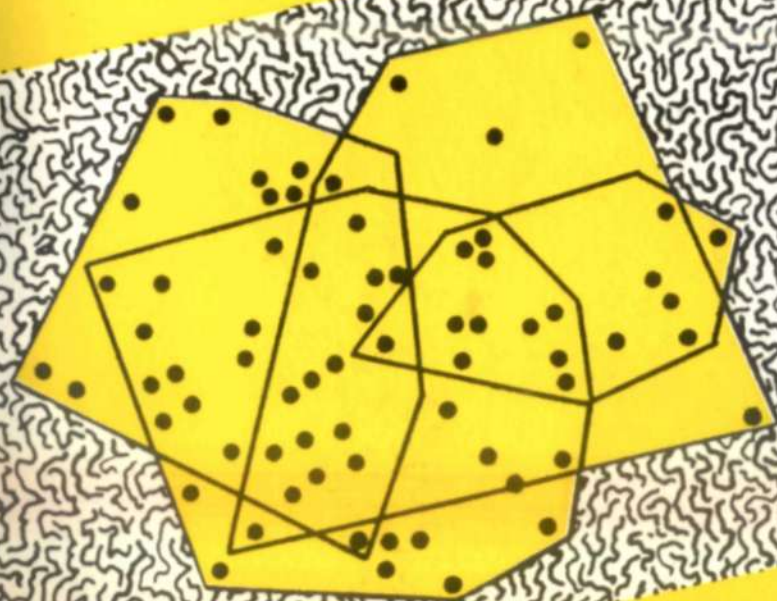


РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ



А. В. БОРОДИН

**ПОСТРОЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ
КЛАССИФИКАЦИЙ РЕЦЕНТНЫХ
И ИСКОПАЕМЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
С ПРИМЕНЕНИЕМ РАЗЛИЧНЫХ АЛГОРИТМОВ
ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ**

Построение классификаций компьютерными методами, как правило, предполагает, что все операционные таксономические единицы подразумеваются существующими на одном временном срезе. Поэтому невозможно построение дендрограмм, включающих как современные, так и ископаемые формы, так как в одних случаях ископаемые формы могут представлять тупиковую ветвь развития, а в другом — предковую форму какого-либо современного таксона. Данные палеонтологии могут использоваться при анализе дендрограмм в тех случаях, когда в качестве исходных используются признаки современных животных на разной стадии морфологической сложности и эволюционировавших в исследуемых таксонах по одним закономерностям. Палеонтологические данные в этом случае служат для проверки узловых точек. Хорошим объектом для подобных исследований являются полевки.

В эволюционной биологии все шире применяются кладистический подход и компьютерные методы построения филогении. Примером является пакет программ PHYLIP, созданный Фельзенштейном [10]. Он предназначен для построения и анализа филогении на основании разных типов исходных данных. На выбор объектов для нашей работы повлияло появление новых нетривиальных данных по ДНК-ДНК-гибридизации некоторых видов родов *Alticola* и *Clethrionomys* [5]. Пользуясь случаем, автор приносит благодарность Э. А. Гилевой за помощь в освоении пакета программ и за критические замечания в ходе обсуждения результатов работы.

Филогения подтрибы *Clethrionomyina* (как, впрочем, и всего подсемейства *Microtinae*) не может считаться удовлетворитель-

но изученной хотя бы потому, что ее систематика претерпевает периодические преобразования. Это проявляется и в существенных изменениях ранга уже известных таксонов и в первоописаниях новых видов [4, 6—8]. Поэтому любой материал, дополняющий или позволяющий проанализировать с новых позиций уже известную информацию о филогении и эволюции этой группы, представляет несомненный интерес, тем более что результаты подобной работы могут сказываться на понимании филогении и таксонов более высокого ранга.

В работе использованы шесть видов полевок: *Clethrionomys glareolus*, *Cl. rutilus*, *Cl. rufocanus*, *Alticola macrotis lemminus*, *A. argentatus*, *Dicrostonyx torquatus*. В качестве внешней группы была выбрана лабораторная форма *Mesocricetus auratus*.

Традиционная основа систематики полевок—комплекс морфологических признаков, среди которых основная нагрузка приходится на признаки, описывающие внешний вид зверьков (экстерьер), признаки, характеризующие особенности черепа и зубов. Поэтому для получения дистанций, отражающих степень сходства интересующих нас видов, выбрали признаки, используемые для построения определительных таблиц и входящие в диагноз видов. Существенный недостаток — не всегда диагностичные признаки какого-либо таксона обсуждаются в описании других таксонов. Это привело к некоторой потере информации, так как мы были вынуждены остановиться только на признаках, обсуждающихся в описании всех выбранных видов.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ПРОГРАММ

Из всего многообразия возможностей пакета PHYLIP мы выбрали две программы обработки дискретных признаков: DOLLOP и PENNY. На наш выбор повлияло и то, что в этих программах на результат не сказывается порядок видов в видимой матрице. Как и в большинстве программ пакета, работающих на данных по дискретным признакам, в них заложен принцип парсимонии, т. е. минимизации числа эволюционных преобразований признаков. Поскольку нам неизвестны публикации на русском языке с использованием указанных программ, будет целесообразно дать их краткую характеристику, основываясь на документации пакета программ [10].

