ТРУДЫ ИНСТИТУТА СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ СО РАН

Серия основана в 1956 г.

Редактор выпуска:
д.б.н. Ю.Н. Литвинов

Редакционная коллегия:

д.б.н. Л.Г. Вартапетов
д.б.н. А.В. Баркалов
д.б.н., проф. В.Д. Гуляев
д.б.н., проф. В.Г. Мордкович
д.б.н. Г.Г. Назарова
д.б.н., проф. Ж.И. Резникова
д.б.н., проф. В.И. Романов
к.б.н. О.Г. Березина

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Учреждение Российской Академии наук
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
Сибирского отделения РАН

СООБЩЕСТВА И ПОПУЛЯЦИИ ЖИВОТНЫХ:
экологический и морфологический анализ

Ответственный редактор:
академик РАН
В.Н. Большаков

Товарищество научных изданий КМК
Новосибирск – Москва ❖ 2010

Раздел II

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ (МЕТОДЫ, РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ РАЗНЫХ ТАКСОНОВ)

А.А. Поздняков

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ: ХАРАКТЕРИСТИКА, СТРУКТУРА, АНАЛИЗ

В настоящее время разнообразие рассматривается как характерное свойство биоты. В соответствии с доминирующими эволюционными представлениями преувеличенное значение придавалось исследованию видового разнообразия, которое фигурировало в качестве таксономической компоненты биоразнообразия. Однако кладистическое направление в систематике в значительной степени стимулировало интерес к исследованию надвидовых таксонов. Популяционный подход с акцентированием внимания на генофонде, изменении частот генов, репродуктивной изоляции практически бесполезен при изучении разнообразия на надвидовом уровне. В данном случае основной массив данных дает изучение морфологии. Таким образом, морфологическое разнообразие фактически можно рассматривать в качестве отдельной компоненты биоразнообразия наряду с таксономической, экосистемной и генетической компонентами.

В общем разнообразие рассматривается как «состояние комплекса элементов, который определяется их содержанием относительно наличия элементов, отличающихся от других элементов в данном аспекте» (Kolasa, Biesiadka, 1984, p. 147). Как правило, морфологическое разнообразие берется в отношении к таксономическому разнообразию и рассматривается как «некоторая количественная оценка эмпирического распределения таксонов в многомерном пространстве (морфопространстве), в котором оси представляют морфологические параметры (measures of morphology)» (Roy, Foote, 1997, p. 277). Таким образом, морфологическое разнообразие рассматривается как метрика, отражающая пространственную структуру таксономического разнообразия (Roy, Foote, 1997), хотя описание морфологического разнообразия в некоторых аспектах (Saw et al., 2003) может представлять самостоятельный интерес. Так как количество морфологических признаков достаточно велико и не может быть исследовано полностью, то морфологическое разнообразие оценивается не в целом, а в отношении к определенному (изученному) комплексу признаков.

Различные параметры, характеризующие морфологическое разнообразие, в большинстве случаев используются при сопоставлении их с оценкой таксономического разнообразия, причем могут решаться разные задачи (Foote, 1997), в частности, сравнение морфоразнообразия с диверсификацией и вымиранием таксонов (Valentine, Jablonski, 2003). Сопоставление трендов морфологического и таксономического разнообразия показывает неоднозначность результатов. Так, в одних случаях обнаружена позитивная связь между видовым богатством и морфологическим разнообразием (Shepherd, Kelt, 1999; Latiolaris et al., 2006), либо положительная корреляция между количеством таксонов и морфологическим разнообразием (Harper, Gallagher, 2001; McClain, 2005). Но в других случаях обнаружено несоответствие между таксономическим и морфологическим разнообразием (Roy, 1994; Smith, Bunje, 1998; Neige, 2003; Chakrabarty, 2005), которое объясняется разными причинами, в том числе и как результат диффузии через морфопространство (Holliday, Steppan, 2004). В качестве другой причины несоответствия указывается наличие связи морфологического разнообразия со степенью специализации (Holliday, Steppan 2004). Выявлено также несоответствие между морфологическим разнообразием и функциональной ролью морфологических структур (Collar, Wainwright, 2006).

Не менее важной задачей является сопоставление морфологического разнообразия и скорости морфологической эволюции (Collar et al., 2005). Выявлено отсутствие связи между временем (филогенией) и различием в морфологическом разнообразии двух линий центрархидных рыб (Collar et al., 2005), а также между распределением размеров тела и эволюционным паттерном (Orme et al., 2002) или средовыми градиентами (Roy et al., 2000). Приведенные данные демонстрируют неоднозначность результатов сопоставления морфологического разнообразия с другими компонентами разнообразия (таксономической, филогенетической), что говорит в пользу определенной специфики явлений, исследуемых в рамках морфологического разнообразия. Соответственно, морфологическое разнообразие может представлять собой самостоятельный предмет исследования (Павлинов, 2008).

Существуют два основных подхода к оценке морфологического разнообразия. Один из них обусловлен филогенетическим направлением в систематике, и оценка морфологического разнообразия основывается на измерении попарных различий между таксонами (Foote, 1992; Roy, Foote, 1997). В рамках этого подхода предложено даже особое название для обозначения морфологического разнообразия: «термин *disparity* был в общем (но не исключительно) использован для обозначения меры морфологического разнообразия, основанной на средних морфологических различиях между таксонами» (Roy, Foote, 1997, p. 278). Полученная тем или иным способом матрица морфологических дистанций между таксонами

кластеризуется, а затем полученные кластеры интерпретируются с точки зрения различных гипотез, предлагающих способы объяснения разнообразия (Erwin, 2007).

В основе второго подхода лежит распределение модальностей отдельного признака или комплекса признаков в рамках определенного таксона, которое отражает, в первую очередь, структуру данного таксона и представляет собой пространство его морфологических состояний (Гродницкий, 2002). Для обозначения этой структуры предложен термин *морфопространство*. Количество используемых признаков задает метрику морфопространства, и если использовано *n* признаков, то пространство будет *n*-мерным.

Характеристика морфоразнообразия

Оценка морфологического разнообразия должна учитывать характер выражения признаков, которые могут быть метрическими, меристическими (счетными) и дискретными (фенотипическими, неметрическими)[1]. Естественно, какие-то методики оценки подходят для всех категорий признаков, но какие-то пригодны лишь для отдельной категории. Методики оценки морфологической разнородности (disparity), основанные на измерении попарных различий между таксонами, представляют меньший интерес. Во-первых, при данном подходе невозможно выявить тенденции или прогнозировать потенциальные формы. Во-вторых, получаемые при кластеризации дендрограммы можно интерпретировать с помощью ограниченного количества гипотез. Поэтому наибольший интерес при описании морфоразнообразия связан с представлениями о морфопространстве.

Дискретные признаки, по сравнению с другими категориями признаков, несут намного больше информации, которую, правда, не всегда удается формализовать. Вычисляют следующие характеристики данной категории признаков.

Количество модусов (модальностей, вариантов) данного признака. Этот показатель аналогичен видовому богатству (Purvis, Hector, 2000). Часто применяется бинарная кодировка признаков (Roy, 1994), что суще-

[1] Представление о дискретном характере этой группы признаков было создано в рамках фенетики, причем под дискретностью понималась дальнейшая неподразделимость признака без потери качества и предполагалось, что фенетическая структура популяции отражает ее генетическую структуру (Яблоков, 1980). В данном случае более точными эпитетами могли бы быть *элементарный*, *неделимый*, но не *дискретный* признак, так как *дискретность* противопоставляется *непрерывности*. С этой точки зрения форма жевательной поверхности коренных зубов не рассматривалась в качестве отдельного признака, а предполагалось искать на этой поверхности участки, соответствующие требованиям фенетики, ко-

ственно снижает информативность этого показателя. При определенных целях лучше применять стандартизированный показатель:

$$D_m = \frac{N_m - 1}{\log_e n},$$

где n – величина выборки, N_m – количество вариантов.

В случае использования нескольких признаков следует подсчитать количество комбинаций модусов данных признаков.

