

INSTITUTE OF ZOOLOGY UZBEK ACADEMY OF SCIENCES
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ АН РУЗ

UGAM-CHATKAL NATIONAL PARK & CHATKAL STATE BIOSPHERE NATURE
RESERVE
УГАМ-ЧАТКАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК
И ЧАТКАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

THE MARMOTS OF EURASIA: ORIGIN AND CURRENT STATUS



СУРКИ ЕВРАЗИИ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

INTERNATIONAL MARMOT NETWORK
МЕЖДУНАРОДНАЯ СЕТЬ ПО ИЗУЧЕНИЮ СУРКОВ

TASHKENT, 2007
ТАШКЕНТ, 2007

The Marmots of Eurasia: Origin and Current Status. Proceedings of the Fifth International Conference on Genus *Marmota*. Tashkent, 2007. 132 pp.

The proceedings include full reports made at the Fifth International Conference on Genus *Marmota*. The presented works are devoted to studies in the sphere of ecology, systematics, phylogenesis, ethology, evolution, morphology, as well as re-introduction and methods of counts of marmots. Besides, marmots are used as the example when considering the questions of ecological education, creation and keeping the bibliography and some aspects of the history of zoology.

This edition is addressed to a wider circle of specialists – zoologists, ecologists, employees of environmental organizations, students etc.

Editorial board:

Esipov A.V.
Bykova E.A.
Brandler O.V.
Ramousse R.
Vashetko E.V.

Reviewers:

Nikol'skii A.A.
Armitage K.B.

Translator:

Khojaev J. (excluding papers sent in both Russian and English)

© Ugam-Chatkal National Park & Chatkal State Biosphere Nature Reserve
© International Marmot Network

Сурки Евразии: происхождение и современное состояние. Доклады 5-ой Международной конференции по суркам. Ташкент, 2007. 132 с.

В сборник вошли полные тексты докладов, сделанных на 5 Международной конференции по суркам (2005). Представленные работы посвящены исследованиям в области экологии, систематики, филогенезу, этологии, эволюции, морфологии, а также реакклиматизации и методам учета сурков. Кроме того, на примере сурков рассматриваются вопросы экообразования, создания и ведения библиографии и некоторые аспекты истории зоологии.

Это издание рассчитано на широкий круг специалистов - зоологов и экологов, сотрудников природоохранных организаций, студентов и др.

Редакционная коллегия:

Есипов А.В.

Быкова Е.А.

Брандлер О.В.

Рамюс Р.

Вашетко Э.В.

Рецензенты:

Никольский А.А.

Армитейдж К.Б.

Перевод:

Ходжаев Ж. (за исключением статей, присланных на двух языках)

© Угам-Чаткальский государственный природный национальный парк и
Чаткальский государственный биосферный заповедник

© Международная сеть по изучению сурков

EVOLUTION AND MORPHOLOGY OF MARMOTA (RODENTIA, SCIURIDAE): ONTOGENY AND INTERSPECIFIC COMPARISON OF SKULLS OF ALL LIVING SPECIES

ЭВОЛЮЦИЯ И МОРФОЛОГИЯ MARMOTA (RODENTIA, SCIURIDAE): ОНТОГЕНЕЗ И МЕЖВИДОВОЕ СРАВНЕНИЕ ЧЕРЕПОВ ВСЕХ СОВРЕМЕННЫХ ВИДОВ

Cardini A.^{1,*}, Hoffmann R.S.², O'Higgins P.¹, Sala L.³, Thorington Jr R.W.², Tongiorgi P.⁴

¹Hull York Medical School, Department of Biology, University of York and University of Hull, York, UK; ²Department of Vertebrate Zoology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, USA; ³Dipartimento di Biologia Animale, Università di Modena e Reggio Emilia, Modena, Italy; ⁴Dipartimento di Scienze Agrarie, Università di Modena e Reggio Emilia, Modena, Italy; *Correspondence author: (e-mail: alcardini@interfree.it, ac51@york.ac.uk; University of York, Heslington, York YO10 5DD, UK, tel. 0044 01907 321752; fax 0044 01904 321696)

Abstract. No aspect of the biology of a species should be neglected if we are to achieve a comprehensive understanding of its evolutionary history. Marmots have been thoroughly used as model organisms by eco-ethologists interested in the evolution of mammal societies. In contrast, phylogenetic and morphological studies have received less attention and have seldom involved all living species. Over the last few years, several studies have been published, which investigate morphological variation in marmots using modern morphometric techniques. These studies have improved our understanding of marmot evolution, supporting subgeneric classifications based on DNA sequences, suggesting an early occurrence of interspecific differences during ontogeny, showing the importance of allometry in the development of age-specific traits, and revealing an unexpected acceleration in the rate of morphological divergence of the youngest and most endangered marmot species, *M. vanancouverensis*. The aim of this paper is to provide the reader with a synthetic overview of these recent advances in the study of marmot biology.

