—1В2 наличием зубца на лингвальной стороне талонуса.

Морфотипы класса В трансформируются в морфотипы классов С и Е путем замыкания петель, происходящего двумя способами: 1) отчленением треугольника на лингвальной стороне зуба (0В2—0С1, 1В2—1С1); 2) отчленением двух противолежащих зубцов с образованием не треугольного, а ромбоидного замкнутого поля (1В2—0Е1, 1В3—0Е2). Следовательно, и у M^3 визуальная и морфогенетическая системы сходства морфотипов совпадают.

В чем состоит теоретическая и практическая значимость полученных результатов? Начиная с работы Г. Рерига и К. Бернера [Rörig, Börner, 1905], каждый исследователь, занимающийся изменчивостью коренных зубов поле-

Рис. 5.3. Расстояние Кавалли-Сфорца между морфотипами M^3 в проекции на плоскость первых двух главных компонент.

вок, вынужден опираться на какую-то систему морфотипов. Особенно остро проблема выбора системы морфотипов стоит у палеонтологов, у которых, как правило, нет другого материала для изучения, кроме ископаемых зубов. Естественно, любая подобная система строится на основании визуального сходства и различия морфотипов, которые каждый ученый выделяет по-своему, придавая бóльшую важность одним деталям строения зубов и меньшую — другим. Чаще всего работа по изучению изменчивости жевательной поверхности зубов ограничивается списком морфотипов, встретившихся у данного вида, и анализом частот их встречаемости. О взаимоотношениях морфотипов и структуре их изменчивости речь, за немногими исключениями, не идет.

Подход, реализованный в настоящей работе, позволяет подвести объективную морфогенетическую основу под любую визуальную классификацию морфотипов. Чем чаще встречаются морфотипы в паре один с другим у одних и тех же особей, тем больше шансов на то, что и у разных особей их генерирует одна и та же, генетически предопределенная программа развития [Васильев, 1996]. Многомерный статистический анализ частот билатеральной встречаемости морфотипов на большом эмпирическом материале позволяет настолько объективно, насколько объективны сами частоты, выявлять естественную систему близости между морфотипами и тем самым оценить относительную важность тех деталей строения зубов, которые легли в основу данной классификации.

Более того, система морфотипов M_1 у полевки-экономки фактически оказалась двумерной, а M^3 — трехмерной. А это означает, что морфогенетическая изменчивость совокупности морфотипов сильно ограничена и определяется, по-видимому, всего двумя-тремя факторами. Это полностью совпадает с неоднократно высказывавшимися в литературе взглядами, что, несмотря на дискретное проявление фенов, их изменчивость имеет количественную природу, а проявление носит пороговый характер [Grüneberg, 1963; Захаров, 1987; Васильев, 1988].

Координаты морфотипов в главных компонентах в первом приближении можно использовать как значения этих внутренних факторов. Более того, их можно приписать и каждой отдельной особи, и полученные новые признаки и их связи с другими признаками исследовать обычными методами многомерного статистического анализа. Само собой разумеется, что так можно изучать не только морфотипы коренных зубов, но и любые фенетические признаки, имеющие дискретное билатеральное проявление.

Глава 6
ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ В УСЛОВИЯХ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ СРЕДЫ

6.1. Изменчивость в связи с абиотическими факторами

По данным 15-летних исследований популяции *Clethrionomys gapperi* показано [Mihok, Fuller, 1981], что межгодовая изменчивость формы черепа перезимовавших самцов более успешно объяснялась влиянием абиотической среды, чем изменениями популяционной плотности. Первые три дискриминантные компоненты краниометрической изменчивости коррелировали с температурой соответственно в период осеннего замедления роста, под снегом в середине зимы и весеннего периода быстрого роста. Кроме того, ими обнаружена достоверная корреляция между третьей дискриминантной компонентой изменчивости формы черепа и приростом численности популяции на следующий год.

Можно также отметить работы А. Бейкера с соавторами [Baker et al., 1978] и Дж. Оуэна [Owen, 1989], установивших значимые множественные корреляции между климатическими компонентами и компонентами морфологии черепа у полярного зайца (*Lepus arcticus*) и белоногого хомячка (*Peromiscus leucopus*). Результаты, по их мнению, могут отражать терморегуляторные адаптации, хотя возможны и другие объяснения [Patton, Brylski, 1987; Owen, 1989], например, увеличение размеров может отражать обилие и качество ресурсов, стабильность кормовой базы.

Интенсивность осадков положительно коррелировала с ростом животных [Sauer, Slade, 1986]. При низких температурах могут меняться пропорции скелета [Lee et al., 1969, цит. по Мина, Клевезаль, 1976] и особи достигают больших размеров. Изменчивость формы черепа копытных леммингов (*Dicrostonyx*) также коррелировала с зимними температурами обитания [Eger, 1995]. Зависимость формы черепа от температуры регистрируется и в достаточно оптимальных условиях среды [Pearson, 1994]. В некоторых случаях изменение морфологических параметров (например, отношение длина/вес) под влиянием абиотических факторов (погода за январь—май) может указывать на физиологическое состояние животных [Heikura, 1977].

Исследование влияния абиотических факторов на морфологическую изменчивость проведено на сеголетках полевки-экономки (прителецкая тай-

га) и водяной полевки (барабинская лесостепь). Первая главная компонента краниометрической изменчивости полевки-экономки, как уже неоднократно отмечалось, характеризует линейный рост черепа (компонента общих размеров). Вклады признаков во вторую главную компоненту (см. табл. 3.3) позволили интерпретировать ее как компоненту, характеризующую фенотипическую изменчивость, вызванную различиями в скорости роста сеголеток (компонента скорости роста). Третья главная компонента является отражением изменчивости, вызванной процессом формирования дефинитивного облика черепа, связанного с образованием гребней в затылочной и межглазничной области, что сопровождается уменьшением относительной ширины и увеличением высоты черепа (компонента формирования дефинитивного облика). Подобная интерпретация краниометрических главных компонент следует также из анализа изменчивости территориально близкой чергинской популяции полевки-экономки (табл. 6.1).

Были вычислены коэффициенты корреляции первых трех компонент краниометрической изменчивости прителецкой популяции полевки-экономки со среднемесячными температурами сезона размножения (с марта по август). Изменчивость общих размеров черепа с температурой не коррелировала (табл. 6.2). Аналогичный результат — отсутствие вклада общих размеров

Таблица 6.1

Матрица корреляций (×1000) главных компонент краниометрической изменчивости чергинской популяции полевки-экономки с признаками

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	768*	269	278*
Общая длина	983*	−088	−027
Кондилобазальная длина	984*	−085	−033
Длина лицевой части	950*	−169	−088
Длина мозговой части	934*	008	043
Межглазничная ширина	252	781*	−007
Длина верхней диастемы	925*	−213	063
Длина верхнего ряда коренных зубов	776*	−126	−273
Скуловая ширина	937*	044	−086
Наибольшая ширина	913*	060	−047
Ширина мозговой камеры	496*	456*	−166
Высота мозговой части	771*	216	263
Высота от верхнего края затылочного отверстия	558*	−077	711*
Основная длина	975*	−117	−020
Длина носовых костей	863*	−091	−086
Длина твердого неба	916*	−181	−055
Ширина между верхними рядами коренных зубов	697*	178	−289*
Собственное число, %	68,9	6,70	5,14

* $P < 0{,}001$.

Таблица 6.2
Коэффициенты корреляции главных компонент краниометрической изменчивости полевки-экономки и среднемесячных температур марта—июля

Главная компонента	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль
I	0,105	0,084	0,150	0,037	0,095
II	−0,257*	0,246*	0,130	−0,145	−0,025
III	0,232*	−0,0047	0,065	0,0012	0,055

* $P < 0{,}001$.

в морфологические различия популяции между годами — получен Михоком и Фуллером [Mihok, Fuller, 1981].

Зависимость от температуры конкретных месяцев продемонстрировали вторая и третья главные компоненты (см. табл. 6.2). Вторая компонента — от температуры марта и апреля, третья — от среднемартовских температур. С понижением температуры марта в год отлова (рис. 6.1) происходит смещение годовых выборок в направлении бóльших значений второй компоненты, или, согласно интерпретации последней, — в сторону бóльшей скорости роста сеголеток. Увеличению скорости роста способствует более теплый апрель (см. табл. 6.2). Годам с относительно низкими мартовскими температурами соответствуют относительно меньшие значения третьей главной компоненты, что характеризует замедление темпов развития гребневидных структур черепа у сеголеток [Ковалева, Фалеев, 1994; Ковалева, 1999].

Таким образом, температуры марта—апреля оказывают влияние на морфоблик полевок текущего года рождения. Размножение данного вида на Алтае обычно начинается во второй половине апреля [Юдин и др., 1979] с некоторыми отклонениями в ту или иную стороны. Но даже в самые благоприятные годы в марте сеголетки в популяции отсутствуют. Это означает, что имеет место непрямое влияние ранневесенних температур на структуру черепа сеголеток полевки-экономки.

Рис. 6.1. Зависимость краниометрической изменчивости полевки-экономки по второй главной компоненте от температуры марта ($r = -0{,}26$; $P < 0{,}001$).

В ходе анализа коэффициентов корреляции компонент с метеофакторами и численностью популяции водяной полевки также обнаружилось, что первая и вторая компоненты краниометрической изменчивости дос-

товерно и приблизительно одинаково коррелируют практически с одним и тем же набором признаков: температурами января и апреля, осадками июня—июля. Вероятно, это обусловлено наличием общей составляющей в каждой из компонент, реагирующей на динамику условий внешней среды. Чтобы выделить ее явным образом, была осуществлена стандартная процедура — поворот на равный от обеих осей угол и получение новых осей — Ia и IIa соответственно. Для новых осей рассчитаны вклады признаков (табл. 6.3, 6.4).

Их анализ дает основание утверждать, что компонента Ia по своему смыслу также является размерно-возрастной, причем возрастная составляющая в максимальной степени извлечена из первых двух компонент, так как увеличенным размерам черепа сеголеток сопутствует меньшая межглазнич-

Таблица 6.3
Вклады краниометрических признаков (×1000) самцов сеголеток водяной полевки в I—III и Ia, IIa компоненты

Признак	Главная компонента				
	I	II	III	Ia	IIa
Высота от барабанных камер	217	039	214	126	181
Общая длина	243	−071	−082	222	122
Кондилобазальная длина	243	−067	−092	219	124
Длина лицевой части	241	−053	−053	208	133
Длина мозговой части	209	−082	−152	206	090
Межглазничная ширина	047	898	−018	−602	668
Длина верхней диастемы	237	−059	−126	209	126
Длина верхнего ряда коренных зубов	201	071	002	092	192
Скуловая ширина	240	015	−010	159	180
Наибольшая ширина	235	−001	−026	167	165
Ширина мозговой камеры	203	249	−033	−033	320
Высота мозговой части	213	017	182	139	163
Высота от верхнего края затылочного отверстия	161	−074	882	166	062
Основная длина	237	−043	−128	198	137
Длина носовых костей	217	−146	−100	257	050
Длина твердого неба	235	−038	−152	193	139
Ширина между верхними рядами коренных зубов	184	254	022	−049	310
Длина нижней челюсти от сочленовного отростка	239	−043	−032	199	139
Длина нижней челюсти от углового отростка	230	−063	−080	207	118
Высота восходящей ветви нижней челюсти	237	−037	−075	194	141
Наибольшая высота в средней части	224	020	148	144	173
λ, %	78,0	5,18	3,14	41,6	41,6

Таблица 6.4
Вклады краниометрических признаков (×1000) самок сеголеток водяной полевки в компоненты I—III и Ia, IIa

Признаки	Главная компонента				
	I	II	III	Ia	IIa
Высота от барабанных камер	227	110	−127	083	238
Общая длина	252	−063	−037	223	134
Кондилобазальная длина	252	−066	−063	225	132
Длина лицевой части	247	−057	103	215	134
Длина мозговой части	205	−085	−386	205	085
Межглазничная ширина	016	891	−204	−619	641
Длина верхней диастемы	244	−063	−101	217	128
Длина верхнего ряда коренных зубов	192	067	463	088	183
Скуловая ширина	246	155	−019	064	284
Наибольшая ширина	238	048	−056	134	202
Ширина мозговой камеры	198	303	048	−074	354
Высота мозговой части	207	−005	−151	150	143
Высота от верхнего края затылочного отверстия	142	002	531	099	102
Основная длина	190	−076	−090	188	081
Длина носовых костей	223	−121	−078	243	072
Длина твердого неба	240	−066	−067	216	123
Ширина между верхними рядами коренных зубов	185	202	462	−012	274
Длина нижней челюсти от сочленовного отростка	245	−056	021	213	134
Длина нижней челюсти от углового отростка	231	−061	008	206	120
Высота восходящей ветви нижней челюсти	243	−195	−037	310	034
Наибольшая высота в средней части	230	021	−095	148	177
λ, %	72,2	5,4	3,8	38,8	38,8

ная ширина. Напротив, в компоненте IIa возраст присутствует в минимальной степени, так как вклады и размеров черепа, и межглазничной ширины положительны, а в максимальной степени присутствует изменчивость по скорости роста особей. Третья краниометрическая главная компонента водяной полевки, как и у полевки-экономки, характеризует становление дефинитивной структуры черепа, отражающееся на развитии гребней.

Достоверные корреляции краниометрических компонент IIa и III обнаружены с многолетними колебаниями среднемесячных температур и количества осадков (табл. 6.5). При этом компонента IIa краниометрической изменчивости обоих полов (компонента скорости роста) демонстрирует зависимость от комплекса метеофакторов, включающего среднемесячные температуры января, апреля и количество осадков июня—июля. Согласно интер-

Таблица 6.5
Коэффициенты корреляции* главных компонент IIa и III самцов и самок водяной полевки с абиотическими факторами

ГК	r		Фактор
	Самцы	Самки	
IIa	−0,280	−0,291	Температура января
	−0,275	−0,275	Температура апреля
	0,199	0,290	Количество осадков июня
	0,210	0,320	Количество осадков июля
III	0,164	0,245	Температура марта
	0,157	0,289	Температура февраля
	0,222	0,158	Температура июня
	0,353	0,413	Температура июля
	0,257	0,340	Количество осадков января
	0,264	0,397	Количество осадков февраля
	0,206	0,239	Количество осадков марта

* Для всех r — $P < 0{,}001$.

претации компонент, в годы с относительно низкими среднемесячными температурами января и апреля можно ожидать сдвига среднепопуляционного фенотипа сеголеток в сторону преобладания особей с относительно более высокой скоростью роста (отрицательная корреляция с главной компонентой IIa). Формированию подобного фенотипа сеголеток способствуют также обильные летние осадки.

Третья главная компонента обнаружила достоверные корреляции со среднемесячными температурами февраля, марта, июня, июля и количеством осадков (снега) в январе, феврале и марте. Следовательно, среднепопуляционный фенотип сеголеток в годы с относительно высокими среднемесячными температурами февраля и марта, а также обильными снегопадами января, февраля и марта смещается в сторону преобладания черепов с более выраженной гребневидной структурой (положительные корреляции с третьей главной компонентой). Эта тенденция усиливается в случае повышенных среднемесячных температур июня—июля (рис. 6.2).

Рис. 6.2. Зависимость краниометрической изменчивости сеголеток водяной полевки (самки) по третьей главной компоненте от температуры июля.

Таким образом, комплексы описанных метеофакторов способны сдвигать среднепопуляционный фенотип сеголеток водяной полевки как по оси изменчивости, отражающей их ско-

рость роста, так и по оси изменчивости, связанной со становлением дефинитивной структуры черепа.

Общим для обоих видов является увеличение скорости роста сеголеток, согласно интерпретации компонент, в годы с более низкими ранневесенними температурами. Наиболее вероятным механизмом влияния абиотических факторов на фенотипическую структуру популяции полевок представляется обусловленные ими колебания сроков начала весеннего размножения [Ковалева, Фалеев, 1994], хотя их корреляция с зимней температурой может показаться довольно неожиданной.

Хорошо известно, что сроки наступления весны являются одной из причин более раннего или более позднего начала размножения в популяциях водяных полевок [Пантелеев, 1968; Соломонов, 1980]. На обследуемой территории эти сроки могут колебаться в пределах двух-трех недель. Для рыжей полевки (Карелия) разница в отловах первых беременных самок может составлять месяц: третья декада апреля—двадцатые числа мая [Ивантер, Жигальский, 2000]. Относительно теплый, многоснежный конец зимы и раннее начало весны способствуют ускоренному росту и половому созреванию зимовавших полевок. Если в обычные годы начало массового размножения отмечается к середине мая, то в годы ранней весны оно приурочено к концу апреля. Появившиеся на свет к концу мая детеныши первых пометов попа-

Рис. 6.3. Распределение особей, отловленных в годы с наиболее низкой и наиболее высокой температурами марта, в пространстве краниометрических главных компонент.

Квадраты — особи отловлены при температуре выше −8 °С, кружки — ниже −12 °С.

Рис. 6.4. Зависимость доли асимметричных пар морфотипов M_1 в телецкой популяции полевки-экономки от среднемесячной температуры марта.

дают в относительно комфортные условия наступающего лета: теплые июнь и июль при большом количестве обводненных биотопов, образовавшихся за счет высокого уровня грунтовых вод вследствие многоснежной зимы. Комплекс этих благоприятных условий способствует нормальному росту и развитию полевок, а также формированию у них дефинитивной структуры черепа. Полевки подобного фенотипа, по-видимому, успешно размножаются и завершают свой жизненный цикл к концу лета. Речь идет о сеголетках первых пометов. Напротив, в условиях холодного января, мало отклоняющихся от средней многолетней температурах февраля—марта и холодного апреля размножение в популяции начинается с задержкой, смещаясь ближе к концу мая. Рожденные во второй половине июня детеныши вынуждены компенсировать высокой скоростью роста свое позднее рождение. Компенсационный рост (когда особи вначале растут медленнее, а потом догоняют или обгоняют контрольных) — явление достаточно известное в популяциях животных [Мина, Клевезаль, 1976]. Вероятно, высокая влажность последующих месяцев, а также более длинный фотопериод способствуют этому. В результате в отловах преобладают полевки с ювенильной формой черепа (с невыраженной гребневидной структурой).

Отрицательная корреляция компоненты скорости роста с температурой марта у полевки-экономки (см. табл. 6.2) также означает, что поздняя весна, смещая сроки размножения, способствует компенсационному увеличению скорости роста сеголеток, родившихся позже обычного. Более высокие температуры апреля способствуют этому. Особи поздних пометов не только быстрее растут, но и дольше сохраняют черты ювенильности, на что указывает более медленное развитие гребневидных структур черепа. Полевки, отловленные в годы с наиболее низкими и наиболее высокими температурами марта, хорошо разли-

Рис. 6.5. Зависимость доли асимметричных пар морфотипов M_1 в телецкой популяции полевки-экономки от второй главной компоненты краниометрической изменчивости.

чимы морфологически ($P < 0{,}001$) в пространстве главных компонент II и III (рис. 6.3).

Обнаружена отрицательная корреляция ($r = -0{,}58$; $n = 12$; $P < 0{,}05$) между среднемесячной температурой марта и асимметрией по M_1 полевки-экономки (рис. 6.4). Трактовка асимметрии как показателя той или иной нестабильности развития организма в целом или отдельных его систем означает, что задержка начала размножения, вызываемая холодной весной, приводит, кроме ускорения развития, еще и к большей его неустойчивости. Специальная проверка этого предположения показала положительную корреляцию ($r = -0{,}61$, $n = 13$, $P < 0{,}05$) между второй главной компонентой краниометрической изменчивости (отражающей изменчивость животных по скорости роста) и показателем асимметрии по M_1 (рис. 6.5).

Таким образом, влияние климатических факторов на краниометрическую изменчивость полевок осуществляется опосредованно: за счет смещения сроков начала весеннего размножения в популяции, результатом которого является изменение характера развития особей в ранний период постэмбрионального онтогенеза.

6.2. Изменчивость популяций млекопитающих в процессе динамики численности

6.2.1. Изменчивость морфометрических признаков

Несмотря на значительное количество конкурирующих гипотез, направленных на объяснение причинной обусловленности колебаний численности популяций (см., например, [Krebs, Myers, 1974; Чернявский, Ткачев, 1982; Heske et al., 1988; Lidicker, 1988; Жигальский, 1989; Садыков, Бененсон, 1992; Lindstrom et al., 2001]), факт качественного изменения популяций животных в процессе динамики численности считается бесспорным [Krebs, 1964; LeDuc, Krebs, 1975; Mallory et al., 1981; Bowen, 1982; Sauer, Slade, 1986; Евсиков, Мошкин, 1994; Hansson, 1995; Лидикер, 1999]. Однако далее мнения разделяются. В некоторых случаях регистрируемая фенотипическая изменчивость популяции во времени связывается с влиянием абиотических факторов среды или колебаниями кормовых условий в определенные периоды роста животных [Mihok, Fuller, 1981; Европейская... полевка, 1981; Lidicker, Ostfeld, 1991; Wolff, 1993]. В других предполагается, что в ходе многолетних колебаний численности отбираются генетически разнокачественные особи, адаптивные к различной плотности населения [Gaines, Krebs, 1971; Krebs, 1978; Шилов, 1991]. Сохраняется неясность в отношении характера изменчивости различных параметров.

Т. Андерсен и О. Виг [Andersen, Wiig, 1982] по эпигенетическим признакам не нашли генетических различий между особями *Lemmus lemmus* разных циклов. С. Михок и В. Фуллер [Mihok, Fuller, 1981] не обнаружили зависимости формы черепа полевок (*Clethrionomys gapperi*) от плотности популяции. Тогда как на многолетних (1978—1985 гг.) исследованиях популяции водяной полевки в Новосибирской области показана связь изменчивости

краниометрических признаков с плотностью [Ефимов, Галактионов, 1988]. Выборки перезимовавших особей, полученные в годы высокой численности популяции (представленные геометрическими центрами тяжести в пространстве дискриминантных компонент), достоверно отличались от выборок, полученных в годы низкой численности популяции.

Достаточно противоречивыми оказались результаты наблюдений за динамикой окраски шкурок полевок. Например, по одним данным доля визуально выделяемых меланистов увеличивается с возрастанием численности популяции [Кривошеев и др., 1983], а по другим — уменьшается [Николаева, 1978]. Также не однозначны данные, касающиеся изменения размеров животных. Имеются работы, свидетельствующие в пользу эффекта Читти [Chitty, 1952; Zimmerman, 1955; Chitty, Chitty, 1960; Krebs, Myers, 1974; Le-Duc, Krebs, 1975; Егоров, Желтухин, 1976; Otto, 1978; Boonstra, Krebs, 1979; Mallory et al., 1981; Чернявский, Ткачев, 1982; Lidicker, Ostfeld, 1991; Wolff, 1993] и противоречащие ему [Кошкина, 1967; Егоров, Желтухин, 1976; Giege, 1977; Myllymaki, 1977; Семенов, Судьбин, 1980; Fuller, 1985; Drost, Fellers, 1991; Lidicker, Ostfeld, 1991]. Несмотря на неоднозначность результатов, по-прежнему обсуждаются возможные причины эффекта Читти [Oli, 1999]. Лидикер и Остфелд [Lidicker, Ostfeld, 1991] показали, что крупные особи не занимают лучших местообитаний и не имеют преимуществ в период высокой численности, как то следует из модели Читти—Кребса, и заключили, что эффект Читти — следствие длительного периода благоприятных условий среды.

Изменчивость размеров. При исследовании размеров тела и черепа полевки-экономки из высокогорных местообитаний на юге Норвегии было установлено, что размер тела увеличивается от фазы роста к фазе пика (эффект Читти) и чем выше пик, тем более крупные размеры тела у полевок. Однако для размеров черепа аналогичной зависимости не выявлено [Markowski, Ostbye, 1992]. С. Михок и В. Фуллер [Mihok, Fuller, 1981] также не обнаружили зависимости размеров черепа от плотности популяции полевки Гаппера. По данным Дж. Кребса [Krebs, Wingate, 1985], из шести видов мелких грызунов лишь для одного отмечена корреляция размеров тела и размеров популяции. В подтаежной зоне Барабинской низменности в фазы подъема численности для водяной полевки отмечено увеличение массы тела перезимовавших особей [Евсиков, Мошкин, 1994]. В другой работе показано, что в одном цикле наблюдается направленное к фазе пика уменьшение, в другом — увеличение черепа водяной полевки [Галактионов, 1995]. В результате было высказано предположение о специфичности циклов численности.

У изученных нами видов мелких млекопитающих (красная, водяная, большеухая, лемминговидная полевки) отмечена связь размеров тела и черепа с динамикой численности популяции. Обычно это выражается в увеличении размеров особей в год перед пиком или в фазу пика, что неоднократно отмечалось в литературе. При этом может происходить увеличение темпов роста животных [Фалеев, 1980; Галактионов и др., 1982; Новиков, Фалеев, 1988; и др.]. Так, в исследуемой нами популяции красной полевки прителец-

кой тайги [Новиков, Фалеев, 1988; Новиков, 1991] обнаружено типичное для микротин увеличение длины тела перезимовавших особей на пике численности, связанное с ускоренным ростом сеголеток на подъеме летом в год рождения и, в меньшей степени, — весной на второй год жизни [Новиков, 1991]. Размеры черепа большеухой полевки также направленно меняются в ходе популяционного цикла. В результате наибольшие средние значения первой главной компоненты и, соответственно, общих размеров имеют животные подъема и пика численности (рис. 6.6). По сравнению с фазами спада и депрессии эти различия достоверны у зимовавших ($P < 0{,}001$) и у сеголеток ($P < 0{,}002$). Особи фаз подъема и пика в равнинных популяциях водяной полевки Дагестана (пойма рек Терек и Кума) также характеризуются относительно крупными размерами черепа. По сравнению со спадом численности (пойма р. Терек) у самок эти различия достоверны ($P < 0{,}02$).

Рис. 6.6. Распределение центроидов годовых выборок большеухой полевки в пространстве первой и второй главных компонент.

1984, 1989 гг. — фаза пика, 1985, 1990 — фаза спада, 1986, 1987 — фаза депрессии, 1988 г. — фаза подъема численности.

Вместе с тем анализ средних значений первой главной компоненты, полученной при обработке выборок разных лет из популяции водяной полевки Южного Ямала, выявил тенденцию, противоположную эффекту Читти. По мере нарастания численности от 1958 к 1961 г. (фаза пика), размеры черепа (первая компонента) преемственно уменьшаются (рис. 6.7). Причем можно отметить некоторую инерционность процесса: размеры черепа продолжают уменьшаться (или, статистически, остаются мелкими), несмотря на то, что в популяции происходит резкий спад численности (см. рис. 6.7). В результате размеры особей становятся экстремально мелкими, и не исключено, что в следующий цикл может наблюдаться обратная тенденция (соответствующая эффекту Читти).

Предположение о возможности противоположно направленного изменения размеров полевок подтверждено специальными исследованиями [Галактионов, 1995; Фалеев, Галактионов, 1997; Галактионов, 1999]. Оказалось, что в первом цикле череп перезимовавших водяных полевок преемственно к пику численности уменьшался, во втором — увеличивался (рис. 6.8). Падение численности сопровождалось сменой направлений фенотипических преобразований на противоположные.

Результаты, полученные при исследовании краниометрических признаков, в полной мере проявляются и на экстерьере. В первом цикле значение первой главной компоненты (табл. 6.6), характеризующей общие разме-

Рис. 6.7. Средние значения первой (*1*) и второй (*2*) главных компонент выборок водяной полевки Ямала в годы с разной численностью (*3*).

ры тела (массивность конституции), к фазе пика уменьшалось, во втором, напротив, увеличивалось (рис. 6.9). Соответственно, длина тела, вопреки эффекту Читти, в фазе пика первого цикла была достоверно меньше, чем в первый год фазы подъема и в год спада численности ($P < 0{,}001$). Во втором цикле максимальное значение длины тела полевок зарегистрировано, в соответствии с эффектом Читти, в фазе пика численности. На спаде размеры тела достоверно уменьшились ($P < 0{,}001$).

Рис. 6.8. Изменение летнего стока р. Омь (столбики) и общих размеров черепа водяной полевки барабинской популяции (линии) в ходе динамики численности. 1980, 1987 гг. — фазы пика. Данные за 1977, 1984 гг. отсутствуют.

$\lambda_1 = 32{,}2\ \%$, $\chi^2 = 312{,}6$, $\nu = 36$.

Таблица 6.6

Вклады (×1000) морфофизиологических признаков водяной полевки барабинской популяции разных фаз численности в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Длина тела	353	294	−109
Длина хвоста	229	574	157
Длина ступни	269	404	089
Масса тела	439	155	−077
Масса почки	372	248	−003
Масса надпочечника	238	332	−608
Масса селезенки	173	356	757
Масса печени	394	257	069
Масса сердца	422	183	023

Изменчивость размеров тела и черепа не всегда находятся в строгом соответствии [Большаков, Шварц, 1962; Шварц, 1980; Пантелеев и др., 1990]. В нашем случае для черепа (см. рис. 6.8) увеличение размеров к пику второго цикла оказалось более выраженным, чем его уменьшение в первый цикл. Для размеров тела более характерно уменьшение размеров в фазе пика первого цикла. Тем не менее, общая тенденция проявляется достаточно отчетливо.

Таким образом, факт направленного изменения размеров особей к пику численности популяции подтверждается для всех исследуемых видов. Но направления этих изменений могут быть противоположными от цикла к циклу. Полученные данные снимают противоречия в наблюдениях за природными популяциями мелких млекопитающих, когда одни исследователи регистрировали эффект Читти — увеличение размеров на пике численности, другие — его отрицали, основываясь на совершенно противоположных резуль-

Рис. 6.9. Изменчивость общих размеров водяной полевки (первая компонента) в ходе популяционного цикла численности.

Фазы численности см. рис. 2.1.

татах наблюдений. Согласованные с фазой преемственные и разнонаправленные преобразования внутри цикла могут сформировать у перезимовавших особей пика численности как экстремально крупные, так и мелкие размеры. Сходство результатов у разных видов и географических популяций одного вида свидетельствует о большей обусловленности наблюдаемой изменчивости внутрипопуляционными факторами [Галактионов, 1995], чем эколого-географическими или таксономическими, как следует, например, из работы Ч. Кребса [Krebs, Wingate, 1985].

Изменчивость формы. Согласно нашим данным, плотность популяции, вне связи с конкретной фазой цикла, может оказывать влияние на изменчивость черепа сеголеток. Были обработаны материалы по сеголеткам водяной полевки на протяжении восьми лет. Используя стандартный прием многомерного анализа — поворот осей — были получены новые оси (главные компоненты), в которых вторая главная компонента (IIa) в максимальной степени отражала скорость роста. Характер вкладов признаков в эту компоненту (см. табл. 6.3, 6.4) позволяет предположить, что она характеризует процесс формообразования на относительно ранних этапах постэмбрионального развития. Достоверные положительные корреляции компоненты, интерпретируемой как изменчивость по скорости роста, с численностью (самцы — $P < 0{,}001$, самки — $P < 0{,}01$) означают, что при возрастании численности популяции водяных полевок увеличивается и скорость роста сеголеток (рис. 6.10), подтверждая выводы, полученные на других видах [Krebs et al., 1969; Fuller, 1977; Новиков, Фалеев, 1988; Фалеев, Епифанцева, 2000; и др.].

Таким образом, зависимость морфологической изменчивости от плотности популяции проявляется на более раннем этапе морфогенеза в период более интенсивного роста особей.

Рис. 6.10. Зависимость краниометрической изменчивости сеголеток водяной полевки (самцы) по второй главной компоненте от логарифма относительной численности популяции.

Вывод о большей скорости роста черепа в фазу подъема численности в сравнении с фазой депрессии подтверждается и при анализе общей длины черепа [Фалеев, 1980, 1983]. При сравнении средних значений длины черепа водяной полевки относительно младшей и старшей возрастных групп (примерно соответствующих adultus-1 и adultus-2) в период, когда рост черепа выражен достаточно отчетливо, оказалось, что в депрессии численности его размеры у adultus-2 увеличились на 1,7 мм, а в фазе подъема — на 2,5 мм ($P < 0{,}01$). Это означает, что рост черепа в период низкой численности относительно замедлен. Однако близкую численность популяция

может иметь в разные фазы популяционного цикла (например, в фазы подъема и спада). Поэтому отдельной задачей было оценить изменчивость, сопряженную с фазой популяционного цикла численности.

На различных видах показано, что популяционная динамика сопровождается изменением относительных размеров мозгового отдела и признаков ширины черепа. В частности [Ковалева, 1999], фенотипические различия центроидов полевки-экономки разных фаз численности в пространстве второй и третьей главных компонент (рис. 6.11) также проявляются по сходной группе признаков (см. табл. 3.2).

Рис. 6.11. Расположение годовых выборок телецкой популяции полевки-экономки в пространстве второй и третьей главных компонент.

Выборки большеухой полевки отчетливо распределились в пространстве первых четырех главных компонент в две обособленные группы: особи подъема и пиков численности и особи фаз спада и депрессии (см. рис. 6.6, 6.12). Из анализа вкладов признаков и средних значений по компонентам (табл. 6.7) следует, что на пиках и подъеме численности популяция состояла из полевок, имеющих большие значения общих размеров, высоты мозговой камеры (от затылочных мыщелков) и межглазничной ширины черепа при некотором уменьшении длины зубных рядов. Такая конституция черепа может интерпретироваться как результат относительно быстрого роста полевок, что прямо показано на виварных животных [Шварц, 1980]. В периоды спада и депрессии в популяции преобладали, соответственно, особи с фенотипами животных, растущих медленно [Епифанцева, 1998].

У сеголеток барабинской популяции водяной полевки (рис. 6.13) по мере роста численности также происходит относительное увеличение межглазничной ширины и ширины мозговой камеры (признаки, дающие основной вклад во вторую главную компоненту), отражая увеличение скорости роста особей. Мак-

Рис. 6.12. Распределение центроидов годовых выборок большеухой полевки в пространстве третьей и четвертой главных компонент.

1984, 1989 гг. — фаза пика, 1985, 1990 — фаза спада, 1986, 1987 — фаза депрессии, 1988 — фаза подъема численности.

Таблица 6.7
Вклады (×1000) краниометрических и одонтологических признаков большеухой полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер	164	−173	−512	−153
Общая длина	218	−071	−031	−036
Длина мозговой части	210	−081	−062	−037
Межглазничная ширина	138	−166	038	698
Длина верхней диастемы	198	−109	−147	049
Длина нижней диастемы	143	−319	193	275
Длина верхнего зубного ряда	217	094	−200	−023
Длина нижнего зубного ряда	235	120	−146	041
Скуловая ширина	191	−071	−022	−080
Высота от затылочных мыщелков	141	198	445	−108
Длина слуховых барабанов	239	120	069	081
Ширина слуховых барабанов	231	−074	−066	037
Длина носовых костей	197	−082	−213	−097
Длина верхнего моляра (M^3)	203	103	045	175
Ширина M^3	168	326	257	183
Длина нижнего моляра (M_1)	236	162	−093	−034
Ширина M_1	205	322	033	149
Длина параконидного отдела (ПО) M_1	169	319	159	−143
Прямая ширина ПО M_1	183	355	145	−018
Косая ширина ПО M_1	187	292	230	−125
Собственное число, %	62	7	5	4

симальные значения второй главной компоненты для выборок были в год перед пиком численности, минимальные — в год спада численности ($P < 0{,}001$).

Рис. 6.13. Значение второй главной компоненты сеголеток водяной полевки в разные фазы популяционного цикла численности.

Вместе с тем в изменчивости формы, как и в изменчивости размеров, также регистрируются разнонаправленные (к пику численности) эффекты. Видно (см. рис. 6.7), что у водяной полевки Ямала увеличение численности популяции сопровождается возрастанием средних для выборки значений второй главной компоненты, отражающей соотносительное развитие признаков длины и ширины черепа (табл. 6.8).

Таблица 6.8
Вклады краниометрических признаков (×1000) водяной полевки в главные компоненты

Признак	Дагестан			Южный Ямал	
	I ГК	II ГК	III ГК	I ГК	II ГК
Высота от барабанных камер	−224	−153	336	242	004
Кондилобазальная длина	291	029	−238	305	185
Длина лицевой части	271	017	−065	281	012
Длина мозговой части	222	−138	−356	219	313
Межглазничная ширина	098	537	213	056	−244
Длина верхней диастемы	256	−128	−148	236	354
Длина верхнего ряда коренных зубов	200	495	055	199	−345
Скуловая ширина	213	−430	091	271	−203
Наибольшая ширина	238	−314	107	256	−144
Ширина мозговой камеры	177	128	036	194	−376
Высота от затылочных мыщелков	249	−049	133	167	−237
Высота от затылочного отверстия	221	−041	308	176	035
Основная длина	279	066	−219	290	245
Длина носовых костей	208	223	−400	207	123
Ширина между рядами верхних коренных зубов	260	120	455	189	−360

Однако здесь отмечается обратная тенденция: по мере роста численности череп становится относительно у́же и при этом происходит уменьшение длины зубного ряда и скуловой ширины. Полученный результат нельзя объяснить спецификой северной популяции, так как меньшие пропорции межглазничной ширины (вторая главная компонента) имели в сравнении с фазой спада самцы и самки пика кавказской (терской) популяции водяной полевки ($P < 0{,}01$ и $P < 0{,}001$ соответственно). Обнаруженные различия выглядят как смещение морфооблика особей спада и подъема относительно среднепопуляционного морфооблика животных пика (рис. 6.14).

Анализ многолетних данных по водяной полевке (Новосибирская область) с использованием дискриминантного и компонентного анализа центроидов годовых выборок выявил преемственные преобразования черепа, которые могли быть специфичными для каждого цикла [Галактионов, 1995, 1999; Фалеев, Галактионов, 1997]. Фенотипические траектории имели направленность на достижение фенотипа пика численности данного цикла и меняли направление на противоположное с падением численности, как бы возвращаясь в исходное состояние (рис. 6.15). Подобная изменчивость получила название внутрициклической, а изменчивость, отражающая различия циклов динамики численности, была названа межциклической [Галактионов, 1995].

