

Капитанова Дарья Викторовна

КРАНИОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
РОДА *OVIS LINNAEUS*, 1758
(BOVIDAE, ARTIODACTYLA):
СТАТИСТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ
УРОВНЕЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СХОДСТВА

03.00.08 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва

2008

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН

НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ: профессор, доктор биологических наук
Виктор Николаевич Орлов

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ: доктор биологических наук
Елена Георгиевна Потапова
Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН

кандидат биологических наук
Екатерина Леонидовна Дмитриева
Палеонтологический институт РАН

ВЕДУЩАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ: Зоологический институт РАН

Защита состоится 1 апреля 2008 года в 14 часов на заседании Совета Д 002.213.01
по защите докторских и кандидатских диссертаций
при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу:
117071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел/факс: (495) 952-35-84, e-mail:
admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук
РАН по адресу: 117071, Москва, Ленинский проспект, д. 33

Автореферат разослан 29 февраля 2008 г.

Ученый секретарь совета по защите
докторских и кандидатских диссертаций
кандидат биологических наук

Т.П. Крапивко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Таксономическая структура горных баранов рода *Ovis* (Bovidae, Artiodactyla) разрабатывается со второй половины XVIII в. Основополагающее значение имеют работы Н.А. Северцова (1873а, б), Р. Лайдеккера (Lydekker, 1898, 1913), Н.В. Насонова (1923), В.И. Цалкина (1951) и В.Г. Гептнера (Гептнер и др., 1961). Системы этих исследователей базировались в основном на различиях в пропорциях черепа, направлении изгиба рогов и некоторых других признаках внешней морфологии, таких как общие размеры и окраска тела, наличие и окраска подвеса. Главным критерием разделения на виды или подвиды в этих работах служила степень морфологических различий между особями или небольшими выборками из популяций. Результаты этих исследований во многом не согласуются, что является следствием как применения различных методических подходов, так и изменения концепции вида от типологической к политипической (Воронцов и др., 1972б; Орлов, 1978).

К настоящему времени накоплен значительный объем материалов по ископаемым представителям рода (Громова, 1935; Korobitsyna et al., 1974; Vislobokova et al., 1995; Боескоров, 2001). Начиная с 1970-х гг. публикуются работы, посвященные кариологическим и молекулярно-генетическим аспектам эволюции горных баранов (Nadler et al., 1971; Воронцов и др., 1972б; Орлов, 1978; Hassanin et al., 1998; Кузнецова, 2002). Результаты этих исследований служат важным материалом в изучении эволюции рода.

Несмотря на обилие информации, касающейся различных аспектов таксономии горных баранов, общепринятой системы рода не существует. В этом отношении показательны, например, различия системы рода во втором (1993) и третьем (2005) изданиях *Mammal Species of the World*, где система рода трактуется по-разному.

Выяснение таксономической структуры рода горных баранов имеет безусловное природоохранное значение. Часть популяций горных баранов является объектом охотничьего использования. Практически все популяции горных баранов внесены в различные охранные списки: Красные Книги стран ареала, приложения СИТЕС, законы сохранения дикой природы США и Евросоюза и т.п. Очевидно, что определение положения этих популяций в иерархической системе рода важно для организации охранных мероприятий.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы является изучение краниологической дифференциации горных баранов рода *Ovis* на основании комплекса морфометрических и неметрических признаков строения черепа с использованием методов статистического анализа.

В ходе работы решались следующие задачи:

1. Анализ морфометрических и неметрических параметров строения черепа горных баранов рода *Ovis* различных географических форм;
2. Сопоставление системы выделенных уровней морфологического сходства таксонов с предложенными ранее таксономическими системами рода;
3. Реконструкция возможного сценария формирования таксонов рода на основании совокупности морфологических, молекулярно-генетических и палеонтологических данных.

Научная новизна и практическая ценность работы. Впервые проанализировано значительное количество материала по географическим формам рода *Ovis*, хранящегося в мировых музейных коллекциях, достаточное для проведения анализа таксономической структуры рода с использованием методов многомерного статистического анализа. Разработана и применена методика детального морфологического описания черепа и рогов, выявлены признаки, наиболее значимые для характеристики таксонов. Описаны краниологические тренды, определяющие направление преобразований черепа в ходе исторического развития группы. На основании краниологических данных построена система уровней морфологического сходства представителей рода *Ovis*, отражающая таксономическую структуру этой группы.

Результаты, полученные в ходе данного исследования, также могут быть использованы при разработке мер по охране локальных популяций горных баранов, находящихся под угрозой исчезновения.

Детальное описание отдельных географических форм и определитель по признакам черепа и рогов могут быть использованы в таксономических исследованиях и фаунистических справочниках, а также при идентификации экземпляров, место сбора которых неизвестно.

Основные защищаемые положения:

1. Анализ морфометрии и фенетических признаков черепа горных баранов показал их пригодность для диагностики таксонов на всех уровнях иерархии системы. Особенности рогов играют важную роль в диагнозе крупных таксонов рода. Фенетические признаки обладают большей вариабельностью и, соответственно, меньшей ценностью для диагностики групп. Для достоверного определения принадлежности экземпляра к определенному таксону необходимо использовать совокупность морфометрических и фенетических признаков.

2. В роде можно выделить четыре уровня морфологического сходства. На I уровне выделяются три крупные группы: архарообразных, муфлонообразных и снежных баранов. На II уровне сходства группа муфлонообразных баранов включает европейских муфлонов, азиатских муфлонов и уриалов. Группа снежных баранов делится на азиатских снежных баранов, толсторогов и тонкорогов. III уровень сходства наблюдается только в подгруппе архаров, выделено три краниологических типа, представляющих собой группировки географических форм архаров с различными особенностями строения черепа. На IV уровне представлены дискретные географические формы, в таксономических системах обычно принимаемые в качестве подвидов или популяций.

3. На основании совокупности морфологических, палеонтологических и кариологических данных предлагается возможный сценарий формирования современной системы уровней морфологического сходства горных баранов. Группа возникла в центральной части ареала рода в конце неогена и широко распространилась по Евразии. К середине плейстоцена уже существовали три основные группы: в северо-восточной части ареала сформировалась группа снежных баранов, в центральной части обособилась группа архаров, в Европе и Передней Азии возникли мелкие муфлонообразные бараны. В среднем плейстоцене возникли основные подгруппы II уровня, а к голоцену структура рода приобрела современный вид.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы были доложены на IV Международном конгрессе по горным копытным (Муннар, Керала, Индия, 2006) и на Международной конференции «Млекопитающие горных территорий» (Нальчик, 2007), а также на межлабораторных коллоквиумах Института проблем экологии и эволюции РАН в 2006 и 2007 гг.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано пять работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, включающих в себя обзор литературы по теме, характеристику материала и методов исследования, описание результатов, полученных в ходе работы, и их обсуждение, заключения по итогам исследования, списка литературы и двух приложений, описывающих половозрастную и географическую принадлежность изученных экземпляров черепов. Материал изложен на 210 страницах. Работа содержит 38 рисунков и 25 таблиц. Список цитируемой литературы включает 155 наименований, из них 62 на иностранных языках.