Резюме. Ни один аспект биологии вида не должен игнорироваться, если мы хотим добиться глубокого понимания истории его эволюции. Сурки всесторонне использовались в качестве модельных видов эко-этологами, изучающими сообщества млекопитающих. Филогенетическим и морфологическим исследованиям, напротив, уделялось меньше внимания, которые к тому же редко включали все существующие виды. В течение последних нескольких лет было опубликовано несколько исследований, изучающих морфологическую изменчивость у сурков на основе морфометрических методик. Эти исследования углубили наше понимание эволюции сурков, на основе подродовой классификации, базирующейся на последовательности ДНК, которая предполагает раннее возникновение межвидовых различий во время онтогенеза, демонстрируя важность аллометрии в развитии возрастных свойств и обнаруживая неожиданное ускорение морфологической дивергенции у самого молодого и угрожаемого вида сурков *M. vanancouverensis*. Цель данной работы – предоставить читателям синтетический обзор последних достижений в исследовании биологии сурков.

Key words: allometry, conservation, cranium, evolution, geometric morphometrics, mandible, morphology, ontogeny, sexual dimorphism.

Ключевые слова: аллометрия, сохранение, череп, эволюция, геометрическая морфометрия, мандибула, морфология, онтогенез, половой диморфизм.

Marmot ecology and behaviour have been thoroughly studied over the last half century (Barash, 1974, 1989; Armitage, 1981, 1999, 2000, 2003; Blumstein and Armitage, 1997; Blumstein, 2003). However, other aspects of their biology have often been neglected. Among these, the comparative study of marmot morphological evolution has received little attention

until recently, when the first morphological analysis of all living species was published (Cardini, 2003). Previously, extensive descriptions of marmots could be found in Howell (1915), Ognev (1963), and Bibikov (1996), but quantitative studies of morphology (Hoffmann *et al.*, 1979; Bibikov, 1991; Pole and Bibikov, 1991; Potapova *et al.*, 1997; Velaghen and Roth, 1997) have tended to examine only a few representatives of the genus *Marmota*.

Ontogenetic studies and detailed comparisons of form variation among living species are necessary for a comprehensive understanding of marmot evolutionary history. An accurate description of morphological variation and its ontogeny is also fundamental in understanding the ecological correlates of form variation and patterns of evolutionary change in fossils.

Several papers have appeared in the last few years which try to fill this gap. Cardini (2003) studied mandibles of all marmots using the gene tree of Steppan *et al.* (1999) to compare morphological clusters with phylogenetic groups. Cardini and Tongiorgi (2003), in their analysis of the yellow-bellied marmot mandible, investigated ontogenetic variation for the first time in *Marmota*. The ontogeny and allometry of marmots were also the subject of studies by Cardini and O'Higgins (2005) and Cardini and Thorington (2006), who examined mandibles and crania of several species. Relationships between phylogeny, ecology and morphology were analysed by Polly (2003), Cardini (2004), Cardini and O'Higgins (2004), Cardini *et al.* (2005), and Caumul and Polly (2006).

The aim of this paper is to summarize findings of those studies and provide the reader with a synthetic overview of marmot morphological evolution.

Differences in marmot fur colour and other characters of the external morphology are discussed in several publications (Howell, 1915; Ognev, 1947; Hoffmann *et al.*, 1979; Barash, 1989; Bibikov, 1996; Armitage, 2000, 2003). An accurate study of marmot anatomy is available in Bezuidenhout and Evans (2005). Also, Pole and Bibikov (1992) and Pole (1997) examined intraspecific variation of *M. baibacina* bacula. However, most morphological studies, and all recent quantitative analyses, have focused on skulls.

Crania and mandibles are highly informative because of their complexity and functional relationships with other organs. They are directly involved in the mechanics of mastication, and also the ecological and behavioural changes (especially, the increase in social and communicatory complexity) during the radiation of marmots may have affected the brain and the sense organs, with possible implications for cranial morphology. Skulls are much more common than postcranial bones in museum collections, and are thus more likely to provide adequate samples for taxonomic studies.

