

Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes)

(Представлено академиком НАН України В. А. Топачевским)

*The research of polytypic supraspecies systems, that are represented by a rows of phylogenetically closed and morphologically alike species or sibling-species, was carried out using the one-dimensional row of Sylvaemus. Analysis of metric characters (as body as skull ones) allows one to define some regularities in growth of general sizes and some other features, among them there is the alternative growth of cerebral and rostral parts of skull. A complete correspondence was established between the ontogenetic stages of a big long-growing species (*S. tauricus*) and the adult morphotypes of smaller species of the same group (*uralensis*, *arianus*, *sylvaticus*) in both skull and body sizes and proportions. The obtained data prove the formation of morphological differences between the closed species by the way of fixation of different ontogenetic stages in a definitive state. An accumulation of interspecies differences in this way is evolutionary favourable, and it takes place on the basis of the inheriting of common morphogenetic regularities in the groups of related taxa, that have achieved the status of genetically self-contained systems.*

Ріст і диференціація є базовими ознаками живого: для всіх організмів властива зміна їх розмірів в онтогенезі; невід'ємною їх особливістю є індивідуальна і географічна мінливість, які формуються на основі змін ростових процесів; закономірною є диференціація видів за розмірною компонентою [1, 2]. Унікальний матеріал для розуміння механізмів ініціації та шляхів формування морфологічних відмінностей між видами дають полівидові системи, представлені морфологічно близькими видами, особливо поширеними серед мікромамалій [3].

У низці детально досліджених таксономічних систем близькі види утворюють одновимірні морфологічні ряди, члени яких відрізняються в основному за розмірами тіла і розмірно-залежними пропорціями [4–7]. Одним з них є надвидовий комплекс *Sylvaemus*, представлений континуальним морфологічним рядом із 7–8 видів, від дрібних тьмяно забарвлених короткохвостих *S. uralensis* до великих яскраво забарвлених жовтогрудих довгохвостих *S. tauricus* [8]. Такі морфологічні ряди подібні до рядів індивідуальної вікової мінливості [6], на основі чого сформульовано робочу гіпотезу про відповідність одновимірних морфологічних рядів подібності до онтогенетичних стадій розвитку найбільшого з видів (рис. 1). Отже, дослідження присвячено вивченню вікової мінливості та її ролі у формуванні морфологічних відмінностей між близькими видами.

Матеріал і методика. За модельний об'єкт обрано *Sylvaemus tauricus* Pallas – найбільший вид описаного раніше одновимірного ряду "лісових мишей" [6, 8], що має, відповідно, найдовший онтогенез з найвиразнішим рядом вікових стадій. Вибір пов'язаний також із тим, що обрана для аналізу вибірка раніше використана як модель для опису вікових груп у гризунів [9]¹. Для аналізу відібрано 57 цілих різнорозмірних черепів, віднесених до 5 вікових груп — *juvenilis*, *subadultus*, *adultus-1*, *adultus-2* та *senex*. Усі зразки описано за схемою із 18 метричних ознак — 4 екстер'єрних та 14 краніальних [10], серед яких – 2 загальних виміри черепа, 5 вимірів мозкової капсули та 7 — рострального відділу (табл. 1). Відмінності груп оцінено

¹ Колектор цієї серії – С. Варшавський (Берлін-Бух, 1945), колекція Національного науково-природничого музею. Вибірку доповнено зразками *S. tauricus* із заходу України (та сама колекція).