Метод, лежащий в основе программ DOLLO и DOLLOP, назван в честь Л. Долло, поскольку он одним из первых отметил, что в процессе эволюции значительно труднее приобрести сложные свойства, чем утратить их. Алгоритм объясняет наличие состояния ! путем разрешения одного перехода от анцестрального состояния от 0 к 1 и многих возможных реверсий от 1 к 0. Программа пытается минимизировать число необходимых реверсий. Условия, предъявляемые методом:

1. Мы знаем, какое состояние является анцестральным.
2. Признаки эволюционируют независимо друг от друга.
3. Различные линии развития эволюционируют независимо.
4. Возможность будущего изменения $0 \rightarrow 1$ мала в рамках эволюционного времени.

5. Возможность реверсий также мала, но больше, чем возможность прямых изменений, так что многие реверсии более легко осуществимы по сравнению с одним прямым изменением.

6. Сохранение полиморфизма для обоих состояний (0 и 1) весьма невероятно.

7. Длины сегментов истинного дерева не настолько неравны, чтобы два изменения на протяжении длинного сегмента были настолько же вероятны, как одно на коротком.

Другой режим работы программы DOLLOP основан на методе парсимонии сохранения полиморфизма для обоих состояний. Метод предполагает, что мы можем объяснить модель состояний не более чем одним происхождением ($0 \rightarrow 1$) состояния 1 с сохранением полиморфизма на протяжении многих сегментов дерева (насколько это необходимо), сопровождаемого потерей состояния 0 или 1, где необходимо. Программа пытается минимизировать общее число полиморфных признаков, где каждое полиморфное состояние считается один раз для каждого сегмента дерева, в котором оно находится. Требования метода по первым четырем пунктам такие же, как в первом случае, и принципиально отличаются в последующих:

5. Сохранение полиморфизма маловероятно, но все же более вероятно, чем прямые изменения, так что легче предположить больше полиморфных состояний, чем даже одно дополнительное прямое изменение.

6. Когда состояние 1 достигнуто, проявление состояния 0 вновь совершенно невероятно, гораздо менее вероятно, чем множественное сохранение полиморфного состояния (полиморфизма).

7. Длины сегментов истинного дерева не настолько неравны, что нам легче предположить сохранение возможности событий, происходящих в обоих из двух длинных сегментов-, чем сохранение одного в коротком сегменте.

Таким образом, первый вариант программы допускает множество реверсий признаков в ходе эволюции и невозможность повторного достижения прогрессивного состояния, а второй отрицает, по сути дела, возможность возврата признака в анцестральное состояние, предполагая сохранение его полиморфности на длительных отрезках.

Программа PENNY находит все наиболее парсимоничные филогении по дискретным признакам, проявляющимся в двух состояниях по критерию Wagner, Camin-Sokal и смешанному критерию парсимонии [10].

Метод парсимонии по алгоритму Camin-Sokal основан на

допущении, что изменения $0 \rightarrow 1$ разрешены, а изменения $0 \leftarrow 1$ нет. Вариант использования алгоритма Wagner позволяет оба типа изменений (это при допущении, что 0 — предковое состояние, хотя программа позволяет переназначить предковое состояние для конкретного признака). Критерием для обоих вариантов служит поиск дерева, которое требует минимального числа изменений.

ТРЕБОВАНИЯ МЕТОДОВ

1. Предковое состояние известно (Camin-Sokal) или неизвестно (Wagner).
2. Различные признаки эволюционируют независимо.
3. Эволюция отдельных линий независима.
4. Изменение $0 \rightarrow 1$ более вероятно, чем обратное (Camin-Sokal), или равновероятно (Wagner).
5. Оба типа изменений априори невероятны сверх эволюционного времени.
6. Другие типы эволюционных событий, так же как и сохранение полиморфизма, гораздо менее вероятны, чем изменение $0 \rightarrow 1$.
7. Скорость эволюции в разных линиях достаточно низка, так что два изменения на протяжении длинного сегмента дерева значительно менее вероятны, чем одно изменение в коротком сегменте.

Для нахождения всех наиболее парсимоничных деревьев в программе использован метод точного поиска, позволяющий обходиться без построения всех возможных вариантов дендрограмм [10]. В отличие от DOLLOP филогении, построенные в программе PENNY, основаны на условии необратимости изменения признака в одном случае (Camin-Sokal) и на равновероятности перехода значения выраженности признака в другом (Wagner).