Благодарности

Автор искренне признателен В.Н. Орлову (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за научное руководство, А.Е. Субботину (Институт проблем экологии и эволюции РАН) и А.В. Лопатину (Палеонтологический институт РАН) за поддержку и консультации на всех этапах работы над диссертацией; И.Я. Павлинову и коллективу Зоологического музея МГУ, А.Н. Тихонову, А.О. Аверьянову и Г.Ф. Барышникову (Зоологический институт РАН), Р.Ж. Байдавлетову (Институт зоологии и генофонда животных МОН Республики Казахстан), С. Кондратову (Safari Outfitters), Д. Хиллс (D. Hills), П. Дженкинс (P. Jenkins) и Р. Сэйбину (R. Sabin) из Британского музея, Лондон, Н. Гилмору (N. Gilmore) из Национальной академии естественных наук, Филадельфия, Л. Гордон (L. Gordon) и Х. Кафка (H. Kafka) из Национального музея естественной истории, Вашингтон, и Э. Уэствиг (E. Westwig) из Американского музея естественной истории, Нью-Йорк, за помощь в сборе материала; В.С. Лебедеву (Зоологический музей МГУ) за консультации по статистической обработке материала; Т.С. Шулежко (биологический факультет МГУ) и С.Ю. Ирхину (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за помощь и поддержку на стадии обработки полученного материала; а также коллективу лаборатории микроэволюции и доместикации млекопитающих ИПЭЭ РАН за участие в обсуждении полученных результатов.

Особую благодарность автор выражает Международному Фонду Сафари Клуба (Safari Club International Foundation) и г-ну Лерою Вюрсту (Mr. Leroy Wurst), без финансовой поддержки которых данная работа не могла быть выполнена.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** приведена общая характеристика работы, обоснована актуальность темы, поставлены цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА *OVIS*

1.1. Развитие представлений о структуре рода. Род *Ovis* является одной из наиболее интересных групп для систематиков. Значительная индивидуальная изменчивость морфологических признаков географических форм горных баранов в сочетании с обширным ареалом рода усложняет анализ систематической структуры данной группы и приводит к различным толкованиям ранга таксонов исследователями, придерживающимися разных концепций вида.

Все основные таксоны горных баранов были описаны в конце XIX – начале XX вв. По мере изучения и описания нового материала исследователи формировали систему рода, придерживаясь различных подходов и отдавая предпочтение разным морфологическим признакам. Согласно господствовавшей в то время типологической концепции вида, исследователи придавали новым формам, описанным по единичным экземплярам или небольшим сериям, систематический ранг видов или подвидов. Наиболее известными работами, выполненными в этот период, являются монографии Н.А. Северцова (1873а, б), Р. Лайдеккера (Lydekker, 1898, 1913) и Н.В. Насонова (1923). Системы разных авторов базировались на различных морфологических особенностях, значительно различались между собой и иногда противоречили друг другу. Позднее, с принятием политипической концепции вида, все описанные формы объединялись в один или два вида (Цалкин, 1951; Гептнер и др., 1961; Pfeffer, 1967; Соколов, 1979; Данилкин, 2005), и подчеркивалось отсутствие четких границ между географическими формами. Возможность гибридизации между различными формами горных баранов показала отсутствие генетической изоляции (Бутарин, 1939; Gray, 1954; Шарипов, 1989; Шайдуллин и др., 1994) и послужила подкреплением политипической концепции вида.

Таким образом, можно заключить, что все многообразие точек зрения на систематическую структуру рода *Ovis* сводится к двум концепциям: 1) деление рода на минимальное число групп (один-два политипических вида) с низведением всех географических форм до ранга подвидов или популяций; 2) выделение нескольких морфологических видов (до семи) в рамках двух групп, которым иногда присваивается

ранг подродов (*Ovis s. str.* и *Pachyceros*). В настоящее время среди исследователей не существует единого мнения по вопросу количества видов и подвидов в роде *Ovis*.

1.2. Данные кариологических и молекулярно-генетических исследований.

Изучение кариологии представителей рода *Ovis* показало наличие четырех групп с разным числом хромосом: 1) уриалы ($2n = 58$); 2) архары ($2n = 56$); 3) европейские и азиатские муфлоны, а также толстороги и тонкороги Северной Америки ($2n = 54$); 4) снежные бараны Сибири и Дальнего Востока ($2n = 52$).

Приведен обзор данных молекулярно-генетических исследований представителей рода *Ovis*. Применение молекулярно-генетических методов анализа структуры биологического разнообразия группы, получившее широкое распространение во второй половине XX в., также не решило проблем систематики группы горных баранов, но позволило более точно оценить степень дифференциации и филогенетические связи форм на качественно ином уровне.

1.3. Палеонтологические данные и гипотезы расселения рода.

Представлен краткий обзор палеонтологических находок горных баранов и основных теорий формирования и расселения рода.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материалы.

Работа проводилась на материалах коллекций зоологических музеев Москвы (Зоологический музей МГУ, ЗМ МГУ), Санкт-Петербурга (Зоологический институт РАН, ЗИН), коллекции Института зоологии и генофонда животных МОН Республики Казахстан, Алматы (ИЗ МОН РК), коллекций Британского музея естественной истории, Лондон (British Museum of Natural History, BM), Американского музея естественной истории, Нью-Йорк (American Museum of Natural History, AMNH), Национального музея естественной истории, Вашингтон (National Museum of Natural History, NMNH) и Академии естественных наук, Филадельфия (The Academy of Natural Sciences, ANS). Кроме того, в анализ были включены материалы из коллекции охотничьего хозяйства «Мургаб» (Горно-Бадахшанский АО, Таджикистан), собранные в 2000-2005 гг. и хранящиеся в лагере «Горячий источник», в 70 км к юго-юго-востоку от пос. Мургаб.

Всего было исследовано 1468 черепов горных баранов, из которых в анализируемые выборки вошло 948 экземпляров: 736 самцов старше четырех лет и 212 экземпляров самок

всех возрастов. Распределение экземпляров по основным группам, выделяемым в роде, показано в табл. 1. Кроме того, для исследования частоты встречаемости первого премоляра нижней челюсти у представителей снежных баранов (отсутствие первого премоляра – диагностический признак этой группы, Павлинов и др., 2002) было изучено 468 нижних челюстей снежных баранов из коллекций зоологических музеев Филадельфии, Вашингтона и Нью-Йорка.

2.2. Методы обработки материала.

2.2.1. Метрические и неметрические признаки. На черепах взяты 84 промера черепа (включая промеры рогов и нижней челюсти), описывающие как общие пропорции, так и детали строения отдельных костей. Также на каждом черепе было исследовано 26 неметрических признаков. Принадлежность к той или иной возрастной группе определялась по числу годовых колец на рогах и по степени стертости жевательной поверхности зубов.

2.2.2. Анализ морфометрических данных. В статистическом анализе использованы различные индексы, описывающие пропорции черепа и рогов и форму отдельных костей. На первом этапе обработки данных все экземпляры были разделены на группы в соответствии с их географической приуроченностью, которые рассматривались в качестве выборок из географических популяций. Тест Колмогорова-Смирнова был использован для проверки нормальности распределения исходных данных. Для оценки расстояния между выборками использовались процедуры дискриминантного анализа, кластерного анализа, многомерного шкалирования. Последние два метода применялись с использованием средних значений признаков, наиболее значимых в дифференциации выборок. Значимость переменных определялась с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Для анализа выбирались те переменные, уровень значимости p которых < 0.001 . В кластерном анализе использовались евклидовы расстояния между группами, объединение кластеров производилось по методу невзвешенного группового среднего (UPGMA). Для применения процедуры многомерного шкалирования строилась матрица евклидовых дистанций между группами.

Статистический анализ проводился с помощью программного обеспечения Statistica, версия 6.0, и SPSS, версия 13.0.

Таблица 1. Количество исследованных черепов.