Частоты модусов или комбинаций модусов применяют для более детальной оценки распространения разных вариантов в географическом аспекте, главным образом, в фенетических исследованиях (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Яблоков, 1980; Баранов, 1982; Васильев, 1982, 2005; Голуб, Лихман, 2003).

Индексы разнообразия Шеннона и Симпсона характеризуют общее количество компонентов разнообразия и их применяют, главным образом, для оценки таксономического разнообразия (Ricotta, 2005, 2007), но их можно использовать также и для измерения фенотипического разнообразия (Поздняков, 1993).

Индексы выравненности (evenness) основаны на относительной характеристике разнообразия, в частности, на основе индексов разнообразия Шеннона и Симпсона возможно вычисление индексов выравненности Шеннона и Симпсона.

Сложность в качестве меры разнообразия очень редко используется и непросто вычисляется. В случае биоразнообразия мерой сложности могут служить количество видов и их относительная представленность (Пузаченко, Пузаченко, 1996). В случае морфологического разнообразия варианты морфологического признака можно представить как различные по степени сложности, причем часто эти различия можно легко отразить в количественной форме (Поздняков, 1993).

В настоящей работе различные характеристики морфоразнообразия иллюстрируются результатами моих исследований морфотипического разнообразия полевок, о методике исследования которого следует сказать подробнее.

торые и должны были называть фенами (Ларина, Еремина, 1988). Таким образом, с фенетических позиций жевательная поверхность коренных зубов представляет собой композицию нескольких фенов (Васильев, 2005).

В моих исследованиях жевательная поверхность коренных зубов рассматривается как целостный признак, характеризуемый определенной геометрической формой и отображаемый схематическим рисунком. С этой точки зрения рисунок жевательной поверхности можно противопоставить метрическим признакам как *непрерывным*. Поэтому в терминологическом отношении этот признак следует рассматривать как *дискретный*, а также как *фенотипический*, как отражающий определенные свойства целостной формы.

Жевательная поверхность коренных зубов полевок является плоской и легко может быть описана с геометрических позиций. Структурно на ней можно выделить замкнутые дентиновые поля – участки жевательной поверхности, ограниченные репаративным дентином. Большая часть таких замкнутых полей имеет овальную или треугольную форму, но передняя непарная петля (ПНП) первого нижнего (M_1) и задняя непарная петля третьего верхнего (M^3) коренного зуба имеют сложную изменчивую форму, на разнообразие очертаний которых было впервые обращено внимание Г. Рёригом и К. Бернером в 1905 г. Морфологи непохожие варианты рисунка жевательной поверхности описывали как отдельные формы, типы (в настоящее время употребляется термин *морфотип*), зарисовывали и приводили либо без названия, либо давали названия вроде «depressa», «inflexa», «gregaloides», «arvaloides» и т.д. (Rorig, Borner, 1905; Hinton, 1926; Огнев, 1950; Heller, 1958; Chaline, 1972; Зажигин, 1980). Иногда морфотипы обозначали римскими цифрами (Малеева, 1976; Большаков и др., 1980). Встречаются также работы, в которых морфотипы обозначаются дробью, отражающей количество выступающих углов с лингвальной и лабиальной сторон: 4/3, 4/4, 5/4 и т.д. (Мейер, 1978; Голенищев, 1982; Воронцов и др., 1988). В наиболее продвинутых способах упорядочивания морфотипической изменчивости учитывалось два признака: количество замкнутых полей и складчатость (количество выступающих или входящих углов). Очевидно, что в плоскости двух признаков наиболее естественна комбинативная классификация, изображаемая в форме таблицы (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980). Комбинативный способ для описания изменчивости передней непарной петли M_1 был использован А.А. Круковером (1989). Такая методика удобна для анализа изменчивости отдельной выборки. Она дает возможность прогноза, так как в построенных таблицах остаются незаполненные ячейки, однако крайне затрудняет сравнение изменчивости разных выборок и без существенной переделки не дает возможности провести статистический анализ.

Такая существенная переработка комбинативного способа описания изменчивости рисунка жевательной поверхности полевок была проделана мной (Поздняков, 1993). Основные моменты принятой методики классификации морфотипов заключаются в следующем. Каждый морфотип получает буквенно-цифровое обозначение (это вызвано чисто техническими причинами, так как одно только цифровое обозначение гораздо труднее воспринимается), причем морфотипы можно классифицировать на разных уровнях детализации. На первом уровне морфотипы распределяются в классы по количеству замкнутых треугольников, классы обозначаются буквами. Для M^3: один замкнутый треугольник – Y, два – A, три – B, четыре – C, пять – D, два замкнутых поля (передняя непарная петля плюс слитые треугольники и задняя непарная петля) – I, одно замкнутое поле – J. Треугольники нумеруются римскими цифрами, начиная от пере-

дней непарной петли в случае M^3 или задней непарной петли в случае M_1. Слияние треугольников обозначается следующим образом: (I-II), (II-III) и так далее. Морфотипы со слитыми треугольниками можно рассматривать как отдельные варианты; в этом случае цифры, обозначающие слитые треугольники, ставятся после обозначения морфотипа. Если такие варианты встречаются достаточно часто, то имеет смысл дать им отдельное обозначение. Например, у некоторых видов серых полевок морфотип со слитыми четвертым и пятым треугольниками встречается достаточно часто и имеет отдельное обозначение – E; у некоторых серых полевок часто встречаются морфотипы со слитыми I и II треугольниками и такие варианты обозначаются строчной буквой (a, b); у полевок рода *Alticola* передняя непарная петля в большинстве случае слита с первым треугольником и в обозначении таких морфотипов добавляется буква «a». Для M_1: с двумя треугольниками – W, тремя – H, четырьмя – K, пятью – M, шестью – T, семью – X, питимисный вариант (со слитым четвертым и пятым треугольниками) – P, вариант «maskii» (со слитыми шестым и седьмым треугольниками) – Ma.

На следующем уровне рассматривается строение задней непарной петли M^3 и передней непарной петли M_1, лабиальная и лингвальная стороны которых обозначаются цифрами соответственно степени сложности (слева и справа от буквы соответственно). Обозначение имеет такой вид: 1B2, 0B1, 1B2(I-II) = 1b2, 2K5, 3M3(I-II, III-IV), 0D1(IV-V) = 0E1, 1A2(P-I) = 1Aa2 и т.п.

Вполне очевидно, что разные морфотипы можно оценить по степени сложности. В основу методики оценки сложности морфотипов легло соображение, что при элементарном (минимальном) усложнении морфотипа число, выражающее его сложность, должно увеличиться на единицу. Исходя из этого положения, была разработана схема соответствий букв из обозначения морфотипа определенным числам: W – 12, H – 15, K – 18, M – 21, T – 24, I – 1, Ya –5, Y – 6, Aa –7, A – 8, Ba – 9, B – 10, C – 12, E – 13, D – 14 и т.д. Сложность морфотипа вычисляли путем суммирования этого числа с числами, обозначающими сложность строения лингвальной и лабиальной сторон зубов. Например, сложности следующих морфотипов выражаются такими числами: 2K4 – 24, 3K4 – 25, 1Aa1 – 9, 0Ba1 – 10 и т.д. *Показатель сложности выборки* можно вычислить либо путем суммирования произведений долей морфотипов на их сложность, либо путем вычисления среднего значения. В последнем случае можно вычислить и основные статистические характеристики этого показателя.

Морфотипы левой и правой сторон особи могут быть представлены как одинаковыми, так и разными вариантами, что позволяет говорить о симметричных и асимметричных парах (или сочетаниях) морфотипов. Общую долю асимметричных пар в выборке отражает показатель асимметрии. Изменчивость каждой выборки может быть охарактеризована

также общим количеством разных пар морфотипов и их частотой. На этой основе можно вычислить индекс разнообразия Симпсона.