По завершении работы программы распечатаны наиболее парсимоничные деревья и для каждой дендрограммы приведены данные о том, изменение каких признаков, в каком направлении и на каком участке обуславливают ее топологию.

Таким образом, используемые программы позволяют построить возможные варианты филогении по выбранным признакам в нескольких вариантах алгоритма эволюции этих признаков (морфогенеза).

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ЗУБНЫХ ПРИЗНАКОВ ПОЛЕВОК В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ И В ОНТОГЕНЕЗЕ

Современные представления об эволюции полевок основаны прежде всего на палеонтологических данных по морфологии зубов (время появления и эволюция таких экстерьерных призна-

ков, как окраска, интенсивность обволашенности отдельных участков тела и так далее, не может быть проверено палеонтологическими данными). Поэтому вначале во всех вариантах работы программ построены дендрограммы только по зубным признакам. В дальнейшем при обсуждении филогении, построенных по разным алгоритмам, мы будем исходить из логичности эволюции в этих деревьях зубных признаков с учетом палеонтологической летописи.

Для аргументации предложенных ниже вариантов филогении признаков необходимо дать краткую характеристику палеонтологических данных и закономерностей их проявления в обсуждаемых таксонах.

В качестве предковой формы полевок в работе рассматривается гипотетическая корнезубая форма с бугорчатой жевательной поверхностью. В качестве предка современных *Clethrionomys* и *Alticola* рассматриваются ископаемые *Pliomys* — бесцементные корнезубые полевки. Собственно говоря, временем появления этих родов считают появление незначительных отложений наружного цемента во входящих углах плиомисных зубов. В дальнейшем шло увеличение количества цемента во входящих углах. Развитие гипсодонтности у разных видов шло несколько по-разному. Уже в раннем плейстоцене предковая форма красно-серой полевки была более гипсодонтной, чем *Cl. ex. gr. glareolus-rutilus* [1]. К концу среднего плейстоцена она уже практически обрела характеристики, сопоставимые с современной красно-серой полевкой. В целом для этого рода можно сказать, что в линии *Cl. rufocanus* шли процессы увеличения гипсодонтности за счет отодвигания на более поздние онтогенетические стадии времени образования корней, увеличения количества наружного цемента во входящих углах и усложнения рисунка жевательной поверхности зубов путем замыкания эмалевых петель, а на *M₁* усложнения параконидного отдела. Для полевок *Cl. ex. gr. rutilus-glareolus* эти процессы менее выражены (кроме, пожалуй, увеличения количества цемента во входящих углах). Род *Alticola* появляется в среднем плейстоцене [6], и остается неясным, принадлежали ли его предковые корнезубые формы роду *Clethrionomys* или *Pliomys*. Возможно несколько вариантов толкования их происхождения. Они могли отделиться от ранних малоцементных *Clethrionomys* или выделились в качестве самостоятельной ветви еще на уровне *Pliomys*, и на корнезубой стадии их эволюции у них начал откладываться наружный цемент. Некоторые морфологические различия зубов подрода *Aschizomys* от других позволяют предложить возможные разные пути возникновения. В частности, это касается широкого дентинового слияния передней непарной петли *M²* с последующими элементами зуба. На этот признак внимание автора обратил А. К. Агаджанян, считающий, что в данном случае мы имеем принципиально разные пути эволю-

ции зуба (устное сообщение). Речь идет о том, что ширина дентинового слияния в этом месте во многом определяется тем, как предковая форма прошла стадию марки на этом месте. Если усложнение жевательной поверхности и переход к гипсодонтности начались по пути отодвигания стадии замыкания марки в онтогенезе, то на этом месте изначально должен быть сформирован глубокий входящий угол; если же образование марки проходило на ранних стадиях онтогенеза и в ходе эволюции весь процесс развития марки просто отодвигался на более ранние онтогенетические стадии, то после ее стирания должно оставаться широкое дентиновое слияние, что мы наблюдаем в под родах *Alticola* и *Platicranius*. Кроме того, следует сказать, что если морфотипическая изменчивость рисунка жевательной поверхности коренных зубов *A. macrotis* сопоставима с морфотипической изменчивостью полевок рода *Clethrionomys*, то для *A. argentatus* характерны гораздо более сложные морфотипы.

Dicrostonyxiny, судя по всему, очень рано отделились от общего ствола развития полевок и уже в позднем плицене обладали рядом прогрессивных характеристик зубных признаков, большая часть которых характерна только для этой трибы. Уже в то время они были бескорнезубыми, а по степени усложненности рисунка жевательной поверхности и дифференциации эмали превосходили и некоторые современные формы полевок. Предковая корнезубая форма копытных леммингов в настоящее время неизвестна; копытные лемминги имеют бескорневые, бесцементные зубы с резко дифференцированной эмалью, а по количеству режущих эмалевых краев превосходят практически всех полевок.