Сходные результаты получены в исследуемой популяции полевки-экономки [Ковалева, 1999]. Хорошо видна специфика фенотипических преобразований внутри каждого из исследованных циклов (см. рис. 6.11).

Рис. 6.14. Внутри- и межпопуляционные различия водяной полевки Дагестана в пространстве второй и третьей главных компонент.

1 — особи фазы пика, *2* — спада численности терской популяции; *3* — подъема, *4* — пика численности кумской популяции; *5* — особи лакской горной популяции.

В первом (1983—1985) и третьем (1989—1991) циклах наблюдается сходный характер изменений: от подъемов к пикам происходит уменьшение второй и увеличение третьей главных компонент. Принимая во внимание содержательную трактовку этих компонент (см. главу 3), по направлению к пикам численности в каждом из этих циклов у данного вида уменьшается скорость роста и нарастают темпы становления дефинитивного облика черепа полевок. Во втором цикле (1986—1988) наблюдается обратная картина. Так же, как и в случае водяной полевки, направления фенотипических траекторий меняются на противоположные на пиках численности каждого цикла.

Некоторое уменьшение межглазничной ширины (вторая дискриминантная ось) перезимовавших самцов и самок к фазе пика численности отмечено в цикл 1978—1981 гг. водяной полевки [Галактионов, 1995]. Поскольку уменьшение данного признака у перезимовавших полевок происходило на фоне его увеличения к фазе пика у сеголетков (см. рис. 6.13), что предполагает относительно большую скорость их роста (см. главу 3), результат может означать влияние на морфооблик особи факторов, не связанных с общим характером роста животных. Наличие частных морфогенетических факторов, способных менять геометрию черепа, хорошо известно [Jolicoeur, 1959; Харрисон и др., 1979; Atchley et al., 1981; Трут и др., 1991а; Zelditch et al., 1991; Atchley et al., 1992; Харламова и др., 1999, 2000].

Таким образом, направленные преобразования формы (черепа) полевок к пику численности могут сформировать в разных популяциях противоположные варианты морфологической конституции. Эта закономерность является общей как для размеров, так и для формы и проявляется у разных видов и в разных эколого-географических условиях. Во всех случаях после

Рис. 6.15. Траектории межгодовой фенотипической изменчивости черепа водяной полевки в пространстве первой и второй дискриминантных компонент: тонкие линии — самцы, толстые — самки, штриховые — отсутствие данных. Выборочно: 1 — высота черепа от барабанных камер, 5 — длина мозговой части, 7 — длина верхней диастемы, 9 — скуловая ширина, 12 — высота мозговой части, 13 — высота от затылочного отверстия, 16 — длина неба, 18 — длина нижней челюсти. Числа на левом рисунке — годы.

фазы пика наблюдается смена направления фенотипической траектории на противоположное.

Выявленная закономерность фенотипической изменчивости позволяет проанализировать под соответствующим углом литературные данные. Например, видно, что та же закономерность прослеживается (на рисунке) на протяжении трех циклов численности полевки Гаппера в статье Михока и Фуллера [Mihok, Fuller, 1981], хотя сами авторы не обсуждают данный феномен. Как следует из работы К. В. Михеевой [1985], в годы с высокой численностью белки также можно наблюдать как экстремально мелкие, так и крупные значения длины черепа. Изменение в соотношении признаков черепа (кондилобазальная длина и лицевая часть) говорит об изменчивости формы и имеет регулярный характер. Автор полагает, что это указывает на отбор животных с разными характеристиками темпов роста.

Полученные результаты означают, что каждому циклу соответствует свой характерный фенотип и его доля в популяции возрастает к пику и па-

дает после него. Такие направленные фенотипические преобразования в популяции с резкой сменой траектории после пика на противоположную для простоты назовем «маятниковыми» фенотипическими колебаниями.

Является ли обнаруженная перестройка морфооблика результатом избирательной смертности в популяции в течение зимне-весеннего сезона? Или соответствующие преобразования возникают в популяции в летний период, например, как результат специфики морфогенеза в условиях высокой численности или неодинакового репродуктивного успеха животных разной конституции?

Мы проанализировали изменчивость краниометрических признаков в ходе динамики численности у молодых особей (самки) водяной полевки барабинской лесостепи. Видно, что в пространстве второй и третьей главных компонент у сеголеток, так же как у перезимовавших животных, наблюдаются сопряженные с фазой цикла численности маятниковые преобразования морфооблика (рис. 6.16). Хорошо заметна специфичность каждого цикла. В первом цикле (1978—1981 гг.) изменчивости подвержены, главным образом, признаки, характеризующие затылочную область (третья компонента) и зубные ряды, во втором (1985—1988 гг.) — общая форма черепа (табл. 6.9).

Общим для обоих циклов является противоположная направленность фенотипических преобразований на фазах подъема и спада. Однако, в отличие от перезимовавших особей, смена направленности наблюдается уже после фазы подъема численности. В первом цикле она сопровождается большей выраженностью изменений дефинитивного облика сеголеток, во втором — изменением общей формы, предполагающей (см. главу 3) снижение темпов роста молодых полевок.

Рис. 6.16. Распределение годовых выборок молодых особей (самки) водяной полевки в пространстве второй и третьей (краниометрических) главных компонент. 1978, 1979, 1985, 1986 гг. — фазы подъема; 1980, 1987 — фазы пика; 1981, 1988 гг. — фазы спада численности.

Таким образом, смена направленности морфологических преобразований у молодых полевок происходит на год раньше, чем у перезимовавших. Следовательно, регистрируемое у перезимовавших животных изменение направленности фенотипической траектории после фазы пика — результат предшествующих морфогенетических изменений летом в год их рождения (в более ранний период индивидуального развития). Для ответа на вопрос, может ли наблюдаемая смена

Таблица 6.9
Вклады признаков (×1000) самок сеголетков водяной полевки в краниометрические главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	242	146	240
Кондилобазальная длина	272	−066	−048
Общая длина	273	−067	−038
Длина лицевой части	266	−009	−131
Длина мозговой части	228	−018	154
Межглазничная ширина	008	888	−135
Длина верхней диастемы	026	−100	−006
Длина верхнего зубного ряда	214	−065	−417
Скуловая ширина	262	016	004
Наибольшая ширина	256	066	013
Ширина мозговой камеры	208	307	−152
Высота от затылочных мыщелков	232	013	211
Высота от затылочного отверстия	174	159	587
Основная длина	272	−007	−024
Длина носовых костей	234	−129	059
Длина твердого неба	258	−093	−058
Ширина между верхними зубными рядами	201	032	−506
Наибольшая высота в средней части	244	005	174
Собственное число, %	72,3	6,3	4,2

фенооблика популяции сопровождаться действием отбора, были выполнены специальные исследования (см. раздел 6.3).

6.2.2. Изменчивость колориметрических признаков

Исследования динамики окраски меха животных, которая контролируется генетически [Маркерт, Уршпрунг, 1973], представляют особенный интерес. Известно, что черные водяные полевки (меланисты) гомозиготны по аутосомному рецессивному аллелю extreme неагути a^e, бурые — гомозиготны по аллелю дикого типа (генотип АА), темно-бурые — гетерозиготны по этим аллелям [Прасолова и др., 1991]. Установлены различия особей данных типов окраски в скорости роста и половом созревании, репродуктивных способностях, активности гипофизарно-надпочечниковой системы и др. [Евсиков, 1987; Бажан, 1991; Бажан и др., 1991; Евсиков, Мошкин, 1994; Евсиков и др., 1999]. Поэтому, изучая динамику окраски шкурок, можно получить представление об изменении качества популяции.

Для установления различий в фенотипических преобразованиях в разные фазы и циклы динамики численности главными компонентами обработаны показатели оттенка окраски шкурок водяной полевки за два цикла. Как уже отмечалось (см. раздел 3.3), в направлении первой компоненты окраска

темнеет, т.е. уменьшается белизна. По второй компоненте у шкурок сглаживается контрастность окраски между спиной и брюхом. Направления траекторий демонстрируют (см. рис. 3.7) синхронность фенотипических перестроек (в окраске меха самцов и самок) в первом цикле. Начиная с первого года депрессии численности, во втором цикле эта синхронность нарушилась. Следовательно, в ходе динамики численности реализовались два варианта преобразований фенотипической структуры популяции, которые мы назвали фенотипическими циклами. Это подтверждает сделанный ранее, на основе анализа краниометрических показателей, вывод о фенотипической специфике цикла численности [Галактионов, 1995; Фалеев, Галактионов, 1997].

У перезимовавших самок пика численности в первом цикле спина и брюхо были более темноокрашенными (смещены по первой компоненте), чем во втором ($P < 0{,}001$). Различия первого и второго циклов заключались также в том, что во втором цикле шкурки в среднем были более светлоокрашенными, а контрастность в окраске спины и брюха (вторая компонента) была более выраженной, чем в первом (см. рис. 3.14).

Тем не менее, фенотипические циклы имеют сходство. Так, у самцов во втором цикле частично повторились фенотипические преобразования первого цикла, окраска шкурок во время подъемов, пиков и спадов численности оказалась похожей. У самок сходна окраска на спаде численности. Заметно фенотипическое сходство полевок обоих полов в конце депрессии—начале подъема численности. И, наконец, во всех случаях после пиков численности направления фенотипических преобразований изменялись на противоположные. Все это свидетельствует о некоторой воспроизводимости направлений фенотипических перестроек и качества популяции в циклах динамики численности.

Фенотипическая структура популяции в период наблюдений могла меняться преемственно и направленно. Например, у самцов в первом цикле на протяжении не менее шести поколений с 1978 по 1980 г. происходило общее потемнение меха, и одновременно на протяжении примерно девяти поколений с 1978 по 1982 г. сглаживалась контрастность в окраске. Вместе с тем у самок во втором цикле на протяжении шести поколений с 1985 по 1987 г. усиливалась белизна, но на этом фоне, скачком и со сменой направления преобразований на противоположное, изменялась контрастность. Однако каким бы ни был характер преобразований, он приводил к возникновению статистически различимых и неслучайных распределений вариантов окраски. Так, в первом цикле самцы подъема (1979) и пика различались по белизне и по контрастности от особей спада ($P < 0{,}05$). Во втором цикле самки пика численности по контрастности отличались ($P < 0{,}01$) от самок спада и подъема (1986), а по белизне — от особей подъема 1985 г. ($P < 0{,}05$) и пика численности первого цикла ($P < 0{,}001$).

Таким образом, в обоих циклах наблюдалось направленное к пикам численности изменение в окраске шкурок, а после пиков, хотя и по разным характеристикам окраски, процесс изменял направление на противоположное. То есть отмечаются те же маятниковые закономерности преобразования фенооблика, что и для морфометрических признаков. Согласно данным

Дж. Линча и Т. Хайдена [Lynch, Hayden, 1995], связь особенностей окраски меха с параметрами формы черепа у норок свидетельствует о генетической природе краниологической изменчивости.

Полевки начала второго цикла, когда их численность только начинала увеличиваться, по общему потемнению шкурки более походили на полевок первого, а по контрастности окраски — второго цикла, т. е. имели характеристики окраски обоих циклов. Общая вариабельность окраски за оба цикла по этим ее характеристикам составила 93,6 %.

6.2.3. Флуктуирующая асимметрия и фаза численности

Принято считать, что флуктуирующая асимметрия является следствием неустойчивости морфогенеза [Sumner, Huestus, 1921; Астауров, 1974]. Однако ряд авторов [Pankakoski, 1985; Palmer, Strobek, 1986, 1992; Захаров, 1987; Parsons, 1990, 1992; Pankakoski et al., 1992; Møller, Pomiankowski, 1993; и др.] полагает, что она должна одновременно проявляться по всем системам признаков, тогда как другие [Van Valen, 1962; Mason et al., 1967; Patterson, Patton, 1990; Акимов и др., 1990; Leamy, 1992; Suchentrunk, 1993; Evans et al., 1995; Ryan et al., 1995; Kimball et al., 1997] не находят корреляции между проявлениями асимметрии по разным признакам и считают, что большинство признаков организма подвержено различным уровням и типам нарушений во время развития.

В главе 3 обсуждалось, что наряду с общими факторами, определяющими рост особи, на морфооблик животного влияют частные морфогенетические факторы [Харрисон и др., 1979; Atchley et al., 1981, 1992; Шмальгаузен, 1984; Трут и др., 1991а]. При этом разные части тела способны обладать различной скоростью роста [Грант, 1991]. Относительная автономность этапов онтогенетического развития и изменчивости разных комплексов признаков [Рэфф, Кофмэн, 1986] приводит к выводу о неизбежности различий в характере их асимметрии. Результаты, приведенные в главе 5, указывают на отсутствие общей причины проявления асимметрии одновременно по разным признакам.

Как уже отмечалось, изменчивость формы черепа, сопряженная с динамикой численности популяции, отражает влияние общей скорости роста животных и частных факторов роста, формирующих геометрию черепа. В таком случае возможно, что общая причина (подобная скорости роста животного) порождает общую нестабильность развития, тогда как частные факторы роста (влияющие на отдельные системы признаков) могут быть причиной нестабильности группы признаков, подверженных такому влиянию. Означает ли это, что, как и в случае с формой черепа, динамику численности могут сопровождать эффекты асимметрии, имеющие разную направленность? Исследование изменчивости характеристик асимметрии в процессе динамики численности выполнено на двух видах полевок: экономка и большеухая.

Предварительно проанализировано наличие связи между степенью асимметрии и общей численностью популяции (полевки-экономки) незави-

симо от фазы популяционного цикла. Обнаружена отрицательная корреляция между уровнем асимметрии M^3 и логарифмом численности популяции ($r = -0{,}679$, $n = 13$, $P < 0{,}01$). Отсюда следует, что по мере роста численности индивидуальное развитие особей становится более устойчивым, если судить по данному признаку. Вместе с тем у большеухой полевки обнаружена обратная корреляция между уровнем асимметрии M^3 и численностью популяции [Епифанцева, 1998]. Поэтому были проанализированы характеристики асимметрии данных видов с учетом фазы популяционного цикла.

У большеухой полевки ее величина (для данного признака) максимальна на пиках численности (рис. 6.17). В годы депрессии в популяции представлены особи только с одинаковыми симметричными морфотипами в зубных рядах. Таким образом, так же как и краниальные признаки, показатель асимметрии M^3 закономерно (и обратимо) меняется в популяционном цикле. Сходный результат был получен при анализе краниометрических признаков обыкновенной бурозубки, свидетельствуя о возрастании уровня нарушений развития к фазе пика численности [Захаров и др., 1984].

Сравнивая степень асимметрии в выборках молодых и перезимовавших полевок, видно (см. рис. 6.17), что тенденция, отмеченная для популяции в целом, проявляется и в онтогенезе: от сеголеток к перезимовавшим следующего года уровень асимметрии M^3 возрастал на пике и снижался на спаде численности. Следовательно, изменение в ходе динамики направления действия внутрипопуляционных факторов сопровождается усилением тенденций

Рис. 6.17. Динамика показателя асимметрии морфотипов третьего верхнего моляра (M^3) большеухой полевки при разном уровне численности.

1 — subadultus, *2* — adultus, *3* — показатель численности.

к стабилизации морфогенеза либо к его разбалансировке. В таком случае материалом для отбора могут служить не отдельные признаки (или их комплексы), а конкретные морфогенетические траектории или схемы роста [Блэкит, 1968, Atchley et al., 1981]. Селективное преимущество имеют фенотипы с оптимальными для данной фазы направлением и скоростью формирования структур черепа на конкретных этапах онтогенеза, а также степенью сбалансированности морфогенетического процесса.

Рис. 6.18. Зависимость доли асимметричных пар морфотипов M^3 в телецкой популяции полевки-экономки от логарифма относительной численности.

1984, 1987, 1990, 1994 гг. — фазы пика численности.

В отличие от большеухой полевки отрицательная корреляция ($P < 0{,}01$) между уровнем асимметрии M^3 и логарифмом численности популяции полевки-экономки [Ковалева, 1999] предполагает снижение уровня нарушений развития к фазе пика численности. Из рис. 6.18 видно наличие общей тенденции снижения асимметрии с ростом численности. Тем не менее, анализ каждого цикла показывает определенную специфику. В первом цикле (1983—1985 гг.) асимметрия несколько увеличивается от подъема к пику, продолжая расти на спаде, так что минимальная асимметрия отмечена на подъеме. В цикле 1986—1988 гг. асимметрия на пике минимальна. В цикле 1989—1991 гг. этот показатель оставался практически неизменным, а в цикле 1992—1995 гг. асимметрия на пике была выше. В результате в фазе пика численности 1987 г. наблюдалась минимальная асимметрия, а в пик 1994 г. отмечен сравнительно высокий ее уровень (см. рис. 6.18).

Таким образом, на фоне наиболее часто реализуемой тенденции изменения характера асимметрии можно видеть смену ее направленности по направлению к пику популяционного цикла численности, что уже отмечалось для краниометрических признаков. Вероятно, обнаруженные изменения характера морфогенеза, в том числе и его скорости, в ходе динамики численности отражаются на стабильности, сбалансированности процессов формообразования.

6.2.4. Изменчивость морфофизиологических индикаторов и показателей билатеральной асимметрии водяной полевки в связи с фазой динамики численности

Исследованы перезимовавшие самцы водяной полевки (183 экз.), отловленные на фазах подъема, пика и спада численности (1979—1981 гг.).

В компоненте I все признаки, за исключением коэффициентов асимметрии и веса селезенки, дали примерно равный и положительный вклад (табл. 6.10), отражая различия между выборками в общих размерах. Известно, что эти различия — в значительной мере результат действия гормона роста (соматотропина) в период онтогенеза, когда все органы и ткани чувствительны, компетентны к нему [Физиология..., 1979]. Следовательно, можно рассматривать компоненту I как суммарный результат действия гормона роста на соответствующих этапах онтогенеза. Как уже отмечалось, самцы, отловленные в 1980 г., имеют меньшие общие размеры (рис. 6.19, *а*; табл. 6.11), чем в 1979 и 1981 гг.

По компоненте II различия между годовыми выборками достигают наибольшей значимости (табл. 6.11). Компонента образована вкладами массы надпочечников, длин хвоста, ступней и несколько меньшим вкладом массы селезенки, причем вклады надпочечников и остальных признаков противоположны по знаку (рис. 6.19, *б*). Животные пика численности в со-

Таблица 6.10

Вклады (×1000) морфологических признаков в главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Длина				
тела	245	016	037	−389
хвоста	169	−307	116	−222
правой ступни	224	−447	149	328
левой ступни	221	−441	125	323
правого семенника	271	092	442	−129
левого семенника	282	078	396	−094
Вес				
тела	352	−074	038	−172
селезенки	096	−256	−365	215
печени	284	020	−189	−072
сердца	339	103	−114	−038
правой почки	332	021	−352	035
левой почки	321	043	−373	041
правого надпочечника	218	448	045	345
левого надпочечника	249	421	−009	162
Коэффициент асимметрии				
ступней	−061	087	−018	−192
семенников	013	−074	−266	−115
почек	043	−064	077	−193
надпочечников	039	−171	−163	−496
λ, %	28,1	12,9	9,8	7,0

Таблица 6.11
Достоверность разности (*t*-критерий) средних между выборками 1979—1981 гг. по первым четырем главным компонентам

Компонента	II			Компонента	IV		
I	1979	9,9	4,8	III	1979	1,4	0,02
	2,2	1980	4,5		3,0	1980	1,2
	0,02	2,2	1981		2,7	0,1	1981

ответствии с распределением по компоненте имеют наименьший вес надпочечников и наибольшие размеры ступней, хвоста и селезенки (табл. 6.12).

Выявленный набор признаков и соотношение их вкладов в компоненту, на наш взгляд, служат указанием как на стадию онтогенеза, во время которой накапливалась соответствующая часть изменчивости, так и на взаимодействие гормональных систем, под влиянием которых в основном происходило формирование конституции. У водяной полевки, как и у других видов млекопитающих, конечности остаются восприимчивыми к действию гормона роста еще некоторое время после потери компетентности к нему другими органами и тканями. Так, экспериментальное введение больших доз сомато-

Таблица 6.12
Изменчивость абсолютных морфофизиологических показателей самцов senex водяной полевки в 1979—1981 гг. и достоверность разности средних между выборками за соседние годы

Признак	1979 $n = 38$	t	1980 $n = 96$	t	1981 $n = 49$
Длина					
тела	185,7±1,5	2,9	180,2±1,2	6,0	191,6±1,5
хвоста	98,7±1,1	–	100,0±0,9	–	98,4±1,1
правой ступни	29,3±0,1	5,7	30,1±0,1	2,1	29,8±0,1
левой ступни	29,4±0,1	5,7	30,2±0,1	–	30,0±0,1
правого семенника	18,3±0,2	3,6	17,5±0,1	2,1	17,8±0,1
левого семенника	18,3±0,2	3,2	17,6±0,1	2,1	17,9±0,1
Вес					
тела	175,3±3,4	–	169,6±2,7	–	171,7±3,9
селезенки	6,5±0,1	7,1	7,5±0,1	–	7,2±0,1
печени	7,4±0,2	–	7,4±0,2	–	7,5±0,2
сердца	674,3±15,4	4,1	600,9±9,5	–	618,9±13,4
правой почки	868,3±18,0	–	872,4±17,2	–	916,2±7,8
левой почки	873,9±17,5	–	865,4±17,5	–	606,6±16,4
правого надпочечника	45,5±1,4	7,6	39,9±0,9	4,2	39,9±1,4
левого надпочечника	57,5±1,7	5,2	42,6±1,0	4,6	52,4±1,9

Примечание. Единицы измерения признаков: длина — мм, вес тела, печени, селезенки — г, остальное — мг.

Рис. 6.19. Средние значения выборок водяной полевки за годы подъема (79), пика (80), спада (81) по главным компонентам.

а — первая; *б* — вторая; *в* — третья; *г* — четвертая; длина и направление стрелок в правой части рисунков пропорциональны вкладам признаков. Обозн. признаков см. главу 2.

тропина вызывало у крыс разрастание хвоста и конечностей, напоминающее акромегалию у человека [Эскин, 1975]. В свою очередь его действие может быть заблокировано гормонами-антагонистами, секреция которых усиливается на стадии полового созревания. В частности, адренокортикотропный гормон гипофиза (АКТГ) способен вызвать увеличение надпочечников и повышенную секрецию ими половых гормонов — андрогенов (поскольку половые органы еще не закончили к этому моменту свое формирование и не продуцируют нужного количества гормонов), а те, в свою очередь, блокируют действие гормонов роста на ткани конечностей и хвоста. Поскольку повышенная секреция АКТГ является частью общей неспецифической реакции на неблагоприятные условия, одновременно с увеличением надпочечников уменьшается селезенка [Эскин, 1975; Юдаев и др., 1976; Физиология..., 1979].

В таком случае выборка 1980 г. — это животные, у которых начало полового созревания было сдвинуто на более поздний срок по сравнению с выборками 1979 и 1981 гг. Выявленное соотношение признаков характеризует их приспособление к фазе высокой плотности, выраженное в меньшей стрессируемости и, вероятно, в меньшей агрессивности. Этот вывод согласуется с фактами, сообщаемыми в других работах. Например, отбор на высокую плотность приводил к появлению менее агрессивных животных [Mihok, 1981] или в условиях высокой плотности не наблюдалось хронического истощения мозгового вещества надпочечников [Feist, 1979]. Убывание абсолютного и относительного веса надпочечников начиналось при плотности, близкой к максимальной [Sealander, 1967], возрастание — при снижении численности [Pankakoski, Tänkä, 1982].

По третьей компоненте обнаруживается некоторая асимметрия по семенникам, которая выше на фазе пика численности. Можно полагать, что более раннее или позднее созревание одного из семенников, когда отбор в принципе прошел на несозревание, не имеет большого значения. Напротив, во время пониженной численности согласованность их окончательного развития может иметь определенный смысл. Вероятно, эту логику можно распространить и на другие парные органы. Тогда, вопреки общепринятому мнению [Захаров, 1981, 1982, 1984; Захаров и др., 1984], увеличение асимметрии может оказаться следствием не повышенного давления со стороны отбора на эту систему органов и частей тела, а напротив, его ослабления в период, когда для выживания важнее другие характеристики особи. И, соответственно, получает объяснение факт появления резко асимметричных по надпочечникам животных в 1980 г., когда надпочечники в среднем были наименьшими, а животные наименее стрессированы. Можно также полагать, что в период нарастания численности, когда более вероятен отбор на ускоренное половое созревание, резкая асимметрия по ступням, наблюдаемая у некоторых особей в 1979 г., не имела существенного значения.

Использование показателей асимметрии неявно предполагает, что в норме левые и правые органы или признаки одинаковы. Вместе с тем, левый надпочечник у водяной полевки обычно больше правого (см. табл. 6.12). Различия между другими парными органами недостоверны, хотя и наблюдается тенденция к увеличению левой ступни и левого семенника. В литерату-

ре отмечена асимметрия яичников у самок белой бурозубки и уже высказано предположение о различной чувствительности левого и правого яичников к гонадотропинам [Hellwing, Funkenstein, 1977].

Становление функций парных органов может (а возможно, и должно быть) неодновременным. Разновременный рост левых и правых органов скорее всего является дополнительным источником устойчивости, а не нестабильности [Soule, 1967; Siegel, Doyle, 1975; Захаров, 1981, 1982, 1984; Захаров и др., 1984] организма. Растущие и заканчивающие развитие органы поразному ответят на воздействие среды, поэтому асимметричные организмы обладают большим выбором реакций и, следовательно, более надежными шансами избрать адекватный ответ. По-видимому, рост левого надпочечника продолжается дольше, что хорошо согласуется с известной асимметрией мозга человека [Изард, 1980].

В компоненту III достоверный вклад внесли семенники и с противоположным знаком почки и селезенка. По стадии онтогенеза это, безусловно, окончание полового созревания. Кроме уменьшенных размеров семенников, конституцию полевок 1980—1981 гг. маркирует больший вес селезенки, лимфатические ткани которой увеличиваются в возрасте полового созревания [Комахидзе, 1971]. Противоположные вклады веса почек и семенников согласуются с общими положениями по изменению возрастного энергетического обмена. К моменту полового созревания отмечается максимальное увеличение абсолютных величин потребления кислорода, после чего начинается медленное, но закономерное снижение этого показателя [Корниенко, 1979]. Обоснование по использованию веса почек в качестве показателя интенсивности обмена содержится в литературе [Шварц и др., 1968; Шварц, 1980]. Поэтому более ранняя дифференцировка тканей семенников у самцов подъема численности заканчивается на фоне снижения общего уровня метаболизма. В этой компоненте как бы иллюстрируется известное положение о том, что рост и дифференцировка в процессе развития обязательно разнесены во времени [Шмальгаузен, 1935; Корниенко, 1979].

Так как изменчивость в компонентах отражает различные стороны одного и того же процесса — приспособления популяции к фазе динамики численности, то интерпретация компонент должна не только согласовываться между собой, но и взаимно дополняться. Действительно, если на пике численности самцы имели пониженную репродуктивную активность (см. рис. 6.19, *в*), то они и не могли быть стрессированы (см. рис. 6.19, *б*). Хорошо известно, что неполовозрелые животные наименее подвержены различным стрессирующим факторам [Christian, Davis, 1966; Шилов, 1976; Корочкин, 1977], в том числе и в связи с высокой плотностью популяции. Этот факт иногда вызывает недоумение [Науменко, 1979], хотя очевидно, что неполовозрелые особи не являются половыми конкурентами.

Наши выводы подтверждают прямые наблюдения за скоростью полового созревания сеголеток. Если в 1978—1979 гг. доля созревающих самцов составляла соответственно 11,7 и 12,55 %, то в 1980 г. она достоверно снизилась до 1,7 % ($P > 0{,}99$) [Галактионов, Шушпанова, 1984]. Похоже изменялась и скорость полового созревания у самок в зависимости от фазы дина-

мики численности [Галактионов, Шушпанова, 1984; Шушпанова, 1984]. Не исключено, что отбор на замедленную скорость полового созревания на пике численности привел к тому, что многие из животных перезимовали две зимы и их более крупные общие размеры в 1981 г. (рис. 6.19, *а*) вызваны продолжительностью роста.

В четвертой главной компоненте все парные признаки показали уменьшение флуктуирующей асимметрии от фазы подъема и спада к пику численности, что согласуется с данными раздела 6.2.3. Ее назвали компонентой билатеральной симметрии. По происхождению компонента относится к самым поздним стадиям онтогенеза. На это указывают размеры левой и правой ступни, способные только к месячному возрасту полевок приобретать дефинитивные размеры [Мейер, 1980], а также масса надпочечников, увеличивающаяся, например, у белых крыс с максимальной скоростью до полового созревания [Розанова, 1975]. Фактором, до некоторой степени блокирующим рост длины тела, хвоста и массы животных, могут быть, например, эстрогены и андрогены, усиленно продуцируемые в этот период как надпочечниками, так и семенниками [Теппермен, Теппермен, 1989].

Безусловно, гормонально-генетический контроль в организме намного сложнее, чем представлен в данной работе. Однако цель ее — показать далеко не безнадежную возможность такого подхода при изучении явлений в природных популяциях животных, связанных с изменчивостью. В относительных характеристиках органов, в пропорциях тела и его отдельных структур заключена информация о гормональном прошлом как особи, так и популяции в целом, тем более, что фиксировано оно необратимо, и поэтому такой подход имеет определенные достоинства перед одномоментными измерениями концентрации гормонов.

6.3. Селективная составляющая фенотипической изменчивости в процессе динамики численности

Доказательством селективной составляющей изменчивости в процессе динамики численности может служить факт дифференциального воспроизводства потомства особями разных фенотипов. Поэтому был оценен репродуктивный успех самок разных конституциональных типов, выраженный в характере беременности и эмбриональных потерь [Фалеев, Галактионов, 1997]. Наряду с краниометрическими показателями взяты экстерьерные признаки, а также масса печени, надпочечников, селезенки. Краниометрическая и морфофизиологическая выборки обработаны методом главных компонент с предварительным центрированием и нормированием.

Проанализировано распределение особей в обеих выборках по первым четырем главным компонентам. Неслучайность распределения полевок с нормальной беременностью (соответствие числа живых эмбрионов или плацентарных пятен числу желтых тел) или с ее срывами оценивалось коэффициентом корреляции отдельно для каждого цикла. Отрицательная корреляция означает, что доля таких самок уменьшается, положительная — увеличивается (в направлении компоненты). Четыре первые главные компо-

ненты описывают 74 % совокупной дисперсии краниометрических и 79,7 % — морфофизиологических признаков. Положительный и примерно равный вклад большинства признаков (исключая признаки с нелинейным ростом) в первую главную компоненту (табл. 6.13) означает, что в направлении компоненты увеличиваются общие размеры животных, и, следовательно, она характеризует изменчивость размеров особей как в краниометрической, так и морфофизиологической выборке.

В краниометрической выборке вторая главная компонента отражает степень развития черепа в ширину относительно его длины. В ее направлении увеличивается эврисомность черепа. Вклады признаков в третью главную компоненту характеризуют изменчивость формы черепа, отражающую обычно различия в скорости роста особей. Четвертая главная компонента связана с увеличением черепа в области затылочного гребня и уменьшением межглазничной ширины, характеризуя сенильность черепа.

В морфофизиологической выборке вторая главная компонента отражает варьирование размеров хвоста и конечностей. Главные компоненты III и

Таблица 6.13

Вклады (×1000) признаков в компоненты: выборочно, с максимальным вкладом во вторую—четвертую главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Краниометрическая выборка				
Высота от барабанных камер	255	062	211	264
Длина лицевой части	295	052	−250	−117
Длина мозговой части	210	−396	336	−151
Межглазничная ширина	−035	412	380	−482
Длина верхней диастемы	264	−229	−064	−192
Длина верхнего зубного ряда	194	274	−503	−111
Наибольшая ширина	272	085	143	−026
Ширина мозговой камеры	203	324	195	−099
Высота от затылочных мыщелков	236	093	130	452
Высота от затылочного отверстия	195	091	101	495
Ширина между верхними зубными рядами	159	535	−240	−090
Морфофизиологическая выборка				
Длина тела	467	095	−272	−155
Длина хвоста	256	613	160	217
Длина ступни	262	505	449	006
Масса тела	522	−108	−023	−419
Масса надпочечника	370	−232	−174	848
Масса селезенки	028	398	816	080
Масса печени	489	−368	045	−168

IV образованы в основном изменчивостью масс селезенки и надпочечников соответственно.

Обнаружена специфичность циклов в отношении характера беременности: в первом цикле полная резорбция эмбрионов отмечалась на пике численности (10,9 %, n = 98), а во втором — на спаде (11,0 %, n = 82). Данные, полученные на фазе спада третьего цикла (полевой сезон 1996 г.), также свидетельствуют о высоком проценте самок (54,5 %, n = 11) с полной резорбцией.

В первом цикле нормальная беременность чаще наблюдалась у полевок с меньшими размерами тела и черепа — отрицательный коэффициент корреляции с размерной компонентой (табл. 6.14). Во втором — она характерна скорее для более крупных особей. Эта тенденция регистрируется по размерам черепа. У самок с меньшими размерами тела в этом цикле выше вероятность гибели всех эмбрионов. Конституциональная предрасположенность самок к полной гибели эмбрионов отмечена и в первом цикле: полная резорбция выше у особей с менее массивным черепом. Среди самок с чертами

Таблица 6.14

Коэффициенты корреляции между распределением самок по компонентам (ГК) и их репродуктивным состоянием

Годы цикла, объем выборки	Репродуктивное состояние	Краниометрическая ГК	Морфофизиологическая ГК	r	P*
1979—1981 n = 228 (черепа); n = 218 (внутренние органы)	Нормальная беременность	I		−0,14	P_1
			I	−0,16	P_1
			IV	−0,18	P_2
	Полная гибель эмбрионов	II		−0,14	P_1
			III	0,17	P_1
	Ложная беременность	IV		0,12	P_i
			III	0,19	P_2
	Не рожавшие	IV		0,12	P_i
	Доимплантационные потери		II	0,14	P_1
			III	0,21	P_2
1985—1988 n = 107 (черепа); n = 168 (внутренние органы)	Нормальная беременность	I		0,14	P_i
			III	−0,16	P_1
	Гибель эмбриона		I	−0,15	P_1
	Доимплантационные потери	I		0,21	P_1
			I	0,19	P_1
			II	0,18	P_1
1991, 1995 n = 34	Нормальная беременность		III	0,22	P_2
		II		0,40	P_1
	Доимплантационные потери	III		−0,56	P_2
			I	0,39	P_2

* P_1 = 0,95, P_2 = 0,99, P_i = 0,90.

сенильности черепа выявляется тенденция прохолостания (особи без признаков беременности или с ложной беременностью).

Следует отметить, что нормальное протекание беременности у более мелких самок первого цикла совпало с преемственным уменьшением размеров особей к пику численности [Галактионов, 1995]. Противоположная тенденция (см. табл. 6.14) зарегистрирована во второй цикл, когда размеры полевок к фазе пика увеличивались. Это может означать неодинаковую адаптивную ценность особей разной конституции в ходе динамики численности. Срывы беременности достоверно меньше у самок тех типов морфологической конституции, доля которых увеличивается в ходе цикла. То есть дифференциальное воспроизводство потомства совпадает с ожидаемой на этой основе динамикой фенотипических перестроек в исследованных циклах динамики численности.

Во всех циклах регистрируется положительная корреляция между размерами селезенки и нарушениями беременности. Увеличение селезенки (спленомегалия) — индикатор перенесенного заболевания — связано с повышенной гибелью эритроцитов и, соответственно, увеличением функциональной активности ретикуло-эндотелиальной системы [Горизонтов, 1976; Барта, 1976]. Иногда это рассматривают как косвенное свидетельство роста инфекционной заболеваемости во время спада численности [Мошкин, 1989]. Наши результаты показывают, что такие особи могут встречаться в разные фазы цикла. И, вероятно, они означают общую конституционально обусловленную связь неудовлетворительного (физиологического и иммунного) состояния самок и срывов беременности.

Доимплантационная гибель в разные циклы численности положительно коррелирует с варьированием размеров особи, а также хвоста и конечностей, отличаясь по характеру связи от постимплантационной резорбции эмбрионов. Создается впечатление, что она может встречаться и у особей оптимального для данного цикла конституционального типа. Возможно, что доимплантационная смертность в некоторых случаях выполняет «роль питательного субстрата для созревающих фолликул» [Башенина, 1994].

Таким образом, репродуктивный успех самок водяной полевки зависит от типа их морфологической конституции, и характер этой зависимости специфичен для цикла численности популяции.

Отчетливая связь изменения окраски шкурки водяной полевки с динамикой численности популяции также позволяет рассмотреть возможную селективную составляющую процесса. Известно, что характеристики окраски шкурок контролируются генетически [Маркерт, Уршпрунг, 1973], а за окраску спины и брюха отвечают разные локусы, среди которых есть полиморфные и мономорфные. Поэтому обнаруженные преобразования фенотипической структуры популяции являются, вероятно, следствием отбора, который в некоторых случаях может разнонаправленно изменять окраску шкурок полевок на спине и брюхе, изменять направление преобразований фенотипической структуры на противоположное и на который самцы и самки могут отвечать по-разному [Харламова и др, 1999, 2000; Галактионов, Фалеев, 2000].

Для того чтобы проверить это предположение, отдельно для каждого цикла были посчитаны коэффициенты корреляции между распределением самок по главным компонентам, характеризующим окраску шкурок, и вариантами протекания беременности.