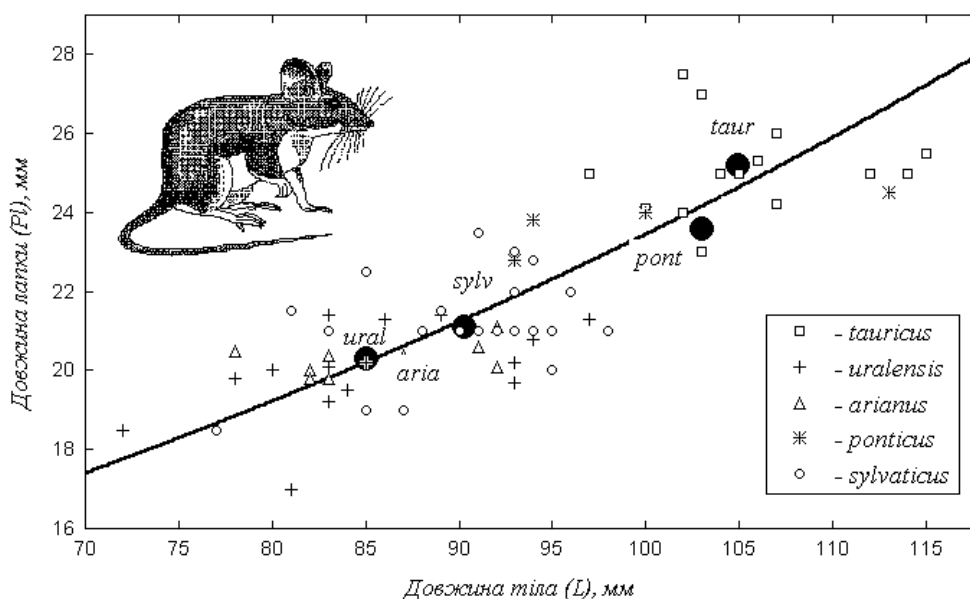


Рис. 1. Морфологічний ряд близьких видів, сформований у просторі розподілу двох екстер'єрних ознак, які традиційно використовують для діагностики видів *Sylvaemus*

через коефіцієнт дивергенції [11], розрахований як відношення різниці середніх значень до стандартного відхилення: $CD = 2(X_1 - X_2) / \sigma_1 + \sigma_2$, що дозволяє кількісно (в сигмах) оцінити ступінь гіатусу між вибірками².

Таблиця 1. Порівняння метричних ознак у вікових групах *S. tauricus* (виділено $CD > 1,5$)

Промір	juv (n = 8)	CD	sad (n = 10)	CD	ad-1 (n = 14)	CD	ad-2 (n = 17)	CD	sen (n = 8)	Середнє
Екстер'єрні виміри										
L	80,5±6,2	1,9	90,3±4,2	2,2	104,2±8,7	1,3	111,7±2,7	3,1	119,7±2,5	2,1
Ca	72,8±6,4	2,0	86,3±7,2	1,2	96,2±9,5	0,5	99,7±4,9	2,2	109,3±4,0	1,5
Pl	21,4±1,3	0,3	21,7±0,6	1,9	23,0±0,8	0,8	23,6±0,7	0,7	24,3±1,2	0,9
Au	15,9±0,3	-0,6	15,6±0,7	1,4	16,9±1,1	0,5	17,3±0,5	1,4	18,2±0,8	1,0
Череп загалом										
CBL	20,1±0,7	2,9	22,4±0,9	1,5	23,7±0,8	1,5	25,0±0,9	2,5	26,4±0,2	2,1
ZYG	10,0±0,2	2,4	11,3±0,9	1,1	12,1±0,6	1,1	12,7±0,5	2,2	13,9±0,6	1,7
Мозкова капсула										
BKB	10,2±0,2	2,0	10,8±0,4	1,3	11,2±0,2	0,9	11,5±0,5	2,0	12,1±0,1	1,6
HKB	8,6±0,3	2,4	9,2±0,2	0,8	9,4±0,3	0,7	9,6±0,3	0,8	9,8±0,2	1,2
IOR	4,1±0,1	0,7	4,2±0,2	1,0	4,4±0,2	0,0	4,4±0,1	0,0	4,4±0,1	0,4
BOC	5,8±0,2	1,2	6,1±0,3	0,0	6,1±0,3	0,7	6,3±0,3	1,5	6,6±0,1	0,9
LBU	4,8±0,1	1,5	5,1±0,3	0,8	5,3±0,2	0,3	5,4±0,5	0,6	5,6±0,1	0,8
Ростральний відділ										
HRO	5,3±0,1	2,5	5,8±0,3	0,9	6,1±0,4	0,4	6,3±0,6	1,7	6,9±0,1	1,4
M13	4,0±0,1	2,0	4,2±0,1	0,0	4,2±0,1	0,0	4,2±0,1	0,7	4,3±0,2	0,7
M11	5,1±0,3	0,4	5,2±0,2	1,3	5,4±0,1	0,0	5,4±0,1	3,0	5,7±0,1	1,2
DIA	6,3±1,2	0,3	6,0±0,6	1,5	6,6±0,2	3,0	7,2±0,2	1,6	7,6±0,3	1,6
LNA	8,4±1,1	0,9	9,1±0,5	1,8	9,8±0,3	1,4	10,3±0,4	1,1	10,7±0,3	1,3
LFI	4,7±0,6	0,6	4,9±0,1	3,3	5,4±0,2	1,0	5,6±0,2	0,3	5,5±0,4	1,3
BFI	1,7±0,1	1,0	1,8±0,1	0,0	1,8±0,1	1,0	1,9±0,1	1,0	2,0±0,1	0,8