Поскольку выраженность многих признаков в разных таксонах часто обусловлена возрастными изменениями, рассмотрим на примере *M* развитие интересующих нас признаков в онтогенезе. Зуб корнезубой полевки сначала закладывается как бугорчатозубый: верхняя часть коронки с двумя рядами бугорков (как у зубов хомяков). При прорезывании зуба эти бугорки стачиваются, образуя жевательную поверхность с довольно сложным рисунком (из-за ювенильной складчатости), но с широко слитыми дентиновыми полями. Отложений цемента во входящих углах на этой стадии еще нет. Перед замыканием нижней части конидов (еще на стадии бескорнезубости) начинается формирование отложений наружного цемента во входящих углах. Дентиновые поля на этой стадии, как правило, слиты больше, чем у взрослых особей, но количество входящих и выходящих углов уже в пределах видовой изменчивости для взрослых особей. На стадии сформированных корней идет процесс изоляции дентиновых полей и дальнейшее увеличение наружного цемента во входящих углах. На сильно стертой коронке проявляются архаичные признаки: параконидный отдел более упрощенной формы, чем у более молодых особей,

появляются вновь широкие дентиновые слияния между другими элементами зуба.

При анализе эволюции зубов полевок на ископаемом материале видно, что процесс гипсодонтности в обратной зависимости от онтогенетических изменений. Каждая последующая эволюционная стадия исключала последнюю онтогенетическую стадию предковой формы. Процесс усложнения рисунка жевательной поверхности шел, вероятно, независимо, и в качестве его резерва можно рассматривать ювенильную складчатость зуба. Сопоставляя онтогенез зуба с палеонтологическими данными по эволюции отдельных форм, можно сказать, что эволюция зубов полевок шла по типу «ювенилизации онтогенеза», т. е. бугорчатозубая стадия отодвигается на самые ранние онтогенетические стадии, замедляется переход к образованию корней вплоть до полного их необразования.

ВЫБРАННЫЕ ПРИЗНАКИ И ИХ ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ОБРАБОТКА

Большие затруднения обычно вызывают проблемы формализации морфологических признаков и выбора метрики расчета дистанций для построения дендрограмм, наиболее адекватно отражающей действительную филогению таксонов. При использовании данных ДНК-ДНК-гибридизации эти проблемы снимаются, поскольку величина, характеризующая сходство (различие) исследуемых форм, получается в результате эксперимента. Для морфологических признаков эти проблемы остаются, особенно при использовании одновременно метрических и качественных признаков. Ранее, при построении дендрограммы по комплексу определительных морфологических признаков некоторых подродов подсемейства *Microtinae*, мы использовали балльную оценку степени выраженности признака от 0 до 9 баллов [2, 3]. Но в этом случае остается открытым вопрос о корректности одномасштабной балльной оценки разнокачественных признаков. Поэтому, на наш взгляд, предпочтительней выбор дискретных признаков, проявляющихся в нескольких состояниях (желательно в двух).

Выбранные признаки подразделяются на экстерьерные (1), описывающие особенности внешнего вида (они в свою очередь могут быть разделены на признаки окраски, особенностей разных частей тела и признаки, характеризующие пропорции); признаки черепа и скелета (2) (в данном случае мы вынуждены ограничиться лишь немногими черепными признаками); признаки зубов (3), описывающие рельеф жевательной поверхности, высоту коронки зуба, выраженность корней, выраженность дентиновых траков, толщину и структуру эмали.

Большинство из них не могут быть описаны только двумя состояниями. Программа FACTOR в пакете PHYLIP позволяет выразить дискретные состояния признака, проявляющегося в нескольких состояниях в бинарной форме (0 и 1). Мы посчитали возможным отнести к категории «дискретных состояний» крайние значения и наиболее часто встречающиеся варианты проявления признака в ряду непрерывной изменчивости его выраженности.

Процедура перевода более чем двух состояний признака в бинарную форму означает, собственно говоря, создание матрицы новых признаков (факторов), отличающихся по количеству от исходной, так как каждый признак для каждого вида выражается количеством факторов в состоянии 0 или 1, исходя из всех возможных состояний признака. Для этого требуются указания соседних состояний выраженности признаков. Кроме того, для ряда ниже обсуждающихся программ необходимо указание анцестрального состояния признака. Именно на этом этапе вносится наибольший элемент субъективности, так как чаще всего оценка взаимосвязи состояний выраженности признака зависит только от личного видения исследователя. Поэтому мы считаем необходимым более детально остановиться на описании выбранных признаков.

Источниками для описания признаков послужили классические работы по системе полевок [6, 7], а при выборе признаков зубов (наряду с вышеупомянутыми работами) использованы данные [11] и опыт работы автора этой статьи [1, 9].