группа	самцы	самки
европейские муфлоны, <i>O. musimon</i>	23	9
азиатские муфлоны, <i>O. ophion</i>	30	14
гибридная популяция хребта Эльбурс	14	0
уриалы, <i>O. vignei</i>	163	35
баран Северцова, <i>O. severtzovi</i>	8	0
архары, <i>O. ammon</i>	396	138
снежные бараны, <i>O. nivicola</i>	20	5
тонкорогги, <i>O. dalli</i>	42	2
толстороги, <i>O. canadensis</i>	40	9
всего черепов	736	212

2.2.3. Анализ качественных признаков. Чтобы выяснить, различимы ли группы по качественным признакам, были вычислены частоты встречаемости всех вариаций признаков для каждой выборки. Частота встречаемости вариации вычислялась как отношение количества экземпляров группы с данным проявлением признака к общему числу экземпляров в выборке. Полученные значения для разных выборок были сопоставлены между собой.

2.3 Методологическое обоснование. В данном разделе рассмотрены преимущества используемых в работе методов по сравнению с предыдущими исследованиями. Использование методов многомерного анализа применительно к значительному по объему материалу обеспечивает возможность получения достоверных результатов. Анализ с использованием относительных параметров (индексов) позволяет исследовать различия в пропорциях черепа и рогов в целом, а также по форме отдельных костей черепа. Показано наличие аллометрической компоненты изменчивости, которая, однако, не оказывает влияния на полученные результаты.

ГЛАВА 3. УРОВНИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СХОДСТВА ТАКСОНОВ РОДА *OVIS* НА ОСНОВАНИИ СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

На основании проведенного исследования в роде можно выделить четыре уровня морфологического сходства. На I уровне выделяются три крупные группы: архарообразных, муфлонообразных и снежных баранов.

На II уровне сходства группа муфлонообразных баранов содержит три подгруппы: европейских муфлонов, азиатских муфлонов и уриалов. Группа снежных баранов делится на подгруппы азиатских снежных баранов, толсторогов и тонкорогов Северной Америки.

III уровень морфологического сходства наблюдается только в подгруппе архаров. На данном уровне выделено три краниологических типа, представляющих собой группировки географических форм архаров с различными особенностями строения черепа. Киргизско-казахстанский тип встречается у архаров Памира и Тянь-Шаня, монгольский тип характерен для горных баранов Русского Алтая, Монголии и Северного Китая, черепа тибетско-гималайского типа имеют архары Гималаев и южной части Тибета.

На IV уровне представлены дискретные географические формы, в таксономических системах обычно принимаемые в качестве подвидов или популяций.

3.1. Анализ дифференциации основных групп самцов (I уровень сходства). С помощью трех методов статистического анализа мы исследовали дистанции между выборками, в которые включали экземпляры из отдельных локальных популяций. Поскольку положение барана Северцова до сих пор остается неясным, мы включили эту форму в анализ в виде отдельной выборки (*severtzovi*), несмотря на малое количество материала ($n = 8$). Результаты дискриминантного анализа представлены на рис. 1. Выборки образуют три четко различимые (почти не перекрывающиеся) группы. В состав одной из них входят выборки уриалов (*vignei*), азиатских (*ophion*) и европейских (*musimon*) муфлонов. Вторая группа состоит из снежных баранов Сибири (*nivicola*) и Северной Америки (*dalli* и *canadensis*). Третья группа представляет собой выборку архаров (*ammon*). Форма *severtzovi* занимает промежуточное, но обособленное, положение между выборками уриалов и архаров.

Кластерный анализ средних значений наиболее значимых параметров показал четкое разделение всей совокупности выборок на два кластера, в один из которых вошли представители группы снежных баранов, толсторогов и тонкорогов, а второй представляет

собой объединение выборок архаров, уриалов, муфлонов и барана Северцова (рис. 2), причем выборка архаров занимает обособленное положение.

Процедура многомерного шкалирования показала наличие трех групп в составе рода *Ovis* (рис. 3), соответствующих группам, выделенным по результатам дискриминантного анализа.

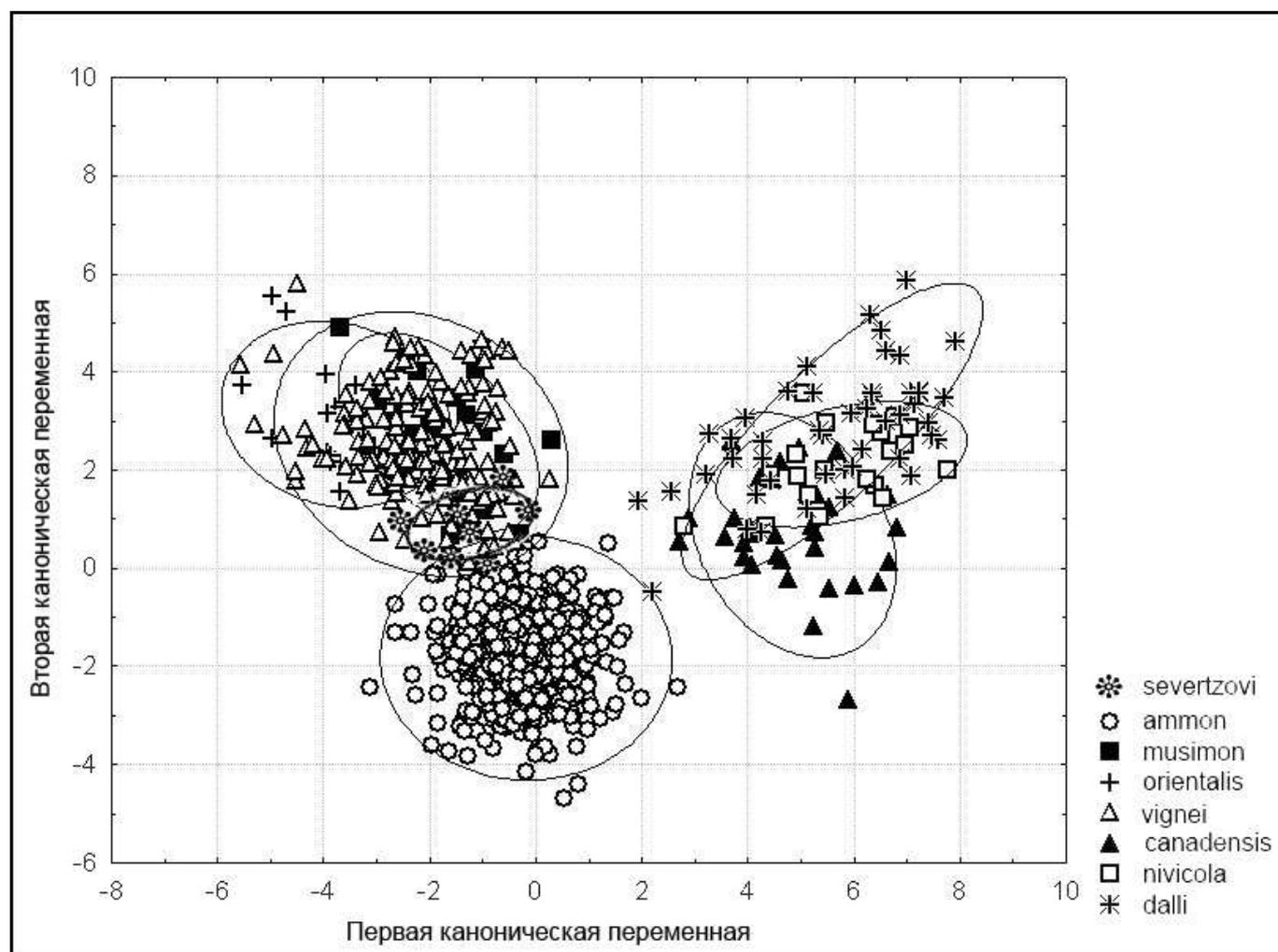


Рис. 1. Диаграммы рассеивания выборок основных таксонов горных баранов по результатам дискриминантного анализа.

