

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/288207103>

Asymmetry of skull in recent and subrecent European Bison, *Bison Bonasus* (Bovidae, Artiodactyla)

Article in *Zoologicheskii zhurnal* · December 1998

CITATIONS

0

READS

26

3 authors:



[Galina Rautian](#)

Russian Academy of Medical Sciences

21 PUBLICATIONS 54 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Andrey Puzachenko](#)

Institute of Geography

136 PUBLICATIONS 602 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Taras Petrovich Sipko](#)

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

122 PUBLICATIONS 500 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Distribution and diversity of Eurasian mammoth in the Late Pleistocene and Holocene [View project](#)



Doctoral dissertation "Genetical differentiation of domestic and related wild Ungulata species" [View project](#)

All content following this page was uploaded by [Andrey Puzachenko](#) on 08 February 2016.

The user has requested enhancement of the downloaded file.

**АСИММЕТРИЯ ЧЕРЕПА СОВРЕМЕННЫХ И СУБРЕЦЕНТНЫХ
ЗУБРОВ, *BISON BONASUS* (BOVIDAE, ARTIODACTYLA)**

Г.С.Раутиан¹, А.Ю.Пузаченко², Т.П.Сипко³

¹Палеонтологический институт РАН, Москва, 117647 Россия

²Институт географии РАН, Москва, 117333 Россия

³Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы Москва, 113628 Россия

Проведено сравнительное исследование асимметрии по ряду качественных признаков (фенов) и промеров черепа в трех выборках из популяций современных зубров, двух из исчезнувших природных популяций беловежского и двух - кавказского подвида зубра. Показано, что асимметрия фенов и дисперсия асимметрии метрических признаков связаны между собой, с историей популяций и проявляют тенденцию роста во времени и не связаны с полом, возрастом, размерами животных и размерами отдельных костей и структур черепа. Три современные популяции значительно и достоверно превосходят по этим параметрам популяции беловежского и кавказского подвидов, существовавшие в конце 19 и начале 20 века. Высокая корреляция в проявлении этих параметров свидетельствует в пользу общности определяющего их механизма. В качестве еще одного показателя состояния популяции предлагается использовать частоту симметричного проявления признаков. Нарушения положения щечных зубов нижней челюсти оказались мало информативными для дифференциации исследованных популяций, поскольку существенные отклонения были выявлены практически у всех изученных форм за исключением кавказского подвида.

Asymmetry of skull in recent and subrecent European *Bison*, *Bison bonasus***(Bovidae, Artiodactyla)****G.S.Rautian, A.Yu.Puzachenko, T.P.Sipko**

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117333 Russia

All-Russian Research Institute of Nature Conservation, Moscow, 113628 Russia

A comparative study of asymmetry in a series of phenes and metric characters was performed in three samples from the recent populations of European bison, two exterminated population of Lowland subspecies and two of Caucasian subspecies. The asymmetry of phenes and asymmetry variance for the metric characters are associated with one another and the population history; they display the tendency to the growth in time. In these parameters, three recent populations substantially and significantly exceed the populations of the Lowland and Caucasian subspecies, which dwelt at the end of 19 and beginning of 20 centuries. High correlation between these parameters testifies for the common mechanisms providing them. The frequency of symmetry in the metric characters is a characteristic independent of the two former and the time of the population existence. Probably, it is controlled by independent factors. Disturbances in the position of cheek teeth of the lower jaw were revealed in almost all forms; they were rather substantial in all the forms under study, except for the Caucasian subspecies.

Согласно Международной родословной книге зубра (ЕВРВ) за 1993 г. мировая популяция чистокровных зубров (*Bison bonasus*) насчитывает около 3400 животных. Из них 1698 содержатся в неволе (зоопарки, зоосады, питомники, парки) и примерно 1720 в вольных стадах (разобщенных и относительно малочисленных, насчитывающих от 1 до 140 взрослых особей). Современные чистокровные зубры представлены беловежской и кавказско-беловежской линиями разведения. В недавнем прошлом внутри беловежской линии выделяли плесскую, происходящую всего от двух близкородственных особей, но в настоящее время от ее изолированного разведения отказались в связи с негативными последствиями высокого уровня инбридинга. Беловежская линия происходит от пяти особей беловежского подвида (*B. b. bonasus*), а кавказско-беловежская - от одного зубра кавказского подвида (*B. b. caucasicus*) и 11 особей беловежского подвида, включая родоначальников беловежской линии (Slatis, 1960). Первая из них характеризуется существенно более высоким уровнем инбридинга и более низким генетическим разнообразием (табл. 1), которое, вероятно, существенно сокращено у обеих линий по сравнению с предковыми вольными популяциями (Olech, 1987; Сипко, Черкащенко, 1989; Удина и др., 1994; Hartl, Pucek, 1994; Сипко и др., 1995, 1996). В результате этого снижается адаптационный потенциал и появляются признаки вырождения (Сипко, Черкащенко, 1989; Белоусова, 1993, Сипко и др., 1995; 1996), что вызывает обоснованные опасения в отношении возможности выживания отдельных линий разведения зубра в будущем. Внутренняя тревога сравнительно медленные темпы прироста численности в вольных стадах. Соответствующие показатели значительно ниже, чем, например, у бизона (*B. bison*), также пережившего резкое, но не столь продолжительное сокращение численности (см. ЕВРВ, Larten, Gates, 1990).

Комплексное изучение зубра позволит не только описать его современное состояние и исследовать теоретические вопросы, связанные с процессами в малочисленных популяциях, но и выявить информативные параметры для оценки состояния популяций, сохранения и восстановления зубра.