Показатели билатеральной асимметрии можно использовать в качестве средства оценки нестабильности развития (Захаров, 1987; Graham et al., 1998; Leamy et al., 2001; Поздняков, 2004). В случае асимметрии морфотипов разница между показателем сложности морфотипа правой и левой стороны рассматривается мной как *относительная* (*signed* или *relative* англоязычных авторов) асимметрия. Относительную асимметрию можно вычислить и для ископаемых выборок путем вычисления разницы между средними показателями сложности морфотипов правой и левой сторон. Абсолютное значение разницы между показателем сложности морфотипа правой и левой стороны рассматривается мной как *флуктуирующая* (*fluctuated*) асимметрия.

Термин *флуктуирующая асимметрия* используется для обозначения таких случаев нарушения симметрии, при которых распределение разницы в выражении признака на разных сторонах относительно нуля является нормальным (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Palmer, 1994). В идеальном случае при флуктуирующей асимметрии среднее значение разницы в выражении признака на разных сторонах должно быть равно нулю (Palmer, 1994). Незначительное отклонение этого значения от нуля можно объяснить случайными факторами. Если отклонения среднего значения относительной асимметрии от нуля являются значимыми, то такие случаи трактуются как проявления *направленной асимметрии* (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994).

В качестве примера описательных характеристик морфоразнообразия на рис. 1 показаны различные варианты жевательной поверхности M_1, выявленные в выборке степной пеструшки *Lagurus lagurus* (Pallas, 1773) из Хакасии (Поздняков, Сенотрусова, 2006). Как видно из рис. 2, доля восьми морфотипов из двенадцати незначительна. В табл. 1 приведены такие параметры, как индекс разнообразия Симпсона, сложность, показатели относительной и флуктуирующей асимметрии, характеризующие изменчивость современной и ископаемой выборок степной пеструшки. Как видно из этой таблицы, современная выборка отличается более низким индексом разнообразия Симпсона, как в случае M_1, так и в случае M^3. Ископаемая выборка является более сложной. В случае M_1 более сложной является правая сторона, а в случае M^3 – левая, причем эти соотношения характерны как для современной, так и для ископаемой выборок.

Так как морфологическое разнообразие оценивается с помощью конкретных признаков, то выбор тех или иных признаков для анализа требует обоснования. В первую очередь следует учитывать иерархический ранг исследуемых таксонов, так как признаки оказываются с ним скоррелированы (Васильева, 1990, 1998; Любарский, 1991), поэтому для измерения

морфологического разнообразия на разных уровнях не применим единый набор признаков (Пузаченко, 2003).

Структура морфоразнообразия

Структура морфологического разнообразия, трактуемая как совокупность соотношений между модальностями данных признаков конкретного таксона, отражается в модели морфопространства. Наиболее простая модель представляет собой распределение значений признаков вдоль осей (рис. 3). В этом случае можно использовать все типы признаков. Для снижения размерности при использовании большого количества признаков применяются многомерные методы, которые пригодны для анализа метрических и меристических признаков, но в случае дискретных признаков их возможности крайне ограничены, особенно если применена бинарная кодировка признаков. В последнем случае рекомендуется использовать метод неметрического многомерного шкалирования (Roy, 1994).

Одной из основных задач в исследовании морфологического разнообразия является оценка степени заполненности морфопространства (McClain et al., 2004). Например, оценивается заполненность морфопространства, исходно представленного распределением всех исследованных таксонов по объему, в частных вариантах: видами, присутствующими в данном конкретном биоценозе (Neige, 2003), либо в данном временном интервале (Foote, 1991). Обнаружено, что общий паттерн морфологического пространства оказывается сходным для разных временных интервалов, представленных различными таксонами (Korn, 2004). Показано также, что летающие тетраподы по размерам конечностей занимают непересекающиеся участки в морфопространстве (McGowan, Dyke, 2007).

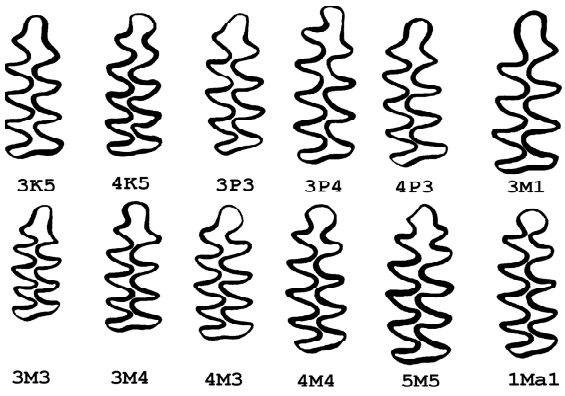

Рис. 1. Морфотипы рисунка жевательной поверхности M_1 степной пеструшки.

В теоретическом отношении объяснение степени заполненности морфологического пространства возможно с точки зрения двух основных подходов. В первом случае в основу кладутся случайные процессы (Pie, Weitz, 2005). Во втором случае предполагается, что потенциально морфопространство может быть заполнено полностью, а отсутствие ка-

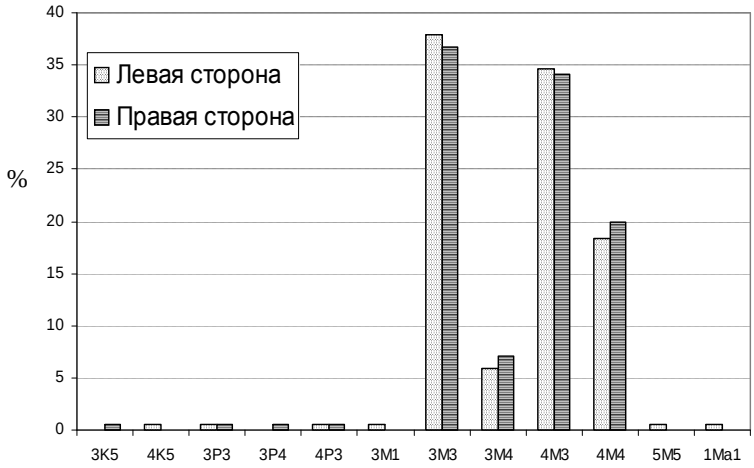

Рис. 2. Частоты морфотипов (см. рис. 1) на левой и правой сторонах.

ких-либо вариантов обусловлено факторами, ограничивающими спектр изменчивости (Заварзин, 1969; Беклемишев, 1974; Гродницкий, 2002; Tyszka, 2006).

Надо заметить, что для разных видов полевок установлено наличие сходных вариантов жевательной поверхности коренных зубов (Ангерманн, 1973). Это явление трактуется с позиции закона гомологических рядов

Таблица 1. Общая характеристика морфотипической изменчивости овременной (Хакасия) и ископаемой (верхний плейстоцен) выборок степной пеструшки.

Параметр	Хакасия				Верхний плейстоцен			
	M_1		M^3		M_1		M^3	
	левый	правый	левый	правый	левый	правый	левый	правый
D	3,330	3,377	2,365	2,192	3,482	3,582	3,317	3,360
R	27,784	27,800	12,735	12,683	28,212	28,228	12,811	12,780
σ^2_R	0,649	0,585	0,430	0,399	0,616	0,558	0,583	0,584
RA	0,016		-0,053		0,016		-0,031	
σ^2_{RA}	0,386		0,274					
FA	0,319		0,254					
σ^2_{FA}	0,284		0,212					

Условные обозначения: D – индекс разнообразия Симпсона; R – индекс сложности; RA – показатель относительной асимметрии; FA – показатель флуктуирующей асимметрии.