Основной вклад в разделение групп вносят соотношения следующих параметров ($p < 0.001$): 1) максимальной ширины черепа к заглазничной и затылочной ширине, 2) высоты черепа к высоте морды перед глазами, 3) длины ргаемахилларе к предальвеолярному расстоянию, 4) длины стержня к длине рогового чехла, 5) длины стержня к базальной окружности стержня, 6) максимального размаха рогов к расстоянию между концами рогов,

7) длины frontale по изгибу к длине frontale по прямой линии, 8) расстояния между теменными гребнями к длине parietale.

Таким образом, результаты статистического анализа показали, что род *Ovis* представлен тремя обособленными группами: муфлонообразных баранов – муфлонов и уриалов (*musimon*, *orhion*, *vignei*), архарообразных баранов – архаров (*ammon*), и снежных баранов – азиатских снежных баранов, толсторогов и тонкорогов (*nivicola*, *dalli*, *canadensis*).

3.2. Анализ дифференциации основных групп самок (I уровень сходства).

Изучение морфологической дифференциации самок играет важную роль в систематике копытных, поскольку самки не имеют массивных рогов, оказывающих сильное влияние на пропорции черепа, и поэтому сохраняют архаичные черты организации, характерные для той или иной формы (Громова, 1953).

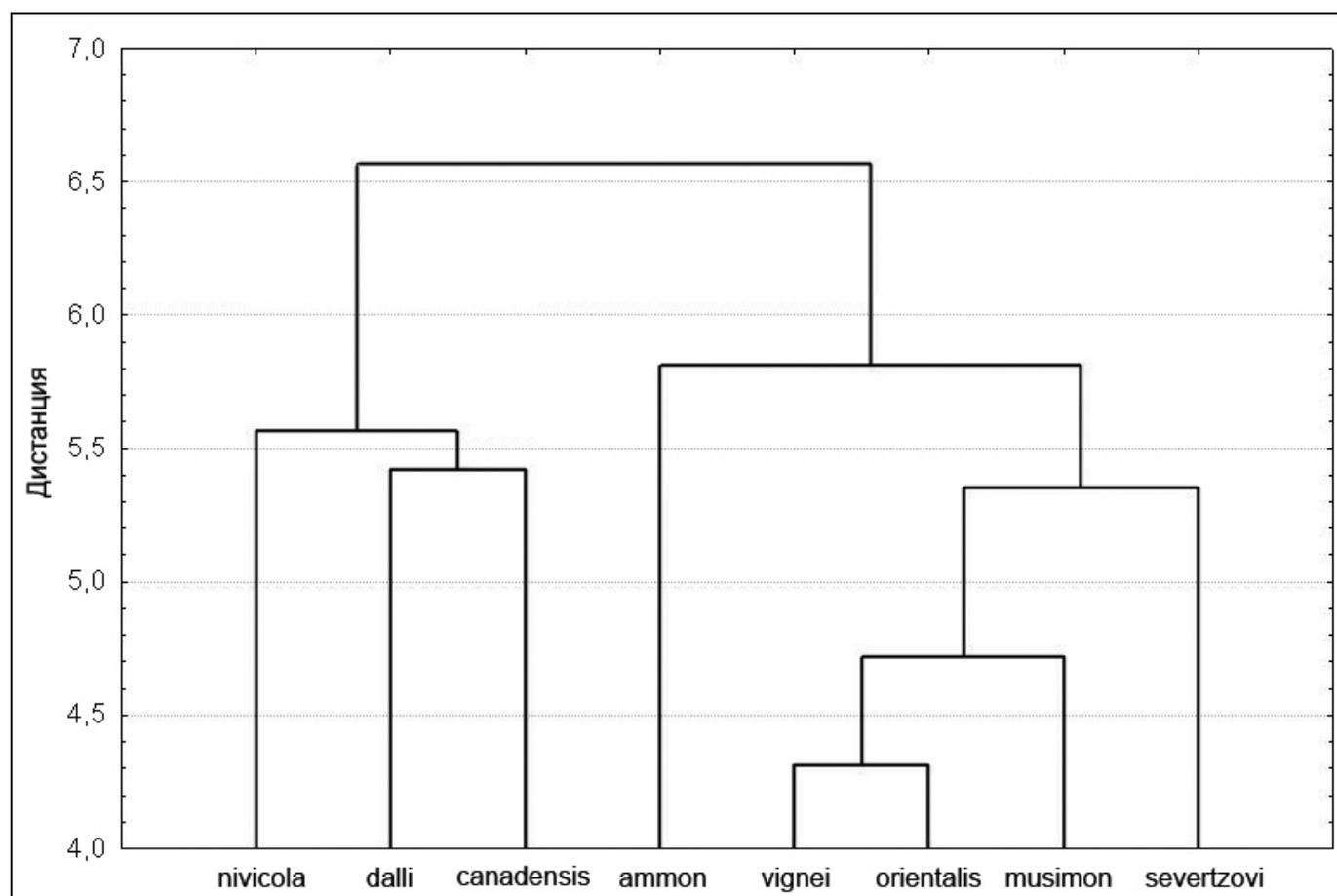


Рис. 2. Дендрограмма основных таксонов горных баранов, построенная на основании результатов кластерного анализа.

Результаты дискриминантного анализа, кластерного анализа и процедуры многомерного шкалирования показали, что выборки самок демонстрируют такую же структуру, что и выборки самцов. В ходе анализа четко выделяются три группы: архары, муфлоны и уриалы, снежные бараны. Детальный анализ черепов самок более низких уровней дифференциации невозможен из-за малого количества материала.

Наиболее значимыми признаками в разделении групп самок являются следующие отношения ($p < 0.001$): 1) длины *frontale* по изгибу к ее длине по прямой линии, 2) длины *jugale* к ее ширине, 3) длины *praemaxillare* к предальвеолярному расстоянию, 4) длины *lacrimale* к ее ширине, 5) максимальной ширины черепа к межглазничной ширине.