В ряде исследований, проводившихся на разных видах животных, показано, что уровень флуктуирующей асимметрии (Van Valen, 1962) по фенам (Яблоков, 1980) и метрическим признакам можно интерпретировать как интегральный показатель устойчивости индивидуального развития и состояния популяции (Захаров, 1987; Levontin, 1956; Mitton, 1978; Soule, 1979,

1982; Soule; Cuzin-Roudy, 1982; и др.). В частности, сравнение уровня асимметрии было проведено по фенам черепа в выборках из плесской, беловежской и кавказско-беловежской линий (Baranov et al., 1997). Поскольку они различаются по количеству основателей, истории разведения и основным характеристикам (табл. 1, 2), можно ожидать, что они будут различаться и по уровню асимметрии. Действительно, наибольшая асимметрия была выявлена в плесской линии, промежуточная - из беловежской, и наименьшая - из кавказско-беловежская (различия значимы). Таким образом, наименьшая асимметрия отмечена в выборке из популяции с более низким уровнем инбридинга и происходящей от большего числа основателей; а наибольшая - в популяции с наибольшим инбридингом и минимальным числом основателей. Иными словами, исследованный набор фенов, по-видимому, отражает различия в стабильности развития особей изученных популяций.

Мы провели сравнительное исследование асимметрии по тому же набору фенов, а также по метрическим признакам черепа в трех выборках из питомников современных зубров и в четырех выборках из истребленных популяций беловежского и кавказского подвидов. Проверялась основная рабочая гипотеза о положительной связи между уровнем асимметрии и инбридингом популяций, в предположении, что последняя связана с численностью "основателей" популяций. В соответствии с гипотезой наименьшая асимметрия должна быть в естественных или непосредственно происходящих от них стадах прошлого - начала текущего века, а наибольшая - в современных линиях, полученных от небольшого числа основателей. Кроме того, мы тестировали, соответствуют ли изучаемые параметры гипотезе о флуктуирующей асимметрии, как неспецифическом маркере нарушения стабильности онтогенеза (Захаров, 1987). Согласно этой гипотезе оценки флуктуирующей асимметрии по признакам разных категорий (в нашем случае - количество отверстий для нервов и сосудов в костях черепа, с одной стороны, и линейные промеры черепа) должны быть скоррелированы внутри выборок. Кроме этого, асимметрия должна быть существенно независима от возраста животных (после формирования признака в онтогенезе), пола и, в случае метрических признаков, - от их абсолютных значений.

Исследованы выборки черепов из следующих популяций зубров: (1) кавказские зубры (*B. bonasus caucasicus*), добытые на Кавказе в районе Великокняжеской Кубанской охоты, ныне окрестности Кавказского госзаповедника в 1886-1912 гг. (КА; 31 экз. коллекции ЗИН РАН); (2) кавказские зубры (*B. b. caucasicus*), жившие в XVIII-XIX веке на территории Северной Осетии (КО), черепа которых (без нижних челюстей) были обнаружены в пещере Дигори-Изд в районе истоков р. Урух (13 экз.: 7 из коллекции ЗИН РАН и 6 - Зоомузей МГУ); (3) беловежские зубры (*B. b. bonasus*) из Беловежской пуши (БП), добытые в 1842-1917 гг. (133: 103 из коллекции ЗИН РАН и 30 экз. из коллекции Зоомузея МГУ); (4) беловежские зубры (*B. b. bonasus*), вывезенные в середине 19-го века из Беловежской пуши, жившие в Зверинце Гатчины (Г) в 1880-1917 гг. (16 экз.: 11 из коллекции ЗИН РАН и 5 - Зоомузей МГУ); (5) современные зубры кавказско-беловежской линии (КБ), жившие в Зубропитомнике Окского заповедника (ОГЗ) в 1956-1996 гг. (75 экз. из коллекции Окского заповедника, собранной Е.Г.Киселевой); (6) современные зубры беловежской линии (Б), жившие в Центральном Зубропитомнике Приокско-Тerrasного заповедника (ПТЗ) в 1946-1995 гг. (33 экз.: 1 из коллекции ЗИН РАН и 32 - Зоомузей МГУ); (7) современные зубры кавказско-беловежской линии (КБ), жившие в ПТЗ в 1946-1995 гг. (30 экз. из коллекции Зоомузея МГУ). Большая часть исследованных черепов принадлежала взрослым особям и молодым старше 4 месяцев; исключение составляла выборка из ОГЗ, включавшая 21 экз. новорожденных

Для каждой особи мы исследовали 25 фенов¹ (количество отверстий для прохождения нервов и сосудов на 25 участках черепа и нижней челюсти) на правой и левой стороне (рис. 1). Этот набор признаков предложен ранее (Varanov et al., 1997) и был любезно предоставлен нам А.С.Барановым, что делает результаты наших исследований сопоставимыми. Асимметрия по каждому фену определялась как различие по количеству отверстий правой и левой стороны. Мы рассчитали среднее на одну особь количество фенов с асимметричным проявле-

¹Термин фен употребляется нами в смысле, предложенном Тимофеевым-Ресовским и Яблоковым (1973) для обозначения системы дискретных, альтернативных и неделимых признаков. В нашем случае под каждым феном подразумевается наличие или отсутствие отверстий на определенном участке черепа (список см. в подписи к рис. 1); а проявление (выражение) фена характеризуется количеством отверстий у каждой данной особи.

нием (A_f) отдельно для самцов и самок одной выборки, для молодых и взрослых (по индивидуальному возрасту) особей, а также для каждой выборки в целом. Дистанцию между выборками по частоте асимметричного проявления фенотипов (D_{A_f}) оценивали как $(1-r)$ где r - коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Sokal, Rohlf 1981).

Измерения тех же черепов зубров производили с точностью до 1 мм по схеме, представленной на рис. 1. По каждому признаку определяли величину d_{l-r} , (разность между промерами левой и правой сторон). Предварительный анализ распределений значений d_{l-r} для всех промеров выявил их несоответствие гипотезе о случайности различий между сторонами черепа. Статистически значимые отклонения от нормального распределения, ожидаемого для флуктуирующей асимметрии, оказались связанными с долей билатерально симметричного выражения признака ($d_{l-r} = 0$). Частота встречаемости симметричного состояния большинства промеров, как правило, существенно превышала расчетное, соответствующее гипотезе нормального распределения (в качестве критерия использовалась величина статистик Колмогорова-Смирнова и χ^2). Вместе с тем, значения $d_{l-r} \neq 0$ были распределены в соответствии с нормальным законом. Это заставило нас характеризовать проявление асимметрии метрических признаков с помощью двух показателей, предлагавшихся ранее для оценки этого явления: частоты симметричного состояния и дисперсии асимметрии (Захаров, 1987)².