Экстерьерные признаки

Признаки разных частей тела

1—длина хвоста. Для обсуждающихся видов полевок этот признак описывается терминами «незаметен» — А (род *Dicrostonyx*), «меньше одной трети длины тела» — В (*Mesocricetus auratus*), «около одной трети длины туловища» — С (*Clethrionomys rutilus*, *Ct. rufocanus*, *Alticola macrotis lemminus*), «до половины и больше длины тела» — D (*Cl. glareolus*, *A. argentatus*). Из всех возможных вариантов мы остановились на $D \rightarrow C \rightarrow B \rightarrow A$, исходя из того, что длинный хвост более архаичный признак, и у предковой формы как хомяков, так и полевок, логичней предположить длинный хвост, который укорачивался в процессе эволюции в отдельных таксонах, чем вторичное увеличение длины хвоста у отдельных представителей;

2 — выраженность ушной раковины. В данном случае этот признак реализуется только в двух состояниях: «хорошо выражена» — А (все кроме копытного лемминга) и «не видна из шерсти» — В (*Dicrostonyx torquatus*). В качестве исходного рассматривается состояние А;

3 — выраженность первого пальца передней лапы: «есть, хорошо развит» — А (*Mesocricetus*, *Dicrostonyx*), «маленький, уплощенный закругленный» — В (род *Clethrionomys*), «зачаточный уплощенный» — С (род *Alticola*). Исходя из общих соображений, в качестве исходного в данном случае следует рассматривать состояние А, а состояние С производное от В;

4 — выраженность когтя первого переднего пальца: «хорошо выражен» — А (*Dicrostonyx*), «может отсутствовать» — В (*Clethrionomys*, *Mesocricetus*), «отсутствует» — С (*Alticola*). По аналогии с предыдущим в данном случае выбрана последовательность от максимального проявления признака к минимальному;

5 — длина когтей средних пальцев передней лапы. В данном случае признак имеет только два значения: «больше длины пальцев» — А (*Dicrostonyx*), «меньше длины пальцев» — В (все остальные);

6 — когти третьего и четвертого пальцев зимой срстаются и раздваиваются, образуя «копытце», — В (*Dicrostonyx*), когти не срстаются — А (все остальные);

7 — обволошенность подошвы: «покрыта шерстью только пятка» — А (все, кроме копытного лемминга), «шерстью покрыта вся подошва» — В (*Dicrostonyx*);

8 — мозолей на подошве не заметно — В (*Dicrostonyx*), мозоли на подошве есть — А (все остальные);

9 — обволошенность хвоста: хвост покрыт относительно редким волосяным покровом — А (*Cl. glareolus*). Хвост покрыт густым волосяным покровом — В (все остальные);

10 — концевые волосы хвоста образуют кисточку — А (*Cl. rutilus*), кисточка на конце хвоста не выражена — В (все остальные).

Окраска шкуры животного

11 — сезонный диморфизм: «не проявляется» — А (*Mesocricetus auratus*), «слабо выражен» — В (род *Clethrionomys*, *A. argentatus*), «ярко выражен» — С (*D. torquatus*, *A. m. lemminus*);

12 — окраска спины и боков: «спина и бока одинакового цвета» — А (*M. auratus*, род *Alticola*), «окраска спины заходит на бока, переход плавный» — В (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*, *D. torquatus*), «окраска спины не заходит за бока» — С (*Cl. rufocanus*). В этом случае мы выбрали следующую последовательность: $A \rightarrow B \rightarrow C$;

13 — наличие полосы на спине. Полоса на спине есть — А (*D. torquatus*), полоса на спине отсутствует — В (все остальные);

14 — окраска хвоста «однотонная» — А (*A. argentatus*), «слабо двуцветная» — В (*M. auratus*, *D. torquatus*, *Cl. rutilus*, *A. m. lemminus*), «резко двуцветная» — С (*Cl. glareolus*, *Cl.*

rufocanus). В этом случае мы довольно произвольно выбрали последовательность $A \rightarrow B \rightarrow C$;

15 —пятно на груди: «может быть» — А (*M. auratus*), «не бывает» — В (все остальные);

16 —пятна на боках: «могут быть» — А (*M. auratus*), «не бывает» — В (все остальные);

17 — темная поперечная полоса на шее: «есть» — А (*D. torquatus*), «нет» — В (все остальные);

18 —пятна на других частях тела: «могут быть» — А (*M. auratus*, *D. torquatus*), «не выражены» — В (все остальные).