² За нормального розподілу і відсутності трансгресії показник дивергенції сягає $CD \geq 6 \sigma$. Майр вважає істотними відмінності між близькими формами вже на рівні $CD = 1,28$ [11], що, однак, є малим навіть для провідних ознак у видів-двійників [5 та ін.].

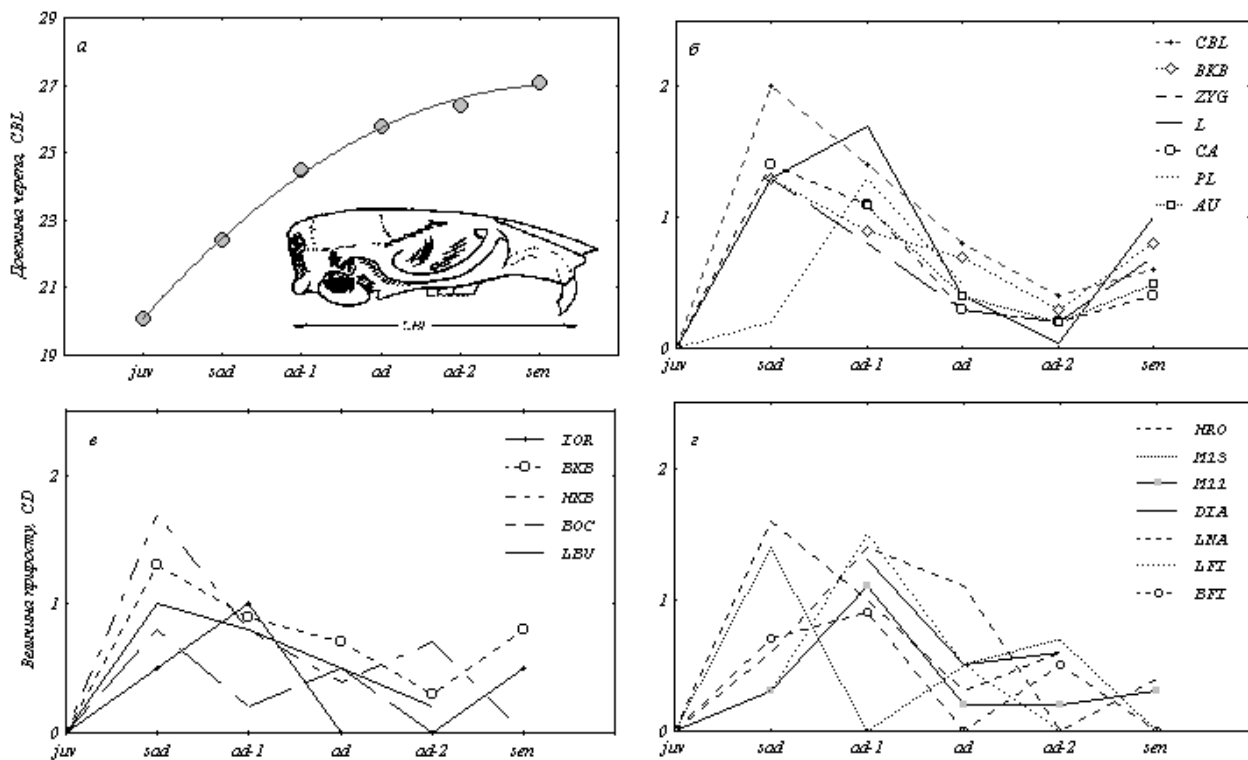


Рис. 2. Вікові зміни метричних ознак у *Sylvaemus tauricus*. а – абсолютний приріст довжини черепа (у мм), б...д – відносний приріст ознак протягом онтогенезу (у σ), зокрема: б – загальні виміри тіла і черепа, в – виміри мозкової капсули, г – ростральний відділ

Мінливість швидкостей росту ознак. Загальною спрямованістю змін, що відбуваються в процесі росту, є поступове збільшення всіх метричних ознак. Зокрема, протягом усього онтогенезу збільшується довжина черепа (рис. 2, а), проте її приріст сповільнюється з віком. Ця закономірність загалом поширюється і на інші ознаки, але є певна специфіка росту окремих частин тіла і черепа, що призводить до зміни не лише розмірів, але й пропорцій тіла і черепа.

Для кожної пари суміжних вікових вибірок (табл. 1) ми розрахували коефіцієнти дивергенції, які за середніми своїми значеннями (останній стовпчик) помітно відрізнялись у різних ознак, а, отже, їх внесок у кінцеву оцінку міжвибіркових відмінностей є різним. Найменше в процесі росту змінюються міжочний проміжок, довжина зубного ряду та слухових барабанів, потилична ширина, довжина плесна і вуха ($CD=0,4-1,0\sigma$), істотно збільшуються з віком вилична ширина і ширина мозкової капсули, висота рострума, довжина діастеми і носових кісток ($1,3-1,7\sigma$); максимально змінюються в процесі росту довжина тіла і черепа ($2,1\sigma$). Розглянемо темпи приросту метричних ознак, проаналізувавши окремо загальні проміри тіла і черепа, виміри мозкового та рострального відділів черепа (рис. 2, б-г).