По каждому признаку определяли долю симметричных (с точностью до ошибки измерения) особей (P_{sim}) и их среднее значение для всей совокупности признаков в каждой выборке (M_p). Для получения несмещенных оценок частот значения P_{sim} преобразовывали по формуле $j = 2 \arcsin \sqrt{P_{sim}}$ (Sokal, Rohlf 1981). Дистанцию между выборками по асимметрии метрических признаков рассчитывали таким же способом как по асимметрии фенотипов ($D_{AM} = 1-r$).

Размах изменчивости флуктуирующей асимметрии в каждой выборке измеряли как величину суммарной дисперсии, рассчитанной на основе дисперсии всей совокупности признаков (Корн, Корн, 1977; Sokal, Rohlf, 1981).

$$S^2 = \frac{1}{n-m} \sum_{i=1}^m (n_i - 1) S_i^2,$$

²Описанное явление, на наш взгляд, может отражать наличие пороговых эффектов в реакции структур на факторы, дестабилизирующие онтогенез, развитие системы регуляторных механизмов, защищающих нормальное течение процеллов формообразования от всевозможных случайных нарушений (см. Шмальгаузен, 1968).

где s^2 - дисперсия асимметрии i -го признака, n_i - объем выборки по i -му признаку, n - суммарный объем выборки по всем признакам, m - число признаков.

Расстояния между выборками по совокупности трех показателей асимметрии (дисперсия асимметрии, частота симметричного проявления метрических признаков и среднее на особь число асимметричного выражения фенотипов) были исследованы методом многомерного шкалирования (Kruskal, 1964), где в качестве метрики после стандартизации исходных величин показателей использовали квадрат евклидовых расстояний.

Другим параметром, который мы использовали для оценки уровня дестабилизации, были нарушения в зубной системе, выражавшиеся в относительном смещении отдельных зубов из зубного ряда³, которое можно обозначить как краудинг по аналогии с названием этого явления у человека (Зубов, Халдеева, 1993). Краудинг оценивался нами для каждого постоянного премоляра и первого моляра в баллах от 0 (зуб не выходит из ряда) до 4 баллов (зуб выходит из ряда более чем на 1.5-2 собственные ширины) на обеих половинах нижних челюстей. Различия выборок по средним значениям (каждая особь представлена полусуммой баллов для левой и правой половины челюсти) и асимметрии оценивались на основе дистанций Махалобиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Асимметрия фенотипов

В табл. 3 представлены данные о среднем (в расчете на одну особь) количестве фенотипов с различным (асимметричным) проявлением на правой и левой стороне черепа (A_f). Три выборки современных зубров характеризуются значительным повышением уровня асимметрии по сравнению со всеми более ранними.

Для каждого признака распределение значений асимметрии соответствовало пуассоновскому, т.е. носило случайный характер, что позволяет рассматривать асимметрию фенотипов как флуктуирующую.

Для каждой из исследованных выборок мы сравнили уровень асимметрии самок и самцов, а также молодых и взрослых. Достоверных различий выявлено не было за исключением выборки из ОГЗ. Только эта выборка включает значительную долю новорожденных (21 экз.);

³Принимая во внимание важную роль зубной системы в жизни млекопитающих, можно предполагать, что любые ее нарушения связаны со снижением жизнеспособности.

которые значимо отличались более низким уровнем асимметрии от взрослых, а также от животных проживших от семи дней до года (табл. 4); однако отличия от последних не достигали статистически значимой величины (возможно из-за малого объема выборки, 8 экз.). Этот результат выглядит неожиданным, поскольку можно было бы ожидать, что животные, умершие в возрасте 1-2 дня, по крайней мере отчасти погибли из-за нарушения стабильности развития, что должно быть связано с более высоким, а не более низким уровнем асимметрии. Полученный результат, вероятно, связан с тем, что у новорожденных не полностью регистрируется весь комплекс исследуемых отверстий, часть из них отчетливо проявляется лишь в более взрослом состоянии; при меньшем количестве отверстий меньше и асимметрия. Действительно, сравнение суммарного среднего количества отверстий на всех исследуемых участках черепа у новорожденных и взрослых зубров ОГЗ выявило статистически значимые различия: средние значения составили соответственно 25.4 и 31.9 отверстий на особь.

Две относительно многочисленные выборки (современная из ОГЗ и субрецентная из Беловежской пуши) были разделены на две части в соответствии с годами рождения, которые для ОГЗ известны из регистрационных книг, а для Беловежской пуши были оценены на основании даты поступления в коллекцию и оценки индивидуального возраста (табл. 5). Для зубров Беловежской пуши выявлено достоверное увеличение асимметрии во времени. В ОГЗ явно прослеживается та же тенденция, хотя различия не достигают достоверных значений. Таким образом, и в наше время, и в прошлом веке наблюдалось увеличение асимметрии в проявлении фенов.

Асимметрия промеров

По величине дисперсии асимметрии (s^2) почти все выборки достоверно отличаются друг от друга (16 из 21 попарного сравнения, табл. 3). Наименьшая дисперсия характеризует кавказских зубров из Осетии, а наибольшая - зубров из Кубанской охоты. Промежуточные значения s^2 отмечены для субрецентных зубров Беловежской пуши и Гатчины (которые наиболее близки друг другу) и трех современных выборок (также близких между собой).

Вариации величин d_{l-r} разных признаков (исследованные для каждой выборки) не скоррелированы, за исключения нескольких сопряженных промеров: 26-27, 26-28, 30-31, 32-34, 32-33, 33-34, 32-35, 36-38 и 35-38, (коэффициент ранговой корреляции Спирмена больше 0,6; $p < 0,05$). Не выявлена связь величин $|d_{l-r}|$ с возрастом и полом животного и линейными размерами промеров в пределах каждой выборки и по всей совокупности особей.