Признаки черепа

19 —заглазничные отростки: «отсутствуют» — А (*M. auratus*), «выражены слабо» — В (род *Aiticola*, *Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), «выражены хорошо» — С (*Cl. rufocanus*) «развиты очень сильно» — D (*D. torquatus*). И в этом случае мы выбрали последовательность от наименьшего появления пиявки к наибольшему: $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$, хотя, учитывая то, что признак мог формироваться параллельно в ветви *Clethrionomyini* *Dicrostonyxini*, возможна последовательность $D \leftarrow A \rightarrow B \rightarrow C$;

20 —межглазничное пространство: «с раздваивающимся гребнем» — А (*M. auratus*), «два слабо выраженных валика» — В (род *Alticola*, *Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), «хорошо выраженные валики» — С (*Cl. rufocanus*), «ярко выраженные валики» — D (*D. torquatus*). Как и в случае с предыдущим признаком, наиболее вероятны два варианта: $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$ и $D \leftarrow A \rightarrow B \rightarrow C$. В работе использован первый вариант;

21 — костное небо. По совокупности признаков, описывающих костное небо, среди рассматриваемых видов можно выделить три типа строения костного неба: «крицетусный» — А (*M. auratus*), «лемминговый» — В (*D. torquatus*), «клетриономисный» — С (роды *Alticola* и *Clethrionomys*). Наиболее вероятная связь между признаками в данном случае $B \leftarrow A \rightarrow C$.

Признаки зубной системы

22 — зубы бугорчатые — А (*M. auratus*), зубы призматические — В (все остальные);

23 — зубы с корнями, коронка зуба низкая, корни закладываются рано — А (*M. auratus*), коронка зуба высокая, корни закладываются примерно в возрасте трех месяцев — В (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), корни закладываются позже — С (*Cl. rufocanus*), зубы без корней — D (*D. torquatus*, род *Alticola*). По палеонтологическим данным, предковая форма копытных леммингов была бескорнезубой уже около двух миллионов лет тому назад, а род *Alticola* перешел на эту эволюционную стадию где-то на рубеже ранне-среднего плейстоцена. Но поскольку

формуальное проявление признака одинаковое у тех и у других, то проявление признака рассматривалось в последовательности $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$;

24 —отложения наружного цемента во входящих углах. Наружный цемент не откладывается — А (*M. auratus*, *D. torquatus*), наружный цемент заполняет существенно меньше половины входящего угла — В (*A. argentatus*). Наружный цемент заполняет входящие углы примерно до половины — С (*A. m. lemminus*, *Cl. glareolus*), наружный цемент заполняет входящие углы больше чем до половины — D (*Cl. rutilus*, *Cl. rufocanus*). Выраженность признака рассматривалась в последовательности $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$;

25 — время достижения дентиновых траков $M \setminus$ жевательной поверхности зуба в онтогенезе зуба. Дентиновые траки на коронке не выражены — А (*M. auratus*), дентиновые траки есть и достигают жевательной поверхности зуба после или во время закладки корней — В (*Cl. rutilus*, *Cl. glareolus*), дентиновые траки доходят до жевательной поверхности до закладки корней — С (*Cl. rufocanus*), корни не закладываются, дентиновые траки не сразу доходят до жевательной поверхности — D (род *Aiticola*). Дентиновые траки практически сразу доходят до жевательной поверхности зуба — E (*D. torquatus*). Зная раннее отделение копытных леммингов от клетриономиин, мы сочли возможным расположить признаки в следующей последовательности: $E \leftarrow A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$, хотя исходя из формальных соображений стадия E должна быть после D;

26 — положение траков на коронке $M \setminus$. Траки не развиты на всех конидах зуба — А (*M. auratus*), траки развиты на передней и задней непарных дентиновых призмах — В (роды *Clethrionomys* и *Alticola*). Траки развиты на всех конидах — С (*D. torquatus*). Поскольку расположение траков на коронке, время их появления как в онтогенезе, так и в эволюционном масштабе у копытных леммингов и клетриономиин различно, мы предлагаем схему $C \leftarrow A \rightarrow B$, хотя по выраженности признака следовало бы остановиться на схеме $A \rightarrow B \rightarrow C$;

27 — возрастные изменения рисунка жевательной поверхности. Хорошо выражены, за счет стачивания бугорков — А (*M. auratus*), хорошо выражен, при стачивании коронки меняются величина входящих углов и степень слияния дентиновых призм — В (род *Clethrionomys*, *A. m. lemminus*), слабо заметны — С (*A. argentatus*), не заметны — D (*D. torquatus*). Исходя из палеонтологических данных и предполагаемых филетических связей мы остановились на схеме $D \leftarrow A \rightarrow B \rightarrow C$, хотя по степени выраженности признака следовало бы выбрать схему $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$;

28 — толщина эмали на стенках конидов не дифференцирована по толщине — А (*M. auratus*), слабо дифференцирована по мимомисному типу (более тонкая — передняя эмалевая стен-

выми полями основных треугольников от узла 1 до узла 2, далее в ветви 2 — *D. torquatus* переход к бескорнезубому состоянию и полностью изолированным дентиновым полям, а от узла 3 и дальше эти признаки распределены в соответствии с филогенией признаков, приведенных выше. Между узлами ветвления 2 и 3 предполагаются полиморфное состояние признака количества цемента во входящих углах и слияние передней непарной петли M^3 с последующей.