В первом фенотипическом цикле по мере потемнения шкурок (к пику численности) возрастала полная резорбция эмбрионов ($r = 0{,}23$, $P < 0{,}001$), а нормальное протекание беременности оказалось связано с осветлением шкурок (усилением белизны) — $r = 0{,}19$, $P < 0{,}05$, отчетливо проявившемся на спаде. Во втором цикле эти связи отсутствовали, но обнаружилась иная зависимость: у самок, не участвовавших в размножении, контрастность в окраске шкурок была более выражена ($r = 0{,}27$, $P < 0{,}01$).

Таким образом, фазам динамики численности могут соответствовать статистически различимые и частично воспроизводимые в смежных циклах динамики численности варианты окраски шкурок, имеющие неодинаковую селективную ценность.

Полученные результаты означают наличие выраженной фенотипической изменчивости, сопряженной с динамикой численности. Направленные морфогенетические преобразования полевок могут сформировать к пику численности в разных популяциях противоположные варианты морфологической конституции. После фазы пика фенотипические траектории меняются на противоположные, т. е. отмечаются маятниковые фенотипические колебания (фенотипические циклы). Полученные данные снимают противоречия в наблюдениях за природными популяциями мелких млекопитающих, в которых регистрируются противоположные морфологические эффекты. Изменения в характере асимметрии исследуемых признаков указывают на усиление тенденций к стабилизации морфогенеза либо к его разбалансировке в ходе популяционного цикла. Статистически различимые и частично воспроизводимые в смежных циклах динамики численности морфогенетические варианты могут иметь неодинаковую селективную ценность.

Глава 7
ПАРАЗИТЫ КАК ФАКТОР МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

7.1. Сопряженная с гельминтозами морфофизиологическая и репродуктивная изменчивость водяных полевок

Врожденная устойчивость хозяев к паразитам нередко маркирована связанными с механизмом защиты от них отдельными фенотипическими признаками: группой крови, типом гемоглобина, физическими и биохимическими свойствами кожи [Уэйклин, 1983]. Иногда эта устойчивость ассоциирована с признаками, связать которые с механизмами защиты невозможно: массой тела [Childs et al., 1988], неметрическими признаками черепа [Галактионов и др., 1991]. Такая ассоциированность возникает, когда отбор на устойчивость к паразитам, как и любым другим факторам среды, в силу морфогенетических зависимостей, затрагивает совокупность признаков, имеющих весьма отдаленное отношение к этим механизмам. Среди них могут оказаться признаки, привлекаемые для оценок популяционной и биотопической специфичности [Шилов, 1977; Шварц, 1980]. Задача в данном случае заключалась в выявлении признаков, изменчивость которых зависит от взаимоотношений с паразитами.

Для статистической обработки использовали данные по зараженности водяной полевки гельминтами: трематодой *Notocotylus noyeri*, нематодами — *Hepaticola hepatica*, *Trichocephalus muris*, *Longistriata minuta*, цестодами — *Aprostatandrya macrocephala*, *Paranoplocephala dentata*, *Rodentolepis straminea*, *Taenia mustelae* (larva). Показателями инвазированности выбраны 0 (отсутствие) и 1 (наличие одного и более гельминтов). С центрированной и нормированной совокупности морфофизиологических и репродуктивных признаков каждой выборки — отдельно по годам и полам — взяты первые три и пятая главные компоненты, коэффициенты корреляции которых с зараженностью достоверны (табл. 7.1).

Сдвиг в распределении по этим компонентам инвазированных полевок оценили коэффициентом корреляции для каждой выборки и отдельно по каждому виду червей. Отрицательная корреляция означает, что доля зараженных данным видом гельминтов уменьшается по компоненте, положительная — увеличивается (табл. 7.2). Из нее следует, что инвазированность

Таблица 7.1
Вклады (×100) морфофизиологических признаков перезимовавших водяных полевок в главные компоненты I—III и V в выборке подъема (1979 г.), пика (1980 г.) и спада (1981 г.) численности

Признак	1979 г.		1980 г.						1981 г.	
	Самцы	Самки	Самцы			Самки			Самцы	Самки
	II	II	I	II	III	I	II	V	II	II
Длина										
тела	−45	−58	31	−11	−45	25	−44	49	−40	−32
хвоста	−51	−58	28	−33	23	21	−01	−05	−61	−60
ступни	−31	−24	31	−19	19	26	−22	25	−34	−57
Масса										
тела	−03	−05	43	−17	−06	40	−07	02	−17	−06
почки	−12	24	35	21	−05	43	−09	−29	21	03
надпочечника	50	29	16	48	−59	33	−16	−60	16	19
селезенки	−09	30	22	42	57	11	76	12	40	10
печени	23	06	38	05	05	43	17	02	24	13
сердца	25	0	43	11	05	39	33	09	16	08
РА	21	15	10	−59	17	−15	−05	−48	11	37
λ	1,8	1,6	4,1	1,2	1,0	3,7	1,3	0,8	1,9	1,9

Примечание. РА — «репродуктивная активность»: у самцов длина семенника, у самок — число эмбрионов или темных пятен от последней беременности.

полевок связана с их распределением по некоторым из компонент и что эта связь возрастает в пик численности хозяев, а видовой состав червей, с которыми она устанавливается, существенно изменяется по годам.

Положительные вклады всех морфофизиологических признаков в первую главную компоненту означают, что животные расположились по ней в порядке увеличения общих размеров, и это совпадает с возрастанием доли зараженных нематодой *H. hepatica* и *A. macrocephala*. По каждой второй главной компоненте особи упорядочились по более или менее согласованному увеличению массы внутренних органов наряду с уменьшением у них линейных размеров тела. Такие различия между ними объясняются большей скоростью роста у животных с относительно большей массой внутренних органов [Шварц, 1980]. Разные знаки при коэффициенте корреляции у этих компонент с разными видами червей свидетельствуют о том, что одни из них чаще встречались у животных с большей, другие — с меньшей скоростью роста. Для цестоды *A. macrocephala* встречаемость оказалась связана еще и с полом хозяев: ею чаще инвазировались самцы с высокой, а самки, наоборот, — с низкой скоростью роста. Судя по большому числу видов червей, коррелирующих со второй главной компонентой, различия в скорости роста порождают для них большее число экологических ниш, чем процессы, обусловившие другие главные компоненты.

Таблица 7.2
Коэффициенты корреляции между распределением водяных полевок по «морфофизиологическим» главным компонентам и их инвазированностью гельминтами

Пол	Объем выборки	Вид гельминта	Встречаемость, доля	Компонента	r	P*
			1979			
Самцы	51	*L. minuta*	0,59±0,07	II	−0,30	P_1
Самки	24	*L. minuta*	0,63±0,10	II	−0,47	P_1
		T. muris	0,17±0,08	II	0,53	P_1
			1980			
Самцы	104	*H. hepatica*	0,50±0,05	I	0,22	P_1
		A. macrocephala	0,04±0,02	II	0,32	P_3
		N. noyeri	0,89±0,03	II	0,20	P_1
		T. mustelae	0,12±0,03	III	0,26	P_2
Самки	100	*H. hepatica*	0,55±0,05	I	0,32	P_2
		A. macrocephala	0,07±0,03	I	0,36	P_3
		A. macrocephala	0,07±0,03	II	−0,32	P_2
		P. dentata	0,07±0,03	V	−0,32	P_2
			1981			
Самцы	61	*R. straminea*	0,48±0,05	II	0,38	P_2
		N. noyeri	0,79±0,05	II	0,26	P_1
Самки	72	*N. noyeri*	0,81±0,05	II	0,24	P_1

*P_1 = 0,95, P_2 = 0,99, P_3 = 0,999.

Во время подъема и спада численности «репродуктивная активность» особей с высокой скоростью роста была выше, чем с низкой (см. табл. 7.1). Но в первом случае зараженность их наиболее часто встречающейся нематодой падала, а во втором, причем зараженность сразу двумя и уже другими видами червей, возрастала. Следовательно, если в первом случае воспроизводству полевок гельминты в принципе не могли помешать, то во втором или содействовали, на что указывают положительные вклады «репродуктивной активности», или полевки составляли смешанную группу из устойчивых и восприимчивых к этим видам гельминтов. Об этом, вероятно, свидетельствуют небольшие коэффициенты корреляции с компонентой и то, что один из них — *N. noyeri* — в 1980 г. все же снижал половую активность самцов.

Дисперсия третьей компоненты образована преимущественно уменьшением массы надпочечников одновременно с увеличением массы селезенки. Такая взаимосвязь объясняется различиями в стрессированности особей [Юдаев и др., 1976]. Так как масса надпочечников по этой компоненте уменьшается, то, возможно, по ней у хозяев уменьшается стрессированность. Тем не менее в этом направлении у них возрастает зараженность цестодой *T. mustelae*, хотя должно быть наоборот, так как подавление иммунологических реакций чаще наблюдается у стрессированных особей [Леутская, 1990].

Однако подтверждающие это эксперименты не только противоречивы, но и проведены в условиях, когда в организм хозяина искусственно вводили стероидные гормоны.

Таким образом, часть изменчивости морфофизиологических и репродуктивных показателей водяной полевки сопряжена с гельминтозами. При этом направление данной изменчивости совпадает с изменчивостью, порождаемой причинами, контролирующими общие размеры тела, скорость роста и стрессированность особей.

7.2. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами

Генетическая (конституциональная) предрасположенность или, напротив, устойчивость некоторых видов животных к гельминтам известна. В их основе может лежать общность антигенных структур паразита и хозяина [Шульц, Гвоздев, 1976; Кеннеди, 1978; Уэйклин, 1983]. С другой стороны, пороговые неметрические признаки скелета устойчиво характеризуют специфику животных разных генотипов, а их использование позволяет косвенно устанавливать порядок генетических различий между какими-либо группами особей [Васильев и др., 1986; и др.].

Обработан материал по экстенсивности инвазии двумя видами нематод *Longistriata minuta* и *Hepaticola hepatica* водяной полевки на пике численности (1980 г.), используя неметрические признаки черепа. Данные по каждому виду статистически обрабатывались отдельно. Полевок (перезимовавшие самцы) разбили на группы зараженных (у которых обнаружен хотя бы один паразит данного вида) и не зараженных. Представленный таким образом материал дает возможность исследовать вопрос о конституционной устойчивости к заражению. Чтобы исключить возможную сезонную разнонаправленность отбора [Гершензон, 1946; Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966; Берри, 1977; Акимов и др., 1989, 1990], дополнительно выборки зараженных и не зараженных нематодами грызунов разделены еще и на отловленных в первую (10.06—2.07) и вторую (4.07—9.09) половины лета.

Обработка данных проведена линейным дискриминантным анализом. В одном из вариантов счета каждый билатеральный признак обрабатывался как самостоятельный, в другом — от бинарно закодированного значения признака на левой стороне черепа вычиталось значение на правой. С полученной матрицей обращались как с исходной для установления связи индивидуальной направленной асимметрии [Ефимов и др., 1987] пороговых признаков с восприимчивостью к заражению нематодами.

Для зараженных нематодой *L. minuta* результат дискриминации оказался сколь ожидаемый, столь и не простой для интерпретации. По всем трем дискриминантным осям все выборки достоверно ($P < 0{,}001$) отличаются друг от друга (рис. 7.1, табл. 7.3). Наиболее отличаются от остальных незараженные самцы, отловленные во вторую половину лета. Прочие выборки в пространстве этих компонент частично пересекаются. Однако они дополнительно отличаются друг от друга по третьей дискриминантной компоненте. Ее не

Рис. 7.1. Распределение в пространстве первой и второй дискриминантных компонент (ДК), образованных неметрическими признаками перезимовавших самцов водяных полевок, зараженных (обозначены 1 и 3) и незараженных (2 и 4) нематодой *L. minuta*, отловленных за первую (1 и 2) и вторую (3 и 4) половины лета. В центроидах групп проставлены объемы выборок.

привлекли для демонстрации разобщенности выборок, так как причины, порождающие изменчивость, вполне раскрываемы в пространстве предшествующих компонент.

Для большей наглядности воспользовались процедурой факторного анализа: дискриминантные оси повернули на 45° и на них спроецировали геометрические центры тяжести (центроиды) выборок (см. рис. 7.1). Очевидно, что ось, на одной из сторон которой оказались выборки с незараженными самцами, а на другой — с зараженными, отражает порядок генетических различий между группами, «абсолютно» устойчивыми к заражению и восприимчивыми к *L. minuta*. Различия между выборками незараженных особей, отловленных за первую и вторую половины лета, объяснить нелегко. Недостаточно только сезонного отбора на «осенний фенотип», чтобы они возникли. Между ними практически нет трансгрессии. Обе морфы присутствуют в популяции и при репрезентативных выборках они обе обязаны встречаться в отловах в первую половину лета. За счет этого сезонные выборки должны сильно перекрываться, вплоть до статистической неразличимости. Иными словами, откуда во второй половине лета появились перезимовавшие самцы с фенотипами, не встречающимися в первую половину лета? В такой формулировке вопрос возникает при рассмотрении выборок из самцов, не зараженных печеночной капиллярией и отловленных за эти же сроки (рис. 7.2). Формальный ответ очевиден: не удалось избежать смещенности выборок — сохранить представительство в них особей с частотами фенотипов, характерными для популяции первой и второй половин лета. Такое могло случиться, если некоторые поселения водяной полевки (демы) генетически уникальны и комбинации из 25—30 пороговых признаков достаточно для того, чтобы эта уникальность отразилась в феногипических дистанциях между ними.

Таблица 7.3

Вклады неметрических краниальных признаков (×1000) в дискриминантные оси, различающие водяных полевок, зараженных нематодами, от незараженных

Признак	*Longistriata minuta*					*Hepaticola hepatica*			
				А				А	
	I	II	III	I	II	I	II	I	II
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	–	–	–	97	−17	47	−68	177	−269
2	–	–	–			−58	47		
3	1	84	11	39	227	32	52	83	−233
4	−33	−69	−35			−107	95		
5	22	34	−38	−30	−53	–	–	−7	−62
6	37	98	72			–	–		
7	−19		−133	−318	94	103	120	−146	163
8	177	18	−27			178	−4		
9	64	−79	−33			–	–		
10	−98	−58	97	−25	−106	−52	−70	−19	−144
11	−58	−38	−74			−89	37		
12	34	−16	26	215	27	86	36	20	−222
13	−133	8	108			68	32		
14	−9	117	54	−96	−9	–	–	−122	73
15	66	120	78			–	–		
16	90	−22	−46	167	153	51	6	71	−34
17	−67	−82	72			−38	73		
18	11	15	0	186	26	66	−58	57	−138
19	−41	23	17			−34	11		
20	−73	61	33	53	212	−86	−3	117	158
21	−138	−84	73			−71	104		
22	155	−134	57	285	−263	−67	−110	167	2
23	−28	39	−118			−63	36		
24	−37	−113	−54	63	−131	−19	74	−20	−31
25	−70	−14	−54			−29	53		
26	−24	−89	11	40	−150	3	67	−93	−208
27	−46	12	−97			−110	−59		
28	73	120	86	−63	124	40	−80	−130	38
29	138	−37	−89			7	−195		
30	12	−9	−44	206	66	−11	−63	317	−43
31	−136	−54	−143			−59	143		
32	–	–	–	−27	−122	–	–	−24	−102
33	–	–	–			–	–		
34	10	10	1	−88	183	–	–	−75	160
35	144	−113	−2			–	–		
36	–	–	–	84	211	−31	−104	237	−24
37	–	–	–			−54	32		

Окончание табл. 7.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
38	65	−16	−113			−75	−89		
39	−147	−165	42	−240	−273	−120	83	−266	−186
40	47	−27	−32			−94	−110		
41	−1	−31	31	150	248	−58	−37	133	−20
42	−174	−197	145			−162	104		
43	−71	34	−105	57	145	−38	99	47	−73
44	−138	−56	−63			−122	141		
45	−20	−181	−3	−58	−207	–	–	−167	20
46	20	−11	147			–	–		
47	−70	15	−133	−178	156	−61	51	71	278
48	48	−96	−46			102	151		
49	16	−116	112	132	−91	22	58	203	−223
50	−57	−48	−146			−59	173		
51	–	–	–	80	100	−30	32	92	139
52	–	–	–			−102	82		
53	−100	35	51	−138	−155	−9	83	−135	−187
54	38	82	−121			−39	−59		
55	136	−36	261	158	147	162	33	97	−35
56	36	−127	134			86	101		
57	–	–	–	104	108	–	–	48	111
58	–	–	–			–	–		
59	108	167	−77	−117	105	109	−78	−28	−169
60	180	98	12			48	−127		
61	65	−16	−144	91	105	42	−56	250	−100
62	−16	−93	−165			−1	161		
63	–	–	–	−20	−61	36	81	−165	−136
64	–	–	–			−40	−85		
Дисперсия, %	41,8	32,2	26,1	49,4	30,3	52,8	33,0	49,7	28,6
χ^2	153,6	118,8	96,1	68,4	41,9	227,2	142,0	85,2	49,0
λ	54	52	50	33	31	53	51	33	31

Примечание. «–» — признак не был включен в статистическую обработку; А — обрабатывалась разность между левым и правым значениями признака (показатель направленной асимметрии); I— III — дискриминантные оси. Номера признаков см. с. 37.

Организация отловов позволила проверить эту гипотезу. Капканами и живоловками в болотах отлавливали оседлую, размножающуюся часть популяции, а на гривах, в сухих местах ловчими канавками — подвижную, мигрирующую ее часть. Начав, по возможности, полный отлов с самых отдаленных болот, закончили его рядом со стационаром, т. е. в начале и конце лета полевки были отловлены в разных поселениях. Проверка заключалась в том, что на рис. 7.1 и 7.2 пометили номера животных в соответствии с местом поимки. Обнаружили, что во второй половине лета ближе к стационару

в отловах увеличилась частота полевок с ранее не встречающимися фенотипами. Впрочем, и в ловчие канавки стали попадать животные с такими же фенотипами. Следовательно, против мигрирующей части популяции первой половины лета прошел отбор. Возможно, способствовали ему и наши отловы. И эту часть популяции первой половины лета сменили пришельцы из отдаленных от ловчих канавок демов.

Таким образом, под изменчивостью, именуемой «сезонной», скрывается сборный феномен, обязанный своим происхождением организации отловов, пространственной (демальной) структуре популяции, а также числу и «чувствительности» признаков, выбранных для поиска генетических различий между выборками.

Рис. 7.2. Распределение в пространстве первой и второй дискриминантных компонент (ДК), образованных неметрическими признаками перезимовавших самцов водяных полевок, зараженных (1 и 3) и незараженных (2 и 4) нематодой *H. hepatica*, отловленных за первую (1 и 2) и вторую (3 и 4) половины лета. В центроидах групп проставлены объемы выборок.

Обнаружена четкая обособленность морф самцов, инвазированных лонгистриатой или гепатиколой и отловленных за первую половину лета, от зараженных этими же видами червей, но отловленных за вторую половину. Из этого следует, что восприимчивость к заражению одним и тем же видом гельминта в пределах одной и той же популяции допускается на различной генетической основе. Такое возможно, если популяционная структура каких-либо видов гельминтов представлена расами, которые способны нарушать существующие барьеры устойчивости, в том числе и конституционные [Уэйклин, 1983; Бигон и др., 1989]. Возникновению рас способствует обитание паразитов в других хозяевах, а в данном случае выбранные паразиты не специфичны для водяной полевки и имеют самый широкий спектр хозяев [Определитель, 1979]. Следовательно, полевки, попавшиеся во второй половине лета, действительно могли быть пришельцами. Их фенотипически регистрируемая восприимчивость к заражению обоими видами червей могла сформироваться в

отдаленных от ловчих канавок биотопах с иной экологической ситуацией и среди иного сообщества млекопитающих. Это также свидетельствует в пользу демальной организации популяции водяной полевки.

Принимая во внимание построение осей «восприимчивость» и «сезонная изменчивость» (см. рис. 7.1), следует считать, что ось «восприимчивость» организовали признаки, давшие одновременно большой (свыше 140) положительный вклад в первую и большой отрицательный во вторую дискриминантные компоненты или, соответственно, положительный во вторую и отрицательный в первую компоненты. Признаки, дающие вклады с одинаковыми знаками, подвержены «сезонной» изменчивости. Отсюда, например, частота признаков 22-го и 35-го выше в группе восприимчивых и ниже в группе устойчивых к лонгистриате особей. Учитывая направление третьей компоненты и то, что она дополнительно дискриминирует зараженных и незараженных в первой половине лета, у восприимчивых выше также частота 42-, 46- и 55-го и ниже — 31-, 50- и 61-го признаков, а у устойчивых, соответственно, наоборот. Точно так же в частотах признаков можно представить различия, возникшие в течение сезона.

В группах особей, зараженных гепатиколой, устойчивость к заражению совпала с направлением первой, а сезонная — второй компоненты (см. рис. 7.2). Поэтому вклады признаков в первую компоненту характеризуют различия между устойчивыми и восприимчивыми морфами, а во вторую — «сезонную» изменчивость. То, что вне зависимости от сезона и конкретных экологических условий в биотопе, в противоположность восприимчивости, устойчивость формировалась в границах только одного морфотипа, по-видимому, понижало резистентность популяции полевок в целом и благоприятствовало экстенсивности инвазии.

Отдельно по каждому признаку между незараженными во второй половине лета и всеми зараженными гепатиколой посчитали достоверность различий. Она обнаружилась только по трем из них: 8-, 42- и 55-му ($P < 0,05$), у зараженных выше частота 42-го и ниже — 8-го и 55-го. Между всеми зараженными и незараженными лонгистриатой различия обнаружились также по трем признакам: 22-му и 35-му ($P < 0,05$) и 55-му ($P < 0,001$), у зараженных их частота выше.

Очевидно, что оценки различий между выборками по отдельным признакам совершенно несопоставимы с оценками, полученными с помощью дискриминантных компонент. Дискретности выборок явно способствуют и другие признаки, также давшие вклад в компоненты. В силу того, что сами признаки являются выборкой из некоей их генеральной совокупности, в рамках данной статистической обработки невозможно указать сколько-нибудь определенную нижнюю границу их вклада, за которой частью признаков можно было бы пренебречь. Поэтому нельзя строго отобрать признаки, маркирующие процесс становления иммунного статуса. Тем не менее, надежность оценок различий, получаемых с помощью дискриминантного анализа, свидетельствует о том, что компоненты отражают более мощные, более детерминированные процессы, чем те, которые лежат в основе проявления отдельно взятых и образующих их признаков. Очевидно, что исполь-

зованные признаки не могут непосредственно отвечать за устойчивость и восприимчивость. Они только маркируют процессы, завершающиеся установлением иммунного статуса.

Дискретность в первую половину лета морф, предрасположенных и устойчивых к заражению лонгистриатой, предполагает выполнение ряда условий. Плотность рассеянных в биотопах водяной полевки яиц в инвазионной стадии столь велика, что все самцы без исключения имели возможность заразиться. При гельминтологическом вскрытии все зараженные были зафиксированы. Во вторую половину лета дискретности морф дополнительно способствовало возрастание доли зараженных ($P < 0,05$), что, возможно, свидетельствует о том, что этот паразит не повышал заметно летальность хозяев.

Во втором случае трансгрессия выборок за первую половину лета объясняется тем, что не всех зараженных гепатиколой самцов удалось выявить. Печеночной капиллярии требуется больше времени для достижения такой стадии развития, на которой она опознается. Причем это уже яйца, тогда как отложившие их паразиты, живущие в печени грызунов не более месяца, могли уже все погибнуть [Шульц, Гвоздев, 1976]. В отличие от лонгистриаты, этот паразит, по-видимому, увеличивает смертность хозяев, так как доля зараженных им к осени не возросла, несмотря на предпосылки к этому и лучшую диагностируемость, а дискретность морф незараженных и зараженных стала совершенно отчетливой (см. рис. 7.2).

Тем не менее, всех перечисленных экологических условий для обнаружения и существования в нативных популяциях дискретных морф совершенно недостаточно, если не предположить контроля за восприимчивостью и устойчивостью со стороны ограниченного числа генов. Работы по селекции позволяют предположить наличие такого контроля: резистентность и особая восприимчивость мышей к возбудителю желтой лихорадки, например, контролируются всего двумя генами [Бойд, 1969]. Находятся под контролем небольшого числа генов и наследуются как доминантные признаки устойчивость овец и восприимчивость мышей к нематодам, соответственно *H. contortus* и *T. muris* [Уэйклин, 1983].

Дискриминантные компоненты отражают функционирование эпигенотипов и несут информацию о креодах, накопленную за время прохождения по ним. Каждая конституционно однородная группа водяных полевок — результат прохождения по вполне конкретному креоду. Отсюда число достоверно различаемых с помощью дискриминантного анализа групп соответствует числу реализованных креодов, а координаты объектов в компонентах — следы, визуализирующие креоды.

Если представить, что выбор креодов, отвечающих за восприимчивость или устойчивость к конкретному паразиту, контролируется одним или двумя полиаллельными локусами, то отношения доминантности—рецессивности между ними могут задаваться приоритетом по времени включения одного из таких аллелей, и тогда креоды фенотипически могут проявлять себя как обычные менделевские признаки. Такая гипотеза не противоречит выводам из работ по селекции на восприимчивость и устойчивость к паразитам и патогенам и объясняет обнаруженную нами дискретность морф. К тому же

Рис. 7.3. Центроиды и их доверительные интервалы групп перезимовавших самцов водяных полевок, зараженных (1 и 3) и незараженных (2 и 4) нематодой *L. minuta*, отловленных за первую (1 и 2) и вторую (3 и 4) половины лета, в пространстве дискриминантных компонент, образованных индивидуальной направленной асимметрией пороговых признаков.

природа различий билатеральных, пороговых признаков в явном виде включает в себя фактор времени, так как основывается на несогласованности онтогенетических событий, предшествующих их появлению: на одной из сторон тела соответствующим тканям удается вступить в контакт в нужное время, на другой — не удается, что приводит к утрате признака. Принадлежность особей к креоду изменяет вероятность проявления целого комплекса признаков.

На рис. 7.3 и 7.4 изображены центроиды и доверительные интервалы тех же самых выборок, что и на рис. 7.1 и 7.2, но в пространствах дискриминантных компонент, порожденных направленной индивидуальной асимметрией. Возможно, утрачена наглядность различий между выборками в связи с тем, что распределение особей в пространствах компонент заменили на доверительные интервалы, зато векторами от начала координат, пропорционально вкладам, показаны направления возрастания признаков. Так как бралась разница между значениями левого и правого признаков, то, следовательно, положительный знак вклада означает возрастание в среднем частоты признака на левой, а отрицательный — на правой стороне тела, т. е. лево- и правостороннюю асимметрию.

Для более четкого разделения групп зараженных и незараженных лонгистриатой, отловленных в первую и вторую половины лета, так же как и на рис. 7.1, пришлось построить дополнительные оси. В другом случае для зараженных гепатиколой очевидно: восприимчивость возрастает по направлению второй компоненты, а «сезонная» изменчивость обнаружилась в первой компоненте и причем только для восприимчивых. В соответствии с построением видно, что чем меньше угол между дискриминирующей осью или компонентой и вектором, иллюстрирующим вклад признака, тем больше данный признак подвержен влиянию селективных сил.

Результаты обработки направленной индивидуальной асимметрии и отдельных билатеральных признаков совпадают. Поэтому имеются основа-

ния предполагать некоторую общность экологических предпосылок и генетических механизмов, обеспечивающих дискретность всех обнаруженных морф.

Полиморфизм по иммунному статусу может поддерживаться в популяции хозяев при условии постоянного пресса со стороны паразитов. Из-за этого постоянства их роль в регуляции численности хозяев, с одной стороны, должна быть эффективной, с другой — незаметной. Однако, если такая регуляция осуществляется, то должна наблюдаться согласованная с фазой динамики численности хозяев изменчивость гельминтофауны и патогенов. По изменчивости гельминтофауны такие наблюдения известны [Ковальчук, 1983; Ковальчук и др., 1989; Чечулин, 1989; Чечулин, Панов, 1989]. Известны также немногочисленные работы о приуроченности эпидемий и эпизоотий к определенной фазе динамики численности трансмиссивных или дефинитивных хозяев. Например, подъем заболеваемости людей клещевым энцефалитом отмечается, как правило, на фоне снижения плотности мелких лесных млекопитающих [Токаревич и др., 1975]. Пик и снижение численности популяции водяной полевки часто сопровождаются выбросами из нее возбудителя пастереллеза — болезни крупного рогатого скота [Галактионов, Колосов, 1988]. Констатируется выраженная резистентность больших песчанок к чуме в период нарастания плотности их популяций и, напротив, значительное повышение чувствительности к микробу во время снижения численности [Корнеев и др., 1971]. В соответствии с этим максимум пунктов заражения чумой среди них приходится на годы, когда хотя бы у одного из видов песчанок начинается спад численности [Алашбаев, Дулянская, 1989].

Рис. 7.4. Центроиды и их доверительные интервалы групп перезимовавших самцов водяных полевок, зараженных (1 и 3) и незараженных (2 и 4) нематодой *H. hepatica*, отловленных за первую (1 и 2) и вторую (3 и 4) половины лета, в пространстве дискриминантных компонент, образованных индивидуальной направленной асимметрией пороговых признаков.

Поэтому некоторые вспышки эпидемий или эпизоотий можно привлекать для прогноза численности популяции хозяев. Например, заболеваемость людей туляремией предполагает начало снижения численности водяной полевки и ондатры и низкую их численность на несколько лет вперед [Галактионов, 1994]. В свою очередь, наличие в популяции хозяев доли особей оп-

ределенной конституции следует расценивать в качестве предпосылки выброса из нее возбудителей тех или иных заболеваний.

7.3. Альтернативная форма изменчивости и динамика численности

В ходе анализа изменчивости, возникающей в процессе динамики численности популяции (см. главу 6), было установлено, что направленные преобразования фенооблика к фазе пика популяционного цикла способны сформировать противоположные варианты морфологической конституции. В отношении размеров это могут быть как экстремально крупные, так и мелкие особи. Таким образом, мы имеем дело, скорее всего, с двумя альтернативными состояниями популяции. Поэтому обнаруженная форма фенотипической изменчивости была названа как альтернативной, так и межциклической [Галактионов, 1995], поскольку направления фенотипических перестроек отражают различия между циклами динамики численности.

О принципиальной возможности морфологически альтернативных состояний популяции свидетельствуют исследования по влиянию плотности лабораторных млекопитающих на рост отдельных особей. Обнаружено как стимулирующее, так и угнетающее действие перенаселения и было высказано предположение о различной чувствительности «разных линий лабораторных мышей и крыс к влиянию плотности на рост» [Мина, Клевезаль, 1976]. Оно способно в первом приближении объяснить обсуждаемые результаты.

В исследованной популяции водяной полевки, как и в некоторых популяциях других видов млекопитающих, по-видимому, генетически закреплены оба варианта фенотипического ответа на повышение плотности. Как минимальные, так и максимальные размеры тела животных и, прежде всего, пути их достижения — соответствующие им фенотипические преобразования — адаптивно равноценны для нейтрализации отрицательных последствий, вызываемых увеличением плотности. Выбор одного из адаптивных вариантов происходит в депрессию численности, после чего он неукоснительно реализуется. В пик численности его адаптивный потенциал исчерпывается и фенотипическая структура возвращается к одному из предшествующих состояний, демонстрируя как бы некоторую завершенность преобразований на основе выбранного варианта.

Если последовательно рассматривать весь выявленный процесс как селективный, то осуществленный выбор одного из адаптивных вариантов в депрессию численности может быть столь же неслучайным, как и реализация после него определенного направления фенотипических перестроек. Объяснение с позиций популяционной генетики, статистические модели которой основаны на безынерционных процессах, вряд ли может быть более успешным. В депрессию, когда популяция существует в виде изолированных, малых по численности групп, обязано происходить случайное изменение частот или случайная фиксация генов [Ли, 1978]. Поэтому в депрессию рано или поздно должна произойти фиксация генов, обеспечивающих воспроизводство только одной морфы, если не сделать каких-либо достаточно специальных предположений об участии в динамике численности факторов,

которые могли бы выполнять роль памяти [Ефимов, Галактионов, 1976, 1983; Ефимов и др., 1988, Садыков, Бененсон, 1992].

По-видимому, естественнее предположить, что рассматриваемый процесс во все моменты времени инерционен, и, с учетом этого, сформулировать требования, которым должны отвечать факторы, вызвавшие и поддерживающие конституционально альтернативные состояния популяции. Они должны быть: а) достаточно мощными и постоянно действующими, чтобы соответствовать той существенной доле внутрипопуляционной изменчивости, которую порождают; б) связанными непосредственно с изменением численности; в) способными в депрессию численности переключить направление фенотипических перестроек на один из альтернативных вариантов, т. е. как бы «помнить» вариант, реализованный ранее, чтобы его не повторить.

Этим требованиям отвечают паразиты. Они являются мощным и постоянно действующим фактором отбора в любой природной популяции животных. Скорость их распространения и эффективность действия обычно прямо пропорциональны частоте контактов между ними и хозяевами, т. е. непосредственно связаны с изменением численности последних [Бигон и др., 1989]. Среда обитания хозяев после вспышки численности надолго загрязнена, например, инвазионными и свободноживущими стадиями гельминтов. Кроме них, диссеминаторами территории в депрессию численности на длительное время становятся многочисленные дополнительные и резервуарные хозяева, инфицированные микропаразитами, жизнеспособность которых иногда определяется сроком жизни этих хозяев. Так, например, туляремийный микроб в половозрелых аргасовых клещах сохраняется до семи лет без изменения основных биологических свойств, включая вирулентность [Олсуфьев, Дунаева, 1970], а в организме иксодовых клещей размножается и сохраняется пожизненно. Следовательно, после вспышки численности хозяев остается след в виде долгоживущих инвазионных и инфекционных стадий возбудителей, способный выполнять роль памяти, что иллюстрируется многочисленными примерами [Ротшильд, Куролап, 1992].

Предполагаемое объяснение фенотипических преобразований состоит в том, что особи выявленных экстремальных морф устойчивы и восприимчивы к разным комплексам паразитов. Обе морфы воспроизводились во все фазы динамики численности, но чаще гибли организовавшие вспышку и утратившие резистентность во время предыдущей вспышки численности. Численность увеличивалась за счет альтернативной, устойчивой морфы. Более того, исходом все возрастающих контактов «новых», резистентных хозяев с этими возбудителями могла быть естественная аттенуация с весьма вероятным снижением или даже утратой ими вирулентности. Поэтому по завершению вспышки среда обитания водяной полевки могла оказаться как бы дезинфицированной и подготовленной к возвращению «старых» хозяев. Последующая депрессия усилила этот эффект, ограничив циркуляцию патогенных организмов. Отсюда — предпосылки к осуществившемуся в депрессию численности полевок переключению на альтернативный вариант фенотипических преобразований.

Предлагаемая гипотеза согласуется со следующими фактами. Оказались достоверны различия в структуре гельминтоценоза водяной полевки во время подъема, пика и спада ее численности, оцененные по экстенсивности и интенсивности инвазии [Галактионов и др., 1992]. Устойчивость или восприимчивость к отдельным видам червей связана с конституциональными особенностями хозяев и одновременно с их репродуктивными характеристиками [Галактионов, Ковальчук, 1996]. Похожий результат получен по совокупности неметрических признаков, позволяющих косвенно устанавливать порядок генетических различий между какими-либо группами особей, что дает основание сделать вывод об эколого-генетической структурированности в этом отношении популяции водяной полевки.

Предполагаемая стратегия внутрипопуляционной адаптации к последствиям вспышек численности вряд ли исчерпывается ее значением только для водяной полевки. По крайней мере, еще для трех видов грызунов известна связь частоты встречаемости гельминтов, степени их патогенности с размерами тела хозяев [Geller, Christian, 1982; Childs et al., 1988]. В свою очередь, существенная часть внутрипопуляционной изменчивости размеров тела грызунов, наряду с частью изменчивости массы сердца, надпочечников, селезенки, длины тела, лап и хвоста, входит составляющей в различные их конституциональные типы, различающиеся репродуктивным успехом, устойчивостью к паразитам и к стрессирующим факторам. Не исключено, что поддержание обнаруженных коррелятивных связей, составляющих суть конституциональных типов, часто осуществляется комплексом сцепленных локусов H-2, определяющим иммунную реактивность или восприимчивость к некоторым заболеваниям, в том числе и паразитарной этиологии [Снелл и др., 1979, Уэйклин, 1983]. Гены этого же комплекса контролируют «такие на первый взгляд неиммунологические явления, как плодовитость, размер органов и тела» [Говалло, 1987]. Причем гетерозиготность плода по ним обеспечивает ему локальный иммунологический комфорт, и, соответственно, выраженный у родителей генетический полиморфизм локусов H-2 увеличивает количество плодов у самок и жизнеспособность потомства. И напротив, их гомозиготность повышает вероятность гибели эмбрионов [Талвар, 1983, Говалло, 1987]. Результатом отбора на гомозиготизацию этого супергена, возможно, объясняется увеличение доли самок с полной гибелью эмбрионов в пик численности первого цикла, и на гетерозиготизацию — их отсутствие в выборках подъема и пика численности следующего цикла. Нелишне вспомнить, что о гомозиготизации в первом цикле во время подъема численности свидетельствовало также потемнение шкурок (см. раздел 6.2.2).

Учитывая необычайно высокий полиморфизм системы H-2 и других систем, контролирующих иммунный ответ [Снелл и др., 1979], не приходится ожидать фенотипической идентичности адаптивных перестроек популяции водяной полевки в ходе динамики численности и преемственной повторяемости на пиках численности выявленных конституциональных типов грызунов. Такой контроль предполагает некоторую специфичность этих перестроек и их результатов в ответ на различные сочетания факторов отбора.