На основании попарного сравнения выборок по s^2 отдельных промеров выборки разделяются на три группы. Наиболее близки друг другу и удалены от остальных две выборки кавказско-беловежской линии (коэффициент корреляции величин s^2 , $r=0,87$, $p<0,0001$). Вторая группа включает современных и субрецентных беловежских зубров из Беловежской пуши и Гатчины ($r=0,82$, $p=0,001$). Третья - обе выборки кавказского подвида ($r=0,85$, $p<0,0001$). Зубры из Гатчины, сближаются с кавказскими зубрами из Кубанской охоты ($r=0,85$, $p<0,0001$). Своеобразие кавказско-беловежской линии проявляется в больших значениях s^2 для признаков области лба и основания рогов (соответствующий промер, отражает различия в диаметре оснований левого и правого рога). Своеобразие беловежской линии проявляется в меньших значениях s^2 для носовых костей по сравнению как с кавказским подвидом, так и выборкой из Гатчины.

Величина суммарной дисперсии асимметрии промеров сильно и положительно скоррелирована с показателем асимметрии фенотипов ($r=0,939$, $p=0,005$) (табл 3). Исключение составляет выборка из Кубанской охоты, для которой характерна минимальная асимметрия по фенотипам, **но** максимальная - по метрическим признакам.

Для каждой выборки рассчитана средняя частота симметричного выражения признаков (табл. 6, M_p). Наибольшие значения M_p характеризуют выборку современных беловежских зубров, за которыми следуют кавказские зубры из Осетии; наименьшая симметрия отмечена для обеих выборок кавказско-беловежской линии.

Профили частот симметрии по признакам подобны для большинства выборок: наибольшая частота симметрии характерна для признаков лба и хоан, а наименьшая - для промеров носовых костей, зубных рядов и орбит. Наибольшее сходство отмечено между зубрами Беловежской пуши, Гатчины и современной беловежской линии. К последней ближе остальных кавказско-беловежские зубры из ПТЗ.

Внутри выборок величины дисперсии асимметрии и частота симметрии, как правило, не зависят друг от друга или имеют слабую тенденцию к отрицательной связи. Единственное исключение - сильная отрицательная корреляция между дисперсией d_{l-r} и P_{sim} в выборке современных беловежских зубров ($r=-0,796$, $p=0,001$). В остальных случаях можно говорить о независимости этих параметров.

Дифференциация популяций по совокупности показателей асимметрии

Дистанции между популяциями по совокупности трех показателей асимметрии (дисперсия асимметрии и частота симметрии метрических признаков, а также асимметрия фенотипов) были исследованы методом многомерного шкалирования (Рис. 2). Первая координатная ось оказалась скоррелированной с s^2 ($r=-0,867$, $p=0,008$) и, в меньшей степени, с показателем асимметрии фенотипов. Вторая ось связана с вариациями частоты симметрии (P_{sim}) по метрическим признакам ($r=0,856$, $p<0,00001$). На рис. 2 видно, что первая координата, описывающая основную долю изменчивости показателей, отрицательно связана со временем и, в частности, по ней хорошо разделяются современные и субрецентные популяции.

Нарушения положения зубов нижней челюсти

В табл. 7 представлены средневыворочные оценки смещения зубов нижней челюсти относительно зубного ряда для премоляров и первого моляра (P_2 - P_4 и M_1), а также оценки асимметрии по этому показателю. Нарушения положения зубов и асимметрия наблюдаются во всех выборках. Кавказские зубы отличаются от остальных достоверно меньшими значениями обоих параметров, тогда как попарные различия между остальными выборками недостоверны. Увеличение нарушений в положении зубов у современных зубров можно было бы связать с общей дестабилизацией их развития и (или) снижением давления естественного отбора в условиях питомников, однако, это предположение не объясняет неожиданно сильное развитие краудинга и асимметрии по нему у зубров Беловежской пуши, живших одновременно с кавказским подвидом. Возможно, уже в 18-19 веке дестабилизирующие факторы, включающие неоднократные резкие сокращения численности (Карцов, 1903), существенно влияли на беловежскую популяцию; определенную роль могло сыграть изменение направления естественного отбора (снижение роли природных факторов и конкуренции между зубрами и увеличение роли антропогенного пресса). Это могло привести как к определенному повышению асимметрии по признакам черепа (см. выше), так и к существенному увеличению краудинга по сравнению с таковым в оптимальных условиях и с характерным для кавказского подвида. Внутренними предпосылками для развития краудинга, вероятно, явилось общее уменьшение размеров животного, и в частности нижней челюсти, происходившее на последних этапах эволюции рода *Bison* (Громова, 1935; Флеров, 1979). При этом могли нарушаться координации в нижней челюсти: возникать несоответствия в скоростях преобразования *os dentale* и зу-

бов (аналогичное явление отмечено для человека в связи с грацилизацией его нижней челюсти на последних этапах эволюции: Зубов, Халдеева, 1993). Возможно, в этой связи зубной ряд стал "слабым местом" в организации зубра и оказался отзывчивым на воздействие дестабилизирующих факторов. Применительно к нашим задачам низкий порог развития краудинга в ответ на дестабилизирующие факторы делает его мало пригодным для сравнения современных популяций между собой и с субрецентными зубрами (они практически не отличаются). Для сравнения приведены данные по *B. bison*, которые жили в питомниках и зоопарках России в течение ряда поколений и, как и зубры, характеризуются достаточно высоким уровнем инбридинга. Можно видеть, что для них значения краудинга сравнимы с таковыми у современных зубров. Отметим, что наибольшие значения получены для зубров беловежской и кавказско-беловежской линий из ПТЗ, что согласуется с результатами изучения фенов.

Полученные результаты проверки гипотез об ожидаемых свойствах флуктуирующей асимметрии у зубров можно кратко сформулировать в следующем виде.

1. Три выборки из популяций современных зубров характеризуются значительным увеличением уровня асимметрии фенов (количеству отверстий для прохождения сосудов и нервов черепа и нижней челюсти) по сравнению с более ранними популяциями. Обобщенная дисперсия асимметрии промеров также увеличена у современных зубров (исключение составляет выборка кавказского подвида из Кубанской охоты). Этот вывод согласуется с гипотезой об увеличении асимметрии с ростом инбридинга, в частности, в современных линиях зубров.