Дендрограмма 2 построена с теми же допущениями и, кроме того, от узла 3 до узла 4 полиморфными считаются слияние дентиновых полей параконида, а также дентиновых полей основных треугольников. Поскольку признаки, описывающие величину дентиновых слияний, являются одним из показателей сложности рисунка жевательной поверхности, то из этого следует, что у предковых форм полиморфизм включал в себя и более прогрессивные (сложные) морфотипы по сравнению с современным обликом зуба взрослого животного. Палеонтологическими данными это не подтверждено.

Дендрограмма 3 предполагает те же признаки в полиморфном состоянии, что и в предыдущих дендрограммах для отрезка 1—2. На отрезке между узлами 2—3 к ним добавляется время достижения траком жевательной поверхности слияния элементов параконидного отдела и слияния основных треугольников. От узла 3 до узла 4 в полиморфное состояние переходит один из признаков обилия цемента во входящих углах. В данном случае нельзя принять этот вариант из-за того, что недопустимо понятие полиморфности признака времени достижения трака жевательной поверхности.

На дендрограмме 5 полиморфизм предполагается между узлами 1 и 2 для выраженности корней и слияния дентиновых полей параконида с дентиновыми полями основных треугольников, от узла 2 до узла 3 полиморфным рассматривается время прохождения трака до жевательной поверхности, как и в дендрограмме 3, что не совсем согласуется с представлениями, основанными на палеонтологических данных. И на отрезке между узлами 3 и 4 полиморфным рассматривается количество цемента во входящих углах.

Использование в качестве исходных данных зубных признаков (вместе с черепными и экстерьерными) в режиме допущения сохранения полиморфизма в программе DOLLOP дало два наиболее парсимоничных дерева, по топологии соответствующие 2 и 3 (см. схему). Дендрограмма 2 в этом случае построена при условии полиморфности признаков, сформированное™ корней между узлами 1—2—3—4 и полиморфного состояния признаков обилия отложений цемента во входящих углах на отрезках 2—3—4 и 2—3—5. Кроме того, предполагается полиморфизм признака слияния передней непарной петли M^3 от узла 2 до узла 6. В дендрограмме, топологически соот-

ветствующей дендрограмме 3, сохраняется допущение о полиморфности признаков сформированности корней и слияния передней непарной петли M^3 . Вместо признаков обилия цемента во входящих углах в качестве полиморфных рассматриваются слияние элементов параконидного отдела и слияние дентиновых полей основных треугольников, а также время достижения трака жевательной поверхности в онтогенезе. Подобный вариант, как уже отмечалось, подразумевает наличие у предковых форм в узлах ветвления более сложных вариантов, чем у типичных для современных лесных полевок. Подобное допущение (по отношению к признаку времени достижения трака жевательной поверхности) противоречит палеонтологическим данным.

Использование в программе PENNY алгоритма однозначного перехода от 0 к 1 без возможности реверсии или сохранения полиморфности признака дало по одному наиболее парсимоничному дереву и в случае использования только зубных признаков (дендрограмма 7), и при использовании всех признаков (дендрограмма 8). С точки зрения эволюции зубных признаков оба дерева не противоречат палеонтологическим данным. Обращает на себя внимание существенное отличие топологии полученных дендрограмм. Дендрограмма, полученная только на основании зубных признаков, совпадает по топологии с дендрограммами по зубным признакам при допущении возможности сохранения полиморфного состояния признака и при возможности равновероятного перехода к 0 или к 1. Дендрограмма 8, при получении которой использовались все признаки, принципиально отличается от всех остальных положением ветви *Cl. rufocanus*. Объясняется это тем, что в данном случае красно-серая полевка оказалась гораздо более похожей на красную по признакам хвоста и отложению цемента во входящих углах. Возможно, существенное изменение топологии дерева вызвано неправомерностью применения к большинству экстерьерных признаков алгоритма обязательного однонаправленного перехода. Как видно из дендрограмм 2 и 3, при использовании алгоритма возможности сохранения полиморфного состояния признака топологии дерева, полученного только на основании зубных признаков, не отличается от дендрограммы, построенной по всем признакам (это относится и к дендрограммам, построенным с допущением равновероятного перехода). По алгоритму равновероятного перехода выраженности признака в состоянии 0 или 1 построено семь наиболее парсимоничных деревьев. Дендрограммы 3—5 не соответствуют палеонтологическим данным, так как предполагают эволюцию зуба полевок от бескорнезубого нецементного к корнезубому с отложением цемента во входящих углах. В дендрограмме 7 подразумевается возможность равновероятного перехода на отрезке от узла 2 до узла 5 признака количества цемента во входящих