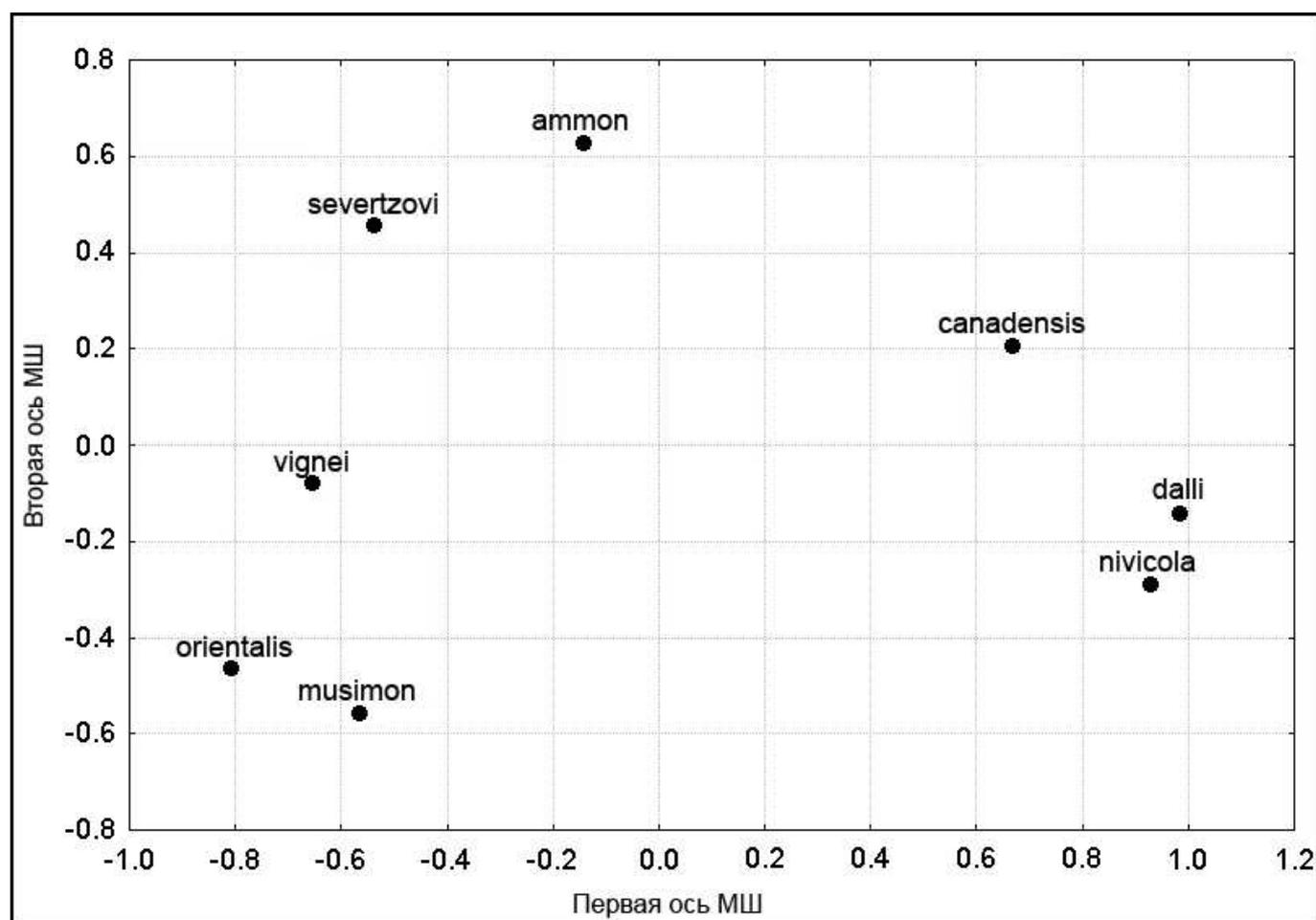


Рис. 3. График расположения основных таксонов горных баранов в пространстве осей многомерного шкалирования

3.3. Краниологическая дифференциация группы снежных баранов (II и IV уровни сходства). Обособленность данной группы горных баранов по признакам морфологии, экологии и этологии не вызывает сомнений. Внутри этой группы большинство исследователей выделяют три подгруппы: снежных баранов Сибири и Дальнего Востока (*nivicola*), тонкорогов (*dalli*) и толсторогов (*canadensis*).

Для анализа соотношения различных уровней дифференциации группы снежных баранов были взяты четыре выборки, две из которых являются выборками азиатских снежных баранов (*nivicola*) и североамериканских толсторогов (*canadensis*), а две другие представляют собой локальные географические формы баранов Далла (*dalli* и *stonei*).

Из результатов анализа можно сделать вывод о том, что в составе группы снежных баранов обнаруживается два уровня морфологической дифференциации. Группа в целом состоит из трех подгрупп, хорошо различимых между собой (II уровень сходства). Эти подгруппы соответствуют делению снежных баранов на азиатских снежных баранов, североамериканских толсторогов и тонкорогов. Подгруппа тонкорогов, в свою очередь, состоит из двух группировок, которые различаются по ряду краниометрических параметров и по окраске (IV уровень сходства).

3.4. Краниологическая дифференциация группы архаров (III и IV уровни сходства). Ранее нами было выяснено, что группа архаров неоднородна и состоит из двух подгрупп (краниологических типов), отличающихся особенностями строения черепа (Каританова et al., 2005). В первую группу входят архары горных систем Тянь-Шаня и Памира (географические формы *nigrimontana*, *karelini*, *collium*, *polii*), а вторая состоит из баранов Русского, Монгольского и Гобийского Алтая (географические формы *ammon*, *darwini*).

Для выяснения степени различий между краниологическими типами архаров последние были сопоставлены с выборками снежных баранов. Статистический анализ показал, что различия между краниологическими типами архаров более значительны, чем различия между локальными географическими формами тонкорогов (*dalli* и *stonei*), но менее выражены по сравнению с различиями между выборками азиатских снежных баранов и североамериканских толсторогов.

Кроме того, в составе архаров нами обнаружена третья морфологическая группа (краниологический тип), четко обособленная от двух других. Череп такого типа имеют

архары Гималаев и Тибета (географическая форма *hodgsoni* и, предположительно, *dalailamae*).

Детальный морфометрический анализ двух экземпляров географической формы *kozlovi* (горы Ябарай, восточная окраина пустыни Алашань) показал, что данная форма имеет череп, характерный для форм монгольского краниологического типа, хотя и отличается в пределах этого типа (IV уровень сходства).

3.5. Краниологическая дифференциация группы муфлонообразных баранов (II и IV уровни сходства). Исследователи выделяют в группе муфлонов и уриалов до трех крупных группировок: европейских муфлонов, азиатских муфлонов и уриалов. В этой группе наблюдаются все варианты формы изгиба рогов, из-за чего ее считали искусственным образованием. Наше исследование показало, что относительно других представителей горных баранов группа муфлонов и уриалов образует тесное объединение. Азиатские муфлоны и уриалы имеют сходное строение черепа, но четко различаются по изгибу рогов (гетеронимный изгиб у азиатских муфлонов и первертированный или гомонимный изгиб у уриалов) и по числу хромосом, равному 54 у азиатских муфлонов и 58 у уриалов. Группа европейских муфлонов достаточно обособлена от обеих форм. Таким образом, на II уровне морфологического сходства в группе муфлонообразных баранов присутствует три подгруппы.

Анализ различий между географическими формами муфлонов и уриалов показал, что в подгруппе уриалов можно выделить пять морфологически дискретных форм IV уровня дифференциации: устюртская (*arkal*), афганская, или туркменская (*cycloceros*), белуджистанская (*blanfordi*), бухарская (*bochariensis*), ладакская (*vignei*). Из-за малого количества материала, имеющегося по группе азиатских муфлонов, анализ морфологической дифференциации этой группы следует рассматривать как предварительный.

По хребту Эльбурс (Северный Иран) проходит зона гибридизации между азиатскими муфлонами и уриалами (Valdez et al., 1978). Представители гибридной популяции гетерогенны по числу хромосом (от 54 до 58) и имеют смешанные признаки внешней морфологии. Сравнение выборок из гибридной и двух родительских популяций показало, что по строению черепа и рогов гибридная форма занимает промежуточное положение между азиатскими муфлонами и уриалами.

Анализ краниометрических параметров типовых экземпляров форм *orientalis* Gmelin, 1774 и *gmelini* Blyth, 1840 показал, что данные названия, широко используемые в научной литературе для обозначения азиатских муфлонов и уриалов, присвоены гибридным формам, а потому непригодны для обозначения родительских форм (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004, ст. 23.8). Валидным названием азиатских муфлонов следует считать название *ophion* Blyth, 1840.

3.6. Положение горных баранов хребта Нуратау (форма *severtzovi*) в системе уровней морфологического сходства. Некоторые исследователи считают барана Северцова относящимся к группе архаров (Насонов, 1923; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Федосенко, 2000). Другие исследователи относят эту форму к уриалам (Каталог ..., 1981; Wild sheep and goats..., 1997) или к азиатским муфлонам (Соколов, 1959; Красная книга Узбекской ССР, 1983). Существует также точка зрения, согласно которой баран Северцова является промежуточной формой между уриалами и архарами (Цалкин, 1951; Ляпунова и др., 1997).