2. Среди современных популяций более низкий уровень асимметрии (по фенам и по метрическим признакам) характеризует кавказско-беловежских зубров из ОГЗ, тогда как беловежские и кавказско-беловежские зубры ПТЗ наиболее асимметричны. Отличие последних друг от друга не достоверно.

3. Величина дисперсии асимметрии метрических признаков сильно и положительно скоррелирована с показателем асимметрии фенов. Асимметрия не связана с полом, возрастом животного (с учетом времени формирования признака в случае фенов), и не зависит от размеров, что соответствует гипотезе о "шумовой" природе флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1987; Soule, 1979; Soule, Cuzin-Roudy, 1982).

4. Все изученные выборки кроме кавказского подвида характеризуются высокой частотой смещения щечных зубов (краудинга) нижней челюсти и асимметрией по данному показателю.

Таким образом, проявление фенов наиболее симметрично у *B.b.caucasicus* (обе выборки), которые достоверно отличается от всех остальных, включая *B.b.bonatus* 19 и начала 20 веков. Если считать, что уровень асимметрии скоррелирован с уровнем дестабилизации онтогенеза, то большую стабильность развития кавказских зубров можно связать с тем, что существенный антропогенный прессинг на его популяции начался значительно позже и оказывал меньшее воздействие практически до самого момента истребления подвида (Башкиров, 1939; Карцов, 1903). Для зубра Беловежской пуши существуют указания на периодические значительные сокращения численности еще в 17-19 веках (Карцов, 1903), что могло привести к инбридингу, дестабилизации и, как следствие, к более высокому уровню асимметрии.

Наименьший уровень асимметрии метрических признаков отмечен для выборки *B.b.caucasicus* из Осетии, в то время как в выборке из Кубанской охоты уровень асимметрии близок или даже превышающий таковой у современных зубров. Причины полученных различий между двумя выборками кавказских зубров не понятны. Возможно, определенную роль играло то, что зубры Северной Осетии происходят из достаточно стабильных популяций, тогда как в Кубанской охоте обитала популяция, восстановленная после сокращения численности и последующего заповедования территории. В этой связи, определенные параметры зубров Кубанской охоты могли стать менее стабильными, чем в ранних популяциях. Однако, этим нельзя объяснить увеличение дисперсии асимметрии до уровня современных зубров, а также противоположные результаты (наибольшая стабильность), полученные при анализе фенов.

По частоте симметричного состояния метрических признаков не выявлено связи со временем существования популяций. Принимая во внимание отсутствие внутривыборочной корреляции (за одним исключением) между этим и двумя другими показателями асимметрии, мы предполагаем, что может иметь место неодинаковый уровень устойчивости различных отделов и структур черепа к дестабилизирующему воздействию. Тогда по мере возрастания дестабилизации онтогенеза, можно ожидать усиления отрицательной корреляции между частотой симметричного состояния признаков и величиной дисперсии асимметрии, как в рамках отдельного организма, так и в пределах популяции в целом: на фоне роста флуктуирующей асимметрии будет расширяться набор признаков, переходящих порог стабильного развития.

Данные о происхождении и состоянии современных популяций зубра свидетельствуют в пользу меньшей стабильности развития у зубров беловежской линии по сравнению с кав-

казско-беловежской. Действительно, все параметры, характеризующие разнообразие по иммунологическому, биохимическому и молекулярному полиморфизму в беловежской линии достоверно ниже, чем в кавказско-беловежской (табл. 1). Беловежская линия также уступает кавказско-беловежской по таким важным витальным характеристикам как плодовитость, перинатальная смертность, возраст вступления в размножение и интервалы между отелами (табл 2). Вероятно, все это является следствием большей потери разнообразия и более высокого инбридинга беловежских зубров в связи с их происхождением от меньшего числа основателей. Вместе с тем, за время разведения зубра в России смертность телят и интервалы между отелами значительно и достоверно возросли в обеих линиях, что указывает на ухудшение состояния вида в целом. На основании этих данных можно было ожидать, что выборка современных беловежских зубров будет характеризоваться более высокой асимметрией, чем выборка кавказско-беловежской линии; следовало также ожидать нарастания асимметрии во времени. Результаты нашего исследования в целом подтверждают это предположение. В этой связи следует отметить, что только для беловежской линии была показана достоверная отрицательная корреляция между частотой симметричного состояния признаков и величиной флуктуирующей асимметрии. В тех случаях, когда объем выборок достаточно большой, наблюдается тенденция увеличения асимметрии во времени (по асимметрии фенотипических беловежских зубров и современных зубров ОГЗ). Сравнение линий зубра по асимметрии фенотипических признаков и дисперсии асимметрии метрических признаков выявило значимо большую симметрию зубров из ОГЗ по сравнению с выборкой беловежских зубров (ПТЗ). Однако, последние показывают крайне незначительные отличия от кавказско-беловежских зубров из ПТЗ.

В настоящее время мы не можем найти однозначного объяснения малым различиям двух выборок из ПТЗ. Они могут быть следствием меньшей стабильности кавказско-беловежских зубров из ПТЗ (по сравнению с ОГЗ) в результате действия внешних (средовых) или внутренних (генетических) факторов. Одной из причин этого может быть то, что в питомнике ОГЗ эффективная численность кавказско-беловежских зубров была несколько больше, чем в ПТЗ; определенную роль могла сыграть также практика периодического "прилития крови" беловежской линии к кавказско-беловежским зубрам (в питомнике ОГЗ это затруднено, поскольку беловежскую линию специально не поддерживают); третьей причиной (хотя и менее вероятной) могут быть ошибки в записях о принадлежности экземпляров к определен-

ным линиям. Однако, для решения этого вопроса нужны дополнительные данные; здесь мы можем лишь обратить внимание на явно неожиданный результат.