Таким образом, межциклическая изменчивость, по-видимому, объясняется скорее селективными, чем генетико-автоматическими процессами. Вполне вероятно, что этот отбор осуществляется на специфическое сочетание генов, определяющих иммунную реактивность или восприимчивость к некоторым заболеваниям, в том числе и паразитарной этиологии. При этом отбор идет не на отдельные признаки, а на конституциональные типы животных. Предполагается, что каждая из выявленных и организовавших вспышку морф устойчива к разным комплексам паразитов, а генетическая структурированность популяции в этом отношении позволяет ей достигать высокой численности на фоне непрекращающейся циркуляции в среде ее обитания тех или иных возбудителей паразитарных болезней.

Глава 8

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ ПОЛЕВОК НА ГРАДИЕНТНЫЕ УСЛОВИЯ СРЕДЫ (ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ)

В естественных условиях любая популяция находится под действием множества одновременно влияющих на нее факторов. Поэтому не всегда возможно выделить влияние какого-либо фактора в явном виде [Майр, 1968; Шмальгаузен, 1968; Левонтин, 1978; Шмидт-Ниельсен, 1987; Северцов, 1990; Baumgardner, Kennedy, 1993; и др.]. Чаще приходится констатировать лишь наличие популяционных изменений. В наиболее общем случае при изучении межпопуляционной изменчивости подразумевается совокупное влияние факторов на каждую анализируемую популяцию. И когда такое усредненное влияние существенно различается, удается регистрировать ту или иную степень фенотипической дифференциации. В некоторых случаях выделяют макрогеографические факторы (например, градиент температуры или осадков) и ведут поиск соответствующих корреляций.

В ряде работ показано соответствие географических и фенотипических дистанций у грызунов [Jolikoeur, 1959; Taylor et al., 1977; Васильев, 1982, 1984, 1996; Хатухов, Фалеев, 1982; Фалеев, 1988; Дупал, 1994, 2000; Епифанцева, Фалеев, 2000]. Но оно может нарушаться, когда в неодинаковых условиях среды регистрируется сходная изменчивость [Яхонтов, 1969; Фалеев, 1982а, 1987; Северцов, 1990; Грант, 1991; Belousov, 1993; Goodwin, 1993, цит. по: Гродницкий, 2001]. Другие результаты не вписываются ни в ту, ни в другую схему. Так, например, в сходных условиях среды случайная дифференциация стремится создать различные адаптивные тренды [Wright, 1943]. В частности, размеры и форма черепа социальных групп макаки (*Macaca mulatta*) имели свои особенности, отражая генетические различия, а не средовые [Cheverud, 1981]. Фенотипическая специфика популяции во многом может определяться также особенностями обратимых внутрипопуляционных динамических процессов.

В отличие от мелких млекопитающих копытные имеют существенно больший период онтогенеза. Характер их межпопуляционных различий в значительной степени зависит от возраста сравниваемых особей [Унжаков, Фалеев, 1989; Фалеев, Унжаков, 1990; Абрамов и др., 2000]. У северного

оленя морфометрические дистанции во многом определяются внутрипопуляционной спецификой скорости роста животных, различной на разных этапах онтогенеза. Особи, обитающие в сходных географических зонах, могут иметь разные темпы роста, что указывает на отсутствие прямой связи с основными (макроклиматическими) факторами.

Адаптивность географической изменчивости не подвергается сомнению. Учитывая, что отбору подвержены прежде всего схемы роста, а не отдельные признаки, вообще нельзя говорить о неадаптивности отдельного признака [Рэфф, Кофмен, 1986], который всегда часть ансамбля [Блэкит, 1968]. Современные представления о популяции, как о динамической системе, обладающей высокой фенотипической пластичностью, с одной стороны, и отчетливыми морфогенетическими ограничениями, с другой, дают основание предполагать разнообразные популяционные ответы.

Еще Самнером [Sumner, 1924, цит. по: Яблоков, 1966] было обнаружено, что при переносе популяции в условия обитающего в другом месте подвида изменения не пошли в его сторону. Согласно данным Б. Кристофека [Krystufek, 1996], изменчивость общих размеров черепа грызунов обнаруживает мозаичный характер и географическая изменчивость не согласуется с границами подвидов. Иногда ситуация усложняется тем, что разные морфологические характеристики могут быть не конгруэнтны в географической изменчивости [Thorpe, Baez, 1987]. В частности, компонентный анализ выявил, что общие размеры не коррелировали с высотой, широтой, долготой местности, тогда как форма головы коррелировала с долготой. Фенотипическая структура различных популяций полевок, выраженная в соотношении различных морфотипов зубов, опосредуется влиянием экогеографических факторов [Поздняков, Литвинов, 1994]. Но и в этом случае картина может быть достаточно пестрой в силу действия факторов по разным градиентам, векторы которых не совпадают [Литвинов, 2001].

Для некоторых видов млекопитающих отмечена достоверная корреляция размеров тела и черепа с расстоянием от потенциального центра расселения [Kitchener et al., 1994]. То же произошло при специальном переселении. Так размеры интродуцентов куньих в нетипичных условиях возросли, и направление изменчивости дублировало исторический процесс [Монахов, 1983].

Вместе с тем, при анализе разных видов картина не выглядит достаточно однозначной. В частности, закономерные изменения размеров и формы черепа по градиенту север—юг хорошо выражены у широко распространенных видов полевок [Шварц, 1980; Фалеев, 1982б; Дупал, 2000; и др.], в то время как у типично горных видов полевок, имеющих мозаичный ареал (сильно выраженная изоляция), в характере межпопуляционный изменчивости таких трендов не обнаруживается [Епифанцева, 1998; Епифанцева, Фалеев, 2000].

8.1. Изменчивость размеров

Наиболее частым типом функционального ответа вида на изменение среды является изменение размеров тела особи [Бердников, 1990]. Несмотря

на значительное число как совпадающих, так и взаимоисключающих концепций, касающихся изменчивости величины тела, можно строить лишь упрощенные модели, поскольку должны быть сбалансированы разные требования относительно размеров, строения шерстного покрова, длины хвоста и ушей, достатка пищи и т. п. [Шмидт-Ниельсен, 1987]. У теплокровных обычны меридиональные клины, обусловленные градиентом температуры, на который накладываются другие факторы [Красилов, 1977]. Однако и в этой группе данные о географической (межпопуляционной) изменчивости размеров особей выглядят в литературе достаточно противоречиво: отмечают увеличение размеров к северу и югу, западу и востоку [Терентьев, 1965; Ларина, 1966; Майр, 1968; Громов, Поляков, 1977; Best, 1983; Geist, 1987; Owen, 1989; Kitchener, Schmitt, 1994; Ashton et al., 2000]. Тем не менее, общая закономерность — направленное изменение (увеличение или уменьшение) размеров особей к экологической периферии ареала (по градиенту выраженности экологических факторов) хорошо прослеживается.

По данным С. И. Огнева [1950], крупные размеры черепа водяной полевки характерны для подвидов как южных, так северных и восточных областей. К. Циммерман [цит. по: Тимофеев-Ресовский и др., 1969] отмечает увеличение размеров к западной части ареала. В. Ф. Сосин [1978] указывает на большие размеры водяной полевки Приобского Севера. Н. Г. Соломонов отмечает, что «хотя якутская форма и относится к числу наиболее крупных, однако примерно такие же крупные размеры имеют зверьки и из южных популяций» [1980]. В результате изменчивость размеров данного вида может показаться не вполне очевидной. Однако обзор литературных, музейных и собственных данных [Фалеев, 1986] показывает явную тенденцию увеличения размеров водяной полевки к северной и южной границам ареала. Это подтверждается при анализе длины тела и черепа особей, относящихся к одной размерно-возрастной группе внутри перезимовавших животных (табл. 8.1, 8.2).

Наиболее крупные размеры у полевок из популяций периферии ареала: Северный Кавказ, Казахстан, Таймыр. Особенно заметное увеличение размеров животных к периферии ареала наблюдается по размерам черепа. Хотя изменчивость размеров тела и черепа не всегда строго соответствует друг другу [Большаков, Шварц, 1962; Шварц, 1980; Thorpe, Baez, 1987; Пантелеев и др., 1990], общая тенденция прослеживается достаточно отчетливо. Поэтому вряд ли правомерно игнорировать закономерности географической изменчивости, полученные на основе краниометрических показателей [Пантелеев и др., 1990]. В таком случае пришлось бы принять невероятный факт, что противоположная направленность изменений длины тела и длины черепа в популяции — скорее правило, чем исключение.

Видно, что наиболее крупные размеры характерны для животных Якутии и Таймыра. Это соответствует правилу Бергмана. Но такие же крупные размеры имеют и полевки равнинных популяций Кавказа (пойма рек Терек и Кума). Следовательно, наряду с факторами теплообмена могут существовать и другие, не менее значимые [Ashton et al., 2000; Storz et al., 2001], вызывающие увеличение размеров периферийных популяций. Кроме того, тер-

Таблица 8.1
Длина тела водяной полевки в разных частях ареала
(перезимовавшие самцы одной возрастной группы)

Место сбора материала	Время отлова	Значение признака, мм	*n*
Средний Енисей (р. Комса)	Июнь, 1956 г.	180±1,7	8
Московская область (р. Пахра)	Июль, 1933 г.	181±2,1	7
Якутия (Средняя Лена)	Июнь, 1978 г.	184±1,2	24
Курганская область (р. Тысячная)	Июнь, 1950 г.	185±2,3	16
Барабинская лесостепь (Каргатский район)	Лето, 1978 г.	189±1,2	36
Южный Ямал (р. Хадыта)	Лето, 1959 г.	189±2,5	25
Таймыр (р. Пясина)	Июнь, 1935 г.	190±2,1	12
Якутия (Средняя Лена)	Осень, 1969 г.	191±1,8	23
Таймыр (р. Пясина)	Август, 1977 г.	200±1,7	14
Казахстан (р. Урал)	Июнь, 1950 г.	200±2,8	7
Пойма Нижнего Дона	Июль, 1932 г.	205±3,1	11

Таблица 8.2
Различия в кондилобазальной длине черепа водяной полевки в разных участках ареала
(перезимовавшие самцы одной возрастной группы, равнинные популяции)

Место сбора материала	Время отлова	Значение признака, мм	*n*
Московская область (р. Пахра)	Июль, 1933 г.	39,8±0,1	7
Средний Енисей (р. Комса)	Июнь, 1956 г.	39,9±0,1	13
Барабинская лесостепь (Каргатский район)	Лето, 1978 г.	40,1±0,2	27
Волго-Ахтубинская пойма	Лето, 1954 г.	40,2±0,3	22
Курганская область (пойма р. Тобол, р. Тысячная)	Июнь, 1950 г.	40,7±0,2	12
Курганская область (Звериноголовский район)	Май, 1950 г.	40,7±0,2	16
Чешская губа (Нижняя Пеша)	Осень, 1929 г.	40,7±0,3	8
Нижняя Обь (окр. с. Мужи)	Июнь, 1926 г.	41,2±0,4	5
Нижний Дон	Сентябрь, 1932 г.	41,4±0,4	16
Якутия (Средняя Лена)	Лето, 1978 г.	41,5±0,2	24
Таймыр (р. Пясина)	Лето, 1935 г.	41,5±0,3	9
Кавказ (низовье р. Кума)	Весна, 1969 г.	41,9±0,2	40
Кавказ (р. Терек, окр. станицы Котляревская)	Июнь, 1970 г.	42,1±0,3	9
Западный Казахстан (р. Урал)	Июнь, 1950 г.	42,1±0,5	11
Якутия (Средняя Лена)	Осень, 1965 г.	42,2±0,2	18
Кавказ (р. Терек, окр. станицы Котляревская)	Сентябрь, 1970 г.	42,2±0,3	9
Кавказ (низовье р. Терек)	Май, 1968 г.	42,3±0,2	45
Таймыр (р. Пясина)	Август, 1977 г.	42,9±0,2	17

1000
км
800
600
400
200
0
-200
60°
50°
40°
170°
180°
170°
160°
140°
120°
100°
80°
60°
50°
40°
140°
130°
120°
110°
100°
90°
80°
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

Рис. 8.1. Географическая ориентация выборок узкочерепной полевки по ареалу.

1 — Зоново (Барабинская лесостепь), 2 — Ровенское (там же), 3 — Кожевниково (среднее Приобье), 4 — Ижморский (среднее течение р. Яя), 5 — Мариинск (среднее течение р. Кия), 6 — окр. г. Змеиногорск, 7 — северо-западный Алтай, 8 — хр. Тонгоц, 9 — Абайская степь, 10 — юго-восточный Алтай, 11 — северо-восточные отроги Кузнецкого Алатау, 12 — Минусинск, 13 — Эрзин, Тереколь, Шурмак (Тува), 14 — верховья р. Борзя, 15 — Оленекская протока (низовье р. Лена), 16 — Салехард и Лабытнанги (низовье р. Обь), 17 — Тарбагатай (Северная Монголия), 18 — Восточный Хангай (там же).

морегуляционные преимущества крупных форм способны проявляться и в жарком, сухом климате, так как расход воды для охлаждения на единицу веса резко возрастает с уменьшением размеров тела [Schmidt-Nielsen, 1983, цит. по: Шмидт-Ниельсен, 1987]. В конечном итоге «селективные преимущества могут быть независимы друг от друга и строго аддитивны» [Майр, 1968].

При сравнении животных периферии ареала, отловленных в начале лета, размеры южных полевок крупнее, чем северных [Фалеев, 1986]. Эта тенденция становится вполне очевидной при сравнении размеров черепа (см. табл. 8.2). Перезимовавшие полевки южных популяций достигают максимальных размеров уже в начале лета и осенью их размеры существенно не меняются, тогда как особи северных популяций достигают наибольших размеров осенью, в этом случае они могут быть даже крупнее (Таймыр) южных полевок. Это совпадает с литературными данными о более длительном периоде роста медленно растущих животных [Шварц и др., 1964; Комфорт, 1967]. Следовательно, крупные размеры особей северных популяций связаны с относительно медленным, но продолжительным ростом по сравнению с крупными особями южных популяций [Фалеев, 1982б; 1986].

При анализе географической изменчивости размеров тела и черепа узкочерепной полевки (возрастные группы взрослых и перезимовавших животных) показано, что самые мелкие размеры полевок наблюдаются в центральной части ареала — горах Алтая, отрогах Кузнецкого Алатау и Барабинской лесостепи. Увеличение размеров прослеживается на север — низовья рек Обь и Лена, на юго-восток — Тува, Борзя, Восточный Хангай (рис. 8.1). Между длиной тела и черепа отмечена линейная зависимость у полевок большинства популяций, кроме животных из популяций Тувы (13), низовьев р. Лена (15) и Тарбагатая (17). У особей первых двух популяций несколько быстрее относительно длины тела увеличивается длина черепа, у полевок Тарбагатая, напротив, длина тела опережает длину черепа.

Увеличение размеров узкочерепной полевки к краям ареала также объясняется особенностями роста зверьков разных популяций [Дупал, 1994]. Крупные размеры черепа имеют особи юго-восточных популяций, которые характеризуются относительно замедленным ростом. Полевки северных популяций тоже характеризуются крупными размерами, но, в отличие от водяной полевки, демонстрируют высокую скорость роста и другие аллометрические пропорции [Шварц, 1980; Дупал, 2000]. Д. Гветцов и Ф. Лудд

[Guetzov, Ludd, 1981] также отмечают, что темпы роста, в общем, различаются по ареалу меньше, чем у популяций, расположенных ближе к периферии ареала. Для узкочерепной полевки центральной и юго-восточной частей ареала прослеживается такой аллометрический ряд, который укладывается в генетически детерминированную закономерность роста черепа узкочерепной полевки: с увеличением длины черепа межглазничная ширина уменьшается (рис. 8.2, *б*).

Полученный результат — крупные размеры животных периферических популяций — становится понятным, если учесть, что большие размеры тела создают разнообразные селективные преимущества [Wieland, 1973; Мина, Клевезаль, 1976; Красилов, 1977; Boonstra, Krebs, 1979; Грант, 1991]. Вместе с тем при исследовании внутрипопуляционной изменчивости показано, что в одной популяции селективное преимущество могут иметь животные разного типа морфологической конституции, в том числе и разных размеров [Галактионов, 1995, 1999; Фалеев, Галактионов, 1997; Харламова и др., 1999, 2000].

Среди пар видов *Apodemus sylvaticus* и *A. tauricus* в Европе и *Peromyscus leocopus* и *P. gossypinus* в Северной Америке один (*A. tauricus* и *P. gossypinus*) имеет более крупные размеры на севере и мельчает к югу, другой — наоборот [Ларина, 1966]. Уменьшение размеров тела лесной мыши на севере автор связывает с адаптацией к пессимальным условиям. У водяной полевки также отмечены относительно небольшие размеры животных некоторых популяций периферии ареала (окрестности оз. Байкал, Ямал).

Учитывая принципиальную возможность сходного проявления изменчивости на внутрипопуляционном и межпопуляционном уровнях, можно ожидать разнонаправленные фенотипические ответы популяций вида и на географические условия, когда в одном случае размеры будут увеличиваться, а в другом — уменьшаться.

Необходимо учитывать также, что особенности внутрипопуляционной ситуации, например фаза численности, могут отражаться на межпопуляционных различиях у разных видов. Это следует, в частности, из сравнения динамики размеров черепа в связи с колебаниями численности полевок периферической (Ямал) и центральной (Барабинская лесостепь) популяций (см. рис. 6.7, 6.8). Видно, что в разные годы величина размерных различий особей сравниваемых популяций будет существенно варьировать (рис. 8.3).

Считается, что в оптимуме ареала внутрипопуляционные факторы играют главную роль в регуляции численности, изменения которой почти не зависят от погодных и кормовых условий [Chitty, 1952; Christian, 1963; Кошкина, 1974], тогда как в пессимальной зоне возрастает роль внешних факторов [Ивантер, Жигальский, 2000]. Хотя реакция разных видов на один и тот же фактор (например, качество растительной кормовой базы, степень защищенности местообитания и т. п.) может существенно различаться [Getz et al., 2001], вероятно, можно ожидать большее влияние фазы популяционного цикла на размеры животных в популяциях с выраженными колебаниями численности, присущими оптимальной части ареала [Башенина, 1977]

Таким образом, выраженность изменений факторов среды к периферии ареала отражается на изменчивости размеров, которые могут иметь раз-

Рис. 8.2. Зависимость кондилобазальной длины черепа от длины тела по средним значениям (*а*) и ширины межглазничного пространства от кондилобазальной длины черепа узкочерепной полевки (*б*).

Номера выборок 1—18 см. рис. 8.1; 19 — бассейн р. Колыма, 20 — Лено-Вилюйское междуречье (Якутия) [Млекопитающие..., 1971]; линии — ошибка средней.

нонаправленную динамику: увеличение — для одних видов и относительное уменьшение — для других. Правило оптимума, отмеченное для ряда видов [Терентьев, 1965; Ларина, 1966; Geist, 1987], эмпирически выглядит именно как уменьшение размеров к периферии ареала. Уменьшение размеров тела и

Рис. 8.3. Значение общих размеров черепа (I ГК) барабинской (Б) и ямальской (Я) годовых выборок перезимовавших особей водяной полевки. Состояние численности ямальской популяции см. рис. 6.7, барабинской — главу 2.

на севере, и на юге наблюдается [Ларина, 1966] даже у видов одного рода (со сходным теплообменом).

Из анализа наших и литературных материалов следует, что изменчивость размеров способна разнонаправленно колебаться к периферии ареала и на внутривидовом уровне. Это может касаться разных популяций (крупные особи популяций Таймыра и Якутии и мелкие Ямала и западного побережья Байкала — $P < 0{,}01$), выборок разных фаз численности (череп полевок Ямала в одни годы мельче, чем в Барабинской лесостепи, в другие — больше (см. рис. 8.3)) и внутрипопуляционных группировок. В частности, самцы летучей мыши (*Cynopterus sphinx*) увеличивались в общих размерах на севере, а самки — на юге [Storz et al., 2001]. В результате могут маскироваться более общие тенденции изменения размеров, например, в связи с правилом Бергмана.

В каждом конкретном случае обычно обсуждается адаптивный смысл направленности таких изменений. Но следует также иметь в виду, что изменчивость размеров может рассматриваться как следствие действия генов, контролирующих развитие как целое [Lammers et al., 2001], и как морфологический результат «надгенных» (эпигенетических) процессов [Медников, 1981; Шишкин, 1984а, б, 1988; Albrech, 1985; Riska, Atchley, 1985; Васильев и др., 2000; Гродницкий, 2001].

Направленные изменения размеров особей в сравниваемых популяциях могут быть сопряжены с изменением скорости и продолжительности их роста [Назаренко, Шпет, 1935; Паавер, 1976; Шварц, 1977, 1980; Грант,

1991]. Для северного оленя выяснилось, что размерные различия между популяциями на каждом этапе онтогенеза зависят от скорости роста особей (рис. 8.4). В томской популяции (с наиболее низкой скоростью роста животных) у сеголеток размеры черепа достоверно больше, чем в таймырской ($P < 0{,}001$) и якутской ($P < 0{,}001$), но у взрослых особей (самцы) они становятся сравнимыми с таймырскими и достоверно мельче якутской популяции ($P < 0{,}01$), у которой общие размеры черепа относительно других популяций с возрастом увеличиваются за счет большей скорости роста животных. Большая продолжительность периода роста особей якутской популяции способствует этому. Таким образом, межпопуляционные различия в данном случае определяются скорее внутрипопуляционной спецификой роста особей, чем эколого-географическими факторами.

В свою очередь, известно влияние таких факторов на скорость роста [Drickamer, Bernstein, 1972]. Увеличение темпов роста в теплом климате из-

Рис. 8.4. Изменение общих размеров черепа (первая главная компонента) различных популяций дикого северного оленя с возрастом.

Популяции: *1* — якутская, *2* — таймырская, *3* — томская, *4* — эвенкийская.

вестно для серых полевок [Мейер и др., 1996]. У *Microtus ochrogaster* рост положительно коррелировал с температурой [Sauer, Slade, 1986]. Молодые пасюки и черные крысы также растут (прибавляют в весе) значительно быстрее при более высокой температуре [Карнаухова, 1970]. Сеголетки второй генерации обыкновенной белки в южных районах растут быстрее, чем в северных [Михеева, 1983].

Вместе с тем для большого числа видов отмечается увеличение темпов роста особей в северных широтах [Шварц, 1963а; Башенина, 1966; Пястолова, Яскин, 1975; и др.], что является адаптацией к условиям короткого лета [Шварц, 1963а]. Высокая скорость роста, согласно литературным данным [Sand et al., 1995, цит. по: Ashton et al., 2000], в холодных регионах по сравнению с южными областями наблюдалась и у крупных млекопитающих (*Alces alces*). Тем не менее, для водяной полевки С. С. Шварцу [1963а] не удалось установить большую скорость роста на широте Полярного круга по сравнению, например, с лесостепными популяциями. У данного вида темп нарастания численности на севере слабо зависит от начала весеннего размножения. Первый помет гибнет в столь большом количестве, что ведущая роль в поддержании численности популяции переходит ко второму помету. Отсюда для популяции в целом может быть выгодно замедление полового созревания, а следовательно, и скорости роста, учитывая связь этих параметров [Шварц и др., 1964; Башенина, 1966; Bakker et al., 1977]. Тем более что известны диморфизм по времени размножения (рано и поздно размножающиеся самки) и факт элиминации рано размножающихся фенотипов, если они не поддерживаются факторами отбора [Fair-Bairn, 1976].

Более медленное развитие, меньшая скорость роста и связанное с этим удлинение периода роста создают возможность увеличения размеров животных, обитающих в условиях низких температур [Наумов, 1963]. Так, полевки с Таймыра достигают наиболее крупных размеров (см. табл. 8.2), но в значительно более поздние, по сравнению с южными особями, сроки.

По нашим данным, большая скорость роста присуща южным популяциям водяной полевки [Фалеев, 1993]. Значимость увеличения скорости роста южных полевок в экстремальных условиях можно проиллюстрировать на примере водяной полевки из Казахстана. Согласно О. А. Байтанаеву [1980], уже с июля грызуны переходят к подземному образу жизни, который продолжается и зимой. Отмечается два периода жизнедеятельности вида: весенне-раннелетний (стадия наземной жизни) и летне-осенне-зимний (стадия подземной жизни) [Максимов, Андрусевич, 1959; Пантелеев, 1968]. Понятно, что такое укорочение сезона размножения может вызвать направление отбора в сторону ускоренного физического развития.

Кажущееся противоречие в темпах роста южных и северных полевок в действительности означает возможность направленного изменения этой характеристики к периферии ареала как следствие выраженного действия факторов среды, но направление этих изменений также может быть противоположным. Подобный результат получен внутри одного вида в сходных географических условиях. В частности, в окрестностях Балтимора городские крысы росли быстрее в холодное время года, парковые — в теплое [Glass

et al., 1988]. То есть организмы могут следовать стратегии увеличения или уменьшения скорости роста в зависимости от выигрыша в приспособленности [Stearns, Koella, 1986].

Эти данные подтверждают, на наш взгляд, факт альтернативных вариантов изменчивости по градиенту среды, что проявляется также на внутрипопуляционном уровне, в связи с действием флуктуирующих факторов в процессе динамики численности. В эксперименте на американской норке показана возможность альтернативной морфологической реакции особей одной популяции на один и тот же фактор отбора.

Можно полагать, что вероятность осуществления того или иного морфогенетического варианта у разных видов неодинакова. При анализе однородных по возрасту (перезимовавшие особи) лемминговидных полевок (*Alticola lemminus*) наблюдается увеличение размеров к северу. В результате наиболее крупные размеры черепа ($P < 0{,}001$) имеют полевки из Северной Якутии и Чукотки [Епифанцева, 1998]. Эти различия проявляются в силу значительной удаленности выборок лемминговидной полевки в широтном направлении. У водяной и узкочерепной полевок наиболее реализуемый морфологический ответ — увеличение размеров к периферии ареала. Тем не менее, для некоторых краевых популяций водяной полевки отмечаются относительно мелкие размеры, сравнимые с размерами выборок, взятых ближе к центру ареала.

8.2. Изменчивость формы

Размерные различия не всегда являются отчетливым признаком, по которому различаются популяции [Mihok, Fuller, 1981]. В ряде случаев более очевидными оказываются различия по форме [Patton, Brylski, 1987]. Сравнение одичавших и фермерских американских норок показало, что самки с разным цветом меха отличались по форме черепа, но не по размерам, что позволило сделать вывод о генетической природе наблюдаемой краниологической изменчивости [Lynch, Hayden, 1995]. Также генетическую интерпретацию дают Дж. Паттон и П. Брыльский [Patton, Brylski, 1987], исследуя краниометрические признаки гоферов.

При межпопуляционном анализе вероятно ожидать большего морфологического сходства ближе расположенных популяций. С увеличением географической дистанции между ними проявляется изоляция расстоянием [Wright, 1943]. Усиливаются также различия в условиях обитания, что должно отражаться на фенооблике анализируемых групп.

8.2.1. Межпопуляционные различия водяной полевки в оптимуме ареала (Барабинская лесостепь)

Расположение выборок в плоскости второй и третьей морфометрических главных компонент имеет некоторое соответствие их локализации в географическом пространстве Барабинской лесостепи (рис. 8.5, табл. 8.3). В частности, наиболее удаленные северо-западная (окрестности с. Усть-

Рис. 8.5. Расположение выборок взрослых сеголеток водяной полевки Барабинской лесостепи (Новосибирская область) в пространстве краниометрических признаков.

1 — Усть-Ургулька (Северный р-н), 2 — Ровенское (Каргатский р-н), 3 — Крещенка (Убинский р-н), 4 — Зоново (Куйбышевский р-н), 5 — Горелая грива (Куйбышевский р-н), 6 — Дубровино (Мошковский р-н), 7 — Черный Мыс (Колыванский р-н).

Таблица 8.3

Вклады краниометрических признаков (×1000) выборок сеголетков водяной полевки Новосибирской области в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	271	262	003
Общая длина	265	−191	049
Кондилобазальная длина	300	−175	025
Длина лицевой части	289	−082	165
Длина мозговой части	199	−135	−111
Межглазничная ширина	043	543	−563
Длина верхней диастемы	229	−113	−392
Длина верхнего ряда коренных зубов	181	−067	451
Скуловая ширина	027	001	181
Наибольшая ширина	255	092	197
Ширина мозговой камеры	171	275	−049
Высота мозговой части	240	222	128
Высота от затылочного отверстия	175	231	−066
Основная длина черепа	296	−186	−133
Длина носовых костей	240	−250	010
Длина твердого неба	260	−206	−232
Ширина между верхними рядами коренных зубов	112	435	341
Высота от небной кости	273	105	004
Собственное число, %	51,1	8,0	6,5

Ургулька) и восточная (окрестности с. Дубровино) выборки занимают крайнее положение в направлении третьей главной компоненты. Расположенные между ними на рисунке две группы выборок (окрестности сел Зоново и Горелая Грива и окрестности сел Ровенское и Лисьи Норки) сходным образом ориентированы и в географическом пространстве.

Тем не менее, следует отметить фенотипическую близость всех рассматриваемых группировок. В большинстве случаев морфометрические дистанции между выборками не превышают внутривыборочных различий (между самцами и самками). Некоторая обособленность выборки Дубровино ($P < 0{,}05$), возможно, связана с относительной изоляцией ее (руслом р. Обь) от всех прочих группировок, включая территориально наиболее близкую (10 км) — Черный Мыс. То есть в отсутствие видимых эколого-географических градиентов и изоляционных барьеров сходный морфооблик демонстрируют полевки, отловленные на расстоянии более 300 км. Для данной территории отмечаются синхронность динамики численности [Максимов и др., 1976] и наличие обусловливающих ее общих причин [Ефимов и др., 1988], что подтверждает фенотипическую близость выборок.

В последующий межпопуляционный анализ (рис. 8.6) включены выборки, взятые на территории, прилегающей к Новосибирской области (Омская, Курганская области, Казахстан, Средний Енисей). Расстояние между ближайшими точками взятия материала свыше 400 км. Из рисунка видно, что популяции, за исключением выборки окрестностей с. Ровенское (Барабинская лесостепь), располагаются в пространстве краниометрических компонент в соответствии с географическими дистанциями между ними. Самая западная выборка (Курганская обл.) занимает (из числа оставшихся) в направлении второй главной компоненты крайнее левое положение. Она характеризуется меньшими значениями ширины черепа особей (табл. 8.4). Популяция Павлодара, расположенная ближе к южной периферии ареала, смещена вниз по третьей главной компоненте (что связано, главным образом, с особенностями развития

Рис. 8.6. Распределение выборок водяной полевки в пространстве второй и третьей краниометрических главных компонент.

1 — Ровенское (Барабинская лесостепь, Новосибирская обл.), 2 — Верх. Уки (Барабинская лесостепь, Омская обл.), 3 — пойма р. Тобол (Курганская обл.), 4 — Сев. Казахстан (Павлодарская обл.), 5 — Ср. Енисей (р. Комса).

Таблица 8.4
Вклады краниометрических признаков (×1000) перезимовавших особей водяной полевки (выборки с территории, прилежащей к Новосибирской области) в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	257	081	−219
Общая длина	299	−097	045
Кондилобазальная длина	299	−116	026
Длина лицевой части	281	007	265
Длина мозговой части	217	−244	−317
Межглазничная ширина	−070	660	−235
Длина верхней диастемы	263	−149	−049
Длина верхнего ряда коренных зубов	179	221	608
Скуловая ширина	261	097	−016
Наибольшая ширина	256	062	−083
Ширина мозговой камеры	168	430	−201
Высота мозговой части	197	109	−289
Высота от затылочного отверстия	163	210	−146
Основная длина черепа	294	−138	025
Длина носовых костей	229	−124	003
Длина твердого неба	262	−078	110
Ширина между верхними рядами коренных зубов	169	333	389
Высота от небной кости	245	013	−188
Собственное число, %	57,8	7,4	6,1

зубных рядов верхней челюсти). И, наконец, северо-восточная выборка (Средний Енисей) занимает крайнее положение и по второй, и по третьей главным компонентам.

Соответствие фенотипических и географических дистанций (см. рис. 8.6) нарушает выборка из Новосибирской обл. Известно, что эта популяция находится в оптимальных условиях существования, характеризуясь значительными всплесками численности [Максимов, 1959; Пантелеев, 1968], а экологическая валентность водяной полевки даже «несколько шире диапазона условий ее существования в Барабе» [Глотов и др., 1978]. Поэтому трудно представить какое-либо специфическое действие отбора, способное вызвать нетипичное, на фоне прочих, преобразование фенооблика данной популяции. Полученные результаты скорее означают направленные изменения фенооблика к периферии ареала, если за точку отсчета взять Барабинскую лесостепь.

Если морфооблик Барабинской популяции отражает оптимальные условия существования, то каким образом проявится морфологическая изменчивость данной популяции в ответ на действие новых, необычных для дан-

ного региона условий? Теоретически можно предположить, что влияние нетипичных в целом для вида условий на барабинскую популяцию приведет к смещению ее фенооблика в сторону периферических популяций. Это предположение проверялось в виварном эксперименте на животных, взятых из данной популяции. Содержание животных в виварии действительно вызвало модификационную изменчивость (проявившуюся в онтогенезе у всех животных независимо от пола, возраста, степени генетической общности). В результате выборка сместилась к наиболее периферической популяции (рис. 8.7). То есть так же, как и для размеров тела, выраженное влияние средовых факторов способствует возникновению направленной изменчивости, формируя экстремальный морфооблик.

Рис. 8.7. Распределение природных и виварной выборок водяной полевки в пространстве второй и третьей краниометрических главных компонент.

Усл. обозн. см. рис. 8.6. Вив — виварные особи.

Таким образом, влияние нетипичных в целом для вида (виварных) условий вызывает эффекты, сходные с географической изменчивостью. Очевидна определенная предсказуемость (ограниченность) морфогенетических ответов, несмотря на разнообразие действующих факторов. Работы по доместикации также подтверждают, что организмы меняются в ограниченном числе направлений и часто — в одном и том же.

Отчетливая дифференциация периферических (для данных выборок) популяций в соответствии с их расположением в географическом пространстве означает, очевидно, более выраженное влияние эколого-географических факторов. Косвенно об этом свидетельствует возрастание в пессимальной зоне роли внешних факторов в регуляции численности мелких млекопитающих [Ивантер, 1975; Ивантер, Жигальский, 2000], тогда как в оптимальных местообитаниях ее изменения почти не зависят от погодных и кормовых условий [Chitty, 1952; Christian, 1963; Кошкина, 1974; Ивантер, Жигальский, 2000]. Следовательно, можно ожидать соответствия географических и фенотипических дистанций между популяциями, расположенными на периферии ареала. Это предположение проверялось на популяциях водяной полевки, наиболее удаленных к экологической периферии ареала (Якутия).

8.2.2. Межпопуляционные различия на периферии ареала

Имеется большое число данных, подтверждающих факт уменьшения фенотипической изменчивости популяций на периферии ареала в сравнении с популяциями центральной его части [Майр, 1968; Левонтин, 1978]. Вид в целом может быть более изменчив на периферии, образуя ряд дивергировавших популяций, однако каждая локальная популяция обладает меньшей изменчивостью, чем любая популяция в центре ареала.

Как показано в табл. 8.5, наименьшие коэффициенты вариации и сигма характерны для наиболее краевых популяций водяной полевки (Якутия, Ямал, нижняя Обь, Казахстан). Популяции, для которых отмечено уменьшение изменчивости, являются периферическими не только в географическом отношении, но и в экологическом. На это указывают, в частности, возрастание стенотопности данного вида в этих участках ареала [Максимов, 1959; Шварц, 1963; Пантелеев, 1968] и наличие достаточно четких границ его распространения [Шварц, 1963; Пантелеев, 1968; Мордосов, 1980].

Меньшую изменчивость животных на периферии ареала можно было бы в какой-то мере связать с относительно простой возрастной структурой этих популяций в силу слабого размножения [Пантелеев, 1968]. Однако, во-первых, рассматривались полевки близкого возраста внутри перезимовавших животных, во-вторых, структура перезимовавших полевок, например, в Якутии, может быть сложнее из-за лучшего выживания более старых зверьков. Из табл. 8.5 видно, что уменьшение изменчивости характерно не только для кондилобазальной длины черепа — признака, наиболее связанного с возрастом, но и для межглазничной ширины — наименее связанного с возрастом признака.

При сравнении выборок из шести периферийных популяций Якутии (взятых на протяжении более 700 км с запада на восток) по комплексу кра-

Таблица 8.5

Изменчивость краниометрических признаков водяной полевки. Перезимовавшие самцы одной возрастной группы

Место сбора материала (объем выборки, экз.)	Кондилобазальная длина		Межглазничная ширина	
	Сигма	CV, %	Сигма	CV, %
Волго-Ахтубинская пойма (25)	1,6	3,9	0,3	6,2
Барабинская лесостепь (54)	1,2	3,0	0,3	6,4
Нижний Дон (19)	1,4	3,4	0,3	6,0
Кавказ, р. Терек (51)	1,2	2,7	0,2	4,7
Якутия, средняя Лена (34)	1,0	2,3	0,2	4,4
южный Ямал (43)	0,9	2,2	0,2	4,2
нижняя Обь (13)	0,9	2,2	0,1	2,1
Западный Казахстан, р. Урал (15)	0,9	2,1	0,2	4,0

Примечание. CV — коэффициент вариации.

ниометрических признаков показана их отчетливая дифференциация (рис. 8.8). Если не принимать во внимание наиболее удаленную от периферии популяцию Ленского района, видно, что их распределение в проекции второй и третьей главных компонент соответствует расположению в географическом пространстве. В частности, далеко отстоящие по территории популяции Лено-Амгинского и Лено-Вилюйского междуречья (самцы) занимают крайнее положение и в плоскости главных компонент. Наиболее близкие географически популяции окрестностей сел Хомустах, Тулагин, г. Якутск имеют большее морфометрическое сходство и т. п. Причем направленное изменение фенооблика животных наблюдается как в направлении север—юг, так и запад—восток (рис. 8.9). На данном участке ареала оно отражает географическую ориентацию популяций по отношению к его границе. Морфологические различия популяций связаны, главным образом, с признаками ширины и высоты черепа (табл. 8.6).