Наше исследование подтвердило промежуточное, но обособленное положение формы *severtzovi* между архарами и уриалами. Для уточнения степени морфологической дифференциации данной формы был проведен детальный анализ ее положения в сравнении с выборками архаров и уриалов, содержащими представителей локальных географических форм. Результат кластерного анализа представлен на рис. 4. На дендрограмме можно видеть три уровня морфологического сходства, выделенных ранее (I-II уровень – группы архаров и уриалов, III уровень – краниологические типы архаров, IV уровень – географические формы архаров и уриалов). Форма *severtzovi* находится в составе кластера уриалов. Согласно результатам дискриминантного анализа и процедуры многомерного шкалирования, баран Северцова по морфологическим показателям не может быть определенно отнесен ни к одной из групп, обособлен от них и занимает промежуточное положение между устюртским уриалом (форма *arkal*) и каратауским архаром (форма *nigrimontana*). Однако хромосомный набор указывает на принадлежность формы *severtzovi* к архарам.

3.7. Система уровней краниологической дифференциации рода *Ovis*, и ее сопоставление с существующими таксономическими системами. Полученная структура уровней морфологического сходства в целом соответствует системам дробной

классификации рода (например, Valdez, 1982; Павлинов, Россолимо 1987; Shackleton, 1997). Однако заметны и значительные отличия. В частности подчеркнуты более глубокие различия, существующие между архарообразными и муфлонообразными баранами, что подтверждают и молекулярно-генетические данные (Bunch et al., 2006).

Сложная иерархия внутривидовых таксонов обнаруживается в каждом большом политипическом виде. Каждый большой линнеевский вид представляет собой сложный комплекс разнообразных таксонов, которые распределяются по трем или четырем, а не по двум (вид и подвид) в триномиальной номенклатуре. Поэтому одной из важных задач практической систематики, важной и для охраны биологического разнообразия, представляется возможно полное отражение подобных сложных иерархических систем в триномиальной номенклатуре с тем, чтобы максимальное число таксонов получило зоологические названия (Орлов и др., 1996, 2004).

В роде *Ovis* невозможно достаточно обосновано выделить биологические виды, т. е. таксоны, которые можно было бы охарактеризовать как репродуктивно изолированные. В качестве биологических видов, с известной натяжкой, можно рассматривать уриалов и архаров (биотопическая и этологическая изоляция) и архаров и снежных баранов (потенциальная биотопическая изоляция). Поэтому любые выделенные в пределах рода виды будут видами морфологическими, большего или меньшего объема.

Если объединить всех горных баранов в один вид или объединить в один вид муфлонообразных и архарообразных баранов (Цалкин, 1951; Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005), то некоторые таксоны I и II уровня сходства (азиатские муфлоны, уриалы, архары, азиатские снежные бараны, толстороги и тонкорогоги) станут «группами подвидов», т.е. будут лишены зоологических названий. Если исходить из задачи максимального отражения описанной сложной иерархической системы таксонов триномиальной номенклатурой, то более рациональным представляется дробление рода на восемь морфологических видов (шесть таксонов II уровня сходства, архаров и барана Северцова). Именно к этой системе была наиболее близка классификация рода *Ovis* в MSW (1993). Напротив, классификация рода в MSW (2005) менее последовательна, т.к. сохраняет дробную классификацию группы снежных баранов (три вида) и объединяет группы муфлонов и уриалов в один вид.

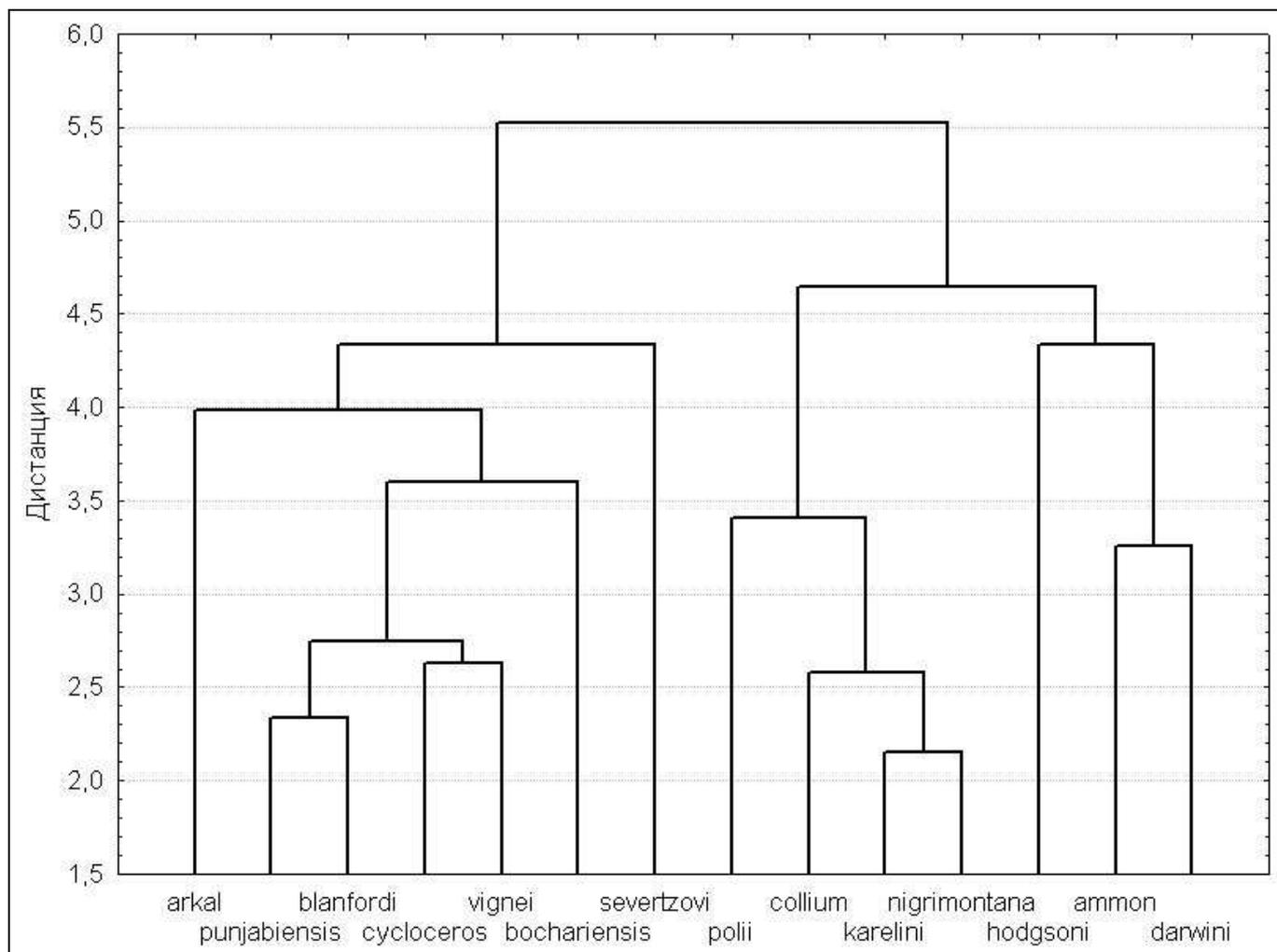


Рис. 4. Дендрограмма на основании результатов кластерного анализа, показывающая положение формы *severtzovi* относительно выборок архаров и уриалов

ГЛАВА 4. ДИАГНОСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *OVIS* ПО КРАНИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

4.1. Диагностические различия между группами I уровня сходства. Три группы горных баранов имеют четкие диагностические различия между собой по краниологическим признакам.