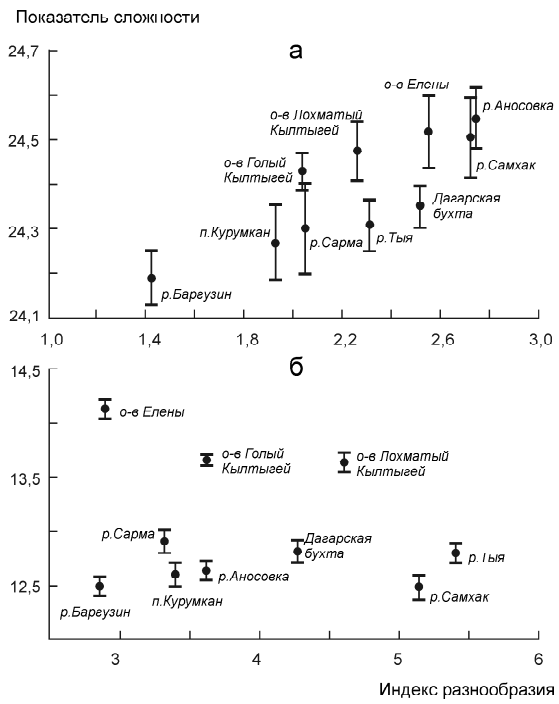

Рис. 3. Соотношение индекса разнообразия и показателя сложности для выборок полевки-экономки: а – M_1, б – M^3 (по Поздняков и др., 2006).

(Вавилов, 1987). Так как спектр изменчивости разных видов полностью не совпадает, т.е. образно говоря, гомологические ряды оказываются разной длины, то возникает проблема объяснения различия спектров изменчивости. В рамках закона гомологических рядов делается отсылка на разное происхождение сопоставляемых видов, а в практическом отношении стремления направлены на поиск отсутствующих вариантов. Однако эту проблему можно сформулировать с двух сторон: во-первых, от чего зависит полнота проявления изменчивости, во-вторых, чем обусловлено отсутствие некоторых вариантов у сопоставляемых видов? На основе двух указанных подходов, объясняющих степень заполнения морфопространства, можно сформировать две модели, акцентирующие внимание как раз на этих двух сторонах.

В соответствии с моделью случайности реализации форм полного проявления гомологических рядов следует ожидать либо при длительности времени, отпущенного на реализацию разнообразия, либо при достаточно большом объеме выборки. Соответственно, следует предположить наличие положительной корреляции между объемом выборки и количеством зафиксированных вариантов, что будет свидетельствовать в пользу данной модели.

В соответствии со второй моделью ведется поиск функциональных или экологических факторов, ограничивающих изменчивость (Заварзин, 1974; Гродницкий, 2002). Так, функциональное значение жевательной поверхности заключается в перетирании пищи, причем совокупность эмалевых гребней представляет очень эффективный механизм (Воронцов,

1967, 1982; Абрамсон, 1986; Дзержинский, 2005). Однако в данном случае проблема заключается не в функциональном значении самого жевательного аппарата в целом, а в сравнительной эффективности разных вариантов жевательной поверхности, у которых есть небольшие различия в суммарной длине режущей поверхности. Имеются разные взгляды на объяснение повышенной изменчивости некоторых коренных зубов мышевидных грызунов. В частности, в отношении третьего верхнего коренного зуба считается, что повышенная изменчивость связана с пониженной функциональной нагрузкой (Воронцов, 1982), хотя у копытных леммингов повышенной изменчивостью характеризуется второй верхний коренной зуб. По другой версии предполагается примерно одинаковая нагрузка для всех коренных зубов полевок, так как считается, что уменьшение функциональной нагрузки должно вести к редукции соответствующих отделов коренных зубов, чего в действительности не наблюдается (Котляров, 1987). Вполне очевидно, что существующие объяснения повышенной изменчивости жевательной поверхности моляров не поддерживают версию адаптивной значимости различий в длине режущей поверхности. В самом деле, если бы незначительные различия в длине режущей поверхности имели существенное адаптивное значение, то следовало бы ожидать наличие форм с примерно одинаковой формой жевательной поверхности. Тогда как в действительности имеются как виды полевок со значительно различающейся жевательной поверхностью, так и в рамках отдельного вида встречаются значительно различающиеся варианты. Поэтому факторы, ограничивающие морфотипическую изменчивость, должны быть не функциональной, а иной природы.

Для верификации выдвинутых моделей исследован материал по изменчивости двенадцати видов серых полевок из Сибирского зоологического музея, Зоологического музея МГУ и Зоологического института, совокупная выборка по которым превысила 100 экземпляров (Поздняков, in litt.).

Как показал анализ структур изменчивости, для части видов, а именно восточной, пашенной, узкочерепной, северосибирской полевок и полевки Миддендорфа, выявляются лингвальные гомологические серии, в которых каждый следующий член серии имеет более сложное строение лингвальной стороны зуба (рис. 4). Структуры изменчивости указанных видов образованы двумя сериями, причем одна серия встречается у всех пяти видов. Вторая гомологическая серия представлена у восточной и узкочерепной полевок более простыми морфотипами, а у пашенной, северосибирской и полевки Миддендорфа – более сложными.

Для других видов, а именно обыкновенной, муйской, монгольской полевок и полевки Максимовича, выявляются лабиальные гомологические серии, в которых каждый следующий член серии имеет более сложное строение лабиальной стороны зуба (рис. 5). Структуры изменчивости указанных видов образованы двумя-тремя сериями, причем у трех близ-

ких видов (муйская, монгольская полевки и полевка Максимовича) они очень сходны.

В целом основу структуры изменчивости большинства изученных видов формируют морфотипы одного класса складчатости. Морфотипы другого класса складчатости, как правило, образуют систему переходов между гомологическими сериями и при значительной представленности начинают формировать свои гомологические ряды, образующие вторую плоскость, и схема приобретает трехмерный вид. Примером этого может быть полевка Максимовича.

Статистический анализ показывает, что корреляция между количеством выявленных вариантов (морфотипов) и объемом выборки незначима (r_s = 0,509; t = 1,687; P = 0,0915), что говорит против случайного формирования спектра морфотипической изменчивости. Однако корреляция между объемом выборки и количеством сочетаний морфотипов оказалась значимой (r_s = 0,758; t = 2,514; P = 0,0119), причем корреляция между показателем асимметрии и количеством сочетаний морфотипов незначима (r_s = 0,488; t = 1,618; P = 0,1058).

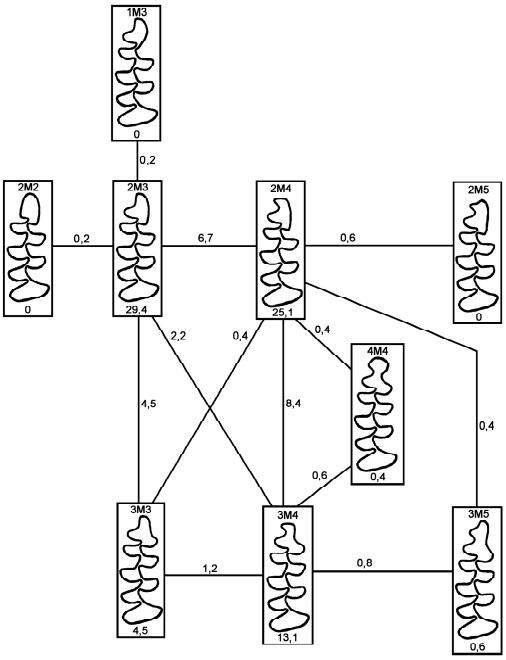

Рис. 4. Структура морфотипической изменчивости большой полевки. На *рис. 4–5* числа под изображением морфотипа в рамке показывают долю особей с симметричным сочетанием данного морфотипа на левой и правой сторонах, числа над линиями, соединяющими разные морфотипы, показывают долю особей с асимметричными сочетаниями данных морфотипов. Пример структуры морфотипической изменчивости с усложнением лингвальной стороны параконида.

Полученный результат можно объяснить тем, что рисунок жевательной поверхности моляров представляет собой эпигенетическую систему (Шишкин, 1988), имеющую целостный характер, а появление билатерально асимметричных особей зависит от влияния случайных причин в ходе онтогенезе (Астауров, 1974).