Обращает на себя внимание, что, как и в описанном выше случае с барабинской популяцией, наименее периферическая популяция (Ленский район) несколько нарушает соответствие фенотипических и географических дистанций. Но если в предыдущем случае наблюдалось отличие всех периферических популяций от обитающей в оптимальных условиях барабинской популяции, то в данном случае, напротив, можно отметить сходство центроидов выборок Ленского района с популяциями окрестностей г. Якутск, с. Тулагин и др. Создается впечатление, что резерв направленного изменения фенооблика популяции по мере продвижения к краю ареала исчерпывается. Хотя не совсем ясно, за счет чего формируются отчетливые межпопуляционные различия наиболее краевых популяций. Таким образом, усиление вектора отбора к границам ареала сопровождается направленным изме-

Рис. 8.8. Географическая ориентация выборок водяной полевки в Якутии.

1 — Лено-Вилюйское междуречье, 2 — с. Хомустах (Намский р-н), 3 — с. Тулагин, 4 — окр. г. Якутск, 5 — Лено-Амгинское междуречье, 6 — Ленский р-н.

Рис. 8.9. Фенотипические дистанции между выборками водяной полевки (Якутия) в пространстве краниометрических главных компонент.

1 — Лено-Вилюйское междуречье, 2 — окр. с. Хомустах, 3 — окр. с. Тулагин, 4 — окр. г. Якутск, 5 — Лено-Амгинское междуречье, 6 — Ленский р-н.

нением фенооблика краевых популяций. Наиболее значительно отличаются между собой выборки самой северной (Лено-Вилюйская) и самой восточной (Лено-Амгинская) популяций.

Картина становится более понятной, если сравнить размах изменчивости выборок (рис. 8.10). Оказалось, что, несмотря на отчетливую дифференциацию краевых популяций, все они в той или иной степени фенотипически перекрываются с популяцией Ленского района. Это может означать,

Таблица 8.6

Вклады краниометрических признаков (×1000) перезимовавших особей якутской водяной полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	214	−271	126
Общая длина	280	054	039
Кондилобазальная длина	283	062	002
Длина лицевой части	268	084	−118
Длина мозговой части	211	011	213
Межглазничная ширина	−113	−632	−529
Длина верхней диастемы	258	034	015
Длина верхнего ряда коренных зубов	220	142	−433
Скуловая ширина	271	034	−027
Наибольшая ширина	266	−044	−038
Ширина мозговой камеры	201	−144	−320
Высота мозговой части	177	−398	262
Высота от затылочного отверстия	157	−530	305
Основная длина черепа	282	071	026
Длина носовых костей	242	116	088
Длина твердого неба	250	071	013
Ширина между верхними рядами коренных зубов	212	066	−419
Высота от небной кости	256	−023	071
Собственное число, %	65,6	6,3	5,4

что изменчивость водяной полевки формируется на основе изменчивости более центральной популяции. Усиление дифференциации по мере продвижения к краю ареала указывает на разнонаправленность действия средовых факторов. При этом может происходить сокращение диапазона изменчивости популяции по сравнению с исходной [Фалеев, 1987]. В целом же совокупная изменчивость краевых популяций близка к изменчивости наименее периферической популяции Ленского района.

Рис. 8.10. Границы распределения особей в выборках якутской водяной полевки в пространстве главных компонент.

Номера выборок см. рис. 8.8.

8.2.3. Межпопуляционные различия по ареалу вида

Сравнение выборок северных, южных и центральных популяций водяной полевки показало, что наибольшее отклонение по совокупности признаков, образующих вторую и третью главные компоненты (табл. 8.7), демонстрируют популяции, расположенные ближе к периферии ареала. Причем в направлении второй главной компоненты выборки располагаются в соответствии с их территориальной удаленностью к периферии независимо от северного или южного направления (рис. 8.11). То есть по мере усиления экстремальности эколого-географических факторов происходит направленное изменение морфооблика, что выглядит как усиление «экспрессивности» данной конституции, выраженное в укреплении черепа вдоль его осевой линии (увеличение межглазничной ширины, ширины мозговой камеры и ширины между верхними коренными зубами) у особей периферийных выборок (табл. 8.7).

Третья главная компонента в данном случае характеризует краниометрические различия популяций в соответствии с их расположением в направлении север—юг. Северные выборки (Якутия, Таймыр) занимают на плоскости крайнее верхнее положение, южные (пойма нижнего Дона; Казахстан — Приуральский район и Павлодарская обл.) — крайнее нижнее (рис. 8.11). По направлению к северу происходит усиление развития зубных рядов, на юге — затылочной области черепа (см. табл. 8.7). Было бы заманчиво связать наблюдаемую морфологическую изменчивость с прямой адаптацией к рытью (развитие затылочной области) или питанию (развитие зубных рядов в условиях напряженного энергообмена). И хотя полученные материалы не исключают такой возможности, относительное изменение указанных признаков

Таблица 8.7

Вклады краниометрических признаков (×1000) перезимовавших особей географических выборок водяной полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	I	II	III
Высота от барабанных камер	249	075	−240
Общая длина	296	−087	033
Кондилобазальная длина	297	−099	039
Длина лицевой части	279	013	217
Длина мозговой части	216	−212	−214
Межглазничная ширина	−071	708	−164
Длина верхней диастемы	264	−093	−033
Длина верхнего ряда коренных зубов	192	174	495
Скуловая ширина	264	101	044
Наибольшая ширина	260	105	029
Ширина мозговой камеры	165	473	−094
Высота мозговой части	201	057	−395
Высота от затылочного отверстия	166	142	−397
Основная длина черепа	282	−113	023
Длина носовых костей	228	−171	015
Длина твердого неба	264	−077	074
Ширина между верхними рядами коренных зубов	182	275	457
Высота от небной кости	245	−024	−183
Собственное число, %	58,7	6,9	6,0

Рис. 8.11. Распределение географических выборок перезимовавших особей водяной полевки в пространстве главных компонент.

1 — Барабинская лесостепь (с. Ровенское), 2 — пойма р. Тобол (Курганская обл.), 3 — Волго-Ахтубинская пойма, 4 — Сев. Казахстан (Павлодарская обл.), 5 — Зап. Казахстан (р. Урал), 6 — Ср. Енисей (р. Комса), 7 — низ. р. Дон, 8 — Якутия (Ср. Лена), 9 — Таймыр (р. Пясина).

слабо отражается на их абсолютных значениях и вряд ли дает существенные адаптивные преимущества.

Выявленная изменчивость может быть также морфологическим следствием физиологических (биохимических) процессов, сопровождающих процесс адаптации популяций по широте. Например, у *Ellobius talpinus* известно изменение базальной концентрации глюкокортикоидов в плазме крови и степени выраженности кортикостероидной реакции на стрессирующие воздействия по направлению с севера на юг. Причем пространственное изменение кортикостероидной функции и фенотипической структуры популяции (изменчивость окраски) носит коррелированный характер [Мошкин и др., 1991]. Однако пока нет достаточных оснований связать наблюдаемую изменчивость формы черепа с какими-либо конкретными внутренними процессами организма, и хотя возможность подобной связи очевидна, она мало что дает в практических морфологических исследованиях.

Тем не менее, ясно, что мы имеем дело с морфогенетической реакцией периферических популяций на условия (внутренней и внешней) среды. Анализ морфологической изменчивости позволил заключить, что отчетливые различия в форме черепа полевок северных и южных популяций связаны с особенностями их роста.

Скорость роста — существенный формообразующий фактор. Например, у *Mastomys natalensis* наблюдаются значительные вариации скорости роста в зависимости от сезона или выпадения осадков. Животные, отловленные в период длительного замедленного роста, были настолько обособлены от остальных групп, что их можно было принять за самостоятельную таксономическую группу [Leirs et al., 1993].

В процессе работы над материалом по географической изменчивости в компонентный анализ включали различные выборки северных, южных, центральных популяций водяной полевки. Выявленные тенденции в целом сохраняются. Тем не менее, следует сказать, что при переборе значительного числа географических выборок можно получить картину, когда отдельные популяции будут нарушать отчетливо регистрируемую закономерность направленных фенотипических преобразований. Это обнаружено при включении в анализ выборок с западного побережья оз. Байкал (р. Сарма) и равнинных популяций Кавказа (рек Терек и Кума).

Крайняя юго-восточная выборка из низовьев р. Сарма, представляющая сравнительно мономорфную (по окраске) изолированную популяцию [Музыка и др., 1990], фенотипически близка популяциям центральной части ареала (рис. 8.12). Хотя экологические и генетические различия выборок в этом случае очевидны. Выборки равнинных популяций Кавказа (Дагестан), напротив, фенотипически сходны с периферическими популяциями, но не с соответствующей группой южных, а с северными популяциями. Здесь также трудно увидеть эколого-географические или генетические причины, определяющие сходство таймырских и дагестанских полевок. Общим для этих, а также байкальской популяций является лишь их расположение на периферии ареала, где предполагается достаточно жесткое действие факторов среды.

Рис. 8.12. Распределение географических выборок перезимовавших особей водяной полевки в пространстве главных компонент.

10 — западное побережье оз. Байкал (р. Сарма), 11 — низовье р. Терек, 12 — низовье р. Кума (Дагестан). Ост. усл. обозн. см. рис. 8.11.

Данный результат становится понятным в ходе сравнения изменчивости, возникающей при содержании животных в нетипичных для вида условиях (виварий), с географической изменчивостью. Оказалось, что воспроизведение морфологической аналогии географической изменчивости в жестких условиях среды принципиально возможно на протяжении одного поколения. Это означает, что в данном случае имеет место не столько прямая адаптация к локальным условиям среды, сколько сопряженная с ней наиболее воспроизводимая морфогенетическая реакция на резко выраженные средовые факторы, вероятность осуществления которой, по М. А. Шишкину [1986], оказалась выше.

В результате при сравнительном исследовании большого числа популяций вероятно ожидать морфогенетическую составляющую, более часто реализуемую в различных географических условиях. Тем более что онтогенез способен одинаково реагировать на различные внешние воздействия [Берг, 1922; Beloussov, 1993, Goodwin, 1993, цит. по: Гродницкий, 2001].

Полученные результаты показывают, что территориальная удаленность популяций необходимое, но не всегда достаточное условие дифференциации. Существенную роль играет степень экстремальности воздействия факторов. В таком случае можно полагать, что для равнинных видов полевок сравнительно небольшие расстояния между популяциями в горах будут эквивалентны значительной территориальной удаленности популяций на равнине. Это предположение проверялось при сравнительном анализе горных популяций широко распространенных и типично горных видов.

8.3. Сравнительный анализ изменчивости равнинных и горных популяций полевок

Работ, посвященных сравнительному изучению закономерностей морфологической изменчивости горных и широко распространенных видов, относительно немного [Большаков, 1972]. Морфологические различия таких видов обычно рассматривают в связи со спецификой адаптации к высотной

гипоксии [Темботов и др., 1974; Шварц, 1980; Озернюк, 1992]. Представляет интерес выяснить различия в характере морфологической дифференциации горных популяций экологически и таксономически удаленных видов под влиянием совокупности средовых факторов, в том числе эколого-географических градиентов и пространственной изоляции.

В литературе имеются сведения как об уменьшении [Пантелеев, 1968; Темботов и др., 1974; Leszek, 1974; Громов, Поляков, 1977], так и об увеличении [Майр, 1968; Пантелеев и др., 1990] размеров мелких млекопитающих с высотой местности. У водяной полевки регистрируется уменьшение размеров в горах Кавказа, Алтая, Приобского Севера. Меньшие размеры перезимовавших водяных полевок в горах могут быть следствием элиминации более старых, а следовательно, и наиболее крупных животных, так как рост полевок наблюдается в течение жизни [Комфорт, 1967; Adamczewska-Andrzejewska, 1973; Мина, Клевезаль, 1976; Engels, 1979], либо результатом меньшего периода их роста. И то, и другое не противоречит высокой скорости роста животных широко распространенных видов в горах [Большаков, 1972], поскольку известна обратная связь этой величины с продолжительностью жизни и периодом роста [Шварц и др., 1964]. Второе кажется более вероятным, так как меньшие размеры водяной полевки наблюдаются и при сравнении максимально однородных в возрастном плане перезимовавших животных [Фалеев, 1988, 1989]. Если полевки действительно растут быстрее (меньшая скорость роста теоретически также может способствовать небольшим размерам), то молодые особи горных популяций, для которых отмечается быстрый рост, должны за то же время достигать более крупных размеров, чем равнинные популяции.

Сравнение горных и равнинных популяций двух широко распространенных видов (водяная и узкочерепная полевки) показало, что если у водяной полевки краниометрические признаки по мере продвижения в горы уменьшаются, то у узкочерепной, напротив, растут [Дупал, Фалеев, 1990]. П. А. Пантелеев с соавторами [1990] приводят данные по некоторым горным популяциям водяной полевки, где размеры животных с подъемом в горы тоже увеличиваются.

Таким образом, как и в направлении к периферии ареала, с продвижением в горы размеры полевок меняются, но направление этих изменений может иметь разный характер и у разных видов, и у различных популяций одного вида. Попытки связать такие эффекты с правилом гидробионтности, согласно которому крупные размеры присущи животным, более тесно связанным с водной средой [Пантелеев, 1968], вряд ли можно признать удачными, поскольку противоположные направления изменений могут встречаться у видов с разной степенью гидробионтности. К тому же и у типичного гидробионта (водяная полевка) большие размеры и тела, и черепа могут наблюдаться в популяции (*A. t. rufescens*), где связь с водоемами значительно меньше, чем, например, в популяции *A. t. ognevi* с меньшими размерами особей (различия по размерам черепа $P < 0{,}001$). Уменьшение размеров иногда считают следствием приспособления к роющему образу жизни [Leszek, 1974]. Но и в этом случае разнообразие морфологических вариантов измен-

чивости в горах не позволяет считать такую связь достаточно надежной. Любая популяция находится под влиянием разнонаправленных векторов отбора, и особи адаптируются одновременно в нескольких направлениях [Северцов, 1990]. Поэтому размеры могут быть лишь следствием морфогенетических процессов, реализация которых в данных эколого-географических условиях наиболее вероятна, или, согласно С. С. Шварцу [1968], наиболее оптимальна.

Действия факторов среды на фенотипическую изменчивость выявлены у широко распространенного вида — узкочерепной полевки. Анализ межпопуляционной изменчивости по средним значениям метрических признаков тела, черепа и зуба этого вида в пространстве первой и второй главных компонент (74 % общей изменчивости) показал, что сходство популяций обусловлено географической близостью, приуроченностью к определенной ландшафтной зоне или похожим местообитаниям (см. рис. 8.1, 8.13).

Выборки северных популяций (15 и 16) образовали фенотипически достаточно обособленную от всех остальных группу. Образование этого кластера свидетельствует о том, что фенотипическое сходство полевок этих популяций может быть обусловлено обитанием их в определенной ландшафтной зоне (тундра). Фенотипическое сходство между популяциями лесостепной зоны Западной Сибири (выборки 1—4) обусловлено не только ландшафтной спецификой, но и географической близостью. Третья группа популяций включает животных равнинной и горной степей (выборки 6, 9, 10, 12). Фенотипическое сходство этих популяций не соответствует их пространственной разобщенности, но ландшафтной специфики оказывается достаточно, чтобы у животных сформировался сходный морфологический облик. Четвертый кластер образовали выборки юго-восточной части ареала (13, 14, 18). Они имеют фенотипическое сходство, связанное с географической близостью и приуроченностью полевок к степным местообитаниям. В данном случае говорить о ландшафтной зоне невозможно, так как зверьки тувинской (13) популяции обитают на предгорных и низкогорных степных участках Убсунурской межгорной котловины, полевки борзинской (14) популяции — в северной части центрально-азиатской зональной степи, а животные восточно-хангайской (18) популяции — на степных участках горной лесостепи Хангайского нагорья [Юдин и др., 1979]. Нет приведенных выше соответствий у животных четырех горных популяций (выборки 7, 8, 11, 17) и одной лесостепной (5). Полевки горных популяций обитают в различных местообитаниях — в высокогорной тундре (выборка 8), на остепненных склонах гор (7 и 17), заселяют лесостепные участки отрогов хребтов (11). Мариинская популяция (5) — самая северная из всех лесостепных популяций (см. рис. 8.13).

Таким образом, фенотипическое сходство между большинством популяций узкочерепной полевки обусловлено приуроченностью животных к одной ландшафтной зоне или сходным местообитаниям. Исключение составляют полевки горных популяций Алтая и Северной Монголии, изменчивость которых не соответствует физико-географическому градиенту среды.

Рис. 8.13. Распределение выборок узкочерепной полевки в пространстве главных компонент I и II, образованных морфометрическими признаками тела, черепа и зуба.

Номера выборок см. рис. 8.1.

Сравнительный анализ специфики фенотипической изменчивости горных популяций широко распространенного вида и популяции специализированных горных видов выполнен на водяной, большеухой и лемминговидной полевках. Большеухая полевка — типичный горный вид, местообитания которого строго приурочены к высокогорным ландшафтам (нижняя граница его распространения в восточной части ареала не опускается ниже отметки 1500 м над ур. м.). Распространение большеухой полевки имеет прерывистый характер, структура ареала в целом мозаична, и в ней выделяются группы популяций, в той или иной степени изолированные друг от друга.

Компонентный анализ выборок с двух гольцовых вершин хребта Бол. Хамар-Дабан, расстояние между которыми около 50 км, показал отсутствие достоверных различий между ними. Следовательно, несмотря на изрезанность рельефа и некоторую изолированность гольцов, в пределах одного горного массива сохраняется фенотипическая однородность популяции данного вида. Этому способствует, вероятно, и ландшафтно-биотопическое сходство исследуемых участков [Епифанцева, 1998]. При сравнении выборок большеухой полевки, взятых на трех разных хребтах одной горной системы: хр. Чихачева (Юго-Восточный Алтай), верховья р. Тускуль (Центральной Алтай) и г. Колюшту (Северо-Восточный Алтай), также не было обнаружено достоверных различий между ними ни по одной из компонент. То есть при достаточно высоком уровне пространственной изоляции (расстояние между выборками — свыше 150 км) в пределах одной горной области не наблюдается значимой морфологической дифференциации популяций.

Таким образом, при относительной близости условий обитания вида в каменистых россыпях в отсутствие выраженных физико-географических градиентов среды отмечается морфогенетическая стабильность пространственно изолированных популяций большеухой полевки.

В дальнейшем исследованы морфометрические различия между выборками большеухой полевки на протяжении ареала с запада на восток (рис. 8.14). Вклады признаков в компоненты показывают (табл. 8.8), что

Рис. 8.14. Карта-схема мест отлова горных полевок *A. macrotis* (1—5) и *A. lemminus* (6—10). 1 — Алтай, 2 — Западный Саян, 3 — хр. Обручева (Тува), 4 — Восточный Саян, 5 — хр. Бол. Хамар-Дабан, 6 — Южная Якутия, 7 — Колымское нагорье, 8 — Корякское нагорье, 9 — Чукотка, 10 — Северная Якутия.

Таблица 8.8
Вклады (×1000) краниометрических и одонтологических признаков большеухой полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер	183	102	578	−028
Общая длина	258	126	005	033
Длина мозговой части	223	118	147	019
Межглазничная ширина	131	012	−018	704
Длина верхней диастемы	233	105	114	−035
Длина нижней диастемы	131	359	−047	066
Длина верхнего зубного ряда	232	−111	−200	−200
Длина нижнего зубного ряда	241	−049	−125	−196
Скуловая ширина	205	118	−205	−015
Высота от затылочных мыщелков	155	064	621	021
Длина слуховых барабанов	240	134	063	−025
Ширина слуховых барабанов	220	182	023	−146
Длина носовых костей	230	115	−146	081
Длина верхнего моляра (M^3)	207	−114	065	−171
Ширина M^3	177	−311	004	068
Длина нижнего моляра (M_1)	236	−170	−082	−136
Ширина M_1	212	−282	−054	123
Длина параконидного отдела (ПО) M_1	182	−263	090	−150
Прямая ширина ПО M_1	169	−374	−038	253
Косая ширина ПО M_1	176	−369	−014	242

вторая компонента отражает изменчивость одонтологических признаков, характеризуя морфогенез первого нижнего и третьего верхнего коренных зубов. Третья главная компонента в основном связана с различиями в высоте черепа, четвертая — в межглазничной ширине. Популяции Алтая, Западного и Восточного Саян, с одной стороны, хребтов Обручева и Бол. Хамар-Дабан — с другой, в пространстве второй—четвертой главных компонент образуют две четко обособленные группы ($P < 0{,}001$). Причем сходство морфоблика демонстрируют территориально удаленные популяции, принадлежащие к разным горным системам. Так, полевки хр. Обручева, который географически располагается между Западным и Восточным Саяном, сходны с полевками хр. Бол. Хамар-Дабан. Последний, в свою очередь, находится ближе к Восточному Саяну, а фенотипические различия населяющих их полевок очень значительны и отражаются на форме разных структур черепа (см. рис. 8.15, табл. 8.8).

Таким образом, по ареалу вида отмечается несоответствие морфометрических и географических дистанций между популяциями. То есть изоляция расстоянием — не определяющий фактор внутривидовой дифференциации большеухой полевки. Изменчивость данного стенотопного вида в отсут-

Рис. 8.15. Распределение центроидов выборок большеухой полевки в пространстве главных компонент.

ствие значимых экогеографических градиентов на исследуемой территории ненаправленна, мозаична. Подобные результаты известны и для других видов, когда не удалось обнаружить связи морфологических дистанций с географическими расстояниями, экологическими различиями местообитаний и климатом [Elrod, Kennedy, 1995]. Поэтому в каждом случае возникает необходимость поиска причин, нарушающих ожидаемое соответствие.

Своеобразие морфологической дифференциации большеухой полевки дает основание предполагать ее зависимость от крупных изоляционных барьеров в историческом промежутке времени. Популяции горных систем Алтая и Саян, простирающихся на большое расстояние с запада на восток и не разделенных крупными котловинами и депрессиями, имеют сходный фенооблик. Хребет Обручева является горстовой структурой, отделенной от Восточного Саяна Тоджинской депрессией, а от Западного Саяна — Тувинской депрессией [Алтае-Саянская горная..., 1969]. Географически близкие Восточный Саян и хр. Бол. Хамар-Дабан разделены крупной Тункинской котловиной [Нагорья..., 1974], что, вероятно, и определяет значительные морфометрические дистанции между выборками полевок данных хребтов.

В отличие от большеухой горной полевки, водяная полевка — типичный широко распространенный экологически пластичный вид, исторически заселивший высокогорья Кавказа сравнительно недавно, с формированием современной структуры ландшафтной поясности [Верещагин, 1959; Темботов и др., 1974]. Компонентный анализ горных популяций водяной полевки показал (табл. 8.9), что основные различия между ними связаны с признаками ширины и высоты черепа (вторая компонента), а также с соотносительным развитием его мозгового отдела (третья компонента).

Предварительно проанализированы морфометрические различия между двумя выборками, взятыми на расстоянии 10 км внутри самурского региона (Дагестан). Значимых различий по форме черепа между ними не обнаружено, хотя и отмечается относительная изолированность их друг от друга рядом ущелий [Пузанский, 1970]. Выборки полевок лакского горного района

Таблица 8.9
Вклады (×1000) краниометрических признаков водяной полевки горных популяций Кавказа в главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер	211	−303	−191	204
Кондилобазальная длина	275	099	−064	017
Длина лицевой части	270	052	203	−014
Длина мозговой части	192	153	−542	069
Межглазничная ширина	−151	−563	167	215
Длина верхней диастемы	262	011	249	126
Длина верхнего зубного ряда	233	128	−091	−369
Скуловая ширина	270	050	086	−019
Наибольшая ширина черепа	259	−106	099	072
Ширина мозговой камеры	126	−544	046	−670
Высота черепа от затылочных мыщелков	222	−316	185	347
Высота черепа от затылочного отверстия	149	−286	−594	−087
Основная длина	274	009	−026	048
Длина носовых костей	247	−006	072	136
Ширина между зубами	225	111	311	−308

взяты из поселений на расстоянии около 30 км друг от друга. Отличия в морфооблике полевок отмечены для одной выборки (Уллучар) из трех, находящейся в замкнутой горной котловине. По конституциональным особенностям ширины и высоты черепа (вторая компонента) она отличается от полевок агульских поселений ($P < 0{,}01$), а по особенностям развития мозгового отдела (третья компонента) — от полевок поселений Кули ($P < 0{,}01$). То есть для данного вида наличие изоляционных барьеров внутри одного горного массива может являться условием морфометрической дифференциации.

Наименьшее расстояние между выборками, принадлежащими к разным регионам (лакскому и самурскому), превышает 80 км. Различия между ними достаточно отчетливо ($P < 0{,}01$) регистрируются по третьей главной компоненте. В этом случае изоляция расстоянием сравнима с локальной физико-географической изоляцией, отмеченной для выборки Уллучара.

Таким образом, водяная полевка в горах фенотипически реагирует на изоляцию более низкого уровня, чем большеухая полевка, которая в подобном случае демонстрирует морфологическую однородность. Следовательно, изоляция расстоянием для данного широко распространенного вида может быть существенным фактором морфометрической дифференциации популяций. Действительно, у водяной полевки с Кавказа отмечается совпадение морфометрических и географических дистанций: в направлении второй главной компоненты выборки популяций верховьев р. Терек (*A. t. ognevi*), р. Баксан (*A. t. rufescens*), самурского и лакского регионов (рис. 8.16) распределились в соответствии с их расположением в географическом пространстве. Вклады признаков в компоненту (см. табл. 8.9) отражают направленную

Рис. 8.16. Схема мест отлова и распределение центроидов выборок водяной полевки в пространстве главных компонент.

1 — с. Хабаз (р. Малка), 2 — с. Кизген (р. Баксан), 3 — с. Безенги (р. Черек), 4 — верх. р. Терек; 5 — с. Уллучар, 6 — с. Кули, 7 — с. Агуль; 8 — с. Куруш, 9 — с. Теки-Пиркент, 10 — с. Красноармейское, 11 — с. Новокурское, 12 — с. Майское, 13 — с. Александровское, 14 — пер. Крестовый. 1—3 — *A. t. rufescens*, 4, 14 — *A. t. ognevi*, 10—13 — *A. t. turovi*. 5—7 — Лакский р-н, 8, 9 — басс. р. Самур, 10—13 — р. Терек. Выборки 10—14 обсуждаются ниже (см. рис. 8.18).

изменчивость формы черепа (связанную с его шириной) с запада на восток. Фенотипически популяции располагаются в соответствии с их расположением по территории (см. рис. 8.16), несмотря на относительно большее сходство условий обитания горных популяций Дагестана и популяции верховьев р. Баксан по сравнению с популяцией верховьев р. Терек, которая территориально расположена между ними.

Некоторая морфометрическая обособленность выборки верховьев р. Терек наблюдается по третьей компоненте (см. рис. 8.16). Предполагается, что водяная полевка относительно недавно проникла в высокогорья Кавказа. Возможно, что по третьей компоненте регистрируется изменчивость формы черепа, обусловленная эколого-географическими отличиями популяции. Это означает, что действие факторов изоляции и экогеографических может отра-

жаться на изменчивости разных морфогенетических комплексов, регистрируемых соответствующими компонентами.

Оценку влияния градиентных факторов среды на межпопуляционную дифференциацию типично горного вида можно попытаться проследить на лемминговидной полевке в силу относительной непрерывности ее ареала. Выполнен компонентный анализ выборок лемминговидной полевки по ареалу в целом. Из рис. 8.17 видно, что расположение популяций в направлении второй главной компоненты, характеризующей главным образом изменчивость пропорций верхнего коренного зуба (M_1) и межглазничной ширины (табл. 8.10), отражает распределение выборок в географическом пространстве по направлению с севера на юг. То есть, как и у водяной полевки, вторая компонента характеризует долю изменчивости, связанную с географической удаленностью популяций, что также отражается на характеристиках ширины черепа. Сходное распределение выборок наблюдается и по третьей главной компоненте, связанной с соотносительной изменчивостью габитуальных признаков (длины задней ступни и хвоста). Северо-восточные популяции лемминговидных полевок имеют относительно меньшие значения этих параметров по сравнению с более южными — колымской и южноякутской. По четвертой компоненте, связанной с формированием высоты черепа, северо-восточные полевки занимают промежуточное (обособленное) положение между южно-якутскими и колымскими популяциями.

Из полученных результатов следует, что северо-якутская, чукотская и корякская популяции имеют сходный морфооблик, значимо не различаясь средними значениям второй, третьей и четвертой главных компонент, и образуют обособленную группу в компонентном пространстве. По сравнению с ними лемминговидные полевки с Колымского нагорья характеризуются достоверно большими пропорциями межглазничной ширины и высоты черепа, меньшими — скуловой ширины и длины зубных рядов (см. табл. 8.10), т. е. имеют морфооблик относительно быстрорастущих животных. Возможно с этим связано то, что на севере лемминговидные полевки проявляют себя как моноэстричный вид [Большаков, 1967; Чернявский, 1984], а в Колымском нагорье они имеют две генерации за сезон и половозрелых сеголеток первой генерации.

Таким образом, по сравнению с большеухой полевкой, межпопуляционная дифференциация лемминговидной полевки, в силу относительной непрерывности ее ареала, в большей степени определяется изоляцией расстоянием. Направленность ее

Рис. 8.17. Распределение центроидов выборок лемминговидной полевки в пространстве главных компонент.

6 — Южная Якутия, 7 — Колымское нагорье, 8 — Корякское нагорье, 9 — Чукотка, 10 — Северная Якутия. См. также рис. 8.14.

Таблица 8.10
Вклады (×1000) морфологических признаков лемминговидной полевки в главные компоненты

Признак	Главная компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер	165	−161	004	−564
Общая длина черепа	258	−118	021	074
Длина мозговой части	202	−161	193	−047
Межглазничная ширина	129	−292	−016	089
Длина верхней диастемы	239	−168	040	131
Длина нижней диастемы	189	−192	−189	179
Длина верхнего зубного ряда	243	080	095	110
Длина нижнего зубного ряда	237	147	110	038
Скуловая ширина	248	−071	092	062
Высота от затылочных мыщелков	156	−238	−048	−572
Длина слуховых барабанов	218	−161	194	112
Ширина слуховых барабанов	215	−122	239	023
Длина носовых костей	236	−123	−038	211
Длина верхнего моляра (M^3)	216	148	115	130
Ширина M^3	198	209	−103	158
Длина нижнего моляра (M_1)	235	216	099	−071
Ширина M_1	164	275	−124	064
Длина параконидного отдела (ПО) M_1	209	265	078	−126
Прямая ширина ПО M_1	183	391	−099	−179
Косая ширина ПО M_1	193	382	−063	−231
Длина хвоста	116	−116	−560	187
Длина задней ступни	090	−049	−596	−148

морфогенетических преобразований, включающая изменение скорости морфогенеза, связана с эколого-географическим градиентом среды в направлении север—юг. Вместе с тем, достаточная удаленность выборок из Северной Якутии, Чукотки и Корякского нагорья не привела к их морфологической дифференциации, свидетельствуя о большей морфогенетической стабильности горных видов.

Большеухая полевка, имеющая мозаичную структуру ареала, характеризуется отсутствием географической направленности в межпопуляционной изменчивости. Характер морфометрической дифференциации, в отсутствие значимого экогеографического градиента, во многом определяется существованием физико-географических изоляционных барьеров в историческом промежутке времени. У лемминговидной полевки, которая имеет более непрерывный ареал и менее жестко привязана к высокогорным поясам, отмечена направленная межпопуляционная изменчивость в географическом пространстве, отражающаяся на скорости морфогенеза особей. Она обусловлена хорошо выраженным эколого-географическим меридиональным градиентом

среды и изоляцией расстоянием. Общим для горных видов является относительная стабильность морфооблика в сравнении с широко распространенным видом. Более выраженную стабилизацию многих показателей у горных видов, в сравнении с горными популяциями широко распространенных видов, отмечает В. Н. Большаков [1972].

Водяная полевка в горных условиях — морфологически более пластичный вид, фенотипически реагирующий на изоляцию более низкого уровня. В результате для горных популяций отмечается соответствие морфометрических и географических дистанций, их морфологическая дифференциация опосредуется изоляцией расстоянием.

При исследовании подвидов водяной полевки из Кабардино-Балкарии расположение популяций (в пределах подвидов) также соответствует их положению в географическом пространстве. Это отмечается как для горных, так и для равнинных форм [Хатухов, Фалеев, 1982]. Так, последовательность расположения популяций, относящихся к равнинному подвиду *turovi* [Темботов и др., 1974], следующая: красноармейская, новокурская, майская, александровская (см. рис. 8.16). Обращает внимание отчетливо выраженная дифференциация данных равнинных популяций и соответствие фенотипических и географических дистанций (рис. 8.18), хотя они взяты с интервалом между ними гораздо меньшим (около 20 км), чем равнинные выборки из Дагестана. Поэтому необходим анализ причин сохранения различий между выборками, взятыми на столь небольшом (для данного вида) расстоянии.

Условием сохранения отчетливых межпопуляционных различий является изоляция [Шварц, 1959]. Для равнинных популяций на сплошном участке ареала изоляция связана, главным образом, с расстоянием между ними [Wright, 1943].

Согласно А. К. Темботову, Э. Ж. Темботовой и А. М. Хатухову [1974], для *A. t. turovi* «характерно отсутствие каких-либо больших сезонных миграции

Рис. 8.18. Расположение центроидов выборок, относящихся к разным подвидам водяной полевки с Кавказа, в пространстве краниометрических главных компонент.

Номера выборок см. рис. 8.16.

ций». Это связано с непригодностью водоразделов для жизни в течение всего года. Можно было бы ожидать в таком случае перемешивания популяций в период высокой численности [Соломонов, 1980]. Но, по данным Кабардино-Балкарской санэпидемстанции, численность водяной полевки на равнине невысокая. К этому же выводу приходит и А. К. Темботов [1966]. Таким образом, имеются экологические причины сохранения межпопуляционных различий, и в этом случае можно предполагать локальную специфику местообитаний, отражающихся на морфологических различиях равнинных популяций.

Межпопуляционные различия внутри горного подвида *A. t. rufescens* демонстрируют ту же закономерность. Пространственно наиболее удаленные выборки Хабаз и Безенги (см. рис. 8.16) — наиболее удалены фенотипически (см. рис. 8.18). Отмеченная закономерность лучше всего прослеживается между популяциями, принадлежащими к одному подвиду (см. рис. 8.16, 8.18). Если сравнивать популяции разных подвидов, соответствие фенотипических и географических дистанций проявляется не всегда. В нашем случае оно сохраняется при сравнении фенотипически и пространственно близких подвидов. В частности, это характерно для *A. t. turovi—A. t. ognevi* и равнинной, и горной форм из Дагестана (см. рис. 8.16, 8.18), что, по-видимому, свидетельствует в пользу их исторической связи.

При одновременном анализе резко различающихся подвидов закономерность прослеживается лишь в пределах подвида (см. рис. 8.18). Например, популяция Безенги, относящаяся к наиболее дифференцированной форме *A. t. rufescens*, территориально наиболее близка к равнинному подвиду *A. t. turovi*, однако фенотипически это не проявляется.

При сравнении разных подвидов водяной полевки нарушение закономерности не кажется неожиданным. Фенотипические различия между подвидами не всегда прямо связаны со степенью удаленности между ними. В некоторых случаях именно нарушение закономерности изменения признака (например, зона уменьшения сменяется зоной его стабилизации) может указывать на подвидовой уровень дифференциации [Большаков, Шварц, 1962; Большаков, 1968]. Исследуемые нами горные формы *A. t. ognevi* и *A. t. rufescens* удалены от равнинного подвида (*A. t. turovi*) на сходное расстояние. Однако дифференциация *A. t. rufescens* от равнинной формы более существенна. В отличие от *A. t. ognevi*, условия обитания которого сходны с равнинной формой, *A. t. rufescens* обитает в экологически резко отличающихся условиях среды [Темботов и др., 1974].

Таким образом, эколого-географические особенности среды способны усилить или ослабить соответствие фенотипических и географических дистанций, более характерное (в горных условиях) для широко распространенного вида.

В целом анализ географической изменчивости полевок разной экологической специализации показывает, что территориальная удаленность популяций необходимое, но не всегда достаточное условие дифференциации. Существенную роль играют степень экстремальности воздействия факторов, изоляция, история расселения и ландшафтно-биотопическая специфика.

Глава 9

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ (МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО В ПРОЯВЛЕНИИ РАЗНЫХ ФОРМ ИЗМЕНЧИВОСТИ)

Из представленных в главе 6 материалов следует, что закономерности морфологической изменчивости, согласованной с динамикой численности, могут носить во многом сходный характер у разных видов и в разных эколого-географических условиях. Поэтому причины такого сходства следует искать на внутрипопуляционном уровне, а поскольку в основе популяционной морфологической изменчивости лежат онтогенетические процессы [Уоддингтон, 1947; Шмальгаузен, 1968; Шишкин, 1981, 1986, 1988; Захаров, 1987; Северцов, 1990], — на онтогенетическом. Подобный подход можно распространить на исследование других форм изменчивости.

Анализ динамических процессов в популяции и связанное с этим привлечение новых популяционных характеристик приводит к выделению все новых форм изменчивости. Такое выделение обычно производится либо на основе используемых показателей, либо по внешнему экологическому фактору, действие которого предполагается. Оно не учитывает специфики фенотипической реакции, внутренне присущей популяции, которая может быть сходной в различных условиях среды. Поэтому значительные усилия тратятся на исключение влияния одной формы изменчивости при изучении другой.