Снежные бараны отличаются от остальных представителей рода значительной шириной черепа в области глазниц, короткими и относительно широкими носовыми костями, незначительным развитием передних выступов *basioscapitale* и укороченностью ряда нижних премоляров, что связано с наблюдающимся у некоторых представителей снежных баранов отсутствием первого нижнего премоляра. Одной из наиболее характерных особенностей строения черепа снежных баранов являются короткие костные стержни рогов с очень широким основанием. Снежные бараны также отличаются по

следующим неметрическим признакам: угол между глазницей и основанием рога значительно больше 90° , слезная ямка сглажена, в разной степени наблюдается олигодонтия в виде отсутствия первого премоляра в зубных рядах нижней челюсти.

Некоторые экземпляры самцов толсторогов Северной Америки имеют сходство с крупными особями архаров. Мы рассматриваем эти черты как следствие параллелизма, возникшего на основе общей тенденции развития крупных массивных рогов, которые оказывают значительное воздействие на структуру черепа.

Муфлоны и уриалы хорошо отличаются от остальных представителей рода более длинными и тонкими костными стержнями рогов, формой изгиба рогов, в основном гетеронимной (азиатские муфлоны) или первертированной (уриалы и европейские муфлоны), более крупными слуховыми барабанами.

Форма *severtzovi* по краниологическим признакам занимает промежуточное положение между уриалами и архарами. От уриалов эти бараны отличаются укороченной *nasale*, менее округлой формой глазницы, а также выраженной, но не глубокой слезной ямкой со сглаженными границами. От архаров форма *severtzovi* отличается длинными и тонкими костными стержнями рогов, близко расположенными теменными гребнями и менее выпуклой *frontale*.

Поскольку в роде *Ovis* значителен размах индивидуальной изменчивости, диапазоны многих морфометрических признаков перекрываются, как и не существует полного разделения по качественным признакам. Однако, используя комплекс признаков, можно с большой долей вероятности отнести любой экземпляр к той или иной группе.

4.2. Подразделения группы снежных баранов (II уровень сходства). Азиатские снежные бараны (форма *nivicola*) значительно отличаются от североамериканских снежных баранов. Эти различия проявляются в сильной укороченности лицевой части черепа, более широкой и короткой *jugale* и меньшей затылочной ширине, смещении небных отверстий назад. Интересной особенностью снежных баранов Сибири является резкое увеличение случаев отсутствия первого премоляра в зубных рядах нижней челюсти (56.3 %) по сравнению с тонкороговами и толсторогами (14.9 %).

Толстороги (форма *canadensis*) существенно отличаются от остальных представителей группы снежных баранов и обнаруживают некоторые черты сходства с архарами. В данной подгруппе признаки, характерные для всей группы снежных баранов,

выражены в наименьшей степени: костные стержни рогов относительно длинные, лицевая часть черепа удлинена, череп более высокий.

Бараны Далла (форма *dalli*) по географическому положению ареала и морфологическим признакам являются промежуточной формой между азиатскими снежными баранами и толсторогами.

4.3. Подразделения группы муфлонообразных баранов (II и IV уровни сходства). Европейские муфлоны отличаются от остальных представителей данной группы укороченной *praemaxillare*, не достигающей до *nasale*, и меньшим сужением передней части морды. Также экземпляры европейских муфлонов характеризуются меньшей глубиной слезной ямки, тогда как для уриалов и азиатских муфлонов типична глубокая ямка с четкими границами.

Основным отличием азиатских муфлонов от европейских и от уриалов служит наличие гетеронимного изгиба рогов, концы которых направлены назад и внутрь, тогда как для уриалов и европейских муфлонов характерен первертированный изгиб (концы рогов направлены вперед и внутрь).

По признакам черепа все представители группы муфлонообразных баранов сходны между собой, что затрудняет определение принадлежности экземпляров без роговых чехлов.

4.4. Подразделения группы архарообразных баранов (III и IV уровни сходства). Представителей архаров с монгольским типом строения черепа отличают длинный лоб (*nasale* смещена вперед), значительная ширина черепа в затылочной части, широко расставленные теменные гребни. В этом типе часто встречается сглаженность верхних ребер роговых чехлов, из-за чего поперечное сечение рога принимает каплевидную форму. Угол между зароговой и затылочной частями черепа более чем у половины экземпляров принимает значения, близкие к 180° , тогда как у экземпляров с другими типами черепа эта вариация составляет меньше 10 %.

Группа географических форм с киргизско-казахстанским типом строения черепа является наиболее сложной для классификации, поскольку, занимая обширный ареал (включающий Тянь-Шань, Казахское нагорье и Памир), обладает широким диапазоном индивидуальной изменчивости, что создает трудности для выделения обособленных группировок. От остальных краниологических типов киргизско-казахстанский тип

отличается по следующим признакам: лоб вытянут в ширину, более высокий череп в мозговой части, большее выступание затылочной части черепа за основания рогов, относительно тесно расположенные теменные гребни, мозговая часть черепа относительно узкая, большой размах относительно тонких рогов.

Архары Тибета и Гималаев хорошо отличаются по признакам черепа и рогов от представителей других типов. Можно отметить, что по ряду признаков архары с данным типом строения черепа имеют смешанные черты киргизско-казахстанского и монгольского типов. С экземплярами киргизско-казахстанского типа их сближают относительно длинная мозговая часть черепа и более значительное сужение рога от основания к концу. Сходство с монгольским типом проявляется в небольшой длине роговых чехлов, значительном утолщении рогов при основании и широко расставленных теменных гребнях.

4.5. Ключ к определению представителей рода *Ovis* по признакам морфологии черепа и рогов. Представлен определитель, по которому можно с большой вероятностью идентифицировать принадлежность экземпляров к той или иной морфологической группе.

ГЛАВА 5. АРЕАЛЫ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ГОРНЫХ БАРАНОВ

По имеющимся в литературе данным описаны ареалы и условия обитания исследованных географических форм горных баранов в соответствии с предложенной системой уровней морфологического сходства.

По нашим данным, Центральный и Восточный Тянь-Шань населяют архары, для которых характерен киргизско-казахстанский тип строения черепа. Выяснить степень дифференциации данной географической формы по имеющемуся у нас материалу не представляется возможным, и необходимы дополнительные исследования.

Предположительно, в месте контакта ареалов групп киргизско-казахстанского и монгольского краниологических типов архаров имеет место зона гибридизации. В частности, таковой может оказаться территория Заалтайской Гоби, поскольку экземпляры из этой территории имеют смешанные черты обоих типов.

Современное распространение уриалов носит явно реликтовый характер и приурочено к области, не претерпевшей в плейстоцене резких климатических и ландшафтных изменений.

Ареал азиатских муфлонов значительно фрагментирован, и подгруппа представляет собой набор изолированных малых популяций.

Протяженность ареалов географических форм значительно варьирует внутри каждой морфологической группы. Так, в каждой из них имеются формы с обширным ареалом протяженностью более тысячи километров (киргизско-казахстанская форма среди архаров, туркменская форма среди уриалов, баран Скалистых гор среди толсторогов). В то же время существуют таксоны, ограниченные в своем распространении одним хребтом с ареалом протяженностью не более нескольких десятков километров (каратауская форма и баран Козлова среди архаров, арабская, ларистанская и анатолийская формы среди муфлонов и уриалов, калифорнийская форма среди толсторогов).

Такое распространение форм горных баранов можно объяснить значительной изоляцией отдельных популяций горных баранов и сравнительно недавним расселением во время Валдайской ледниковой эпохи (поздний плейстоцен), что отмечал для архаров Л.В. Сопин (1983). В случае нарушения изоляции, как это происходит с каратауским бараном, наблюдается постепенное «размывание» различий между популяциями.