Сравнение наших результатов по асимметрии фенов с полученными ранее (Baranov et al, 1997) показывает их качественное совпадение при некотором количественном расхождении. Как и в нашем исследовании кавказско-беловежские зубры из ОГЗ показали статистически значимые отличия от зубров беловежской линии (популяция из польской части беловежской пуши, которую мы не исследовали); однако для обеих линий количество асимметричных признаков на особь у нас несколько выше. Это можно объяснить различиями самих выборок: беловежские зубры относились к разным популяциям, а в ОГЗ исследована та же коллекция, но у нас объем выборки составил 75, тогда как в цитируемом исследовании - 29. Однако определенное значение, по-видимому, имел методический аспект, т.е. несколько различающаяся у разных исследователей оценка того, что следует полагать отверстием. Во всяком случае несомненно качественное совпадение наших выводов относительно существования отличий кавказско-беловежских зубров из ОГЗ от зубров беловежской линии. Плесская линия, исследованная Барановым с соавторами, нами исследована не была. Увеличение асимметрии фенов во времени было исследовано в цитируемой работе, но достоверных изменений не было обнаружено. Возможно, это объясняется малыми временными дистанциями сравниваемых выборок (1970-1986. и 1987-1988 г.) и не достаточным объемом выборок. Так, и на нашем материале достоверный результат получен лишь для выборки “старых” беловежских зубров, объем которой составлял 128 экземпляров, а для выборки из ОГЗ (66 экз.) при такой же величине абсолютных различий результат не достиг достоверных значений.

Таким образом, наши исследования показали, что асимметрия фенов и дисперсия асимметрии метрических признаков связаны между собой, с историей популяций и проявляют тенденцию роста во времени. Высокая корреляция в проявлении этих параметров может быть следствием общего механизма, порождающего отклонения от билатеральной симметрии. Нарушения положения щечных зубов нижней челюсти и асимметрия по этому параметру выявлены практически во всех выборках; и были значительными у всех изученных форм за исключения истребленного кавказского подвида. Поэтому данный параметр мало пригоден для оценки и мониторинга состояния современных популяций.

Авторы глубоко признательны заведующей зубропитомника Окского Государственного Заповедника Е.Г.Киселевой, собравшей богатую коллекцию, включающую черепа подавляю-

щего большинства зубров, павших в ОГЗ, заведующему отделом териологии Зоомузея МГУ И.Я.Павлинову и заведующему отделом остеологии ЗИН РАН Г.Ф.Барышникову за помощь в организации нашей работы в музеях, М.В.Мине за ценные замечания, позволившие улучшить изложение работа, а также студенткам МГУ К.В.Мироненко и И.В.Мироненко за участие в описании материала. Настоящая работа проводилась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты N 96-04-49362, 96-04-49557, 98-05-64687 и 96-15-98069.

Работа выполнена с использованием Фондовой коллекции ЗИН РАН, которая имеет финансовую поддержку ГКНТ Российской Федерации (Рег. N 97-03-16).

- Башкиров И.* 1939. Кавказский зубр // Кавказский зубр. М. С. 3-72.
- Громова В.И.* 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus* Vojanus) в СССР // Тр. Зоол. Инст. АН СССР. Т. 2. Вып. 2-3. С. 77-202
- Животовский Л.А.* 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях. М: Наука. 182 с.
- Захаров В.М.* 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. С. 1-213.
- Зубов А.А., Халдеева Н.И.* 1993. Одонтология в антропофенетике. М.: Наука. 223 с.
- Карцов Г.* 1903. Беловежская пуща. СПб.: Изд. Маркса. С. 1-419.
- Кириков С.В.* 1979. Распространение зубра на территории Советского Союза в XI-XX вв // Зубр. М.: Наука. С. 476-487.
- Корн Г., Корн Т.* 1977. Справочник по математике для научных работников и инженеров: Определения, теоремы, формулы. Изд. 4. М.: Наука. 830 с.
- Плохинский Н.А.* 1970. Биометрия. М: Изд-во МГУ. С. 1-366.
- Сипко Т.П., Раутиан Г.С., Удина И.Г., Уханов С.В., Берендяева З.И.* 1995. Изучение полиморфизма групп крови у зубров (*Bison bonasus*) // Генетика, Т. 31, N 1. С. 93-100.
- Сипко Т.П., Раутиан Г.С., Удина И.Г., Ракицкая Т.А.,* 1996. Полиморфизм биохимических маркеров зубра (*Bison bonasus*) // Генетика, Т. 32. N 3. С. 400-405.
- Сипко Т.П., Черкащенко В. И.* 1989. Генетический анализ зубров в СССР // Современные проблемы Красной книги СССР. М.: Госкомприрода. С. 31-37.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В.* 1973. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. N 5. С. 40-51.
- Флеров К.К.* 1979. История развития и географическое распространение *Bison* // Зубр. М.: Наука. С. 112-127.
- Шмальгаузен И.И.* 1968. Факторы эволюции. М.: Наука. 451 с.
- Яблоков А.В.* 1980. Фенетика. М.: Наука. С. 1-132.
- Varanov, A.S., Zakharov, V.M., Kiseleva E.G., Pucek Z.,* 1997. Developmental stability of skull morphology European bison, *Bison bonasus* // Acta Theriol. Suppl. 4. P. 79-85.
- ЕВРВ. 1947-1994. European Bison Pedigree Book, 1965-1994; (ранее) Pedigree Book of European Bison, 1947-1965. Warszawa: PWN- Polish Sci. Publ.; 1977-1994: Warszawa: State Publ. for Agric. and Forestry.

- Hartl G.B., Pucek Z.* 1994. Genetic depletion in the European bison (*Bison bonasus*) and the significance of electrophoretic heterozygosity for conservation // *Conservation biology*, V. 8. N 1. P. 167-174.
- Kruskal J. B.* 1964. Nonmetric Multidimensional Scaling: A Numerical Method // *Psychometrika*. V. 29. N 2. P. 115-129.
- Larten N.C., Gates C.C.* 1990. Home ranges of wood bison in an expanding population // *J. Mammol.* V. 71. N 4. P. 604-607.
- Levontin R. C.* 1956. Studies on homeostasis and heterozygosity. 1. General considerations. Abdominal bristle number in second chromosome homozygotes of *Drosophyla melanogaster* // *Am. Natur.* V.90. P.237-255.
- Mitton J.* 1978. Relationship between heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations // *Nature*. V. 273. P. 661-662.
- Olech W.* 1987. Analysis of inbreeding in European bison // *Acta Theriol.* V. 30. P. 373-387.
- Sokal R. R., Rohlf F. J.* 1981. *Biometry* // New York. W. H. Freeman and Company. P. 1-837.
- Soule E. M.* 1979. Heterozygosity and developmental stability: Another look // *Evolution*. V. 33. P. 396-401. -1982. Allometric variation. 1. The Theory and some consequences // *Am. Nat.* V. 120. N 6. P. 751-764.
- Soule E. M., Cuzin-Roudy J.* 1982. Allometric variation. 2. Developmental instability of extreme phenotypes // *Am. Nat.* V. 120. N 6. P. 765-786.
- Slatis H.M.* 1960. An analysis of inbreeding in the European bison // *Genetics*. V. 45. P. 275-287.
- Van Valen L.,* 1962. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution*. V. 10. P. 139-146.