В самом деле, генотип обеих половинок одного организма одинаков, внешние условия для разных половинок подвижных наземных животных не могут существенно различаться, поэтому наличие билатеральной асимметрии не может обусловливаться ни генетическими, ни средовыми причинами, а только реализационными причинами (Струнников, Вышинский, 1991), обеспечивающими существование эпигенетической системы, которая и порождает билатеральную изменчивость (Васильев, 2005). Слу-

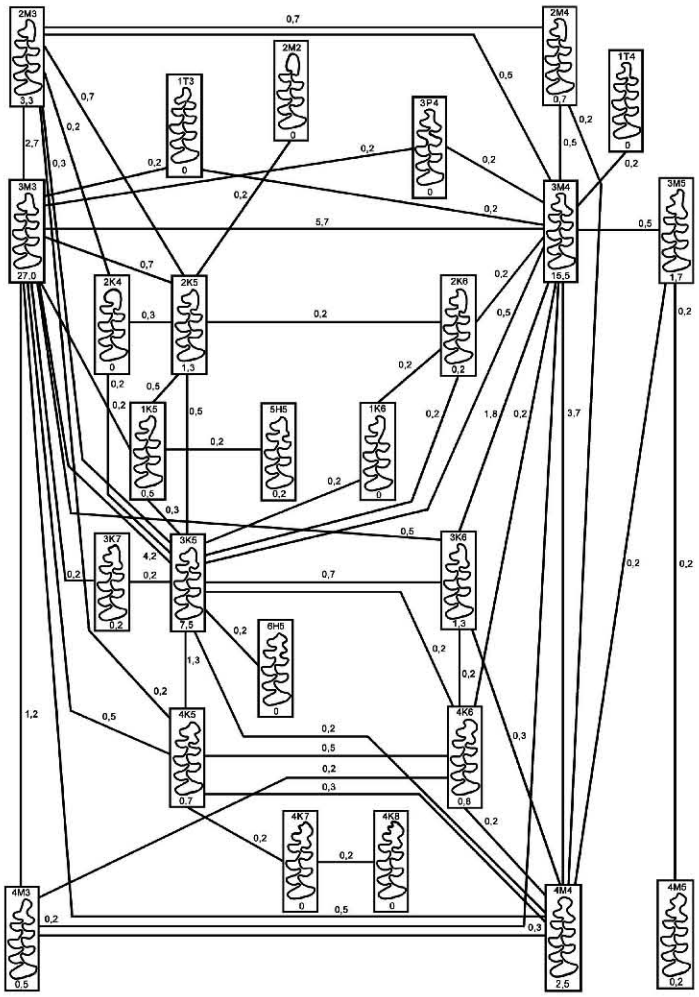

Рис. 5. Структура морфотипической изменчивости полевки Максимовича. Пример структуры морфотипической изменчивости с усложнением лабиальной стороны параконида.

чайный характер реализационных причин подтверждает наличие значимой корреляции между объемом выборки и количеством выявленных пар морфотипов.

В пользу этого объяснения можно привести данные по частотам особей, у которых различия между морфотипами левой и правой стороны оценены в количестве элементарных преобразований, необходимых для трансформации одного морфотипа в другой (рис. 6). Как видно из приведенных данных, чем больше таких преобразований следует сделать, соответственно, чем больше различий между морфотипами, тем меньше доля таких асимметричных особей. Не обнаружены особи, у которых различия между морфотипами превысили бы три элементарных преобразования, необходимых для трансформации морфотипов друг в друга. Следует заметить также, что максимальные различия между морфотипами для изученных видов колеблются от трех (северосибирская полевка) до шести (узкочерепная, монгольская полевки и полевка Максимовича) элементарных преобразований.

Анализ морфоразнообразия

Анализ пространственного распределения морфологического разнообразия занимает значительное место в научных исследованиях (Roy et al., 2001; Viguier, 2002; Stevens et al., 2006). В таких случаях пространство рассматривается как дифференцированное по экологическим или климатическим характеристикам. Выявлена связь морфологического разнообразия с условиями обитания (Поздняков, Литвинов, 1994; Viguier, 2002; Chakrabarty, 2005), в частности, с температурой внешней среды (Holbrook, 1982; Owen, 1989; Ковалева, Фалеев, 1994; Ковалева и др., 1996; Renaud, Millien, 2001; Поздняков, 2003б).

Другая группа задач связана с анализом изменчивости формы. Исторически первоначально сравнение форм проводилось с таксономическими (классификационными) целями, причем начало таких исследований возводится к работам Аристотеля. В основу аристотелевского подхода был положен категориальный анализ (Боэций, 1990; Порфирий, 1996), который в общих чертах был применен К. Линнеем к анализу разнообразия организмов (Поздняков, 2007а).

С решением собственно морфологических проблем связано возникновение морфологии как научной дисциплины, причем ее появление было обусловлено созданием типологического метода. Первой задачей, решенной в рамках новой науки, было создание основы для корректного сравнения форм, т.е. выявления тождественных морфологических структур. Результат был получен с помощью представления о гомологии и ее критериях. В настоящее время эти представления получили обоснование в рамках системного подхода и вылились в особое направление, получив-

шее название *мерономия* (Мейен, 1977, 1978, 1984). Другой проблемой, разрабатываемой морфологами, является представление о плане (типе) строения. Жорж Кювье обосновал наличие четырех таких типов, несводимых друг к другу, причем животные, объединяемые этими планами строения, образуют четыре группы. Для отражения их ранга в иерархии был использован термин *тип* в качестве названия таксономической категории; соответственно была обоснована возможность гомологизации лишь в пределах одного типа. Надо сказать, что анализ планов строения актуален вплоть до настоящего времени (Schierwater, Desalle, 2001; Fitch, Sudhaus, 2002; Angelini, Kaufman, 2005; Hughes, 2007). Типологический подход разнообразен (Шаталкин, 1994; Поздняков, 2003а), с его помощью решаются многие проблемы, в частности, выявление закономерностей в морфологической изменчивости.

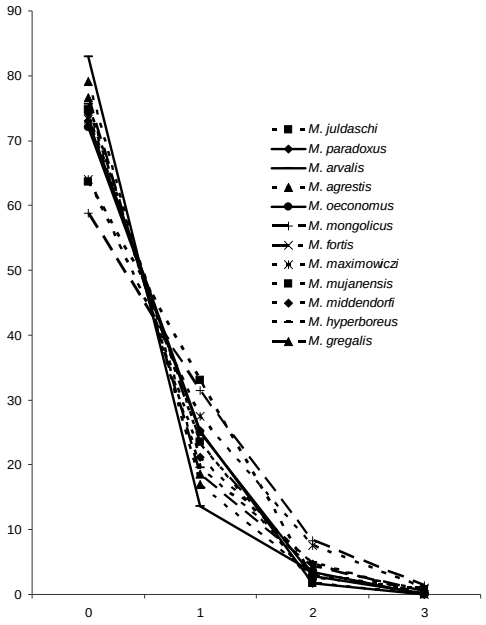

Рис. 6. Частоты особей, у которых различия между морфотипами левой и правой стороны составляют определенное количество элементарных преобразований (0, 1, 2, 3), необходимых для трансформации одного морфотипа в другой (%).

В отношении формализации сравнения форм можно выделить два основных направления.

Первое направление можно обозначить как *геометрическое*. Основы этого направления были заложены еще Альбрехтом Дюрером в трактате о пропорциях человеческого тела. В начале XX века подход был усовершенствован В. Д'Арси Томпсоном, предложившим координатный метод для сравнения или узнавания в одной форме другой формы, деформированной каким-либо способом (D'Arcy Thompson, 1942). В настоящее время это направление под названием *геометрическая морфометрия* переживает расцвет, обусловленный распространением компьютеров, сильно облегчивших вычисления (Rohlf, 1998; Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2004). Получены разнообразные результаты, касающиеся дифференциации форм близких видов, влияния на форму различных факторов,

изменения формы в онтогенезе (Loy et al., 1998; Cavalcanti et al., 1999; Павлинов, 2000; Douglas et al., 2001; Aiello et al., 2007; Adams et al., 2007; Arif et al., 2007; Aytekin et al., 2007).