Загальні виміри тіла й черепа (рис. 2, б) інтенсивно збільшуються до досягнення дорослого стану, потім їх ріст помітно сповільнюється. Довжина хвоста (Ca) збільшується повільніше, інші ознаки (Pl, Au) досягають помітного приросту вже у дорослому віці. Череп збільшується з віком пропорційно як у довжину (CBL), так і в ширину (ZYG, BKB), проте ріст двох його відділів неодноразовий.

Мозковий відділ черепа (рис. 2, в) збільшується з віком пропорційно, і його окремі ознаки помітно прирастають лише на початку постнатального розвитку. Швидше за інші формується міжочний проміжок (IOR), що майже не змінюється у дорослому віці і може розглядатись як базис краніальної архітектури. Подібно, але не так виразно, приростає потилична ширина (BOC). Загалом краніальний відділ росте узгоджено, і відносно швидкий його ріст відбувається у наймолодшому віці³. У подальшому мозкова капсула зберігає незначний загальний ріст, що визначається потовщенням кісток і розвитком площин і гребенів для кріплення м'язів.

Ростральний комплекс (рис. 2, г) на початку розвитку збільшується в ширину і висоту. Так, у підлітковому віці істотно збільшуються ростральна висота (HRO) і ширина різцевих отворів (BFI), що збігається з ростом мозкової капсули. У цей же період закінчується формування зубної системи (зокрема, M³), і довжина зубного ряду у дорослому віці майже не змінюється⁴. Ширина зубних рядів (M11), навпаки, максимально приростає у найстаршій віковій групі. Подібна динаміка росту характерна і для інших ознак, зокрема, довжини носових кісток (LNA) і різцевих отворів (LFI). Відносно рівномірний ріст характерний для діастеми (DIA).