Таблица 1. Генетическое разнообразие и витальные характеристики

беловежской и кавказско-беловежской линий зубра

Параметр	Линии разведения	
	Беловежская	Кавказско-беловежская
Данные по группам крови (Сипко и др., 1995)		
Количество антигенов из 57 типированных (% от количества, известного для вида)	33 (66%)	41 (82%)
Количество антигенов на особь (в скобках диапазон варьирования)	11.2 (5-17)	13.4 (5-18)
Разнообразие групп крови (mi-критерий)	1.31	1.45
Биохимический полиморфизм (Сипко и др., 1996)		
Гетерозиготность по 21 локусу	0.038	0.044
ДНК полиморфизм (Удина и др., 1994)		
Гетерозиготность	0.07	0.09
Доля полиморфных локусов	0.42	0.57
Коэффициент инбридинга (Olech, 1989)	0,324	0,193
Витальные характеристики		
Перинатальная смертность, % (Белоусова, 1993)	24,9	11,6
Средний возраст наступления половой зрелости, лет (Корочкина, 1971)	4,5	3,9
Плодовитость, % (Белоусова, 1993)	47,9	73,8

Таблица 2. Динамика перинатальной смертности и интервалов между отелами по годам рождения (по данным ЕВРВ)

Год рождения	Популяция		
	Беловежская (ПТЗ)	Кавказско- беловежская (ПТЗ)	Кавказско- беловежская (ОГЗ)
перинатальная смертность, % (объем выборки)			
1950-1965	39,3 (56)	20,0 (75)	10,7 (28)
1966-1975	27,5 (51)	17,2 (58)	19,2 (120)
1976-1985	36,4 (55)	33,8 (68)	29,0 (93)
1986-1996	46,7 (45)	51,1 (47)	45,0 (60)
интервалы между отелами, мес. (объем выборки)			
1950-1965	16,4 (85)	14,5 (114)	14,5 (141)
1966-1975	18,0 (40)	16,0 (51)	17,1 (55)
1976-1985	20,0 (47)	18,8 (31)	20,7 (58)

Таблица 3. Различия популяций по величине асимметрии. Над диагональю различия по дисперсии асимметрии метрических признаков (F -критерий), под диагональю фенетические дистанции (D_{Af}) и достоверность межпопуляционных различий (s^2 - дисперсия флуктуирующей асимметрии метрических признаков, Af - среднее количество асимметричных фенотипов на особь)

Популяция	БП	Г	Б (ПТЗ)	КБ (ОГЗ)	КБ (ПТЗ)	КА	КО	s^2	$Af \pm m$
БП		1,03	1,46 ²	1,32 ²	1,63 ²	1,73 ²	1,41 ¹	8,25	6,23±0,19
Г	0,012		1,41 ¹	1,28	1,58 ¹	1,68 ¹	1,46 ¹	8,53	6,49±0,58
Б (ПТЗ)	0,016	0,023 ¹		1,09	1,12	1,19 ¹	2,06 ¹	12,05	11,4±0,49
КБ (ОГЗ)	0,013	0,027 ¹	0,007		1,23 ¹	1,31 ¹	1,87 ¹	10,96	8.20±0.41
КБ (ПТЗ)	0,021 ¹	0,018	0,006	0,006		1,06	2,3 ²	13,46	11,4±0,51
КА	0,029 ¹	0,028 ¹	0,031 ¹	0,025 ¹	0,033 ¹		2,44 ²	14,33	4,93±0,31
КО*	-	-	-	-	-	-		5,85	5,42

Примечание. ¹ $p < 0,05$. ² $p < 0,01$. *- расчет дисперсии проводился по 11 признакам из 13, асимметрия по фенам определена как сумма среднего количества асимметричных фенотипов и среднего по остальным формам значения асимметрии для признаков нижней челюсти (поэтому ошибку и достоверность отличий от остальных форм не оценивали). БП - популяция из Беловежская пуши 19-20 вв., Г- популяция Гатчины, Б - современная беловежская линия, КБ (ОГЗ) и КБ (ПТЗ) - зубры кавказско-беловежской линии из ОГЗ и ПТЗ, КА - *V. b. caucasicus* из Кубанской охоты, КО - *V. b. caucasicus* из Северной Осетии.

Таблица 4. Среднее на особь количество асимметричного выражения фенов у зубров разного индивидуального возраста из ОГЗ

Возрастная группа	N	$Af \pm m$
Старше 1 года	46	8.20 ± 0.41^1
*От 7 дней до 1 года	8	8.70 ± 1.01
1-2 дня	21	$6.60 \pm 0,45^1$

Примечание. ¹ достоверность различий $p < 0,05$

Таблица 5. Временная динамика среднего количества асимметричных фенов, приходящихся на одну особь

Время рождения	<i>N</i>	<i>Af ± m</i>	<i>DM ± m</i>
Беловежская Пуща			
1832-1902	63	5,75 ± 0,25	0,92 + 0,39 ¹
1904-1917	65	6,67 ± 0,30	
Кавказско-беловежская линия (ОГЗ)			
1956-1975	37	7,56 ± 0,48	0,94 ± 0,672
1976-1996	29	8,50 ± 0,47	