Второе направление можно обозначить как *морфогенетическое*. В общем смысле под морфогенезом понимается возникновение новых форм и структур, как в онтогенезе, так и в филогенезе. В настоящее время в исследовании морфогенеза преобладает описательный подход, хотя имеется возможность математизации. Так, анализ изменчивости формы листовой пластинки позволил математически выразить упорядоченность рядов расчленения пластинки, в том числе получить и выводы прогностического характера (Кренке, 1933–1935), хотя возможность такого анализа предвидел еще И. В. Гете (1957). Позже С.В. Мейен (1974) показал, что преобразование формы листовой пластинки осуществляется ограниченным количеством способов, причем независимым от таксономической принадлежности. Различные алгоритмы для построения формы листовой пластинки, основанные на механизме деления клеток, были предложены В.В. Короной (Корона, 1987, Корона, Васильев, 2000).

Наличие разных морфогенетических рядов в изменчивости серых полевок выявлено на основе анализа частоты встречаемости морфотипов первого нижнего коренного зуба (Поздняков, 1995). Обнаружено два способа замыкания лопастей параконида. Один из них – питимисный способ, когда в результате поперечной перетяжки параконида впереди задних лопастей образуются широко слитые четвертый и пятый треугольники. Он характерен для полевок подродов *Blanfordimys*, *Terricola*, *Pedomys* и *Stenocranius*. Другой способ – раттицепоидный, когда в результате передне-задней перетяжки параконида обособляется четвертый треугольник с лабиальной стороны. Он характерен для полевок родов *Lasiopodomys* и *Chionomys*, а в роде *Microtus* – для серых полевок подродов *Pallasiinus*, *Alexandromys*, *Chilotus*, *Volemys*.

Также анализ билательной асимметрии морфотипов M_1 полевки-экономки с помощью метода главных компонент показал наличие двух основных рядов, различающихся наличием или отсутствием дополнительного зубца на лингвальной стороне передней непарной петли (Ковалева и др., 2002). Усложнение параконида 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. С точки зрения динамики – это единый процесс, а морфотипы 2К5 и 2К6 являются промежуточной стадией при обособлении пятого треугольника (рис. 7).

В качестве теоретической основы, описывающей существование разнообразия форм в рамках определенного таксона, можно принять представления К. Уоддингтона (1944, 1970), выраженные в модели эпигенетического ландшафта. Надо заметить, что исходно эта модель предназна-

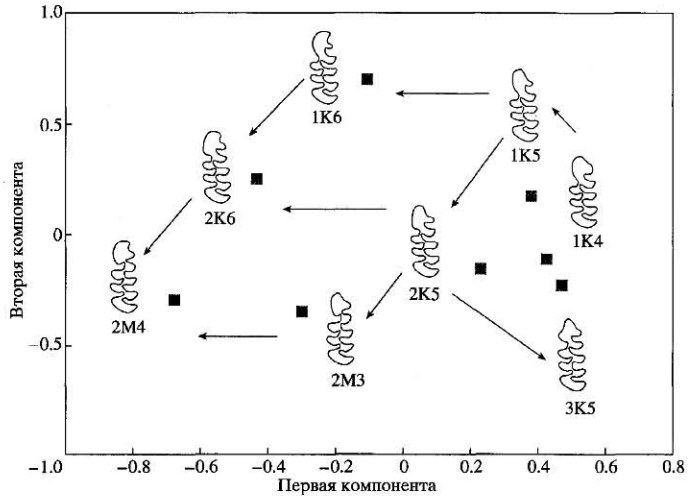

Рис. 7. Положение морфотипов M_1 полевки-экономки в плоскости первых двух главных компонент.

чалась для описания морфогенеза особи, так как в ней представляется, что каждая долина ведет к формированию того или иного органа или части организма. Чтобы применить эту модель к организму, необходимо детально описать его онтогенез, что представляет значительную техническую сложность и посему реконструкция эпигенетического ландшафта конкретных организмов нереальна.

Однако эту модель можно использовать также для описания закономерностей морфогенеза, если рассматривать как в рамках вида или таксона более высокого ранга происходит развитие разных модусов (вариантов) отдельного признака. Терминологически такую модификацию модели можно обозначить как *морфогенетический ландшафт*. Фактически именно в этом смысле следует интерпретировать модель эпигенетического ландшафта, применяемую М.А. Шишкиным (1984а, рис. 4; 1987, рис. 7; 1988, рис. 26; Shishkin, 1992, fig. 1) для описания перестройки системы развития. В этом случае возможна реконструкция проекции эпигенетических связей на пространство морфогенетического спектра. Важнее то, что для анализа пригодны выборки особей дефинитивных стадий онтогенеза, причем имеется опыт такой реконструкции (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2005; Поздняков, 2005).

Подробная методика построения морфогенетического паттерна путем анализа встречаемости разных вариантов билатерального признака предложена мной (Поздняков, 2007б). Основная идея методического подхода заключается в том, что проявления признака на правой и левой сторонах обусловлены одним генотипом. Наличие разных вариантов била-

терального признака для одной особи означает, что они сформировались в процессе развития и их появление обусловлено исключительно эпигенетическими причинами. Это очень важный момент, позволяющий проигнорировать генетическую компоненту. На этой основе можно построить проекцию эпигенетических связей между вариантами на структуру модификационного спектра. Полученную схему можно обозначить термином *эпигенетический паттерн*.

Следует учесть, что модификационный спектр можно структурировать, исходя из тривиальной модели морфопространства, понимаемого как распределение модальностей признака вдоль его осей. С этой точки зрения структура спектра морфотипической изменчивости упорядочивается в трехмерном морфопространстве (Поздняков, 2007б). Однако эпигенетический паттерн лишь в нескольких случаях отражает именно такое расположение вариантов. В большинстве случаев структура эпигенетического паттерна оказывается двухмерной, причем, если упорядочивать положение вариантов экономным способом, то их расположение во многих случаях отличается от такового, полученного при упорядочивании морфопространства. Объяснять такую ситуацию можно по-разному.

С одной стороны, степень заполненности морфотипического пространства различна для разных видов. Естественно, чем больше заполнено морфопространство, тем ближе структура эпигенетического паттерна к структуре морфопространства. Чем меньше заполнено морфопространство, тем больше вариантов отсутствует, соответственно, структура эпигенетического паттерна изменяется, отражая связи между выявленным количеством морфотипов. Таким образом, различие между структурой морфотипического пространства и эпигенетического паттерна можно объяснить уменьшением количества морфотипов, однако в некоторых случаях структура эпигенетического паттерна явно двухмерная, хотя выявлено достаточно много морфотипов (Поздняков, 2005, 2007б). Поэтому данное положение не в состоянии объяснить все схемы.

С другой стороны, морфотипическое морфопространство и эпигенетический паттерн представляют собой результаты разных способов упорядочивания. Их совпадение возможно лишь в случае, когда присутствуют все возможные варианты, между которыми имеются все возможные асимметричные сочетания. Собственно говоря, эпигенетический паттерн отражает не структуру морфопространства при его частичной заполненности, а структуру связей между морфотипами, обусловленную единой эпигенетической системой (Шишкин, 1987). Именно это обстоятельство дает возможность сравнить эпигенетические паттерны разных видов и, тем самым, на эмпирическом материале проверить положения эпигенетической теории эволюции (Шишкин, 1984б, 1988; Гродницкий, 2002).

Литература:

Абрамсон Н.И., 1986. Особенности строения и работы челюстного аппарата у настоящих (Lemmini) и копытных (Dicrostonyxyni) леммингов (Rodentia, Cricetidae) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Ред. И.М. Громов и Г.И. Баранова. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 156. С. 98–117.

Ангерманн Р, 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 104–118.

Астауров Б.Л., 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука. 359 с.

Баранов А.С., 1982. Феногеография и реконструкция истории вида // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 201–214.

Беклемишев К.В., 1974. О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 2. С. 209–222.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.

Боэций, 1990. «Утешение философией» и другие трактаты. М.: Наука. 414 с.

Вавилов Н.И., 1987. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука. 256 с.

Васильев А.Г, 1982. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 15–24.

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

Васильев А.Г., Васильева И.А., 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегородского ун-та, сер. биол. № 1. С. 27–38.

Васильева И.А., 1978. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 5 (7). Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 96–101.