Загальні тенденції онтогенетичних змін. Загалом зміни ознак в онтогенезі полягають у постійному узгодженому збільшенні розмірів тіла і черепа, основний приріст яких припадає на межу підліткової і дорослої стадій. Процес росту йде за рахунок почергового збільшення окремих частин: зокрема, череп збільшується спочатку за рахунок приросту мозкового відділу, а в подальшому — рострального відділу, що призводить до помітних змін у пропорціях. Центром стабільності є межа мозкового і рострального відділів на рівні міжочного проміжку. Аналогічно змінюються і екстер'єрні ознаки: спочатку виразно збільшується довжина хвоста, а вже потім спостерігається приріст інших ознак⁵. Характерними рисами молодих особин є короткі хвіст і вуха, відносно велика округла мозкова коробка без гребенів та дуже короткий рострум; старші особини мають зворотну характеристику.

Порівняння онтогенезу з одновимірним видовим рядом. Аналіз вікових змін метричних ознак показує, що вікові морфологічні ряди у всіх деталях повторюють одновимірний міжвидовий ряд мінливості. Морфологічні типи молодих і дорослих особин збігаються з дрібними і крупними видами роду *Sylvaemus*.

Результати порівнянь свідчать про те, що в процесі росту кожна особина крупнішого виду проходить стадії, аналогічні морфологічним типам суміжних дрібних видів (рис. 3). Зокрема, *S. tauricus* є аналогом сенільного типу, позаяк *S. uralensis* відповідає ювенільному типу. Найбільші відмінності крайових форм цього ряду аналогічні відмінностям вікових груп і полягають у ступені розвитку рострального відділу і виличних дуг, про що свідчить і безпосереднє порівняння контурів черепів *S. tauricus* та *S. uralensis* (див. рис. 3).

У загальному випадку види одновимірного морфологічного ряду є повними онтогенетичними відповідниками один одного. Рідкісні, проте дуже цікаві випадки відхилення метричних ознак від очікуваних значень у деяких форм *Sylvaemus* тільки підтверджують закономірність, оскільки свідчать про зміщення онтогенетичних процесів в ювенільні або сенільні стадії. Такими є відносно дрібна довгохвоста і з коротким ростром *S. arianus*

³ Така динаміка росту нейрокраніуму пояснюється темпами формування мозку, який досягає дефінітивних розмірів вже до початку постнатального періоду онтогенезу.

⁴ У подальшому вимір M13 навіть зменшується з віком у зв'язку зі стиранням зубних коронок.

⁵ Повною мірою це видно на прикладі виду *S. arianus*, який має непропорційно довгий хвіст та короткі вуха, що разом з іншими ознаками свідчить про педоморфоз в його розвитку [8].