Выделенные в нашем исследовании группировки горных баранов различаются не только по морфологическим показателям, но также имеют различия по предпочитаемым биотопам. Наиболее ярким примером такого рода биотопических различий является различие между снежными баранами и остальными представителями рода *Ovis* (Чернявский, 1964; Geist, 1985). Однако эти различия носят относительный характер. В целом, горные бараны рода *Ovis* демонстрируют большую степень экологической пластичности, позволившей им в плейстоцене широко расселиться по Евразии и западной части Северной Америки.

ГЛАВА 6. ГИПОТЕЗА ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМЫ УРОВНЕЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СХОДСТВА ТАКСОНОВ РОДА *OVIS*

Реконструкция истории рода по палеонтологическим данным затруднена из-за недостатка ископаемого материала. Поэтому для восстановления истории рода используются морфологические (Громова, 1953; Geist, 1971), кариологические (Воронцов и др., 1972; Korobitsyna et al., 1974; Bunch et al., 1976; Орлов, 1978) и молекулярно-генетические (Bunch et al., 2006) данные.

В теплые эпохи ареал горных баранов сокращался и фрагментировался в результате облесения равнин и опустынивания межгорных котловин. Таяние ледников позволяло баранам выше подниматься в горы и осваивать альпийский пояс. Напротив, в холодные эпохи ареал горных баранов расширялся. Этому способствовало остепнение равнин и

межгорных котловин. В частности, в холодную эпоху вюрма (Валдай) крупные бараны (уриалы или архары) отмечены на Южном Урале (Косинцев, 2003), в Крыму (Громова, 1935) и на Кавказе (Громова, 1948; Джафаров, 1960).

Эволюция кариотипа горных баранов шла в направлении уменьшения числа хромосом. Исходный для баранов хромосомный набор сохраняют уриалы ($2n=58$). Такой же набор имеют гривистые бараны (*Ammotragus lervia*) Северной Африки. Плиоценовые и эоплейстоценовые популяции могли быть полиморфны по двум робертсоновским соединениям (диплоидное число варьирует от 58 до 54). Подобный видовой полиморфизм нередок и у современных млекопитающих (Орлов, Булатова, 1983). В разных изолированных популяциях горных баранов плейстоцена произошла фиксация 58-хромосомного кариотипа уриалов, 56-хромосомного кариотипа архаров и 54-хромосомного кариотипа муфлонов и снежных баранов. Фиксации хромосомных перестроек в популяциях горных баранов могли произойти в одну из межледниковых эпох плейстоцена.

Исходя из предположения, что основной эволюционный тренд рода совпадает со все большим удалением от морфологических черт, присущих горным козлам, ранние формы которых считаются предковой группой для рода *Ovis* (Громова, 1953), можно строить гипотезы о филогенетических взаимоотношениях обсуждаемых групп.

Краниологические признаки уриалов представляют собой сочетание прогрессивных и примитивных черт. В палеонтологической летописи мелкие муфлонообразные бараны появляются в позднем плейстоцене Европы. Для того чтобы связать палеонтологические, краниологические и кариологические данные, нужно предположить, что крупные бараны, встречавшиеся по всей Евразии в верхнем плиоцене, были сходны с архарами только по размерам, а в остальном имели примитивные черты уриалов, в том числе 58-хромосомный или полиморфный кариотип.

Архары представляются достаточно специализированной группой, имеющей собственную историю развития. Поскольку палеонтологические находки этой группы в границах ареала относятся в основном к позднему плейстоцену (Боескоров, 2001), информацию об их расселении могут дать морфологические данные. Наиболее примитивной формой в этой группе предположительно является баран Северцова. Он имеет много черт, сближающих его с уриалами, но кариотип этой формы состоит из 56 хромосом, как у всех архаров. Наблюдаются и краниологические признаки, по которым можно отнести его к архарам. Эту форму можно считать реликтовой, сохранившейся до

наших дней предковой формой архаров, так же как и форму *kozlovi*, представляющую собой мелкую пустынную форму монгольского краниологического типа.

Наиболее специализированной формой архаров считается алтайская форма *ammon*. Представители данной формы обладают признаками, в наибольшей степени удаленными от предкового типа. Киргизско-казахстанский краниологический тип по данным признакам занимает промежуточное положение между уриалами и алтайскими архарами. Тибетско-гималайская форма архаров занимает обособленное положение и представляет смешение примитивных и прогрессивных признаков.

Группа снежных баранов по краниологическим признакам является достаточно однородной и, несомненно, имеет монофилетическое происхождение. Существуют две гипотезы расселения горных баранов в Сибири и в Северной Америке. Первая гипотеза исходит из архаичности азиатского снежного барана и происхождения североамериканских снежных баранов от предков формы *nivicola* (Cowan, 1940). Однако морфологические и кариологические данные свидетельствуют о том, что азиатские снежные бараны являются наиболее специализированной группой среди представителей снежных баранов и не могут считаться предковой формой.

Альтернативная гипотеза двойной миграции снежных баранов Н.А. Северцова (1873а) предполагает возникновение предковой группы снежных баранов в Северной Америке или на территории Берингийской суши и последующее расселение в Азии и Северной Америке и согласуется с морфологическими и кариологическими данными.

ВЫВОДЫ

1. Анализ морфометрических и фенетических признаков черепа позволяет с высокой степенью надежности определить принадлежность взрослых самцов горных баранов к той или иной таксономической группе; ввиду значительной индивидуальной изменчивости признаков рекомендуется использование совокупности морфометрических и фенетических параметров для идентификации экземпляров.

2. В диагностике групп одними из наиболее информативных признаков являются параметры роговых чехлов и костных стержней рогов.

3. На основании статистического анализа краниометрических параметров выделено четыре уровня морфологического сходства, описывающих сложную иерархическую структуру рода.

4. Баран Северцова занимает промежуточное, но обособленное положение между уриалами и архарами.

5. Анализ краниометрических и фенетических параметров типовых экземпляров форм “*orientalis*” Gmelin, 1774 и “*gmelini*” Blyth, 1840 показал гибридную природу данных экземпляров, из чего следует, что данные названия непригодны для обозначения таксонов и должны быть изъяты из обращения.

6. Максимальное отражение сложной иерархической системы таксонов триномиальной номенклатурой достигается при дроблении рода на восемь морфологических видов: европейских и азиатских муфлонов, уриалов, архаров, барана Северцова, азиатских снежных баранов, толсторогов и тонкорогов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ:

1. Kapitanova D.V., Lopatin A.V., Subbotin A.E., Wall W.A. Cranial morphometry and taxonomy of argali, *Ovis ammon* (Artiodactyla, Bovidae), from former Soviet Union and Mongolia // Russ. J. Theriol. 2004. Vol. 3. № 2. P. 89-106.

2. Капитанова Д.В., Лопатин А.В., Субботин А.Е. Таксономический статус архаров Монголии: краниометрические данные // Proc. Inst. Biol. Mongol. Acad. Sci. 2005. № 25. P. 169-173.

3. Kapitanova D.V., Subbotin A.E., Lopatin A.V. Taxonomic value of cranial morphometry in mountain sheep: statistical approaches // 4th World congress on mountain ungulates. Munnar, Kerala, India. 12-15 September 2006. P. 103-104.

4. Капитанова Д.В., Субботин А.Е., Лопатин А.В. Надвидовая систематика диких баранов (род *Ovis*, Artiodactyla, Bovidae) на основании краниологических признаков // Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции 15-18 августа 2007 г. Нальчик. С. 140-141.

5. Субботин А.Е., Капитанова Д.В., Лопатин А.В. Факторы изменчивости морфометрических признаков черепа горных баранов на примере памирского архара *O. a. polii* (Bovidae, Artiodactyla) // ДАН. 2007. Т. 416. № 6. С. 845-848.