Васильева Л.Н., 1990. Философия систематики // Философские исследования эволюции живой природы и человека. Владивосток: Изд-во ДВУ. С. 127–161.

Васильева Л.Н., 1998. Иерархическая модель эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 59. № 1. С. 5–23.

Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. 232 с.

Воронцов Н.Н., 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть I. Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука. 451 с.

Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Ляпунова Е.А., Ревин Ю.В., 1988. Новая хромосомная форма и изменчивость коренных зубов у полевки *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. С. 205–213.

Гёте И.В., 1957. Избранные сочинения по естествознанию. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 553 с.

Голенищев Ф.Н., 1982. Морфологические особенности и распространение близких видов полевок рода *Microtus*: *M. mujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1975 и *M. maximoviczii* Schrenk, 1858 // Морфология и систематика млекопитающих. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 73–84.

Голуб В.Б., Лихман Н.С., 2003. Фенетический анализ группировок клопа *Lygus rugulipennis* Popp. (Heteroptera, Muridae), населяющих г. Воронеж и его окрестности // Вестн. ВГУ, сер. химия, биология, фармация. № 1. С. 41–45.

Гродницкий Д.Л., 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Научная книга. 160 с.

Дзержинский Ф.Я., 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект-Пресс. 304 с.

Заварзин Г.А., 1969. Несовместимость признаков и теория биологической системы // Журн. общ. биологии. Т. 30. № 1. С. 33–41.

Заварзин Г.А., 1974. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука. 142 с.

Зажигин В.С., 1980. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука. 156 с.

Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука. 216 с.

Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Фалеев В.И., 1996. Краниометрическая изменчивость сеголеток водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в связи с факторами среды // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 10. С. 1551–1559.

Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М., 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 1. С. 111–117.

Ковалева В.Ю., Фалеев В.И., 1994. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Cricetidae) в различных температурных условиях среды // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 9. С. 139–145.

Котляров О.Н., 1987. Функциональные особенности и изменчивость коренных зубов полевок (Microtinae, Rodentia) // Хомяковые фауны Украины (экологическая и функциональная морфология). Ч. 1. Киев: Ин-т зоологии АН УССР. С. 16–23.

Корона В.В., 1987. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. 272 с.

Корона В.В., Васильев А.Г., 2000. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург». 224 с.

Кренке Н.П., 1933–1935. Феногенетическая изменчивость. М.: Издание Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. Т. 1. 755 с.

Круковер А.А., 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. Новосибирск. 38 с. (Препр. ИГиГ СО АН СССР; № 12).

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

Любарский Г.Ю., 1991б. Объективация категории таксономического ранга // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 5. С. 613–626.

Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 48–57.

Мейен С.В., 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 3. С. 353–364.

Мейен С.В.,1977. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка. С. 25–33.

Мейен С.В., 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 4. С. 495–508.

Мейен С.В., 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука. С. 7–32.

Мейер М.Н., 1978. Систематика и внутривидовая изменчивость полевок Дальнего Востока (Rodentia, Cricetidae) // Систематика и морфология млекопитающих. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. Т. 75. С. 3–62.

Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М., Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.

Павлинов И.Я., 2000. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биологии. Т. 61. № 6. С. 583–600.

Павлинов И.Я., 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования / Под ред. И.Я. Павлинова и М.В. Калякина. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 49. М.: Изд-во МГУ. С. 343–388.

Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «maximoviczi» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.

Поздняков А.А., 1995. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus* sensu lato, Rodentia) // Журн. общ. биологии. Т. 56. № 2. С. 172–178.

Поздняков А.А., 2003а. Проблема индивидности в таксономии // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 1. С. 55–64.

Поздняков А.А., 2003б. Морфотипическая изменчивость серых полевок (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды // Успехи соврем. биологии. Т. 123. № 2. С. 187–194.

Поздняков А.А., 2004. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Успехи соврем. биологии. Т. 124. № 4. С. 371–377.

Поздняков А.А., 2005. Структура морфотипической изменчивости M^3 серых полевок (*Microtus* Schrank, 1798) // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Ред. Абрамсон Н.И., Аверьянов А.О. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 306. СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 102–115.

Поздняков А.А., 2007а. Онтологический статус таксонов с традиционной точки зрения // Линнеевский сборник. Ред. Павлинов И.Я. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 48. М.: Изд-во МГУ. С. 261–304.

Поздняков А.А., 2007б. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 4. С. 416–424.

Поздняков А.А., in litt. Структура морфотипической изменчивости серых полевок // Журн. общ. биологии. (В печати).

Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., 1994. Экогеографическая интерпретация морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Зоол. журн. Т. 73. Вып 2. С. 151–157.

Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Литвинов Н.И.и др., 2006. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) байкальского региона // Известия РАН, сер. биол. 2006. № 6. С. 704–711.

Поздняков А.А., Сенотрусова М.М., 2006. Анализ морфотипической изменчивости степной пеструшки // Бюл. МОИП, отд. биол. Т. 111. Вып. 3. С. 18–23.

Порфирий, 1996. Введение к «Категориям» Аристотеля // Плотин. Эннеады, II. Киев: УЦИММ-ПРЕСС. С. 176–201.

Пузаченко А.Ю., 2003. Энтропия как мера морфологического разнообразия // Териологические исследования. Вып. 3. СПб: Зоол. ин-т РАН. С. 60–81.

Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю., 1996. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биологии. Т. 57. № 1. С. 5–43.

Струнников В.А., Вышинский И.М., 1991. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. С. 99–114.

Уоддингтон К.Х., 1944. Канализация развития и наследование приобретенных признаков // Успехи соврем. биологии. Т. 18. № 3. С. 393–396.

Уоддингтон К.Х., 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены. М.: Мир. С. 11–38.

Шаталкин А.И., 1994. Типологический подход в систематике // Журн. общ. биологии. Т. 55. № 6. С. 661–672.

Шишкин М.А., 1984а. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. № 2. С. 115–136.

Шишкин М.А., 1984б. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука. С. 196–216.

Шишкин М.А., 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 76–124.

Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 142–169.

Яблоков А.В., 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 135 с.

Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’ // Ital. J. Zool. V. 71. P. 5–16.

Adams D.C., West M.E., Collyer M.L., 2007. Location-specific sympatric morphological divergence as a possible response to species interactions in West Virginia *Plethodon* salamander communities // J. Anim. Ecol. V. 76. P. 289–295.

Aiello G., Barattolo F., Barra D., et al., 2007. Fractal analysis of ostracod shell variability: a comparison with geometric and classic morphometrics // Acta Palaeontol. Polonica. V. 52. № 3. P. 563–573.

Angelini D.R., Kaufman Th.C., 2005. Comparative developmental genetics and the evolution of arthropod body plans // Annu. Rev. Genet. V. 39. P. 95–119.

Arif S., Adams D.C., Wicknick J.A., 2007. Bioclimatic modelling, morphology, and behaviour reveal alternative mechanisms regulating the distributions of two parapatric salamander species // Evol. Ecol. Res. V. 9. P. 843–854.

Aytekin A.M., Terzo M., Rasmont P., et al., 2007. Landmark based geometric morphometric analysis of wing shape in *Sibiricobombus* Vogt (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latreille) // Ann. soc. entomol. Fr. (n.s.). V. 43. № 1. P. 95–102.

Cavalcanti M.J., Monteiro L.R., Lopes P.R.D., 1999. Landmark-based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes: Teleostei) // Zool. Stud. V. 38. № 3. P. 287–294.

Chakrabarty P., 2005. Testing conjectures about morphological diversity in cichlids of lakes Malawi and Tanganyika // Copeia. № 2. P. 359–373.

Chaline J., 1972. Les Rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France. Paris. 410 p.

Collar D.C., Near Th.J., Wainwright P.C., 2005. Comparative analysis of morphological diversity: does disparity accumulate at the same rate in two lineages of centrarchid fishes? // Evolution. V. 59. № 8. P. 1783–1794.