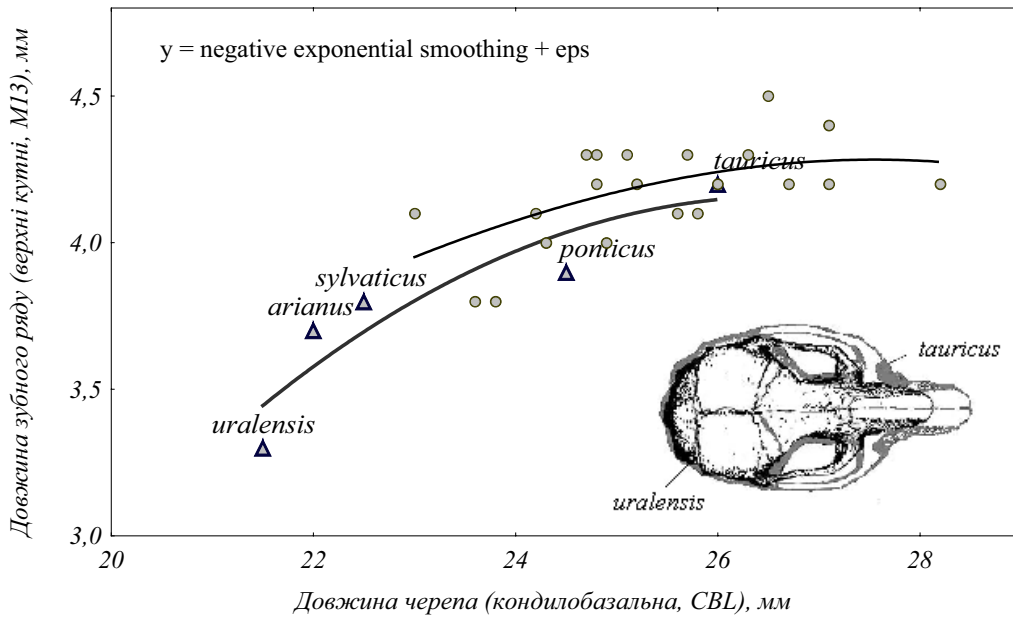


Рис. 3. Вікова мінливість *Sylvaemus tauricus* (найкрупніший вид роду *Sylvaemus*) та середні значення ключових діагностичних ознак у дорослих особин інших видів цього роду. Праворуч — порівняння контурів черепа найменшого (*uralensis*) та найбільшого (*tauricus*) видів як демонстрація внеску вікової мінливості у міжвидові відмінності

як педоморфний варіант групи "*tauricus*" та крупна довгорила *S. alpicola* як ймовірний герантоморфний варіант групи "*sylvaticus*".

Обговорення. Очевидно, що основою формування відмінностей між близькими видами є вікова мінливість та фіксація в дорослому стані різних стадій онтогенетичного розвитку. В постнатальному онтогенезі великого виду повторюється ріст групи загалом, і на ранніх стадіях онтогенезу такий вид буде онтогенетичним відповідником (морфологічною копією) старших вікових стадій дрібнішого виду. В ряду узгодження вікових стадій зі стадіями морфогенетичної зрілості очевидним є їх збіг зі зміщенням на один крок (табл. 2), і найдоросліші *S. uralensis* (найменший вид) виглядають як напівдорослі особини *S. tauricus*.

Цю закономірність підтверджують результати морфологічних порівнянь практично в усіх полівидових комплексах (табл. 3), головні проблеми ревізії яких полягали саме у збігові ознак молодих стадій крупних видів з дорослими стадіями дрібніших видів. Саме такого типу міжвидові відмінності близьких видів встановлено нами для полівидових систем, представлених у надвидах звичайних, чагарникових і водяних норичь, крапчастих ховрахів, лісових і хатніх мишей тощо [5, 6, 8, 10, 12].

Описані закономірності дозволяють впевнено стверджувати про герантоморфоз в еволюції розглянутої групи загалом. Головним вектором історичних змін у лінії розвитку *Sylvaemus* можна вважати поступове збільшення загальних розмірів (філогенетичний ріст),

Таблиця 2. Порівняння стадій морфогенетичної зрілості черепа у різновікових групах трьох видів *Sylvaemus*: дрібного *S. uralensis*, середнього *S. sylvaticus* та великого *S. tauricus*

		Стадія зрілості за морфогенетичною шкалою <i>S. tauricus</i>								
Вікова стадія		juv	<	sad	<	ad-1	<	ad-2	<	sen
Молоді особини	<i>uralensis</i>	<	<i>sylvaticus</i>	<	<i>tauricus</i>					
Дорослі особини		<i>uralensis</i>		<	<i>sylvaticus</i>	<	<i>tauricus</i>			
Старі особини		<i>uralensis</i>			<	<i>sylvaticus</i>	<	<i>tauricus</i>		

Таблиця 3. Вектори морфологічної диференціації за онтогенетичною шкалою у полівидових комплексах східноєвропейських гризунів (вибірково)