Примечание. ¹ достоверность различий $p < 0,05$

Таблица 6. Усредненное на признак значение доли симметричных особей (M_p), дистанции (D_{AM}) рассчитанные по показателю j (над диагональю), и разница значений M_p (t -критерий) в выборках (под диагональю)

Популя- ция	БП	Г	Б (ПТЗ)	КБ (ОГЗ)	КБ (ПТЗ)	КА	КО	$M_p \pm m$
БП		(+)0,12*	(+)0,40*	0,94	0,66	0,69	0,55	0,37±0,039
Г	0,37		(+)0,26*	0,68	0,41	0,61	0,76	0,34±0,074
Б (ПТЗ)	(+)3,41*	(+)3,18*		0,58	(+)0,29*	0,67	1,08	0,50±0,052
КБ (ОГЗ)	(-)3,47*	1,96	(-)6,38*		0,72	1,05	0,95	0,17±0,019
КБ(ПТЗ)	2,21	1,09	(-)6,01*	(+)2,39*		0,47	1,53	0,24 ±0,023
КА	0,13	0,32	(-)2,73*	(+)4,04*	(+)3,32*		0,98	0,34 ±0,034
КО	1,16	0,55	(-)2,25*	(+)4,51*	(+)2,54*	1,11		0,42 ±0,049

Примечание. * $p < 0,05$, (+) - знак коэффициента корреляции r или знак положительной разницы между средними долями симметричных особей, (-) - знак отрицательной разницы между средними долями симметричных особей

Таблица 7. Смещение щечных зубов нижней челюсти относительно
зубного ряда (в баллах)

Популяция	<i>n</i>	Зубы (премоляры и моляр 1)							
		P ₂		P ₃		P ₄		M ₁	
		<i>x</i>	<i>as</i>	<i>x</i>	<i>as</i>	<i>x</i>	<i>as</i>	<i>x</i>	<i>as</i>
КА	9	0,28	0,11	0,11	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
БП	50	0,94	0,28	90	0,29	0,10	0,01	0,06	0,0
Б (ПТЗ)	17	0,89	0,18	1,03	0,24	0,26	0,06	0,06	0,0
КБ (ОГЗ)	33	0,74	0,15	0,81	0,27	0,16	0,0	0,0	0,0
КБ (ПТЗ)	23	0,95	0,24	1,02	0,30	0,20	0,09	0,03	0,0
<i>B.bison</i>	20	1,16	0,13	0,50	0,10	0,12	0,0	0,03	0,0

Примечание: *n* - количество особей, *x* - средний балл развития краудинга, *as* - средне-выборочные различия левой и правой стороны; только кавказские зубы достоверно отличаются от остальных выборок меньшими значениями краудинга премоляров и асимметрии, отличия между остальными выборками недостоверны.

Рис. 1. Фены и промеры, исследованные на правой и левой стороне черепа и нижней челюсти зубра: вид черепа сверху (*a*), снизу (*b*), сбоку (*в*), сзади (*г*) и нижняя челюсть (*д*); 1-25 - фены: 1 - отверстия на носовой кости; 2-3 - группа отверстий на лобной кости спереди (2) и сзади (3) for. supraorbitale; 4 - отверстия позади входа небного канала (for. palatina majus); 5-8 - отверстия в области инфраорбитального канала (for. infraorbitale): спереди (5), изнутри (6), позади (7) и сверху (8) от него; 9 - отверстия на слезной кости впереди от слезного отверстия; 10 - отверстия на боковой поверхности передней части скуловой кости; 11 - for. lacrimale (одинарное, двойное, тройное); 12 - латеральный выход for. supraorbitale со стороны орбиты; 13 - отверстия на чешуйчатой части височной кости; 14 - отверстия на лобной кости над средней частью височного гребня; 15 - группа засочленовных отверстий; 16 - отверстия в области затылочно-височного шва; 17 - отверстия над мышцелками; 18 - входное отверстие canalis n. hypoglossii; 19-21 - группы отверстий впереди (19), изнутри (20) и позади (21) подбородочного канала (for. mentale); 22 - отверстия на внутренней поверхности челюсти позади симфиза; 23-25 - отверстия спереди (23), сверху (24) и позади (25) for. mandibulae; 26-39 - промеры: 26 - косая длина лба (от задней точки шва между носовыми костями - nasion - до височного сужения), 27 - боковая длина задней части лба (от височного сужения до заднего края основания рогового стержня), 28 - боковая длина средней части лба (от височного сужения до заднего края глазницы), 29 - длина глазницы (от заднего до переднего краев), 30 - косая длина верхней части nasale (от nasion до наиболее выступающей вбок точки носовой кости, где сходятся nasale, frontale и lacrimale), 31 - боковая длина средней части nasale (от выемки в передней части носовой кости до ее наиболее выступающей вбок точки), 32 - боковая длина неба (от задней небной выемки до переднего края альвеолы P² той же стороны), 33 - диагональная длина неба (от задней небной выемки до переднего края альвеолы P² противоположной стороны), 34 - косая длина неба (от хоанальной небной вырезки до переднего конца шва между небными костями), 35 - длина зубного ряда (по максимально удаленным краям альвеол), 36 - косая длина заднего отдела роstralной части (от переднего края альвеолы P² до переднего края хоаны), 37 - косая длина среднего отдела роstralной части (от переднего конца шва между небными костями до переднего края хоаны), 38 - косая длина роstralной части (от переднего края альвеолы P² до максимально выступающего края межчелюстной кости), 39 - косая длина

глазницы (от максимально выступающей назад до максимально выступающей вперед точки глазницы).

Рис. 2. Положение выборок зубров в пространстве первых двух координатных осей многомерного шкалирования ($D1$, $D2$), отражающее взаимоотношения выборок по совокупности параметров асимметрии. Обозначения: † - вымершие популяции; популяции из БП - Беловежской пуцы (19 в. - начало 20 в.), Г - Гатчины (19 и начала 20 века), Б - современная беловежская линия (ПТЗ), КБ (ОГЗ) и КБ (ПТЗ) - кавказско-беловежской линии из ОГЗ и ПТЗ, КА - кавказский подвид из Кубанской охоты (19 в.- начало 20 в.), КО - кавказский подвид из Северной Осетии (18-19 вв.).