Collar D.C., Wainwright P.C., 2006. Discordance between morphological and mechanical diversity in the feeding mechanism of centrarchid fishes // Evolution. V. 60. № 12. P. 2575–2584.

D'Arcy Thompson W., 1942. On growth and form. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1116 p.

Douglas M.E., Douglas M.R., Lynch J.M., et al., 2001. Use of geometric morphometrics to differentiate *Gila* (Cyprinidae) within the Upper Colorado river basin // Copeia. № 2. P. 389–400.

Erwin D.H., 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context // Paleontology. V. 50. Pt 1. P. 57–73.

Fitch D.H.A., Sudhaus W., 2002. One small step for worms, one giant leap for «Bauplan»? // Evol. Developm. V. 4. P. 243–246.

Foote M., 1991. Morphological and taxonomic diversity in a clade's history: the blastoid record and stochastic simulations // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan. V. 28. № 6. P. 101–140.

Foote M., 1992. Palezoic record of morphological diversity in blastozoan echinoderms // PNAS. V. 89. P. 7325–7329.

Foote M., 1997. The evolution of morphological diversity // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 28. P. 129–152.

Graham J.H., Emlen J.M., Freeman D.C., et al., 1998. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // Biol. J. Lin. Soc. V. 64. P. 1–16.

Harper D.T., Gallagher E., 2001. Diversity, disparity and distributional patterns amongst the orthide brachiopod groups // J. Czech Geol. Soc. V. 46. № 3–4. P. 87–93.

Heller F., 1958. Eine neue altquatore Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwabische Alb.) // N. Jb. Geol. Paläontol. Bd. 107. H. 1. S. 1–102.

Hinton M.A.C., 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. London British Mus. (Nat. Hist.). 488 p.

Holbrook S.J., 1982. Ecological inferences from mandibular morphology of *Peromyscus maniculatus* // J. Mamm. V. 63. № 3. P. 399–408.

Holliday J.A., Steppan S.J., 2004. Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity // Paleobiology. V. 30. № 1. P. 108–128.

Hughes N.C., 2007. The evolution of trilobite body patterning // Annu. Rev. Earth Planet. Sci. V. 35. P. 401–434.

Kolasa J., Biesiadka E., 1984. Diversity concept in ecology // Acta Biotheor. V. 33. P. 145–162.

Korn D., 2004. The mid-Famennian ammonoid succession in the Rhenish Mountains: the «*annulata* Event» reconsidered // Geol. Quart. V. 48. № 3. P. 245–252.

Latiolaris J.M., Taylor M.S., Roy K. et al., 2006. A molecular phylogenetic analysis of strombid gastropod morphological diversity // Mol. Phyl. Evol. V. 41. P. 436–444.

Leamy L.J., Meagher S., Taylor S., Carroll L. et al., 2001 Size and fluctuating asymmetry of morphometric characters in mice: their associations with inbreeding and t-haplotype // Evolution. 2001. V. 55. № 11. P. 2333–2341.

Loy A., Mariani L., Bertelletti M. et al., 1998. Visualizing allometry: geometric morphometrics in the study of shape changes in the early stages of the two-banded sea bream, *Diplodus vulgaris* (Perciformes, Sparidae) // J. Morph. V. 237. P. 137–146.

McClain C.R., 2005. Bathymetric patterns of morphological disparity in deep-sea gastropods from the Western North Atlantic basin // Evolution. V. 59. № 7. P. 1492–1499.

McClain C.R., Johnson N.A., Rex M.A., 2004. Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages // Evolution. V. 58. № 2. P. 338–348.

McGowan A.J., Dyke G.J., 2007. A morphospace-based test for competitive exclusion among flying vertebrates: did birds, bats and pterosaurs get in each other's space? // J. Evol. Biol. V. 20. № 3. P. 1230–1236.

Neige P., 2003. Spatial patterns of disparity and diversity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World // J. Biogeogr. V. 30. P. 1125–1137.

Orme C.D.L., Isaac N.J.B., Purvis A., 2002. Are most species small? Not within species-level phylogenies // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 269. P. 1279–1287.

Owen J.G., 1989. Population and geographic variation of *Peromyscus leucopus* in relation to climatic factors // J. Mamm. V. 70 N 1. P. 98–109.

Palmer A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // Developmental instability: Its origins and evolutionary implications. Kluwer, Dordrecht. P. 335-364.

Palmer A.R., Strobeck C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 17. P. 391–421.

Pie M.R., Weitz J.S., 2005. A null model of morphospace occupation // Am. Nat. V. 166. № 1. P. E1–E13.

Purvis A., Hector A., 2000. Getting the measure of biodiversity // Nature. V. 405. P. 212–219.

Renaud S., Millien V., 2001. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients // Biol. J. Linn. Soc. V. 74. P. 557–569.

Ricotta C. Through the jungle of biological diversity // Acta Biotheor. 2005. V. 53. P. 29–38.

Ricotta C., 2007. A semantic taxonomy for diversity measures // Acta Biotheor. V. 55. P. 23–33.

Rohlf F.J., 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // Syst. Biol. V. 47. № 1. P. 147–158.

Rorig G., Borner C., 1905. Studien uber das Gebiss mitteleuropaischer rezenter Mause // Arb. Kais. biol. Inst. Hand. Forstwirtsch. Bb. 5. H. 2. S. 37–89.

Roy K., 1994. Effects of the Mesozoic marine revolution on the taxonomic, morphologic, and biogeographic evolution of a group: aporrhaid gastropods during the Mesozoic // Paleobiology. V. 20. № 3. P. 274–296.

Roy K., Balch D.P., Hellberg M.E., 2001. Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 268. P. 2503–2508.

Roy K., Foote M., 1997. Morphological approaches to measuring biodiversity // Trends Ecol. Evol. V. 12. № 7. P. 277–281.

Roy K., Jablonski D., Martien K.K., 2000. Invariant size-frequency distributions along a latitudinal gradient in marine bivalves // PNAS. V. 97. № 24. P. 13150–13155.

Saw L.G., Dransfield J., Keith-Lucas D.M., 2003. Morphological diversity of the genus *Licuala* (Palmae) // Telopea. V. 10. № 1. P. 187–206.

Schierwater B., Desalle R., 2001. Current problems with the zootype and the early evolution of Hox genes // J. Exp. Zool. V. 291. P. 169–174.

Shepherd U.L., Kelt D.A., 1999. Mammalian species richness and morphological complexity along an elevational gradient in the arid south-west // J. Biogeogr. V. 26. P. 843–855.

Shishkin M.A., 1992. Evolution as a maintenance of ontogenetic stability // Acta Zool. Fennica. V. 191. P. 37–42.

Smith L.H., Bunje P.M., 1999. Morphologic diversity of inarticulate brachiopods through the Phanerozoic // Paleobiology. V. 25. № 3. P. 396–408.

Stevens R.D., Willig M.R., Strauss R.E., 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities // Oikos. V. 112. P. 41–50.

Tyszka J., 2006. Morphospace of foraminiferal shells: results from the moving reference model // Lethaia. V. 39. P. 1–12.

Valentine J.W., Jablonski D., 2003. Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective // Int. J. Dev. Biol. V. 47. P. 517–522.

Viguier B., 2002. Is the morphological disparity of lemur skulls (Primates) controlled by phylogeny and/or environmental constraints? // Biol. J. Linn. Soc. V. 76. P. 577–590.

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al., 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. London: Elsevier Academic Press. 443 p.

A.A.Pozdnyakov

Morphological diversity: characteristic, structure, analysis

The general idea about a morphological diversity and its place in biodiversity structure is analysed. Presence of two approaches to an estimation morphological diversity, fixed in terms *disparity* and *morphospace* is shown. Discontinuous (phenotypical, non-metric) features can be characterised by number of variants, their frequency, indexes of a diversity, evenness, complexity. One of the primary goals in morphospace research are an estimation of its degree of occupation. The analysis of variability of the form is carry out within the limits of two directions. The *geometrical* direction is based on form decomposition on set metric features which is analyzed by multidimensional statistical methods. The *morphogenetical* direction is based on the analysis of rows of variability of the form.