Понимание того, что в основе морфологических различий группировок различного уровня дифференциации лежат соответствующие изменения на ранних онтогенетических стадиях [Уоддингтон, 1947; Шмальгаузен, 1968; Hafner, Hafner, 1984; Татаринов, 1985; Рэфф, Кофмен, 1986; Шишкин, 1986; Медников, 1987; Беляев, Трут, 1989; Магомедмирзаев, 1990; Грант, 1991; Zelditch et al., 1991; Voss, Marcus, 1992; Галактионов и др., 1995], позволяет рассматривать разные формы изменчивости в сравнительном аспекте, анализируя сопряженную изменчивость признаков в определенные этапы онтогенеза. Общая (онтогенетическая) природа фенотипической реакции популяции на действие различных средовых факторов означает определенную ограниченность (и предсказуемость) вариантов изменчивости.

«Фенотип отдельной особи можно рассматривать как вероятностную копию общей для популяции эпигенетической модели, что теоретически по-

зволяет на выборке из популяции статистически рассмотреть основной контур эпигенетического ландшафта популяции» [Васильев, 1990]. Таким образом, «популяционный онтогенез — общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования» [Васильев, 1988, 1996]. Полученные нами данные позволяют предполагать возможной фиксацию повторяющихся (устойчивых) морфогенетических ответов не только у разных организмов одной популяции (популяционный онтогенез), но и у различных внутрипопуляционных группировок, находящихся под влиянием неодинаковых (флуктуирующих и градиентных) факторов среды, т. е. на уровне форм изменчивости.

Несмотря на большое число работ, исследующих популяционную изменчивость, вопрос проявляющейся на морфологическом уровне взаимосвязи разных ее форм практически не исследован, хотя подобный подход наметился в литературе. Еще Л. Н. Добринским [1969] показано, что и хронографической, и географической изменчивости оказались подвержены сходные признаки окраски самцов турухтана, коррелировавшие с морфофизиологическими показателями. О соизмеримости по масштабам сезонной и общей внутривидовой изменчивости говорится в исследованиях сезонного полиморфизма у клеща *Varroa jacobsoni* [Акимов и др., 1989]. Сходный характер внутри- и межпопуляционной изменчивости подтверждается данными Т. А. Дупал и Ю. К. Галактионова [1988].

Как показали наши исследования, различия между выборками из разных популяций водяной полевки, относящимися к трем подвидам (*A. t. turovi*, *A. t. ognevi* и *A. t. rufescens*), выявленным ранее на Северном Кавказе [Огнев, 1950; Темботов и др., 1974], хорошо вписываются в общую схему морфометрических различий между подвидами. Результаты С. Лешека [Leszek, 1974] также свидетельствуют о принципиальном сходстве изменчивости популяционного и подвидового уровней.

В проблеме взаимоотношения разных форм изменчивости важное место занимает анализ связи фенотипической изменчивости, возникающей при колебаниях численности животных, и географической, обусловливаемой градиентными условиями среды. При этом первая форма изменчивости может рассматриваться либо как первичная по отношению к географической (а сам процесс воспроизводства различных генотипических и фенотипических вариантов как способствующий виду в его территориальной экспансии), либо как независимая.

9.1. Внутрипопуляционная (в ходе динамики численности) и межпопуляционная изменчивость

В исследованиях межпопуляционной (географической) изменчивости необходимым этапом считается получение выборок, максимально однородных в плане пола, возраста, сезона и т. п. В некоторых случаях различные группы (например, самцов и самок) объединяют, если межгрупповые различия не обнаруживаются. Наши результаты по динамике полового диморфиз-

ма (см. раздел 3.4) показывают, что это может быть не всегда правомерно, к тому же полезная информация, например о специфике реакции разных полов на селективный [Харламова и др., 1999, 2000] или иной [Woolfenden, Millar, 1997] фактор, может быть не востребована в анализе.

Требования к однородности сравниваемых выборок касаются и фазы численности, с которой получен материал. Учитывая, что само явление — сопряженность фенотипической изменчивости фазам популяционного цикла — обнаружено сравнительно недавно, во многих случаях этот фактор в межпопуляционных сравнениях вообще не учитывался. Специальные исследования показали, что в случае, когда полевок, отловленных в природе, доращивали в лаборатории, их конечные размеры зависели от состояния численности исходной природной популяции [Hansson, 1995]. Если рассматривать лабораторию как новые для популяции экологические условия, данный результат — своеобразная модель зависимости характера межпопуляционной изменчивости от состояния численности популяции.

В исследованиях географической изменчивости большое внимание уделяют варьированию размеров особей (см. раздел 8.1). В результате, например, выделяют эколого-географические правила (Бергмана, оптимума—пессимума, видоспецифичности и др.). С учетом выявленной изменчивости размеров животных в ходе динамики численности можно ожидать влияние фазы динамики численности сравниваемых популяций на размерные межпопуляционные различия.

При сравнении водяной полевки (см. рис. 8.3) одного цикла численности (1979—1981 гг.) центральной популяции (Барабинская лесостепь) с периферической (Ямал) вывод о бóльших размерах периферической северной популяции кажется очевидным ($P < 0{,}01$). И это согласуется с правилом Бергмана. Если же барабинская популяция представлена выборками разных фаз численности второго цикла (1986—1988 гг.), то размерные различия между популяциями уменьшаются, а в фазе пика исчезают, в результате может быть сделан вывод о неприменимости правила Бергмана.

Из анализа выборок, взятых на территории, прилегающей к Новосибирской области (Омская область, Курганская область, Казахстан, Средний Енисей), видно (рис. 9.1), что на фоне общей тенденции увеличения размеров к периферии ареала (Казахстан) происходит значительное перекрывание размеров полевок, если анализируются выборки разных фаз популяционного цикла. В результате внутрипопуляционные размерные различия полевок (барабинская популяция) сопоставимы по масштабам с различиями территориально удаленных популяций. Таким образом, для видов с флуктуирующей численностью выводы об экогеографической изменчивости могут быть не всегда корректны.

Сравнение выборок водяной полевки, наиболее удаленных по ареалу, также показывает существенное влияние изменчивости в связи с фазой динамики численности на размерные различия географических популяций (рис. 9.2). Размеры животных разных фаз численности барабинской популяции перекрываются со многими выборками, расположенными относительно близко к центру ареала. Лишь наиболее удаленные к краю ареала популяции

Рис. 9.1. Распределение географических и временных выборок водяной полевки в пространстве краниометрических главных компонент.

1 — Ср. Енисей, 2 — Омская обл., 3 — пойма р. Тобол, 4 — Сев. Казахстан. Фазы численности барабинской популяции: 5—7 — первый цикл, 8—10 — второй (5, 8 — спад, 6, 9 — подъем, 7, 10 — пик).

Рис. 9.2. Распределение географических и временных выборок водяной полевки в пространстве краниометрических главных компонент.

1 — Ср. Енисей (р. Комса), 2 — Курганская обл. (пойма р. Тобол), 3 — Павлодарская обл. (Сев. Казахстан), 4 — Волго-Ахтубинская пойма, 5 — Зап. Казахстан (р. Урал), 6 — низовья р. Дон, 7 — Якутия (Ср. Лена), 8 — Таймыр (р. Пясина), 9 — пойма р. Терек (Дагестан). Фазы численности барабинской популяции: 10—12 — первый цикл, 13—15 — второй (10, 13 — спад, 11, 14 — подъем, 12, 15 — пик).

отличаются более крупными размерами ($P < 0,01$) от особей барабинской лесостепи любой фазы численности популяции, подтверждая правило увеличения размеров к периферии ареала.

Эти результаты означают, что размеры — не слишком удобный признак в межпопуляционных сравнениях, к тому же они существенно зависят от возрастной структуры выборок, поэтому в большинстве случаев перспективнее анализ формы [Галактионов, 1981; Atchley et al., 1981; Фалеев, 1982; Patton, Brylsky, 1987; Thorpe, Baez, 1987; Трут и др., 1991а; Галактионов и др., 1995; Eger, 1995].

Компонентный анализ межпопуляционных различий формы черепа горных и равнинных популяций водяной полевки из Дагестана при включении в него животных разных фаз численности дал достаточно неожиданный результат. В пространстве компонент (см. рис. 6.14), характеризующих межпопуляционные отличия (терской, кумской и горных популяций), наиболее четко дифференцируются также выборки разных фаз популяционного цикла численности равнинных популяций. То есть различия проявляются в одной системе связанных между собой признаков (см. табл. 6.8). Это означает, очевидно, что мы имеем дело с общей причиной, обусловившей различия как во времени (между животными разных фаз динамики численности), так и в пространстве — между географически близко расположенными популяциями. Видно (см. рис. 6.14), что дисперсия особей (по второй и третьей главным компонентам), отловленных в фазе роста (кумская популяция) и фазе спада (терская популяция), несколько меньше, чем в фазе пика численности. Наблюдается фенотипическое смещение особей данных фаз относительно полевок пика численности.

При сопоставлении выборок из барабинской популяции узкочерепной полевки, взятых при высокой (1978 г.) и низкой (1979—1981 гг.) плотности, с выборками из десяти различных географических точек также обнаружено, что изменчивость в зависимости от плотности популяции может имитировать географическую [Дупал, Галактионов, 1988]. Поскольку большая часть информативных признаков (характеристики зубного ряда, межглазничная ширина и др.) стабилизируется в очень раннем возрасте, предполагается большее влияние морфогенетических факторов.

В нашем случае хорошо заметно (см. рис. 6.14), что межпопуляционные различия (хотя их величина варьирует) при сравнении особей разных фаз численности сохраняются. Полученные результаты означают, что при компонентном анализе межпопуляционной изменчивости формы возможно использование выборок, взятых в разные фазы численности водяной полевки [Фалеев, 1981, 1982].

Подобный результат получен на большеухой полевке. Характер географических различий сохраняется при использовании данных, взятых с разных фаз популяционного цикла. Животные фаз пика и депрессии численности достоверно различаются ($P < 0,001$), но сохраняют присущую данной популяции фенотипическую специфику и обособлены от других популяций *A. macrotis*.

Можно предположить, что при анализе популяций с разной степенью пространственной удаленности между ними степень влияния фазы динамики численности на величину фенотипических дистанций между популяциями может быть различной. Мы проанализировали возможную связь состояния численности с характером межпопуляционных различий (при различной территориальной удаленности) на примере популяций водяной полевки.

Как уже отмечалось (см. раздел 8.2.1) при анализе популяций в пределах Барабинской лесостепи, в отсутствие видимых эколого-географических градиентов и изоляционных барьеров полевки, отловленные на расстоянии более 300 км, демонстрируют сходный морфооблик. Включение в анализ выборок, взятых с разных фаз численности, в целом не изменило картину межгрупповой изменчивости (рис. 9.3): наблюдается незначительная специфика отдельных географических выборок. Однако хорошо заметно, что масштаб внутригрупповой (внутрипопуляционной) изменчивости в данном случае сравним с межгрупповым и различия выборок определяются главным образом состоянием численности.

Учитывая фенотипическую близость всех рассматриваемых группировок, а также синхронность динамики численности на данной территории [Максимов и др., 1976] и наличие обусловливающих ее общих причин [Ефимов и др., 1988], сравнительный анализ межпопуляционной изменчивости и изменчивости, сопряженной с динамикой численности, на этом уровне пространственной дифференциации не имеет смысла.

Рис. 9.3. Распределение географических и временных выборок водяной полевки Барабинской лесостепи (Новосибирская обл.) в пространстве краниометрических главных компонент.

1 — Усть-Ургулька (Северный р-н), 2 — Зоново (Куйбышевский р-н), 3 — Горелая Грива (Куйбышевский р-н), 4 — Дубровино (Мошковский р-н), 5 — Черный Мыс (Колыванский р-н). Фазы численности ровенской популяции (Каргатский р-н): 6 — спад, 7, 9 — подъем, 8 — пик.

Далее сравнительный анализ указанных форм изменчивости выполнен на более обширной территории, прилегающей к Новосибирской области: Омская, Курганская области, Казахстан, Средний Енисей. Расстояние между ближайшими выборками свыше 400 км. На рис. 9.1 видна общая картина межпопуляционных дистанций у полевок. Как было показано (см. раздел 8.2.1), наблюдается смещение фенооблика периферических популяций в сравнении с центральной (барабинской) группой. Животные разных фаз численности барабинской популяции в целом не нарушают картины географической изменчивости. Тем не менее, величина межпопуляционных дистанций (между барабинской и прочими популяциями) варьирует, если сравнивать полевок разных фаз и циклов численности, от достоверно значимых до несущественных. Ослабление (или исчезновение) межпопуляционных различий означает, что в разные фазы динамики численности внутри одной популяции воспроизводятся фенотипические варианты, имитирующие фенооблик другой популяции.

У нас нет оснований считать возможным значимый генетический обмен между рассматриваемыми популяциями. Также трудно предположить влияние экологических факторов, столь специфично действующих на флуктуирующую популяцию в определенные моменты времени (в совершенно разные фазы и циклы численности), уменьшая межпопуляционные фенотипические различия. Речь идет скорее о возможности проявления в ходе популяционных динамических процессов морфогенетических вариантов, аналогичных (и, вероятно, гомологичных — в контексте канализированности развития) таковым другой популяции. Это подтверждает теоретически предполагаемую общность морфогенеза в разных популяциях вида [Уоддингтон, 1947; Шмальгаузен, 1968; Шишкин, 1986, 1988; Рэфф, Кофмен, 1986; Гродницкий, 2001], в которой существенную роль играют самоорганизационные явления [Аналитические аспекты..., 1991]. Следовательно, выводы о микроэволюционных преобразованиях в ходе географической изменчивости необходимо делать с учетом обратимости морфологических процессов, проявляющихся на внутрипопуляционном уровне. В противном случае регистрируемая дивергенция может быть своеобразной «ловушкой для таксономических построений» [Leirs et al., 1993].

Полученные результаты показывают, что для несмежных популяций величина межпопуляционных различий хотя и зависит от фазы или цикла численности, но не определяется ими однозначно. Остается не вполне понятным, как соотносится изменчивость, возникающая в ходе популяционного цикла численности, с морфологической реакцией флуктуирующей популяции на внепопуляционные факторы, например, на физико-географические градиенты при территориальной экспансии вида. Для того чтобы попытаться оценить роль внутрипопуляционной изменчивости в географической, проанализированы циклирующие популяции, предполагающие обмен особями, в том числе в исторический промежуток времени. В таком случае внутрипопуляционная изменчивость может, вероятно, служить основой, на которой формируется изменчивость межпопуляционного уровня.

Удобным объектом для исследования этой проблемы оказалась водяная полевка — типичный широко распространенный вид. Ее расселение на Кавказе шло по направлению к горам [Темботов и др., 1974]. Поэтому мы сравнили популяции (Дагестан), располагающиеся на разном расстоянии вдоль предполагаемого направления расселения: пойма р. Терек, пойма р. Кума, а также горные популяции Лакского и Самурского (басс. р. Самур) районов.

Как уже отмечалось, морфологическая специфика водяной полевки разных фаз численности популяций Дагестана проявилась в пространстве признаков, в котором регистрируются межпопуляционные различия. Расположение выборок на плоскости в направлении второй главной компоненты (см. рис. 6.14) соответствует территориальному: от популяции, наиболее удаленной от гор, к горной популяции. И, следовательно, можно говорить, что вторая компонента в данном случае отражает морфологическую изменчивость, сопровождающую процесс продвижения полевок в горы. По второй компоненте достоверность различий между всеми полевками терской и всеми полевками кумской равнинных популяций — $t = 5{,}9$ ($P < 0{,}001$); по третьей — $t = 3{,}8$ ($P < 0{,}001$).

Однако если рассматривать отдельно особей подъема кумской популяции, то фенотипически они оказываются близки полевкам спада терской популяции ($t = 1{,}7$). Фенотипическое сходство особей фазы подъема кумской популяции с терской, в сторону которой шло расселение (расположена ближе к горам), понятно, поскольку именно для этой фазы цикла миграции характерны [Myers, Krebs, 1971; Krebs et al., 1976; и др.]. В таком случае фенотипическая общность (см. рис. 6.14) особей подъема с частью особей пика (и полевками другой популяции) может означать, что на фазе пика преимущественно мигрируют особи с фенотипом подъема численности. В новой популяции этим животным (с морфообликом мигрантов) фенотипически близки особи спада. Следовательно, животные с фенотипом подъема в новых условиях, вероятно, не могут вызвать нарастание численности, пока не возникнут (на историческом промежутке времени) внутрипопуляционные условия ее роста. Морфологически это выражается в накоплении в новой популяции особей, имеющих более «продвинутый» фенооблик, соответствующий фенотипу подъема новой популяции. Морфологические изменения могут быть на определенном этапе «платой за энергетические траты» прежде, чем возникнут изменения в репродукции, характере освоения территории [Hammond et al., 1999], способствующие подъему численности.

Если принять во внимание сделанные нами ранее выводы о большей скорости роста животных подъема кумской популяции, что является достаточно общим признаком флуктуирующих популяций (см. раздел 6.2), то именно быстрорастущие особи подъема оказались фенотипически ближе к животным терской популяции, в сторону которой шло расселение вида. Очевидно, морфологическая адаптация, сопровождающая увеличение темпов роста, была выгодна в новых условиях и пик численности новой популяции сформировали животные с относительно большей скоростью роста.

Трудно сказать, насколько общим может быть полученный результат для разных групп смежных популяций в разных участках ареала, но очевидно, что сопряженные с динамикой численности внутрипопуляционные процессы оказывают существенное влияние на характер морфологической адаптации популяции к экогеографическим факторам, являясь дополнительной причиной канализированности (предсказуемости) морфогенетического развития.

Факт соответствия изменчивости внутрипопуляционной и географической подтверждается и на других видах. Изучение внутривидовой дифференциации популяций высокогорных полевок показало, что она происходит по тем же скоррелированным наборам признаков, которые проявляют изменчивость в популяционном цикле. Наблюдается географическая изменчивость, обусловленная отбором оптимальной для конкретных условий существования популяции скорости морфогенеза животных.

Таким образом, динамика численности популяции, зависящая от многих факторов, является своеобразной основой для выработки морфологических адаптаций, которые могут быть востребованы при территориальной экспансии вида.

При анализе географически значительно разобщенных популяций изменчивость в связи с динамикой численности не оказывает существенного влияния на величину межпопуляционных дистанций. Животные любой фазы динамики численности водяной полевки Барабинской лесостепи отражают фенотипическую специфику данной популяции (см. рис. 9.2), отличаясь от прочих географических выборок. Хотя морфологическая изменчивость, сопряженная с фазой численности данного флуктуирующего вида, способна влиять на величину межпопуляционных дистанций между территориально ближе расположенными популяциями и в этом случае. В частности, при сравнении особей разных циклов и фаз численности барабинской популяции с выборками Курганской области различия варьируют от достоверных до несущественных.

Следует отметить, что проявившийся в пространстве исследуемых краниометрических признаков половой диморфизм водяной полевки также способен оказывать влияние на величину межпопуляционных различий близких популяций. Но популяционная принадлежность животных разного пола (как и разных фаз численности) видна отчетливо. И регистрируемое внутрипопуляционное разнообразие не искажает общей картины географической изменчивости, которая обсуждалась в главе 8.

Разброс центроидов, характеризующих особенности животных разных фаз численности, вдоль второй главной компоненты, отражающей закономерные фенотипические преобразования по направлению к периферии ареала, означает, что изменчивость, сопряженная с динамикой численности, отчасти имитирует географическую. То есть воспроизводятся сходные морфогенетические преобразования, которые вид реализует и при освоении географического пространства, и во времени.

Изменчивость, возникающая в процессе динамики численности, скорее сходна (см. рис. 9.2) с межпопуляционными различиями в направлении к периферии ареала (вторая главная компонента), чем с ориентацией попу-

ляций в направлении север—юг (третья главная компонента). То есть морфологические следствия, обусловленные неспецифическим влиянием средовых факторов (выраженным в усилении их экстремальности по направлению к периферии ареала), отчасти совпадают с основанными на динамических внутрипопуляционных процессах.

Таким образом, наши материалы позволяют при межпопуляционных сравнениях регистрировать изменчивость, присущую внутрипопуляционному уровню. Это дает возможность исследовать географическую изменчивость в контексте морфогенетических преобразований в популяции так же, как и при анализе изменчивости, сопровождающей динамику численности животных (см. раздел 6.2). С этой целью использованы виварные животные, испытывающие существенное влияние нетипичных в целом для вида факторов.

9.2. «Виварная» и географическая изменчивость

В разделе 3.3 было показано, что эффект содержания особей водяной полевки в виварии проявился по признакам, характеризующим развитие общей формы черепа (см. табл. 3.8). И этот эффект сходным образом проявляется у животных разного пола и возраста независимо от степени их генетической близости. Следовательно, регистрируется прямая морфогенетическая реакция на условия вивария. «Виварный» морфооблик проявляется у животных уже к первому месяцу жизни. Кроме того, наблюдаются частные морфологические эффекты (в области мозговой части черепа), более выраженные у старых полевок, сходные с морфогенетическими процессами, наблюдающимися при доместикации.

Согласно исследованиям Л. Н. Трут [1997], у лисиц при доместикации также уменьшаются ширина и высота мозгового черепа и, кроме того, укорачивается и расширяется лицевой отдел. Причем эти изменения происходят либо вследствие изменения сроков появления тех или иных структур, либо изменения темпов их роста. Имеющиеся материалы позволяют предполагать сходство механизмов морфологических изменений и в природе, и при доместикации [Radinsky, 1981; Wayne, 1986, цит. по: Трут и др., 1991а, б]. Так, популяции волков различаются в основном по измерениям относительной ширины черепа. Но различия по этим признакам найдены также между волками и породами собак того же размера, что и волки [Jolicoeur, 1959].

По мнению И. М. Громова [1967], сходство фенотипической реакции на разные средовые факторы может быть связано с высокой морфогенетической пластичностью группы признаков, определяющих дефинитивный облик черепа. Эти признаки подвержены значительным возрастным и географическим изменениям, а также они легче изменяются при доместикации.

Обнаруженная виварная изменчивость, вероятно, имеет достаточно общую природу и проявляется у разных видов. В частности, у полевки-экономки разного возраста в направлении вектора (главной компоненты), отражающего изменчивость в виварных условиях по сравнению с исходной популяцией, также наблюдается относительное уменьшение объема мозговой капсулы у виварных особей. Так как среднее время пребывания полевок в

виварии не превышало трех недель, можно утверждать, что выявлена наиболее модифицируемая не зависящая от возраста составляющая краниометрической изменчивости.

В предположении, что нетипичные средовые условия при содержании полевок в виварии могут быть своеобразной моделью реакции вида на резко выраженные экогеографические факторы, была предпринята попытка исследовать, являются ли морфологические эффекты, вызванные содержанием животных в виварии, аналогичными географической изменчивости природных популяций, при которой также подразумевается встреча особей с нетипичными в целом для вида условиями [Красилов, 1977; Левонтин, 1978].

Для ответа на этот вопрос выполнена прямая оценка [Фалеев и др., 2001] степени сходства виварной краниометрической изменчивости с географической (по набору признаков и их взаимоотношениям). Географическая главная компонента получена при анализе популяций водяной полевки разного уровня внутривидовой дифференциации [Фалеев, 1982]. Коэффициент корреляции географической компоненты, по которой наиболее отчетливо проявляются межпопуляционные различия, и виварной составил 0,77 ($P < 0{,}001$). Размах изменчивости, сопровождающей развитие особей в виварии, также сопоставим с географической изменчивостью. При компонентном анализе тринадцати выборок по ареалу вида сигма по компоненте (в одной системе координат) оказалась равной 0,07 и 0,05 для виварной и географической изменчивости соответственно.

Таким образом, морфогенетическая реакция популяции исследуемого вида на внешние условия проявляется сходным образом и в природе, и в лаборатории. Вектор виварной изменчивости полевки-экономки также обнаружил высокую достоверную корреляцию ($r = 0{,}85$; $P < 0{,}001$) с направлением межпопуляционной изменчивости телецкой и чергинской популяций Алтая [Ковалева, 1999].

Вполне понятно, что при анализе большого числа разнообразных выборок главная компонента, регистрирующая межпопуляционную изменчивость (присущую популяциям, обитающим в совершенно различных эколого-географических условиях), не является отражением каких-либо конкретных (локальных) условий среды. В данном случае, вероятно, выявляется наиболее пластичная морфогенетическая система, отражающая общий (онтогенетический) аспект географической изменчивости формы черепа. Об этом свидетельствует сходство географической изменчивости с виварной, проявившейся как следствие индивидуального развития в новых условиях среды.

Полученные данные означают, что в регистрируемой географической изменчивости реализуется потенциальный спектр внутрипопуляционного морфологического разнообразия. И в основе морфологической адаптации к новым условиям лежат устойчиво воспроизводимые онтогенетические системы. В этой связи становятся понятными выводы авторов [Baumgardner, Kennedy, 1993] о том, что абиотические факторы объясняют лишь малую долю географической изменчивости у некоторых видов (род *Dipodomys*). В результате К. Эштон с соавторами [Ashton et al., 2000], признавая правило

Бергмана в качестве генеральной тенденции, не поддерживают в ряде случаев его объяснение, как необходимость сохранения тепла.

Значимая корреляция географической и виварной компонент сохраняется при переборе разных географических популяций. В настоящей работе в качестве примера взяты выборки водяной полевки с разной степенью территориальной удаленности по ее ареалу. Виварная группа сформирована из животных, отловленных в популяции Барабинской лесостепи (см. главу 2). Распределение географически разобщенных выборок (см. рис. 8.12) в пространстве второй и третьей главных компонент, характеризующих форму черепа, обсуждалось в разделе 8.2.3. В направлении второй главной компоненты центроиды распределились в соответствии с их удаленностью к периферии ареала (исключение составляют лишь полевки с побережья оз. Байкал). И именно в этом направлении сместилась выборка виварных животных, занимая крайнее правое место на плоскости (рис. 9.4). Ее природный аналог — популяция Барабинской лесостепи, напротив, занимает левую часть графика. Таким образом, морфогенетическое проявление виварной (модификационной) изменчивости и изменчивости, связанной с ориентацией выборок по отношению к краю ареала, имеет общую (онтогенетическую) природу. Причем очевидно, что масштаб онтогенетической (виварной) изменчивости сопоставим с географической изменчивостью и количественно (см. рис. 9.4).

Рис. 9.4. Распределение природных и виварной выборок водяной полевки в пространстве краниометрических главных компонент.

1 — пойма р. Тобол (Курганская обл.), 2 — Волго-Ахтубинская пойма, 3 — Сев. Казахстан (Павлодарская обл.), 4 — Зап. Казахстан (р. Урал), 5 — Ср. Енисей (р. Комса), 6 — низовья р. Дон, 7 — Якутия (Ср. Лена), 8 — Таймыр (р. Пясина), 9 — зап. побережье оз. Байкал (р. Сарма), 10 — низовье р. Терек, 11 — низовье р. Кума (Дагестан). Обведены природная (П) и виварная (В) выборки ровенской популяции (Барабинская лесостепь).

Обнаруженная в данном случае межпопуляционная изменчивость отражает меру удаленности выборок к периферии ареала независимо от широты или долготы местности. Следовательно, онтогенетическая составляющая географической изменчивости морфологических признаков включает неспецифическую реакцию особей на степень экстремальности средовых факторов.

Полученные материалы говорят о том, что морфологическая адаптация в ходе территориальной экспансии вида может происходить существенно более быстрыми (чем обычно предполагается) темпами, поскольку фактически происходит отбор уже «отобранных вариантов развития». И, вероятно, уже на этой основе происходят дальнейшие морфологические преобразования (см. также раздел 9.1). Тем самым реализуется высокая потенциальная морфологическая пластичность популяции, что показано еще С. С. Шварцем [1972].

Выявленные результаты означают, что степень обратимости процессов, которые могут быть неоправданно отнесены к микроэволюционным, способна оказаться достаточно существенной. Следовательно, не всегда корректно определять ее по уровню морфологической дифференциации сравниваемых групп.

Таким образом, в процессе адаптации осуществляется выбор морфогенетических вариантов реализации онтогенеза, хотя понятно, что морфологическая изменчивость сопряжена с внутренними (биохимическими, физиологическими) процессами в организме [Шмальгаузен, 1968; Ушаков, 1989; Рэф, Кофмен, 1986]. Это подтверждают, в частности, экспериментальные исследования, выполненные нами на американской норке (см. раздел 3.4.3): направленные изменения размеров и формы черепа особей наблюдаются при отборе на агрессивный и ручной тип поведения.

Понятно, что скрытые морфогенетические потенции, обнаруженные в популяции в оптимальных условиях обитания, могут наблюдаться и у периферических популяций. Возможно, именно с этим обстоятельством связан факт однонаправленного отклонения и северных, и южных (Кавказ) популяций (по третьей главной компоненте) от всех прочих (см. рис. 8.12, 9.4). Вероятно, эколого-географическая специфика среды на северной и южной периферии ареала, по сравнению с более центральной его частью, явилась дополнительным фактором, вызвавшим общие морфологические изменения краевых популяций. Данный результат подтверждает вывод С. С. Шварца [1972]: «Некоторые особи арктических популяций также приспособлены к югу, как и южные».

Полученные материалы приводят к довольно неожиданному результату: сходство фенотипов (определяемое в нашем случае общими закономерностями морфогенетических преобразований) может наблюдаться в несходных условиях среды. Наличие регистрируемых в таком случае морфологических аналогий трудно интерпретировать, исходя из специфических генетических изменений столь разных географических популяций. Речь, очевидно, идет о видимом (эпигенетическом) проявлении запретов морфогенетического развития, объясняющих, почему организмы не изменяются в любом направлении [Smith, 1983]. Б. М. Медников [1987], например, также считает,

что в конкретных условиях реализуется только одна определенная программа развития. Выбор альтернативных вариантов фенотипа, вероятно, — постоянный элемент любого онтогенеза [Рэфф, Кофмен, 1986].

Д. К. Беляев и Л. Н. Трут [1989; и др.] убедительно показали, что одни и те же морфогенетические процессы могут являться результатом однонаправленных изменений регуляционных систем онтогенеза при одном и том же векторе отбора. Наши исследования, выполненные на водяной полевке, выявили высокую степень фенотипического сходства животных Барабинской лесостепи и Волго-Ахтубинской поймы. Однако географически эти популяции располагаются на значительном расстоянии друг от друга. И хотя обе они находятся в оптимальных условиях и характеризуются существенными всплесками численности [Максимов, 1959; Пантелеев, 1968] и высокой степенью внутрипопуляционной изменчивости, вряд ли можно говорить об одинаковом характере отбора в барабинской и волго-ахтубинской популяциях.

Различия в направлении отбора таких популяций водяной полевки, как ленская (Якутия) и таймырская, с одной стороны, и терская и кумская (Кавказ) — с другой, еще более очевидны. Это следует из их значительной территориальной и экологической разобщенности. Тем не менее, данные популяции демонстрируют определенное морфологическое сходство (см. рис. 8.12, 9.4). Следовательно, можно говорить о неслучайно высокой вероятности реализации сходных морфогенетических программ в различных эколого-географических условиях.

В эксперименте на американской норке (см. раздел 3.4.3) подтверждается возможность одинаковой устойчиво воспроизводящейся морфогенетической реакции самцов и самок в ответ на действие отбора (по поведению) разной направленности. Это проявляется как в размерах (уменьшение и у агрессивных, и у ручных самцов), так и в форме черепа (относительное увеличение ширины у ручных и агрессивных самок по сравнению с контролем). Таким образом, морфологическое сходство особей северной и южной групп периферических популяций водяной полевки — результат высокой вероятности воспроизводимости определенного морфооблика в ответ на нетипичные в целом для вида экстремальные средовые воздействия.

Сравнение степени морфологической дифференциации природных выборок, взятых на разных фазах динамики численности, с виварной изменчивостью показывает (см. рис. 3.8), что масштаб хронографической изменчивости (обнаруженной в направлении четвертой главной компоненты) меньше виварной (вторая компонента). Эта форма изменчивости проявляется по независимой совокупности признаков (см. табл. 3.8). Отсюда становится понятным меньшее сходство изменчивости, сопровождающей процесс динамики численности, с географической, особенно в том случае, когда анализируются популяции с высокой степенью территориальной разобщенности. И если в географической изменчивости удается обнаружить устойчиво воспроизводящийся морфогенетический аспект, то в изменчивости, сопровождающей популяционную динамику численности, в большей мере проявляются периодические флуктуации онтогенеза, что, например, отражается в изменении характера асимметрии (см. раздел 6.2.3).

Наши данные о высокой вероятности реализации определенных морфогененетических программ в различных средовых условиях согласуются с мнением С. Дж. Гулда [Gould, 1982a, b; и др.] о том, что внутренние факторы построения организма — равный партнер отбору. Выбор относительно легко воспроизводимых морфогенетических траекторий может лежать в основе фенотипической пластичности вида. В этом случае сами онтогенетические трансформации, «являясь признаками» [Queiroz, 1985], становятся точками приложения отбора. Наблюдаемая значительная фенотипическая пластичность имеет, в свою очередь, определенные морфогенетические ограничения (в пределах которых она проявляется), обусловленные, вероятно, исторически сложившимися свойствами регуляционных систем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существование популяции в условиях разнонаправленного действия средовых факторов приводит исследователей к неизбежному выводу о необычайном разнообразии ответов на отбор [Левонтин, 1978]. Действительно, высокая степень фенотипической пластичности популяции проявляется в регулярных (обратимых) изменениях размеров и формы в ходе популяционного цикла численности, возможности асимметричной морфогенетической реакции самцов и самок на действие одного фактора и одинаковой — в ответ на векторы отбора разной направленности, сравнительно легко морфогенетически воспроизводимой аналогии географической изменчивости в лабораторных условиях.

Селекция по поведению американской норки, эксперименты по доместикации серебристо-черной лисицы указывают на вклад генетической системы, детерминирующей размеры и форму (черепа) при разных векторах отбора. В виварных экспериментах и наблюдениях за природными популяциями выявлено, что соответствующая морфологическая изменчивость может быть также прямой реакцией на средовые воздействия. Оказалось, что по одним и тем же признакам популяция может иметь значительную долю генотипического разнообразия и, в то же время, чутко реагировать на изменения условий внешней среды. По-видимому, для функционально важных признаков так и должно быть. В этом случае популяция имеет двойной резерв — на уровне отдельной особи в пределах ее нормы реакции и на уровне популяции в пределах ее генотипического разнообразия.

Географическая изменчивость опосредуется изменчивостью, возникающей на популяционном уровне. Сравнение природных и виварных выборок показывает, что нетипичные средовые условия, влияя на характер развития особи, вызывают внутрипопуляционные морфологические эффекты, сходные с географической изменчивостью. Тем самым выявляется онтогенетическая составляющая географической изменчивости, представляющая наиболее вероятно реализуемую морфогенетическую реакцию на степень экстремальности средовых факторов. Сопряженные с динамикой численности внутрипопуляционные процессы также оказывают существенное влияние на характер различий территориально близких популяций, являясь дополнительной причиной предсказуемости морфогенеза. В разные фазы численности в одной популяции могут воспроизводиться морфогенетические вариан-

ты, имитирующие морфооблик другой, не смежной с ней. В смежных популяциях плотностно-зависимые (внутрипопуляционные) процессы способны оказывать прямое влияние на характер межпопуляционных различий, являясь дополнительной причиной предсказуемости морфогенетических преобразований.

Возможность сходных морфогенетических ответов на действие разных факторов или, напротив, разная фенотипическая реакция в сходных условиях среды могут вызвать нарушение ожидаемого соответствия фенотипических и географических дистанций или отклонение от известных экогеографических правил. В эксперименте на американской норке подтверждена принципиальная возможность контрастных ответов на один вектор отбора, а также сходной морфогенетической реакции в ответ на отбор разной направленности.

Направленные к фазе пика (в разных циклах) или к периферии ареала морфологические преобразования могут обусловить в ответ на экогеографические или плотностно-зависимые факторы противоположные варианты конституции в отношении размеров, формы, характера асимметрии. Тем самым снимаются противоречия в наблюдениях за природными популяциями мелких млекопитающих, когда, например, одни исследователи подтверждают эффект Читти или правило Бергмана, другие их отрицают, основываясь на противоположных результатах наблюдений. Это позволяет переходить от противопоставления литературных данных к их конструктивному обобщению.

Но в любом случае существенная фенотипическая пластичность популяции реализуется в рамках определенных морфогенетических траекторий. Изменение степени эврисомности конституции или размеров особей наблюдается, например, в связи с погодными факторами, в ходе динамики численности популяции, в ответ на воздействие паразитов или при отборе на агрессивный и ручной тип поведения. Сходные и устойчивые фенотипические ответы характерны не только для организмов одной популяции, но и для разных популяций и видов, свидетельствуя о высокой вероятности повторяемости морфогенетических программ. Это позволяет проводить сравнительный анализ разных форм изменчивости в контексте ее внутренней морфогенетической природы.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов С. А., Белов С. Н., Фалеев В. И. Краниометрическая изменчивость дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) в связи с особенностями роста// Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 7. С. 844—850.

Акимов И. А., Залозная Л. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Сезонный полиморфизм у клеща *Varroa jacobsoni* Ondem., 1904 (Parasitiformes, Varroidae)// Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, № 6. С. 819—823.

Акимов И. А., Залозная Л. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Сезонная и географическая изменчивость морфологических признаков клеща *Varroa jacobsoni* (Parasitiformes, Varroidae): поведение средних значений, среднеквадратичных отклонений и коэффициентов флуктуирующей асимметрии// Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 9. С. 27—38.

Алашбаев М. А., Дулянская Л. Д. Взаимосвязь хода численности песчанок разных видов и ее возможное значение для развития чумных эпизоотий среди грызунов Предустьюртья// Песчанки — важнейшие грызуны арид. зоны СССР: Матер. 3-го Всесоюз. совещ., Ташкент, 19—23 сент., 1989 г. Ташкент, 1989. С. 209—210.

Алтае-Саянская горная область. М.: Наука, 1969. 412 с.

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.

Аналитические аспекты дифференцировки. М.: Наука, 1991. 264 с.

Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1978. 447 с.

Астауров Б. Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной асимметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма// Наследственность и развитие. Избранные труды. М.: Наука, 1974. С. 54—109.

Бажан Н. М. Полиморфизм генов пигментации шерсти и гормональная система адаптации у водяной полевки (*Arvicola terrestris*)// Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 3. С. 361—367.

Бажан Н. М., Яковлева Т. В., Макарова Е. Н. Размножение водяных полевок (*Arvicola terrestris*), полиморфных по локусу агути// Генетика. 1991. Т. 32, № 8. С. 1125—1130.

Байтанаев О. А. О некоторых особенностях экологии водяной крысы в аридной зоне// Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 150—151.

Барта И. Селезенка. Будапешт: Изд-во АН Венгрии, 1976. 264 с.

Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Наука, 1962. 238 с.

Башенина Н. В. Внутривидовая дифференциация *Microtus arvalis* Pallas, 1778, и ее связь с историей ареала// Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966. С. 173—188.

Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

Башенина Н. В. Обыкновенная полевка: виды-двойники. М.: Наука, 1994. 432 с.

Белоусов Л. В. Биологический морфогенез. М.: Изд-во МГУ, 1987. 239 с.

Беляев Д. К. Генетические аспекты доместикации животных// Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39—45.

Беляев Д. К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора// История и теория эволюционного учения. Вып. 2. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. С. 76—84.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации// Генетика и благосостояние человека. М., 1982. С. 53—66.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор// Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы). Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266—277.

Беляев Д. К. Проблемы и перспективы исследований по генетике и селекции животных// Генетика. 1987. Т. 23, № 6. С. 937—946.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора// Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 155—169.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции. 1922—1930. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1977. С. 43—387.

Бердников В. А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1990. 252 с.

Берри Р. Дж. Изменчивость у млекопитающих. Основные концепции и проблемы// Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 5—25.

Бигон М., Харпер Дж., Таундсен К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.

Блэкит Р. Э. Морфометрический анализ// Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968. С. 247—272.

Боголюбский С. Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Сов. наука, 1959. 225 с.

Боголюбский С. Н. Доместикация как биологическая проблема// Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 3—6.

Бойд У. Основы иммунологии. М.: Мир, 1969. 647 с.

Большаков В. Н. Возрастная структура, биология размножения и динамика численности лемминговидной полевки// Природа Севера. Вып. 11. М.: Наука, 1967. С. 35—49.

Большаков В. Н. О соотношении клинальной изменчивости и структуры вида// Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 6. С. 807—815.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.

Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*)// Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962. С. 29—44. (Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР; Вып. 29.)

Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 139 с.

Браверман Э. М., Мучник И. Б. Структурные методы обработки эмпирических данных. М.: Наука, 1983. 464 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 56 с.

Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции// Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 15—24.

Васильев А. Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций// Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 2. С. 164—176.

Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции// Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158—169.

Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики// Фенетика природных популяций. М: Наука, 1990. С. 38—40.

Васильев А. Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. ... докт. биол. наук/ ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 1996. 47 с.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М., Старичков В. И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей// Генетика. 1986. Т. 22, № 7. С. 1191—1198.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Малафеев Ю. М., Валяева Е. А. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера// Экология. 1999. № 6. С. 435—443.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроногеографический подход). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 2000. 132 с.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.

Виноградов Б. С. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae// Изв. Петроградск. обл. станции защиты растений от вредителей. 1921. Петроград. Т. 3. С. 71—81.

Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 297 с.

Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем// Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. С. 75—85.

Галактионов Ю. К. Дискретный полиморфизм по скорости роста в природной популяции водяной полевки// Вредные грызуны, фитонематоды Западной Сибири и борьба с ними// Сб. науч. тр. СО ВАСХНИЛ. 1981. Вып. 37. С. 17—26.

Галактионов Ю. К. Водяная полевка в Сибири//Защита растений. 1994. № 7. С. 33—36.

Галактионов Ю. К. Межциклическая и внутрициклическая изменчивость непрерывных признаков черепа водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.)// Докл. РАН. 1995. Т. 340, № 2. С. 279—281.

Галактионов Ю. К. Альтернативная изменчивость и динамика численности популяции водяной полевки// Агроэкология и биотехнология. Вып. 3. Киев: НОРА-Принт, 1999. С. 121—130.

Галактионов Ю. К., Ковальчук Е. С. Обусловливаемая гельминтозами морфофизиологическая и репродуктивная изменчивость водяных полевок (*Arvicola terrestris L.*)// Докл. РАН. 1996. Т. 349, № 2. С. 272—274.

Галактионов Ю. К., Колосов А. А. Анализ условно-периодических составляющих динамики пастереллеза//Анализ и прогноз многолетних временных рядов/ СО ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1988. С. 125—139.

Галактионов Ю. К., Николаева Н. Ф. Динамическое районирование Новосибирской области по заболеваемости туляремией и роль туляремии в качестве маркера фазы динамики численности водяной полевки// СО РАСХН. Новосибирск, 1992. С. 109—138.

Галактионов Ю. К., Фалеев В. И. Изменения окраски шкурок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в ходе динамики численности// Докл. РАН. 2000. Т. 372, № 2. С. 276—278.

Галактионов Ю. К., Шушпанова Н. Ф. Возможность регистрации фаз динамики численности водяной полевки по фенотипической структуре популяции// Науч.-техн. бюлл./ СО ВАСХНИЛ. 1984. Вып. 22. С. 24—32.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Фалеев В. И., Шушпанова Н. Ф. Использование метода главных компонент в определении возраста водяных полевок// Тез. докл. IV зональной науч.-произв. конф-ции. Тюмень. 1978. С. 8—9.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Фалеев В. И., Шушпанова Н. Ф. Изучение возрастной структуры популяции и возрастной изменчивости водяных полевок методом главных компонент// Млекопитающие Уральских гор/ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979. С. 15—17.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Шушпанова Н. Ф., Фалеев В. И. Соотношение быстро и медленно растущих водяных полевок в зависимости от фазы динамики численности// Экология горных млекопитающих. Информ. материалы/ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1982. С. 17—18.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Буеракова Н. М. Изменчивость морфофизиологических индикаторов и показателей билатеральной асимметрии в связи с фазой динамики численности водяной полевки//Интегрированная защита растений от болезней и вредителей в Сибири/ СО ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1985. С. 94—107.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Николаева Н. Ф. Возможность прогноза фазы численности водяной полевки по фенотипической структуре популяции// Распространение и динамика популяций вредителей и болезней сельскохозяйственных культур/ СО ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1988. С. 32—37.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Николаева Н. Ф. и др. Соответствие инфекционных процессов фазе динамики численности водяной полевки// Млекопитающие в экосистемах. Информ. материалы. Свердловск, 1990. С. 14—18.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Николаева Н. Ф. и др. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами *Longistriata minuta* и *Hepaticola hepatica*// Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур/ СО РАСХН. Новосибирск, 1991. С. 64—85.

Галактионов Ю. К., Николаева Н. Ф., Бонина О. М. Сезонная и связанная с фазами динамики численности вариабельность гельминтофауны водяной полевки// Защита сельскохозяйственых культур от болезней и вредителей в Сибири/ СО РАСХН. Новосибирск, 1992. С. 89—109.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Пикулик М. М., Косова Л. В. Онтогенетические механизмы морфологической адаптации остромордой лягушки (Anura, Ranidae) к физико-географическим градиентам среды// Вестн. зоологии. 1995. № 1. С. 55—61.

Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших// Зоол. журн. 1939. Т. XVIII, вып. 4. С. 631—641.

Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.)// Журн. общ. биологии. 1946. Т. 7, № 2. С. 97—130.

Гилева З. А., Прушинская Н. М., Большаков В. Н. Влияние числа В-хромосом на краниометрические показатели у копытного лемминга// Териология на Урале. Информ. материалы. Свердловск, 1981. С. 19—24.

Глотов Н. В., Ердаков Л. Н., Кузькин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1978. 230 с.

Глотов Н. В., Тараканов В. В., Гриценко Л. А., Рахман М. И. Анализ структуры внутрипопуляционной изменчивости количественных признаков// Экология. 1986. № 3. С. 13—18.

Говалло В. И. Иммунология репродукции. М.: Медицина, 1987. 304 с.

Голенищев Ф. Н. Морфологические особенности и распространение близких видов полевок рода *Microtus*: *M. mujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1975 и *M. maximowiczii* Schrenk, 1858// Морфология и систематика млекопитающих: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1982. Т. 115. С. 73—84.

Голенищев Ф. Н. О внутривидовой изменчивости некоторых серых полевок (*Microtus*)// IV съезд ВТО: Тез. докл. Т. 1. М., 1986. С. 51—52.

Горизонтов А. Д. Стресс. Система крови в механизме гомеостаза. Стресс и болезни// Гомеостаз. М.: Медицина, 1976. С. 428—458.

Грант В. Эволюционный процесс (Критический обзор эволюционной теории). М.: Мир, 1991. 486 с.

Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В. и др. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 192 с.

Гродницкий Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового синтеза// Журн. общ. биол. 2001. Т. 62, № 2. С. 99—109.

Громов И. М. Антропогеновая история современной фауны грызунов СССР (факты и некоторые проблемы исследований)// Зоол. журн. 1967. Т. 46, № 10. С. 1566—1584.

Громов Т. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae). Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1977. 504 с.

Дзеверин И. И. Краниометрическая изменчивость остроухих ночниц *Myotis blythi* (Chiroptera, Vespertilionidae)// Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 7. С. 82—95.

Добринский Л. Н. Опыт анализа изменчивости популяций турухтана (*Phylomachus pugnax* L.)// Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных// Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. 1969. Вып. 71. С. 85—96.

Дубинин Н. П., Ромашев Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция// Биол. журн. 1932. Т. 1, № 5/6. С. 52—95.

Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978. 135 с.

Дупал Т. А. Морфологическая изменчивость рецентных и вымерших форм узкочерепной полевки: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1994. 22 с.

Дупал Т. А. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* (Rodentia, Cricetidae)// Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 7. С. 851—858.

Дупал Т. А., Галактионов Ю. К. Сравнение масштабов изменчивости географической и зависимой от плотности// Экология популяций/ Тез. докл. Всесоюз. совещ. Ч. 1/ ИНИОН АН СССР. М., 1988. С. 101—103.

Дупал Т. А., Фалеев В. И. Различия в путях адаптации к горным условиям у двух равнинных видов полевок по краниометрическим признакам// 5-й съезд Всесоюз. териолог. общества: Тез. докл. М., 1990. С. 179—180.

Европейская рыжая полевка/ Ред. Н. В. Башенина. М.: Наука, 1981. 351 с.

Евсиков В. И. Генетика окраски и некоторых других признаков норки (*Lutreola vison* Brisson)// Генетика. 1966. Т. 74, № 9. С. 74—91.

Евсиков В. И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норок)// Там же. 1987. Т. 23, № 6. С. 988—1002.

Евсиков В. И., Мошкин М. П. Динамика и гомеостаз природных популяций животных// Сиб. экол. журн. 1994. Т. 1, № 4. С. 331—346.

Евсиков В. И., Скорова С. В., Назарова Г. Г., Мошкин М. П. Влияние фотопериода на рост и репродуктивную функцию водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.)// Экология. 1989. № 6. С. 58—63.

Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Рогов В. Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции// Сиб. экол. журн. 1999. Т. 6, № 1. С. 59—68.

Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 173 с.

Егоров Ю. Е., Желтухин А. С. Хронографическая изменчивость двух видов мышей рода *Apodemus* Kaup, 1829// Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань: Казан. фил. АН СССР. 1976. Вып. IV. С. 56—65.

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

Епифанцева Л. Ю., Фалеев В. И. Морфологическая дифференциация популяций горных видов (*Alticola macrotis*, *A. lemminus*) и горных популяций широкораспространенного вида (*Arvicola terrestris*) полевок (Rodentia, Cricetidae)// Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 2. С. 210—218.

Ердаков Л. Н., Сергеев В. Е., Фалеев В. И. Адаптивность временной организации и эколого-физиологические особенности животных// Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте: Тез. докл. V Всесоюз. конф-ции по экологической физиологии, биохимии, морфологии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 22—23.

Еремина И. В. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки// Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 2(4). Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1994. С. 77—91.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Математическая модель эколого-генетического механизма регуляции динамики численности животных// Математическая теория биологических процессов/ КалГУ. Калининград, 1976. С. 114.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Применение многомерного статистического анализа в популяционных исследованиях// Грызуны: Мат. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 61—62.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. О возможности прогнозирования циклических изменений численности млекопитающих// Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 3. С. 343—352.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Изменчивость краниальных признаков водяной полевки в зависимости от плотности популяции// Экология популяций. Тез. докл. Всесоюз. совещ. 4—6 октября 1988 г. Новосибирск. Ч. 1/ ИНИОН АН СССР. М., 1988. С. 109—111.

Ефимов В. М., Акимов И. А., Галактионов Ю. К. Формальная иерархическая классификация типов билатеральной асимметрии биологических объектов//Докл. АН УССР. Сер. 6. Геол., хим. и биол. науки. 1987. № 3. С. 64—66.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К., Фалеев В. И., Шушпанова Н. Ф. Некоторые закономерности окраски шкурки водяной полевки// Вклад молодых ученых и специалистов в развитие сельскохозяйственного производства: Тез. докл. IV зональной науч.-произв. конф-ции. Тюмень, 1978. С. 230—231.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К., Шушпанова Н. Ф. Анализ и прогноз временных рядов методом главных компонент. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988а. 70 с.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К., Николаева Н. Ф. Соответствие фенотипической структуры фазе динамики численности водяной полевки// Вопросы динамики популяций млекопитающих. Информ. материалы// УрО АН СССР. Свердловск, 1988б. С. 24—26.

Ефимов В. М., Ковалева В. Ю., Маркель А. Л. Наследование количественных признаков: многомерный анализ// Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии: информационные технологии и моделирование (WITA'2001). Первое междунар. совещ./ ИЦиГ СО РАН. Новосибирск, 2001. С. 22.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях (проблемы анализа комплекса признаков). М.: Наука, 1984. 182 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Жигальский О. А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук/ ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1989.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1968. 404 с.

Захаров В. М. Основные методы популяционных исследований билатеральных структур животных// Физиологическая и популяционная экология животных. 1978. Вып. 5 (7). С. 54—59.

Захаров В. М. Асимметрия морфологических структур животных как показатель незначительных изменений состояния среды// Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. IV. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. С. 59—66.

Захаров В. М. Фенотипический аспект исследования природных популяций// Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 45—55.

Захаров В. М. Гомеорез: онтогенетический, популяционный и эволюционный анализ// Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. С. 294—302.

Захаров В. М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В. М., Шефтель Б. И., Александров Д. Ю. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих// Докл. АН СССР. 1984. Т. 275, № 3. С. 761—764.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1975. 246 с.

Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала// Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 8. С. 976—989.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1985. 318 с.

Изард К. Эмоции человека. М.: Изд-во МГУ, 1980. 427 с.

Калабухов Н. И. Изменчивость и массовое размножение// Журн. общ. биол. 1941. Т. 2, № 3. С. 381—394.

Канеп С. В. Эволюция корреляционных плеяд признаков черепа у мелких грызунов// Зоол. журн. 1968. Т. 47, № 9. С. 1378—1392.

Карнаухова Н. Г. Развитие пасюка и черной крысы в различных температурных условиях// Мелкие млекопитающие Приамурья и Приморья/ Биол.-почв. институт ДФ СО АН СССР. Владивосток, 1970. С. 126—129.

Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.

Ким Дж.-О., Мюллер Ч. У., Клекка У. Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.

Кирпичников В. С. Значение приспособительных модификаций в эволюции// Журн. общ. биол. 1940. Т. 1, № 1. С. 121—152.

Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих. М.: Наука, 1967. 144 с.

Ковалева В. Ю. Краниоодонтологическая изменчивость в популяциях полевок: Дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 157 с.

Ковалева В. Ю., Фалеев В. И. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Cricetidae) в различных температурных условиях среды// Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 9. С. 139—145.

Ковалева В. Ю., Ефимов В. М., Фалеев В. И. Краниометрическая изменчивость сеголеток водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в связи с факторами среды// Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 10. С. 1551—1559.

Ковалева В. Ю., Поздняков А. А., Ефимов В. М. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления// Там же. 2002. Т. 81, вып. 1. С. 111—117.

Ковальчук Е. С. Динамика зараженности водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) гельминтами при изменении ее численности// Экология. 1983. № 3. С. 65—71.

Ковальчук Е. С., Галактионов Ю. К., Бонина О. М., Ефимов В. М., Николаева Н. Ф. Динамические процессы в гельминтофаунистическом комплексе водяной полевки// Тез. докл. XII Всесоюз. конф-ции по природной очаговости болезней/ СО ВАСХНИЛ; ИЭВСиДВ. Новосибирск, 1989. С. 162—163.

Кожара А. В. Оценка состояния популяций промысловых карповых рыб с помощью показателей стабильности морфогенеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 18 с.

Комахидзе М. Э. Селезенка. М.: Наука, 1971. 253 с.

Комфорт А. Биология старения. М.: Мир, 1967. 397 с.

Конюхов Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих// Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука, 1986. С. 256—257.

Конюхов Б. В., Нончев С. Г. Экспрессия доминантных и рецессивных генов в онтогенезе млекопитающих// Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 3. С. 325—334.

Корнеев Г. А., Трыкин В. С., Шашаев Н. А. и др. Реактивность при заражении возбудителем чумы больших песчанок из территориально близких популяций. Сообщение 1. Оценка общего физиологического состояния грызунов и их инфекционная чувствительность// Матер. VII науч. конф-ции противочум. учреждений Сред. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 124—127.

Корниенко И. А. Возрастные изменения энергетического обмена и терморегуляции. М.: Наука, 1979. 157 с.

Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 224 с.

Корочкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии. М.: Наука, 1977. 280 с.

Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения// Зоол. журн. 1955. Т. 34, № 3. С. 631—638.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности// Фауна и экология грызунов. Вып. 8/ МОИП. М., 1967. С. 3—24.

Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук/ ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. 59 с.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.

Кривошеев В. Г., Цветкова А. А., Уманцева Н. Д. Полиморфизм по окраске меха и морфофизиологические различия цветовых морф в тундровой популяции полевки-экономки (*Microtus oeconomus*)// Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 7. С. 1087—1096.

Кряжимский Ф. В. Эколого-энергетическая концепция адаптивных реакций гомойотермных животных. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 48 с.

Кузнецова И. А. Сохранение биологических особенностей животных разных фаз динамики численности популяций в лабораторных условиях// Экология и охрана горных видов млекопитающих: Матер. III Всесоюз. школы. М., 1987. С. 98—100.

Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967. 408 с.

Кучерук В. В., Кулик И. Л. Опыт анализа популяции водяной крысы по краниологическим признакам// Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. LX, № 4. 1955. С. 45—52.

Ларина Н. И. Направления географической изменчивости размеров тела у гомотермных животных и условия возникновения и расселения видов// Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966. С. 97—108.

Ларина Н. И., Еремина И. В. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок// Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 56—69.

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

Леутская З. К. Некоторые аспекты иммунитета при гельминтозах. М.: Наука, 1990. 208 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Левых А. Ю. Морфогенетическая структура популяций разных видов мелких млекопитающих на юге Тюменской области и биотопические особенности ее формирования. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2001. 23 с.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.

Лидикер В. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда// Сиб. экол. журн. 1999. Т. 6, № 1. С. 5—13.

Литвинов Ю. Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 128 с.

Литвинов Ю. Н., Поздняков А. А. Эколого-морфологическая изменчивость полевки Миддендорфа *Microtus middendorfi* (Rodentia, Microtinae)// Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 2. С. 84—92.

Лохмиллер Р. Л., Мошкин М. П. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих// Сиб. экол. журн. 1994. Т. 6, № 1. С. 37—58.

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

Магомедмирзаев М. М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 229 с.

Мазер К., Джинкс Д. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 457 с.

Макивэн Е. Х. Адаптивное значение характера роста у некоторых видов оленей по сравнению с другими видами копытных// Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 8. С. 1221—1232.

Максимов А. А. Распределение водяной крысы по зонам и ландшафтам Западной Сибири// Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск: Кн. изд-во, 1959. С. 19—48.

Максимов А. А., Андрусевич Е. К. Убежища (норы, гнезда) и питание водяной крысы// Там же. С. 49—71.

Максимов А. А., Ердаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1985. 235 с.

Максимов А. А., Сасов Н. П., Абашкин С. А., Мерзлякова Е. П. Массовое размножение водяной крысы в Барабе в 1971—1974 гг.// Вспышка размножения водяной крысы (результаты исследовательских работ, опыт защиты посевов в Западной Сибири в 1971—1974 гг.). Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1976. С. 9—25.

Малеева А. Г. Симметрия и асимметрия строения жевательной поверхности (коренных зубов) у полевок на примере степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.)// Морфология и систематика млекопитающих. Л., 1982. С. 23—37. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 115.)

Малеева А. Г., Елькин Ю. А. Водяная полевка среднего и позднего плейстоцена в местонахождениях Зауралья и систематические взаимоотношения среднеплейстоценовых форм рода *Arvicola* (Rodentia, Microtinae)// Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Л., 1986. С. 59—97. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 156.)

Маркель А. Л., Ефимов В. М., Ковалева В. Ю. Анализ расщепления гибридов методом главных компонент// Докл. конф. пам. А. А. Ляпунова/ ОИИ СО РАН. Новосибирск, 2001. С. 399—403.

Маркерт К., Уриспрунг Г. Генетика развития. М.: Мир, 1973. С. 183—200.

Марков Г. Г., Саблин М. В., Данилкин А. А. Половой диморфизм и географическая изменчивость северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) Палеарктики (краниометрическая характеристика)// Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 3. С. 503—507.

Медведев Н. Н. Практическая генетика. М.: Наука, 1968. 294 с.

Медников Б. М. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости// Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1981. С. 127—135.

Медников Б. М. Проблема видообразования и адаптивные нормы// Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 1. С. 15—26.

Медников Б. М. Современное состояние проблемы вида и видообразования// Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 133—147.

Мейер М. Н. Закаспийская (*Microtus transcaspicus* Satunin, 1905) и киргизская (*Microtus kirgisorum* Ognev, 1950) полевки Средней Азии и Казахстана (опыт комплексного таксономического анализа)// Систематика, биология и морфология млекопитающих фауны СССР. Л., 1980. С. 3—61. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 99.)

Мейер М. Н., Голенищев Ф. Н., Раджабли С. И., Саблина О. В. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. СПб., 1996. 318 с. (Тр. Зоол. ин-та РАН; Т. 232.)

Меттлер Л., Грэгг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 323 с.

Мина М. В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминантности// Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 21—31.

Михеева К. В. Географическая изменчивость отдельных признаков белки Среднего Урала// Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих/ Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1983. С. 129—130.

Михеева К. В. Особенности краниометрических признаков белки отдельных районов Среднего Урала// Экологические аспекты скорости роста и развития животных/ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1985. С. 37—48.

Мицкевич М. С. Гормональные регуляции в онтогенезе животных. М.: Наука, 1978. С. 224.

Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.

Монахов В. Г. Реакклиматизация и популяционная изменчивость соболя в среднем Приобье// Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих/ Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1983. С. 130—131.

Мордосов И. И. Фауна млекопитающих таежной части Западной Якутии// Фауна и экология наземных позвоночных таежной Якутии. Якутск, 1980. С. 3—27.

Мошкин М. П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1989. 32 с.

Мошкин М. П., Евдокимов Н. Г., Мирошниченко В. А., Позмогова В. П., Большаков В. Н. Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*)// Усп. соврем. биол. 1991. Вып. III, № 1. С. 95—100.

Музыка В. Ю., Назарова Г. Г., Поздняков А. А., Фалеев В. И. Фенотипическая изменчивость водяной полевки в ходе популяционного цикла// Эволюционные генетические исследования млекопитающих/ Тез. докл. Всесоюз. совещ. Ч. 2. Владивосток, 1990. С. 136—137.

Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. М.: Наука, 1974. 358 с.

Назаренко И. И., Шпет Г. И. Генетические основы роста животных// Рост животных. М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935. С. 164—208.

Назарова Г. Г., Евсиков В. И. Влияние условий выкармливания на выживаемость потомков, их репродуктивные характеристики и соотношение полов у водяной полевки (*Arvicola terrestris*)// Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 1. С. 58—63.

Науменко В. В. О регуляции численности популяций у млекопитающих// Экологическая физиология животных. Ч. 1. Общая экологическая физиология и физиология адаптации. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1979. С. 318—342.

Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высш. школа, 1963. 618 с.

Никитюк Б. А. Факторы роста и морфофункционального созревания организма (анализ наследственных и средовых влияний на постнатальный онтогенез). М.: Наука, 1978. 144 с.

Николаева А. И. Адаптивные изменения окраски меха водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в ландшафтах юга Западной Сибири// Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 11. С. 1720—1726.

Николаева Н. Ф. Половой диморфизм и изменчивость в зависимости от фазы динамики численности в популяции водяной полевки// V съезд ВТО: Тез. докл. Т. 2. М., 1990. С. 184—185.

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 293 с.

Новиков Е. А. Популяционные механизмы регуляции численности красной полевки: Дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 220 с.

Новиков Е. А., Фалеев В. И. Развитие красной полевки на разных фазах цикла численности// Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. (27 сентября—1 октября 1988 г., Нальчик). Т. 2. Свердловск, 1988. С. 96—97.

Новоженов Ю. И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида// Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 78—90.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии). Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.

Одум Ю. Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.

Озернюк Н. Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.

Оленев Г. В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях// Экология. 1989. № 2. С. 19—31.

Олсуфьев Н. Г., Дунаева Т. Н. Природная очаговость, эпидемиология и профилактика туляремии. М.: Медицина, 1970. С. 46.

Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы/ К. М. Рыжиков, Е. В. Гвоздев, М. М. Токобаев и др. М.: Наука, 1979. 276 с.

Орлов В. Н. Географическая изменчивость черепа кулана (*Equus hemionus* Pall.) и связь возрастных и географических изменений черепа млекопитающих// Млекопитающие (исследования по фауне Советского Союза). М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 37—52. (Тр. зоол. музея МГУ; Т. 10.)

Осадчук Л. В. Феногенетический анализ пренатального развития глюкокортикоидной функции надпочечников у серебристо-черных лисиц после длительной селекции на доместикационный тип поведения// Генетика. 1997а. Т. 33, № 11. С. 1534—1538.

Осадчук Л. В. Эффекты длительной селекции по поведению на уровень прогестерона в крови и его содержание в надпочечниках у эмбрионов серебристо-черных лисиц// Там же. 1997б. Т. 33, № 12. С. 1664—1668.

Осадчук Л. В. Биосинтез тестостерона в гонадах у эмбрионов серебристо-черных лисиц после длительной селекции на доместикационный тип поведения// Там же. 1998. Т. 34, № 7. С. 941—946.

Осадчук Л. В., Шуркалова Т. А. Продукция тестостерона фетальными семенниками серебристо-черных лисиц, селекционируемых на доместикационное поведение// Журн. эволюционной биохимии и физиологии. 1992. Т. 28, № 3. С. 337—341.

Осадчук Л. В., Ялканен Л., Филимоненко А. А., Гультяева В. В. Репродуктивная функция у молодых самцов серебристо-черных лисиц *Vulpes vulpes* после длительной селекции на доместикационный тип поведения// Там же. 1995. Т. 31, № 5—6. С. 662—667.

Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус, 1976. 256 с.

Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука, 1968. 255 с.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука, 1990. 373 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. 364 с.

Поздняков А. А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «maximowiczi» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа// Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 11. С. 114—125.

Поздняков А. А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок (подрод *Alexandromys* Ognev (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*)): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1995. 16 с.

Поздняков А. А., Литвинов Ю. Н. Экогеографическая интерпретация морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов полевки-

экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae)// Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 2. С. 151—157.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 147 с.

Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций// Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1962. Вып. 29. С. 15—29.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны/ Казан. фил. АН СССР. Казань, 1960. 468 с.

Прасолова Л. А., Бажан Н. М., Всеволодов Э. Б., Латыпов И. Ф. Уточнение генотипа окраски на основании морфофизиологического анализа пигментации меха бурых и черных водяных полевок *Arvicola terrestris* L.// Генетика. 1991. Т. 27, № 8. С. 1423—1430.

Пузанский В. Н. Некоторые морфофизиологические особенности водяной полевки *Arvicola terrestris* L. в горном Дагестане// Экология. 1970. № 3. С. 36—43.

Пузаченко А. Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 2. Изменчивость самок, половой диморфизм и возрастная изменчивость// Зоол. журн. 2001. Т. 80, вып. 4. С. 466—476.

Пястолова О. А., Яскин В. А. Новые данные о размножении субарктической популяции полевки-экономки// Экология. 1975. № 5. С. 69—73.

Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. М.: Наука, 1968. 548 с.

Розанова В. Д. К проблеме нейрогуморальной регуляции роста// Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 258—267.

Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Выш. школа, 1974. 448 с.

Россолимо О. Л. Географическая изменчивость, градиент среды и адаптивная организация млекопитающих// Млекопитающие (исследования по фауне Советского Союза). М.: Изд-во МГУ, 1979. С. 44—75. (Тр. зоол. музея МГУ; Т. 18.)

Россолимо О. Л., Павлинов И. Я., Подтяжкин О. И., Скулкин В. С. Изменчивость и систематика скальных полевок (*Alticola* s. str.) Монголии, Тувы, Прибайкалья и Алтая// Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 3. С. 426—437.

Ротшильд Е. В., Куролап С. А. Прогнозирование активности очагов зоонозов по факторам среды. М.: Наука, 1992. С. 37.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 402 с.

Садыков О. Ф., Бененсон И. Е. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.

Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности// Проблемы микроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 37—38.

Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.

Семенов Р. А., Судьбин А. В. Динамика размножения, структуры популяции и хронографическая изменчивость морфофизиологических показателей красно-серой полевки на Полярном Урале// Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала/ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980. С. 54—64.

Серебровский А. С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 338 с.

Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М.: Высш. школа, 1971. 448 с.

Смирнов Е. С. О строении систематических категорий// Русск. зоол. журн. 1923. Т. 3, № 3/4. С. 358—391.

Смирнов Е. С. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях// Докл. РАН. 1924. Сер. А. С. 81—83.

Смирнов Н. Г., Бененсон И. Е. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) методом канонического анализа// Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 11—17.

Снелл Дж., Доссе Ж., Нэтенсон С. Совместимость тканей. М.: Мир, 1979. 501 с.

Соколов В. Е., Данилкин А. А. Сибирская косуля. М.: Наука. 1981. 144 с.

Соломонов Н. Г. Экология водяной полевки в Якутии. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1980. 135 с.

Сосин В. Ф. К морфологии водяной полевки Приобского Севера// Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск, 1978. С. 71—77. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР; Вып. 115.)

Талвар Дж. П. Иммунология контрацепции. М.: Медицина, 1983. 192 с.

Татаринов Л. П. Палеонтология и теория эволюции. Параллелизмы// Морфологические исследования животных. М.: Наука, 1985. С. 229—247.

Темботов А. К. Защита горных лугов Кабардино-Балкарии от вредных грызунов// Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. Нальчик, 1966. С. 53—62.

Темботов А. К., Темботова Э. Ж., Хатухов А. М. О закономерностях географической изменчивости водяной полевки на Северном Кавказе// Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Вып. 2. Нальчик: КБГУ, 1974. С. 89—117.

Теппермен Дж., Теппермен Х. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. М.: Мир, 1989. 653 с.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд// Вестн. ЛГУ. 1959. № 9. С. 137—141.

Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд// Применение математических методов в биологии. Л., 1960. С. 27—36.

Терентьев П. В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости// Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1965. С. 3—20.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики// Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 114—130.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L.// Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16. С. 137—146.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенотипы и эволюционная биология// Природа, 1973. № 5. С. 40—51.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Тихомирова А. Л. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука, 1991. 168 с.

Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Томашевский К. Е. Динамика численности и некоторые особенности ее регуляции в популяции лесной мыши Тульской области// Фауна и экология животных. Тверь, 1990. С. 117—124.

Токаревич К. Н., Вершинский Б. В., Перфильев П. П. Очерки ландшафтной географии зооантропонозов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 168 с.

Трапезов О. В. Формообразовательные последствия отбора по поведению американской норки (*Mustela vison* Schreb.): Дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 148 с.

Трут Л. Н. Некоторые аспекты генетики пегостей серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) и взаимоотношения вектора отбора и направления изменчивости//

Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1991. С. 67—84.

Трут Л. Н. Эволюционная концепция Д. К. Беляева — десять лет спустя// Генетика. 1997. Т. 33, № 8. С. 1060—1068.

Трут Л. Н. Проблема дестабилизирующего отбора в развитии// Современные концепции эволюционной генетики/ ИЦиГ СО РАН. Новосибирск, 2000. С. 7—21.

Трут Л. Н., Дзержинский Ф. Я., Никольский В. С. Компонентный анализ краниологических признаков серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений, возникающих при доместикации// Генетика. 1991а. Т. 27, № 8. С. 1440—1449.

Трут Л. Н., Дзержинский Ф. Я., Никольский В. С. Внутричерепная аллометрия и краниологические изменения при доместикации серебристо-черных лисиц// Там же. 1991б. Т. 27, № 9. С. 1605—1611.

Трут Л. Н., Плюснина И. З., Прасолова Л. А., Ким А. А. Hooded аллель и отбор диких серых крыс (*Rattus norvegicus*) по поведению// Там же. 1997. Т. 33, № 8. С. 1155—1161.

Тупикова Н. В., Каледа Л. В. Определение возраста грызунов// Фауна и экология грызунов. 1957. Вып. 5. С. 119—154.

Уилкс С. Математическая статистика. М.: Наука, 1967. 632 с.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.

Унжаков В. В., Фалеев В. И. Влияние промысла на фенотипическую и демографическую структуру популяции лося// Экология, морфология, использование и охрана диких копытных: Тез. Всесоюз. совещ. (М., 20—22 февраля 1989). Ч. 1. М., 1989. С. 141—142.

Уоддингтон К. Х. Организаторы и гены. М.: Гос. изд. иностр. лит., 1947. 240 с.

Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 260 с.

Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции// На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 108—115.

Ушаков Б. П. Физиология клетки и проблема вида у пойкилотермных животных. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1989. 231 с.

Уэйклин Д. Генетический контроль восприимчивости и устойчивости к паразитарным болезням. М.: Колос, 1983. 409 с.

Фалеев В. И. Опыт использования метода главных компонент в изучении популяционной изменчивости водяной полевки// Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 124—125.

Фалеев В. И. Выявление фенотипических «ответов» популяции методом главных компонент// Экология горных млекопитающих (Информ. материалы)/ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1982а. С. 128—129.

Фалеев В. И. Сравнительное изучение изменчивости краниальных признаков равнинных и горных популяций водяной полевки методом главных компонент// Адаптации на разных уровнях биологической интеграции: Тез. докл. VI Всесоюз. конф-ции по экологической физиологии. Т. 2. Сыктывкар, 1982б. С. 144.

Фалеев В. И. К изучению географической изменчивости краниометрических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) методом главных компонент// Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1982в. Вып. 3. С. 92—96.

Фалеев В. И. Закономерности географической изменчивости водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.)// Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986. С. 145—153.

Фалеев В. И. Сравнительное изучение изменчивости популяций водяной полевки// Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1987. С. 67—72.

Фалеев В. И. Географическая изменчивость морфологических показателей водяной полевки// Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. (27 сентября—1 октября 1988 г., Нальчик). Т. 1. Свердловск, 1988. С. 53—54.

Фалеев В. И. Морфологические особенности изменчивости водяной полевки равнинных и горных популяций// Фауна, экология, зоогеография позвоночных и членистоногих/ НГПИ. Новосибирск, 1989. С. 105—117.

Фалеев В. И. Взаимоотношение разных типов внутривидовой морфологической изменчивости полевок (географический аспект)// Вид и его продуктивность в ареале: Матер. VI совещ. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 72—74.

Фалеев В. И., Галактионов Ю. К. Репродуктивный успех перезимовавших самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции// Докл. РАН. 1997. Т. 356, № 2. С. 282—284.

Фалеев В. И., Епифанцева Л. Ю. Согласованная с популяционным циклом численности морфологическая изменчивость широкораспространенного (водяная полевка — *Arvicola terrestris* L.) и горного (большеухая полевка — *Alticola macrotis* Radde) видов полевок// Изв. РАН. 2000. № 2. С. 213—220.

Фалеев В. И., Унжаков В. В. Эколого-морфологические особенности эксплуатируемой популяции лося// III Международный симпозиум по лосю (Сыктывкар, 27 августа — 5 сентября 1990). Сыктывкар, 1990. С. 122.

Фалеев В. И., Шушпанова Н. Ф. Влияние условий и длительности хранения черепов водяной полевки на абсолютную величину краниальных признаков// Экология вредителей сельскохозяйственных культур: Науч.-техн. бюл. СО ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1982. С. 26—31.

Физиология эндокринной системы. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1979. 679 с.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, 1982. 239 с.

Харламова А. В., Фалеев В. И., Трапезов О. В. Изменения размеров и формы черепа американской норки (*Mustela vison* Schreb.) при селекции на ручной и агрессивный тип поведения// Докл. РАН. 1999. Т. 367, № 2. С. 276—278.

Харламова А. В., Фалеев В. И., Трапезов О. В. Влияние селекции по поведению на краниологические признаки американской норки (*Mustela vison*)// Генетика. 2000. Т. 36, № 6. С. 823—828.

Харрисон Д., Уайнер Д., Тэннер Д., Барникот Н., Рейнолдс В. Биология человека. М.: Мир, 1979. 611 с.

Хатухов А. М., Фалеев В. И. Сравнительный анализ фенотипических различий водяной полевки Кавказа методом главных компонент// Проблемы горной экологии: Межведомственный сб. науч. тр./ Кабард.-Балк. госун-т. Нальчик, 1982. С. 168—190.

Цалкин В. И. Происхождение домашних животных в свете данных современной археологии// Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 45—55.