Полівидовий комплекс (надвид)	<i>juvenis</i> -тип	<i>senex</i> -тип
<i>Сліпаки великі (Spalax giganteus)</i>	<i>arenarius</i>	<i>giganteus</i>
<i>Миші лісові (Sylvaemus sylvaticus)</i>	<i>uralensis</i>	<i>sylvaticus</i>
<i>Миші жовтогорлі (Sylvaemus flavicollis)</i>	<i>ponticus</i>	<i>tauricus</i>
<i>Миші хатні (Mus musculus)</i>	<i>spicilegus</i>	<i>musculus</i>
<i>Нориці чагарникові (Terricola subterraneus)</i>	<i>subterraneus</i>	<i>taticus</i>
<i>Нориці польові (Microtus arvalis)</i>	<i>rossiaemeridionalis</i>	<i>arvalis</i>
<i>Нориці водяні (Arvicola amphibius)</i>	<i>scherman</i>	<i>amphibius</i>
<i>Ховрахи кранчасті (Spermophilus suslicus)</i>	<i>odessanus</i>	<i>suslicus</i>

що підтверджують як кладистичні реконструкції [8], так і прямі палеонтологічні дані [13]. Такі морфологічні ряди є прямим підтвердженням існування транзитивних таксономічних систем, описаних для ховрахів [12], і запропоновані тлумачення подібних явищ [5] є однаково ефективними як у рамках концепції філембріогенезу [14], так і в рамках номогенетичної концепції [15].

Формування подібного одновимірного типу морфологічної диференціації можливе, насамперед, при географічній моделі видоутворення, коли великі генетичні системи з суцільною континуальною географічною мінливістю підрозділяються на репродуктивно ізольовані популяції з подальшою незалежною їх еволюцією. Очевидно, що ця незалежність є відносною, що визначається збереженням (успадкуванням) єдиних морфогенетичних систем.

Дійсно, всі проаналізовані нами полівидові комплекси (табл. 3) являють собою філогенетично молоді аловидові пари, диференційні ознаки яких є розмірними або розмірно-залежними і ідентичні до ознак вікових груп. За всіма своїми складовими такий шлях морфологічної еволюції є найпростішим і найдешевшим і не вимагає появи принципово нових механізмів диференціації при переході з внутрішньовидового на надвидовий рівень еволюції. Отже, формування і накопичення відмінностей між близькими видами відбувається переважно за онтогенетичною складовою.

Автори щиро дякують І. Дзевєрину, І. Ємельянову, Д. Іванову, М. Таращук, В. Топачевському та О. Цвєлиху за цікаві дискусії з приводу проблеми, що вивчається, та важливі зауваження при плануванні та інтерпретації результатів цього дослідження.

1. Thompson d'Arcy W. On growth and form. – Cambridge, 1917. – 793 p.
2. Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. – Москва: Наука, 1983. – 172 с.
3. Загороднюк І. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доп. НАН України. – 1998. – N 7. – С. 171–178.
4. Wayne R. K. Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change // Evolution. – 1986. – 40, N 2. – P. 243–261.
5. Загороднюк І. В., Песков В. Н. Политипические группы грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона. – Ужгород, 1993. – С. 63–67.
6. Zagorodniuk I. V. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution // Доп. НАН України. – 1996. – N 12. – С. 166–173.
7. Дзевєрин І. І. Одномерная схема фенетического разнообразия ночниц Палеарктики // Изв. РАН. Сер. биол. – 1998. – N 2. – С. 258–265.
8. Загороднюк І. В., Боекорсов Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* // Вестн. зоологии. – 1997. – 31, N 5-6. – С. 37–56.

-
9. Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов // Фауна и экология грызунов. – Москва: Изд-во АН СССР, 1948. – Вып. 3. – С. 179–189.
 10. Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестн. зоологии. – 1993. – 27, N 3. – С. 41–49.
 11. Майр Э. Принципы зоологической систематики. – Москва: Мир, 1971. – 454 с.
 12. Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестн. зоологии. – 1995. – 29, N 5-6. – С. 49–58.
 13. Смирнов Н. Г. Динамика морфологических и экологических характеристик некоторых видов грызунов // Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 179–206.
 14. Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. – 3-е изд. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1967. — 202 с.
 15. Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Труды по теории эволюции (1922–1930). – Ленинград: Наука, 1977. – С. 95–311.

*Институт зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України, Київ
Міжнародний Соломонів університет, Київ*

*Надійшло до редакції
15.06.99*