углах, а для признаков, описывающих слияние дентиновых полей параконида и слияние основных дентиновых треугольников и параконидного отдела с нижележащими элементами на отрезке от узла 3 до узла 6. В принципе это не противоречит эмпирическим данным. Дендрограмма 6 предполагает сохранение возможности равновероятного перехода для всех признаков, описывающих степень слияния дентиновых полей жевательной поверхности, а уменьшение количества цемента во входящих углах зуба рода *Alticola* как реверсию. Дендрограмма 2 по этому алгоритму предполагает сохранение равновероятного перехода для интервала между узлами 1—2. Для признаков, описывающих варианты слияния дентинового поля параконидного отдела с другими дентиновыми полями,— от узла 1 до узла 3 и частично до узла 6. Для признаков, описывающих количество цемента во входящих углах, от узла 2 до узла 3 и частично до узла 4. И для выраженности дентиновых слияний параконидного отдела и слияний основных дентиновых треугольников— от узла 3 до узла 6. Дендрограмма 1 предполагает сохранение равновероятного перехода для признаков корнезубности от узла 1 до узла 3 и частично до узла 4. Для признаков слияния дентинового поля параконида с другими элементами зуба — от узла 1 до узла 3 и частично до узла 4. Для признака слияния 'передней непарной петли—от узла 2 до узла 4. И для признака времени дохождения дентинового трака до жевательной поверхности — от узла 3 до узла 6.

Дендрограммы, построенные по всем признакам по этому алгоритму (2, 3, 6, 7), по топологии и характеру изменений признаков совпадают с дендрограммами, построенными с использованием только зубных признаков.

Большинство признаков, для которых требуется предположение полиморфности или равновероятного перехода в полученных дендрограммах, изменяются в онтогенезе корнезубных полевок. На наш взгляд, с учетом особенностей соотношения онтогенеза зуба с эволюцией возрастные изменения признаков зубов в данном случае можно рассматривать как полиморфизм.

Ни одна из полученных дендрограмм не соответствует по топологии молекулярной филогении, полученной по данным ДНК-ДНК-гибридизации [5]. В качестве возможных вариантов филогении указанных форм по морфологическим признакам могут рассматриваться дендрограммы 1 (все три алгоритма только по зубным признакам), 2 (алгоритм сохранения полиморфизма и равновероятного перехода по признакам не только зубов, но и всех остальных), 6 и 7 (алгоритм равновероятного перехода).

Использованные в данной работе зубные признаки позволяют рассматривать выбранные виды как надвидовые категории. Все признаки конкретизированы до подродового уровня. Например, не введены признаки, отличающие *Cl. rufocanus* от

Cl. slkotanensis, не заданы признаки, отличающие *D. torquatus* от других видов этого рода, и т. д. Для того чтобы говорить конкретно о видовом уровне, необходимо было бы включать в анализ все виды, входящие в рассматриваемые рода. Возможно, это — одно из вероятных объяснений несовпадения топологии деревьев, построенных по данным ДНК-ДНК-гибридизации и морфологическим признакам.

Общими чертами филогении, построенных на основании морфологических данных и молекулярной филогении по данным ДНК-ДНК-гибридизации, являются отделение копытных леммингов в самостоятельную ветвь сразу за внешней группой и положение *Cl. rufocanus* по отношению к *A. macrotis* (вплоть до выделения их также в самостоятельную ветвь) (дендрограмма /). Это, возможно, служит подтверждением большей степени родства этих двух видов, чем считалось до недавнего времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бородин А. В. История полевок рода *Clethrionomys* Западно-Сибирской низменности//Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 21—32.
2. Бородин А. В., Рыбников Д. Е. Оценка морфологических и молекулярных дистанций на примере грызунов подсемейства полевок // Проблемы макроэволюции. М., 1988. С. 34.
3. Бородин А. В., Рыбников Д. Е. Исследование молекулярных и морфологических характеристик для построения классификационных схем на примере некоторых хомякообразных//Млекопитающие в экосистемах. Свердловск, 1990. С. 5—6.
4. Галкина Л. И., Епифанцева Л. Ю. Новый вид горной полевки из Забайкалья (Rodentia, Cricetidae) //Вестник зоологии. 1988. № 2. С. 30—33.
5. Гилева Э. А., Рыбников Д. Е., Мирошников Г. П. ДНК-ДНК-гибридизация и филогенетические отношения в двух родах полевок, *Alticola* и *Clethrionomys* (Microtinae: Rodentia).//Доклады АН СССР. М., 1990. Т. 311, № 2. С. 477—480.
6. Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977 (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8).
7. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7.
8. Павлинов И. Я. Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во МГУ, 1987.
9. Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986.
10. Feil'senstein J. PHYLIP 3.2 Manual. University of California Herbarium, Berkeley, California. 1989.
11. Konigswald W. Von Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren Arvocolidae (Rodentia) //Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1980. N 539. S. 1—129.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ
И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ



ЕКАТЕРИНБУРГ
«НАУКА»
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992