Царапкин С. Р. Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами// Применение математических методов в биологии. Вып. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. С. 65—74.

Черепанов В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986. 238 с.

Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.

Чечулин А. И. Структура гельминтофаунистического комплекса водяной полевки в период ее массового размножения в Северной Барабе// Экология гельминтов позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1989. С. 105—124.

Чечулин А. И., Панов В. В. Динамика гельминтофаунистических комплексов сообщества грызунов в Северной Барабе// Там же. С. 124—145.

Шапошников Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальные исследования)// Энтомол. обозрение. 1961. Т. 40, № 4. С. 739—762.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных// Труды ин-та биол. УФ АН СССР. Свердловск, 1959. Вып. 11. 132 с.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных// Там же. 1960. Вып. 14. С. 113—177.

Шварц С. С. Изучение корреляции морфологических особенностей со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики// Там же. 1962. Вып. 29. С. 5—14.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие// Там же. 1963а. Вып. 29. С. 5—14.

Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения// Зоол. журн. 1963б. Т. 42, вып. 3. С. 417—433.

Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора)// Журн. общ. биол. 1968. Т. 29, № 1. С. 12—24.

Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии// Экология. 1972. № 6. С. 13—19.

Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы// Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 279—290.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов// Журн. общ. биол. 1964. Т. 25, вып. 6. С. 417—433.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов// Тр. ИЭРиЖ УрО АН СССР. Вып. 58/ УрО АН СССР. Свердловск, 1968. 387 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1976. 261 с.

Шилов И. А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.

Шилов И. А. Динамика популяций и популяционные циклы// Структура популяций у мелких млекопитающих. М.: Наука, 1991. С. 151—172.

Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза// Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 1. С. 38—54.

Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор// Онтогенез. 1984а. Т. 15, № 2. С. 115—136.

Шишкин М. А. Фенотипическая реакция и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций)// Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1984б. С. 196—216.

Шишкин М. А. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования// Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 63—74.

Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория// Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76—124.

Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс// Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 169—209.

Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка// Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935. С. 74—84.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1942. 211 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 451 с.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.

Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка. Т. 1. Киев: Наук. думка, 1984. 174 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. III. М.: Наука, 1976. С. 89—168.

Шушпанова Н. Ф. Изменчивость некоторых характеристик размножения водяной полевки на разных фазах динамики численности// Вид и его продуктивность в ареале: Мат. 4-го Всесоюз. совещ. Ч. I. Свердловск, 1984. С. 85.

Элтон Ч. Экология животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 83 с.

Эскин И. А. Основы физиологии эндокринных желез. М.: Высш. школа, 1975. 303 с.

Юдаев Н. А., Афиногенова С. А., Булатов А. А. и др. Биохимия гормонов и гормональной регуляции. М.: Наука, 1976. 380 с.

Юдин Б. С. Адаптация сибирского крота к зимним условиям// Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 146—151.

Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1979. 296 с.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.

Яблоков А. В. Две старые эволюционные проблемы: соотношение онто- и филогенеза и принципы естественного отбора (методологические очерки)// Философия и теория эволюции. М.: Наука, 1974. С. 121—155.

Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.

Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций// Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3—14.

Яблоков А. В. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. школа, 1987. 303 с.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. школа, 1985. 160 с.

Якименко Л. Ф., Воронцов Н. Н. О роли возрастной изменчивости в эволюции слепушонок// Тез. докл. III Всесоюз. Териол. об-ва. Т. 1/ ВТО АН СССР. М., 1982. С. 90—91.

Яскин В. А. Сезонная и годовая изменчивость особенностей роста головного мозга узкочерепных полевок// Зоол. журн. Т. 67, № 3. 1988. С. 438—447.

Яхонтов В. В. Экология насекомых. М.: Высш. школа, 1969. 488 с.

Adamczewska-Andrzejewska K. Growth, variations, and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)// Acta Theriol. 1973. V. 18, N 19—28. P. 353—394.

Alberch P. Ontogenesis and morphological diversification// Amer. Zool. 1980. V. 20. P. 653—667.

Alberch P. The generative and regulatory roles of development in evolution// Environmental adaptation and evolution. N. Y.: Fischer, 1982. P. 19—26.

Alberch P. Problems with the interpretation of developmental sequences// Syst. Zool. 1985. N 34. P. 46—58.

Alberch P., Gould S. J., Oster G., Wake D. B. Size and shape in ontogeny and phylogeny// Paleobiology. 1979. V. 5. P. 296—317.

Alexander M. M. Shrinkage of muskrat skulls in relation to aging// J. of Wildlife Manag. 1960. V. 24, N 3. P. 326—329.

Andersen T., Wiig O. Epigenetic variation in a fluctuating population of lemming (*Lemmus lemmus*) in Norway// J. Zool. London. 1982. V. 197. P. 391—404.

Ashton K. G., Tracy M. C., Queiroz A. Is Bergmann's rule valid for Mammals?// Amer. Natur. 2000. V. 156. P. 390—415.

Atchley W. R. Development quantitative genetics and the evolution of ontogenies// Evolution. 1987. V. 41, N 2. P. 316—330.

Atchley W. R., Rutledge J. J., Cowley D. E. Genetic components of size and shape. 2. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull// Ibid. 1981. V. 35, N 6. P. 1037—1055.

Atchley W. R., Riska B., Kohn Luci A. R., Plummer A. A., Rutledge J. J. A quantitative genetic analysis of brain and body size associations, their origin and ontogeny: data from mice// Ibid. 1984. V. 38, N 6. P. 1163—1179.

Atchley W. R., Plummer A. A., Riska B. Genetics of mandible form in the mouse// Genetics. 1985. V. 111, N 3. P. 555—577.

Atchley W. R., Cowley D. E., Vogl C., McLellan T. Evolutionary divergence, sharpe change and genetic correlation structure in the rodent mandible// Syst. Biol. 1992. V. 41, N 2. P. 196—221.

Baccus R., Wolff J. O. Genetic composition of fluctuating populations of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*// J. Mamm. 1989. V. 70, N 3. P. 592—602.

Baker A. J., Peterson J. L., Eger J. L., Manning T. H. Statistical analysis of geographic variation in the scull of arctic hare (*Lepus arcticus*// Can. J. Zool. 1978. V. 56. P. 2067—2082.

Bakker H., Nagai J., Eisen E. J. Genetic differences in age and weight at sexual maturation in female mice selected for rapid growth rate// J. Anim. Sci. 1977. V. 44, N 2. P. 203—212.

Bandy J. P., Cowan I. McT., Wood A. J. Comparative growth in four races black-tailed deers (*Odocoileus hemionus*). Part 1. Growth in body weight// Can. J. Zool. 1970. V. 48, N 6. P. 1401—1410.

Banfield A. W. F. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer*// Nat. Mus. Can. Bul. 1961. V. 177. 137 p.

Barnett S. A., Dickson R. G. Changes among wild House mice (*Mus musculus*) bred for ten generations in a cold environment, and their evolutionary implications// J. Zool. Lond. 1984. V. 203. P. 163—180.

Baumgardner G. D., Kennedy M. L. Morphometric variation in kangaroo rats (genus *Dipodomys*) and its relationship to selected abiotic variables// J. Mammal. 1993. V. 74, N 1. P. 69—85.

Bergstrom B. J. Morphologic variation between longestablished and pioneer populations of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in Illinois// Amer. Naturalist. 1984. V. 112, N 1. P. 172—177.

Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*// Genetical Research, Cambr. 1963. V. 4. P. 193—220.

Berry R. J., Jakobson M. E. Ecological genetics of an island population of the house mouse (*Mus musculus*)// J. Zool., London. 1975. V. 175. P. 523—540.

Berry R. J., Searle A. C. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton// Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. V. 140. P. 577—615.

Berven K. A., Gill D. E., Smith-Gill S. J. Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans*// Evolution. 1979. V. 33, N 2. P. 609—623.

Best T. L. Intraspecific variation in the agile kangaroo rat (*Dipodomys agilis*)// J. Mammal. 1983. V. 64, N 3. P. 426—436.

Blackith R. E., Reyment R. A. Multivariate Morphometrics. L.; N. Y.: Acad. Press, 1971. 390 p.

Boonstra R., Boag P. T. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*)// Evolution, 1987. V. 41, N 5. P. 929—947.

Boonstra R., Krebs C. J. Viability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations// Ecology. 1979. V. 60, N 3. P. 567—573.

Bowen B. S. Temporal dynamics of microgeographic structure of genetic variation in *Microtus californicus*// J. Mammal. 1982. V. 63, N 4. P. 625—638.

Brody S. Bioenergetics and growth. With special reference in the efficiency complex in domestic animals. N.Y.: Reinhold Publ. Corp. 1945. P. 1023.

Cameron G. N., Spencer S. R. Field growth rates and dynamics of body mass for rodents on the Texas coastal Prairie// J. Mammal. 1983. V. 64, N 4. P. 656—665.

Castle W. E. Genetic stadies of Rabbits and Rats. Washington, 1922. 57 p.

Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures// Amer. J. Hum. Genet. 1967. V. 19, N 2. P. 233—257.

Cheverud J. M. Variation in highly and lowly heritable morphological traits among social groups of Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago// Evolution. 1981. V. 35, N 1. P. 75—83.

Childs J. E., Glass G. E., Korch G. W. The comparative epizootiology of *Capillaria hepatica* (Nematoda) in urban rodents from different habitats of Baltimore, Maryiland// Can. J. Zool. 1988. V. 66, N 12. P. 2769—2775.

Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936-39// Phil. Trans. R. Soc. Ser. 1952. V. 236. P. 505—552.

Chitty H., Chitty D. Body weight in relation to population phase in *Microtus agrestis*// Symp. Theriologicum. Brno. 1960. P. 77—86.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and physiologic regulation growth// Physiol. Mammal. 1963. V. 1. P. 189—353.

Christian J. J., Davis D. E. Adrenal glands in female voles (*Microtus pensilvanicus*) as related to reproduction and population size// J. Mammal. 1966. V. 47, N 1. P. 1—18.

Corbet G. B., Cummins J., Hedges S. R., Krzanowsky W. The taxonomic status of British water vole, genus *Arvicola*// J. Zool. Lond. 1970. V. 161. P. 301—316.

Corrucini R. S. Multivariate analysis in biological anthropology: some considerations// J. Hum. Evol. 1975. V. 4. P. 1—19.

Davis-Born R., Wollf J. O. Age- and sex-specific responses of the gray-tailed vole, *Microtus canicaudatus*, to connected and unconnected habitat patches// Can. J. Zool. 2000. V. 78. P. 864—870.

Delany M. J., Whittaker H. M. Variation in the scull of the Long-tailed field mouse, *Apodemus sylvaticus* in mainland Britain// J. Zool. Lond. 1969. V. 157. P. 147—157.

Dempster E. R., Lerner J. M. Heritability of threshold characters// Genetics. 1950. V. 35. P. 212—236.

Diersing V. E., Hoffmeister D. F. Distribution and systematics of the masked shrew (*Sorex cinereus*) in Illinois// Natur. Hist. Misc. 1981. N 213. P. 1—11.

Dodson P. On the use raties in growth Studies// Syst. Zool. 1978. V. 27, N 1. P. 62—67.

Drickamer L. C., Bernstein J. Growth in two subspecies of *Peromyscus maniculatus*// J. Mammal. 1972. V. 53, N 1. P. 228—231.

Drost Ch. A., Fellers Ja. M. Density cycles in an island population of deer mice, *Peromyscus maniculatus*// Oikos. 1991. V. 60, N 3. P. 351—364.

Eger J. L. Morphometric variation in the Nearctic collared lemming (*Dicrostonyx*)// J. Zool. 1995. V. 235, N 1. P. 143—161.

Elrod D. A., Kennedy M. L. Microgeografic variation in morphometric characters of the white-footed Mouse, *Peromiscus leucopus*// Southwest Natur. 1995. V. 40, N 1. P. 42—49.

Engels H. Das postnatale Schadelwachstum bei der Hausmaus *Mus musculus Linne*, 1758, und bei zwei verschiden grossen Unterarten der Feldmaus *Microtus arvalis* Pallas, 1779. Teil III//Jarb. Morphol. und microsk. Anat. 1979. Abt. 1, Bd. 125, N 4. S. 550—571.

Evans M. R., Martins T. L. F., Haley M. P. Inter- and intrasexual patterns of fluctuating asymmetry in the red-billed streamertail: should symetry always increase with ornamental size// Behav. Ecol. Sociobiol. 1995. V. 37. P. 15—23.

Fair-Bairn O. J. Why breed early? A study of reproductive tactics in *Peromyscus*// Can. J. Zool. 1976. V. 55. P. 862—871.

Feist D. D. Adrenal catecholamines in Alaskan snowshoe hares during years of decline in population density// Comp. Biochem. Physiol. 1979. V. 64, N 3. P. 441—443.

Festing M. A multivariate analysis of subline divergence in the shape of the mandible in C57BL/Gr mice// Genet. Res. Camb. 1973. V. 21. P. 121—132.

Ford H. D., Ford E. B. Fluctuation in number and its influence on variation in *Melitaea aurinia*// Trans. Entomol. Soc. London. 1930. V. 78. P. 345—351.

Fuller W. A. Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gappery*: size and growth// Can. J. Zool. 1977. V. 55, N 2. P. 415—425.

Fuller W. A. Clethrionomys gapperi: Is there a peak syndrome?// Ann. Zool. Fenn. 1985. V. 22, N 3. P. 243—255.

Gaines M. S., McGlenagham L. R., Rose R. K. Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *M. ohrogaster*// Evolution. 1978. V. 32. P. 723—739.

Geist V. Bergmann's rule in invalid// Can. J. Zool. 1987. V. 65, N 4. P. 1035—1038.

Geller M. D., Christian J. J. Population dynamics, adrenocortical function, and pathology in *Microtus pennsylvanicus*// J. Mammal. 1982. V. 63, N 1. P. 85—95.

Getz L. L., Hofmann J. E., McGuire B., Dolan T. W. Twenty-five years of population fluctuations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in three habitats in East-Central Illinois// Ibid. 2001. V. 82, N 1. P. 22—34.

Giege B. Studies of variations in weight and volume of internal organs of *Microtus agrestis* (L.) and their possible relation to fluctuations in population density// Bull. OEPP. 1977. V. 7, N 2. P. 359—370.

Gibson A. R., Baker A. J., Moeed A. Morphometric variation in introduced populations of the common myna (*Acridotheres tristis*): an application of the jackknife to principal component analysis// Syst. Zool. 1984. V. 33, N 4. P. 408—421.

Glass G. E., Korh G. W., Childs J. E. Seasonal and habitat differences in growth rates of wild *Rattus norvegicus*// J. Mammal. 1988. V. 69, N 3. P. 587—592.

Gould S. J. Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution// Evolution an development. B. etc.: Springer, 1982a. P. 333—344.

Gould S. J. Darwinism and expansion of evolutionary theory// Science. 1982b. V. 216, N 4543. P. 380—387.

Grewal M. S. The rate of genetic divergence in the C57BL strain of mice// Genet. Res. Cambr. 1962. V. 3. P. 226—237.

Grulich I. Contribution to the sexual dimorphism of the hamster (*Cricetus cricetus*, Rodentia, Mammalia)// Folia Zool. 1987. V. 36, N 4. P. 291—306.

Grüneberg H. The genetics of a tooth defect in the mouse// Proc. R. Soc. B. 1951. V. 138. P. 437—451.

Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continuos variations// J. Genet. 1952. V. 51. P. 95—114.

Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants// Ibid. 1955. V. 53. P. 515.

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

Guetsov D. D., Ludd F. W. Postnatal growth and development in a subtropical population of *Peromyscus leucopus texanus*// Southwest Natur. 1981. V. 26, N 2. P. 183—191.

Hafner M. S., Hafner J. C. Brain size, adaptation and heterochrony in Geomyoid rodents// Evolution. 1984. V. 38, N 5. P. 1088—1098.

Hammond K. A., Roth J., Janes D. N., Dohm M. R. Morphological and physiological responses to altitude in deer mice *Peromyscus maniculatus*// Physiol. Biochem. Zool. 1999. V. 72, N 5. P. 613—622.

Hansson L. Size dimorphism in microtine populations: Characteristics of growth and selection against large — sized individuals// J. Mammal. 1995. V. 76, N 3. P. 867—872.

Hartl G. B., Suchentrunk F., Nadlinger K., Willing R. An integrative analysis of genetic differentiation in the brown hare *Lepus europeus* based on morphology, allozymes and mitochondrial DNA// Acta Theriol. 1993. V. 38, suppl. 2. P. 33—57.

Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using non-metric cranial traits// J. Mammal. 1980. V. 61, N 3. P. 436—448.

Heikura K. Effects of climatic factors on the field vole *Microtus agrestis*// Oikos. 1977. V. 29. P. 607—615.

Hellwing S., Funkenstein B. Ovarian asymmetry in the shrew, *Crocidura russula moschate*// J. Reprod. and Fert. 1977. V. 49, N 1. P. 163—165.

Heske E. J., Ostfeld R. S., Lidicker W. Z. Does social behavior drive vole cicles? An evaluation of competing models as they pertain to California voles Pap. Lake Louise Biochem. Adapt. Symp., Lake Louise, Febr. 7—9, 1987// Can. J. Zool. 1988. V. 66, N 5. P. 1153—1159.

Hillis T. L., Mallory F. F. Sexual dimorphism in wolves (*Canis lupus*) of the Keewatin District, Northwest territories, Canada// Can. J. Zool. 1996. V. 74, N 4. P. 721—725.

Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems// Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. N 4. P. 1—23.

Humphrey S. R., Setzer H. W. Geographic variation and taxonomic revision of mink (*Mustela vison*) in Florida// J. Mammal. 1989. V. 70, N 2. P. 241—252.

Jernvall Ju. Mammalian molar cups patterns: developmental mechanisms of diversity// Acta Zool. Fenn. 1995. N 198. P. 1—61.

Jolicoeur P. Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L.// Evolution. 1959. V. 13, N 3. P. 283—299.

Kaneko Y. Seasonal and sexual differences in absolute and relative growth in *Microtus montebelli*// Acta Theriol. 1978. V. 23, N 1—6. P. 75—98.

Keith T., Tamarin R. H. Genetic and demographic differences between disperses and residents in cycling and noncycling vole populations// J. Mammal. 1981. V. 62, N 4. P. 713—725.

Keller B. L., Krebs C. J. *Microtus* population biology. III. Reproductive changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana, 1965-67// Ecol. Monogr. 1970. V. 40, N 3. P. 263—294.

Kimball R. T., Ligon J. D., Merola-Zwarties M. Fluctuating asymmetry in red junglefowl// J. Evol. Biol. 1997. V. 10. P. 441—457.

Kitchener D. J., Schmitt L. H. Maharadatunkamsi. Morphological and genetic variation in *Suncus murinus* (Soricidae: Crocidurinae) from Java, Lesser Sunda islands, Maluku and Sulawesi, Indonesia// Mammalia. 1994. V. 58, N 3. P. 433—451.

Krebs C. J. Cyclic variation in skull-body regressions of lemmings// Can. J. Zool. 1964. V. 42. P. 631—643.

Krebs C. J. A rewiew of the Ghitty hypothesis of population regulation// Ibid. 1978. V. 56. P. 2463—2480.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals// Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267—399.

Krebs C. J., Keller B. L., Tamarin R. H. Microtus populations biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana// Ecology. 1969. V. 50. P. 587—607.

Krebs C. J., Wingate I. Population fluctuations in the small mammals of the Kluane region, Yukon territory// Can. Field Nat. 1985. V. 99, N 1. P. 51—61.

Krebs C. J, Wingate I., LeDuc J., Redfield J. A., Taitt M., Hilborn R. Microtus population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii*// Can. J. Zool. 1976. V. 54, N 1. P. 79—95.

Krystufek B. Geographic variation in the Greater horseshoe bat *Phinolophus ferrumequinum* in south-eastern Europe// Acta Theriol. 1993. V. 38, N 1. P. 67—79.

Krystufek B. Phenetic variation in the European souslik, *Spermophilus citellus* (Mammalia: Rodentia)// Bonn. Zool. Beitr. 1996. V. 46, N 1—4. P. 93—109.

Lammers A. R., Dziech H. A., German R. Z. Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae)// J. Mammal. 2001. V. 82, N 1. P. 179—189.

Leamy L. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. VII. Heterosis in fluctuating asymmetry at different ages// Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 111—119.

LeDuc Ja., Krebs Ch. J. Demographic consecuence of artificial selection at the LAP locus in voles (*Microtus townsendii* Bachman, 1839)// Can. J. Zool. 1975. V. 53, N 12. P. 1825—1840.

Leirs H., Verheyen W., De Buyn L. Variable growth: A trap for morphometric phylogeny// Belg. J. Zool. 1993. V. 123, N 1. P. 44—45.

Lerner M. Genetic Homeostasis. N. Y., 1954. 134 p.

Leszek C. Badania nad morphologia i rozmieszczeniem gecgraficznym karczewnika *Arvicola terrestris* L. w Polsce// Pr. Komis biol. PTPN. 1974. V. 37. S. 1—30.

Liang-Kong L., Satoshi S. Skull growth and variation in the formosan wood mouse, *Apodemus semotus*// J. Fac. Agr. Kyushu Univ. 1992. V. 37, N 1. P. 51—69.

Lidicker W. Z. Solving the enigma of microtine cycles// J. Mammal. 1988. V. 69, N 2. P. 225—235.

Lidicker W. Z., Ostfeld R. S. Extralarge body size in California voles: causes and fitness consequences// Oikos. 1991. V. 61, N 1. P. 108—121.

Lindstrom J., Ranta E., Kokko H., Lundberg P., Kaitala V. From arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology// Biol. Rev. 2001. V. 76, N 1. P. 129—158.

Loy A., Di Martino S., Capolongo D. Patterns of geographic variation of *Talpa romana* Thomas (Insectivora, Talpidae). Preliminary results derived from a geometric morphometrics approach// Mammalia. 1996. V. 60, N 1. P. 77—89.

Lynch J. M., Hayden T. J. Genetic influence on cranial form: Variation among ranch and feral American mink *Mustela vison* (Mammalia: Mustelidae)// Biol. J. Linn. Soc. 1995. V. 55, N 4. P. 293—307.

Mallory F. F., Elliott J. R., Brooks R. J. Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influences// Can. J. Zool. 1981. V. 59, N 2. P. 174—182.

Markowski J. Non-metric traits: remarks on sex dependence, age dependence, and on intercorrelations among characters// Acta Theriol. 1995. Suppl. 3. P. 65—74.

Markowski J., Ostbye E. Morphological variability of a root vole in high mountain habitats, Harrdangervidda, South Norway// Ibid. 1992. V. 37, N 1—2. P. 117—139.

Mason I. G., Ehrlich P. R., Enmel T. C. The population biology of the butterfly, *Euphydrivas edidtha*. V. Character clusters and asymmetry// Evolution. 1967. V. 21. P. 85—91.

Mihok S. Chitty's hypothesis and behaviour in subarctic red-backed voles *Glethrionomys gapperi*// Oikos. 1981. V. 36, N 3. P. 281—295.

Mihok S., Fuller W. Morphometric variation in *Clethrionomys gapperi*; are all voles created equal?// Can. J. Zool. 1981. V. 59. P. 2275—2283.

Möller A. P., Pomiankowski A. Fluctuating asymmetry and sexual selection// Genetics. 1993. V. 89. P. 267—279.

Myers J. H., Krebs C. J. Genetic, behavioural and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*// Ecol. Monogr. 1971. N 41. P. 53—78.

Myllymaki A. Demographic mechanisms in the fluctuating populations of the field vole *Microtus agrestis*// Oikos. 1977. V. 29. P. 468—493.

Nakata K. Factors affecting litter size in the red-backed vole *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, with special emphasis on population phase// Res. Popul. Ecol. 1984. N 26. P. 221—234.

Oli M. K. The Chitty effect: a consequence of dynamic energy allocation in a fluctuation environment// Theoret. Pop. Biol. 1999. V. 56. P. 293—300.

Osadchuk L. V. Genetic and endocrine aspects in regulation of the reproductive function in silver fox// Norwegian. J. Agricultural Sciences. 1992. Suppl. 9. P. 161—166.

Osadchuk L. V. Age-dependent features in the reproductive performance of domesticated silver fox males// Scientifur. 1999. V. 23. P. 113—118.

Otto C. Size and skeletal variation in male bank vole along an altitudinal gradient in Western Norway// Acta Theriol. 1978. V. 23, N 25. P. 391—399.

Owen J. G. Population and geographic variation of *Peromyscus leucopus* in climatic factors// J. Mammal. 1989. V. 70, N 1. P. 98—109.

Palmer A. R., Strobek C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns// Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 391—421.

Palmer A. R., Strobek C. Fluctuating asymmetry as a measure developmental stability: implications of non-normal distribution and power of statistical tests// Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 57—72.

Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats// J. Mammal. 1985. V. 66, N 1. P. 52—57.

Pankakoski E., Nurmi K. Skull morphology of Finnish muskrats: geographic variation, age differentiation and sexual dimorphism// Ann. Zool. Fennici. 1986. V. 23, N 1. P. 1—32.

Pankakoski E., Tänkä K. M. Relation of adrenal weight to sex, maturity and season in five species of small mammals// Ibid. 1982. V. 19, N 3. P. 225—232.

Pankakoski E., Koivisto I., Hyvarinen H. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common Shrew *Sorex araneus*// Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 137—144.

Parsons P. A. Fluctuating asymmetry as a epigenetic measure of stress// Biol. Rev. 1990. V. 65. P. 131—145.

Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress// Heredity. 1992. V. 68. P. 361—364.

Patterson B. D., Patton J. L. Fluctuating asymmetry and allozymic heterozygosity among natural populations of pocket gophers (*Thomomys bottae*)// Biol. J. Linn. Soc. 1990. V. 40. P. 21—36.

Patton J. L., Brylski P. V. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation// Amer. Natur. 1987. V. 130, N 4. P. 493—506.

Pavlinov I. Ja., Puzachenko A. Yu., Shenbrot G. I., Rossolimo O. L. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by studying measurable morphological traits variation in three rodent genera, mammalia)// Журн. общ. биол. 1993. Т. 54, № 3. С. 324—328.

Pearson O. M. Climatic correlates of morphological variation in fascicularis group macaques// Amer. J. Phys. Anthropol (63rd Annu. Meet. Amer. Assoc. Phys. Anthropol, Denver, Colo, March 29—April 2, 1994). 1994. Suppl. 18. P. 159—160.

Post E., Langvatn R., Forchhammer M. C., Stenseth N. C. Environmental variation shapes sexual dimorphism in red deer// Proc. Natl. Acad. Sci. 1999. V. 96. P. 4467—4471.

Provensal M. C., Polop J. J. Morphometric variation in populations of *Calomys musculinus*// Stud. Neotrop. Fauna and Environ. 1993. V. 28, N 2. P. 95—103.

Quay W. B. Winter tissue changes and regulatory mechanisms in nonhibernating small mammals: a survey and evaluation of adaptive and non-adaptive features// Winter ecology of small mammals: Special publ. Carnegie Museum of Natural History. Pittsburgh, 1984. V. 10. P. 149—163.

Queiroz K. de. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics// Syst. Zool. 1985. V. 34, N 3. P. 280—299.

Ralls K. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions// Amer. Natur. 1977. V. 111. P. 917—938.

Reig S., Daniels M. J., Name A. Craniometric differentiation within wild-living cats in Scotland using 3D morphometrics// J. Zool. 2001. V. 253. P. 121—132.

Reyment R. A., Blackith R. E., Campbell N. A. Multivariate morphometrics. L.: Academy Press, 1984. 233 p.

Rieppel O. Ontogeny — a way forward for systematics a way backward for phylogeny// Biol. Journ. of Linnean Soc. 1990. V. 39. P. 177—191.

Riska B., Atchley W. R. Genetics of growth predict patterns of brain-size evolution// Science. 1985. V. 229, N 4714. P. 668—671.

Rohlf F. J., Bookstein F. L. A comment on shearing as a method for «size correction»// Syst. Zool. 1987. V. 36, N 4. P. 356—357.

Rörig G., Börner C. Studien uber das Gebiβ mitteleuropaischer recenter Mause// Arb. Kais. Biol. Anst. Landund Forstw. 1905. Bd. 5. S. 37—89.

Rose R. K., Gaines M. S. The reproductive cycle of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas// Ecol. Monogr. 1978. V. 48. P. 21—42.

Ryan M. J., Warkentin K. M., McClelland B. E., Wilczynski W. Fluctuating asymmetries and advertisement call variation in the cricket frog, *Acris crepitans*// Behav. Ecol. 1995. V. 6. P. 124—131.

Sauer J. R., Slade N. A. Field-determined growth rates of prairie voles (*Microtus ochrogaster*): observed patterns and environmental influences// J. Mammal. 1986. V. 67, N 1. P. 61—68.

Saunders P. T. The epigenetic landscape and evolution// Biol. Journ. of the Linnean Soc. 1990. V. 39. P. 125—134.

Schulte-Hostedde A. I., Millar J. S. Measuring sexual size dimorphism in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*)// Can. J. Zool. 2000. V. 78. P. 728—733.

Sealander J. A. Reproductive status and adrenal size in the northern red-backed vole in relation to season// Internat. J. Biometeorol. 1967. V. 11, N 2. P. 213—220.

Searle A. G. The genetics and evolution of threshold characters// Proc. Cent. Biocent. Congr. Singapore, 1960. P. 220—224.

Searle A. G. Comparative genetics of colour in mammals. L.: Logos press, 1968. 308 p.

Searle J. B., Thorpe R. S. Morphometric variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in Britain, in relation to karyotype and geography// J. Zool. Lond. 1987. V. 212. P. 373—377.

Siegel M. I., Doyle W. J. The effects of cold strees on fluctuating asymmetry in the dentition of the mouse// J. Exp. Zool. 1975. V. 193, N 3. P. 385—389.

Silvers W. K. The coat colors of mice. N. Y.: Springer-Verlag, 1979. 379 p.

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.

Sjøvold T. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smiths Mean Measure of Divergence// Ossa. 1977. V. 4, suppl. 1. P. 1—133.

Smith J. M. The genetics of stasis and punctuation// Annu. Rev. Genet. 1983. V. 17. P. 11—15.

Smith M. F., Patton J. L. Dynamics of morphological differentiation: temporal impact of gene in pocket gopher populations// Evolution. 1984. V. 38, N 5. P. 1079—1087.

Snyder D. P. Scull variation in the meadow vole (*Microtus p. pennsylvanicus*) in Pennsylvania// Ann. Carnegie Mus. 1954. V. 33. P. 201—234.

Sokal R. R., Sneath P. H. A. Principles of numerical taxonomy. S.F.; L.: Freeman, 1963. 359 p.

Soule M. Phenetics of natural populations II. Asymmetry and evolution in a lizard// Amer. Naturalist. 1967. V. 101, N 918. P. 141—160.

Stamps J. A. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity// Biol. J. Linn. Soc. 1993. V. 50, N 2. P. 123—145.

Stearns S. C., Koella J. C. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity// Evolution. 1986. V. 40, N 5. P. 893—913.

Storz Y. F., Balasingh J., Bhat H. R., Nathan P. T., Swammi Doss D. P., Prakash A. A., Kunz T. H. Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae)// Biol. J. Linn. Soc. 2001. V. 72. P. 17—31.

Suchentrunk F. Variability of minor tooth traits and allozymic diversity in braun hare *Lepus europaeus* populations// Acta Theriol. 1993. V. 38, suppl 2. P. 59—69.

Sugg D. W., Kennedi M. L., Heidt G. A. Morphologic variation in the Texas mouse, *Peromyscus attwateri*// The Southwestern Naturalist. 1990. V. 35, N 2. P. 163—172.

Sumner F. B., Huestus R. R. Bilateral asymmetry and its relation to certain problems of genetics// Genetics. 1921. V. 6, N 5. P. 445—485.

Tamarin R. H. Dispersal, population regulation and K-selection in field mice// Amer. Natur. 1978. V. 112. P. 545—555.

Tamarin R. H., Krebs C. J. *Microtus* population biology: Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species// Evolution. 1969. V. 23. P. 183—211.

Taylor P. J., Contrafatto G., Willan K. Climatic correlates of chromosomal variation in the African vlei rat, *Otomys irroratus*// Mammalia. 1994. V. 58, N 4. P. 623—634.

Taylor P. J., Freedman L., Olivier T. J., McCluskey J. Morphometric distances between Australian wild rabbit populations// Aust. J. Zool. 1977. V. 25, N 4. P. 721—732.

Thorpe R. S. Biometric analysis of geographic variation and racial affinities// Biol. Rev. 1976. V. 51. P. 407—452.

Thorpe R. S. A rewiew of the numerical methods for recognizing and analyzing racial differentiation// Numerical taxonomy. Berlin; Heidelberg; N. Y.: Springer-Verlag (Proc. NATO ASI). 1983. Ser. G. V. 1. P. 404—423.

Thorpe R S., Baez M. Geographic variation within an island: univariate and multivariate contouring of scalation, size and shape of the lizard *Gallotia galloti*// Evolution. 1987. V. 41, N 2. P. 256—268.

Thorpe R. S., Leamy L. Morphometric studies in inbred and hybrid House mice (*Mus* sp.): Multivariate analysis of size and shape// J. Zool. Lond. 1983. V. 199. P. 421—432.

Thorpe R. S., Corti M., Capanna E. Morphometric divergence of Robertsonian population/species of *Mus*: A multivariate analysis of size and shape// Experientia. 1982. V. 38. P. 920—923.

To L. P., Tamarin R. H. The relation of population density and adrenal gland weight in cycling and noncycling voles (*Microtus*)// Ecology. 1977. V. 58, N 4. P. 928—934.

Trut L. N. Early canid domestication: the farm-fox experiment// American Scientist. 1999. V. 87. P. 160—169.

Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry// Evolution. 1962. V. 16. P. 125—142.

Ventura J. Morphometric data on the scapula and limb long bones of *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) (Rodentia, Arvicolidae)// Rev. Suisse Zool. 1992. V. 99, N 3. P. 629—636.

Ventura J. A discriminant function for sexual determination in *Arvicola terrestris monticola* (Rodentia, Arvicolidae) based on the morphometry of the innominate bone// Mammalia. 1993. V. 57, N 3. P. 435—440.

Viro P. Size variation in cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), in Nothern Finland// Z. Saugetirk. 1987. V. 52, N 2. P. 76—88.

Voss R. S., Marcus L. F. Morphological evolution in muroid rodents. Craniometrical factor divergence divergence in seven neothropical genere with experimental results from *Zygodontomys*// Evolution. 1992. V. 46, N 6. P. 1918—1934.

Wasilewski W. Untersuchungen uber die Veranderlichkeit des *Microtus agrestis* L. in Bialowieza// Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. 1956. Sect. C., Bd. 9, N 8. P. 261—305.

Vasilyev A., Vasilyeva I. Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone//Acta Theriol. 1995. Suppl. 3. P. 55—64.

Wieland H. Beitrage zur Biologie und zum Massenwechsel der Großen Wühlmaus (*Arvicola terrestris* L.)// Zool. Jb. Syst. 1973. Bd. 100. S. 351—428.

Wood A. J., Cowan I. McT., Nordan H. C. Periodicity of growth in ungulates as shown by deer of the genus *Odocoileus*// Can. J. Zool. 1962. V. 40, N 10. P. 2442—2454.

Wolff J. O. Does the «Chitty effect» occur in *Peromyscus*?// J. Mammal. 1993. V. 74, N 4. P. 846—851.

Woolfenden B. E., Millar J. S. Effects of salt on the growth and timing of reproduction of the deer mouse (*Peromyscus maniculatus borealis*)// Can. J. Zool. 1997. V. 75, N 1. P. 110—115.

Wright S. Isolation by distance// Genetics. 1943. V. 28, N 2. P. 114—138.

Zakharov V. M., Pankakoski E., Sheftel B. I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in common shrew, *Sorex araneus*// Amer. Natur. 1991. V. 138. P. 797—810.

Zarapkin S. R. Zur Phanoanalyse von geographischen Rassen und Arten// Arch. Naturgesch. N. F. 1934. Bd. 3. S. 161—186.

Zelditch M. L., Bookstein F. L., Lundrigan B. L. Heterotopy and heterochrony in *Sigmodon* skull evolution. Abstr. Annu. Meet. Amer. Soc. Zool. with Anim. Behav. Soc., Amer.

Microse. Soc., Crustacean Soc. Int. Assoc. Actacol, Atlanta, Dec. 27—30, 1992// Amer. Zool. 1991. V. 31, N 5. P. 53.

Zelditch M. L., Carmichael A. C. Growth and intensity of integration trough postnatal growth in the skull of *Sigmodon fulviventer*// J. Mammal. 1989. V. 70, N 3. P. 477—484.

Zelditch M. L., Derby R. W., Straney D. O. Triangulation measurement schemes in the multivariate analysis of size and shape// Ibid. P. 571—579.

Zhou Y., Liu Y., Hou X., Dong W. Анализ главных компонент индекса роста полевки Брандта (*Microtus brandti*) Shoulei xuebao// Acta Theriol. Sin. 1994. V. 14, N 1. P. 57—62.

Zimmermann K. Korpergroße und Bestandsichte bei Feldmausen (*Microtus arvalis*)// Zeit. Saugetierk. 1955. Bd. 20. S. 114—118.

Тематический план
выпуска изданий СО РАН
на 2003 г., № 29

Научное издание

РЕАЛИЗАЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Редактор *Н. А. Лившиц*
Технический редактор *Н. В. Бутакова*
Корректор *И. А. Абрамова*

Лицензия ЛР 020909 от 01.09.99
Подписано в печать с оригинал-макета 9.09.2003
Уч.-изд. л. 18. Усл. печ. л. 18,7. Формат 70×100/16
Печать офсетная. Тираж 350 экз. Заказ № 73

Издательство СО РАН
630090, Новосибирск, 90, Морской просп., 2

Ні Гоблин