All recent studies have been performed using methods for the comparison of the geometric form of organisms and their organs (Rohlf and Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004). Geometric morphometrics compares forms by using the information captured by Cartesian coordinates of sets (configurations) of topographically corresponding landmarks (Marcus *et al.*, 2000). Differences in coordinates due to rotation and translation of specimens during data collection are removed, and size and shape components of form are separated and analysed with multivariate statistics. For instance, covariation between size and shape (allometry) is generally studied with multivariate regressions of shape onto size, which allows computations of percentages of shape variation correlated with size variation, tests of significance of shape allometry and comparisons of angles between allometric trajectories from different sexes or species.

Geometric morphometrics is suitable for the analysis of two-dimensional data (pictures, for instance) but can also be applied to three-dimensional coordinates of landmarks directly measured on specimens. Three-dimensional studies are generally more accurate, but relatively inexpensive two-dimensional analyses do a very good job when applied to flat structures like marmot hemimandibles. Furthermore, two-dimensional approximations can be improved by using pictures of different views (dorsal, lateral and ventral) of complex structures and by choosing almost coplanar landmarks. This two-dimensional approach has been followed in all

published studies on marmots. For the first time, however, Cardini and Thorington (2006) also examined ontogenetic variation of marmot crania using three-dimensional landmarks and compared their results with those of two-dimensional analyses.

Three main questions inspired the study of marmot ontogeny:

A1. Do females and males show distinctive traits?

A2. Is allometry the major pattern of ontogenetic shape change?

A3. Does ontogeny provide any clue about how species morphology diverged in the evolution of marmots?

Three main issues were addressed about patterns of interspecific divergence in *Marmota*:

B1. Do similarity (phenetic) relationships reflect phylogeny or, in contrast, are they highly convergent in species of similar size or ecology, as is often found in sciurids (Hafner, 1984; Roth, 1996; Velhagen and Roth, 1997)?

B2. Do different structures (or regions of a structure) suggest similar patterns of evolutionary change?

B3. Is the youngest species among marmots, the Vancouver Island marmot, with its small relict population, strongly similar to its closest relatives on the continent as suggested by an almost negligible (Steppan *et al.*, 1999) amount of genetic divergence from *M. caligata*?

Answers to these questions are here briefly summarized and discussed:

A1. Sexual dimorphism in marmots is generally small. Male mandibles and crania are larger than female but most of the time by less than 5%. This is consistently observed in adults of all species and in different age classes of *M. flaviventris*, but results for young and juveniles need to be verified on larger samples, more species and, ideally, using estimates of age classes less coarse than those based on tooth wear. The slightly larger size of males is related to sexual selection. Sexual dimorphism in shape is negligible. This may be because subtle sexual dimorphism is difficult to detect in natural populations and only becomes evident when individuals are bred in standardized conditions (Voss *et al.*, 1990).

A2. Allometry is highly significant in all structures and species so far studied. Also, in *M. flaviventris*, allometry accounts for most age-specific shape traits. Ontogenetic shape changes are especially pronounced in juveniles, and small deviations from a linear relationship between size and shape might be present in this group and possibly related to the shift from a liquid (milk) to a solid (plants) diet. The proportion of shape variance which is correlated with size differences varies among species from about 10% to 50%, but interspecific differences in the proportion of shape variance which is allometric are very similar in mandibles and crania. A correlation between the age of first reproduction and the proportion of allometric shape is found in species for which fairly large samples and well represented age groups are available. Cardini and O'Higgins (2005) speculated that, since muscles insert on regions that show extensive allometric changes, prolonged bone remodelling by muscles might be involved in producing allometric modifications whose extent is roughly proportional to the length of pre-adult life (the period when muscle development is more intense).

A3. A phylogenetic signal is not evident in the comparison of ontogenetic allometric trajectories since interspecific differences are generally small. The majority of shape differences that reflect phylogeny appear early and are conserved during post-natal ontogeny.

B1. A significant phylogenetic signal is found in marmot craniodental characters (Caumul and Polly, 2006). The subgeneric classification of marmots based on the divergence of cytochrome b sequences (Steppan *et al.*, 1999) is generally supported by morphological studies of teeth, mandibles and crania. Phenetic relationships among closely related species do not strictly match clades of the molecular phylogeny. This might be related

to sampling error. Estimates of mean shapes in small samples might be biased by oversampling local transient variation, which does not become fixed in species gene pools. Species of similar size (for instance, the smallest and largest ones) do not tend to cluster together. Thus, hypotheses of size-related homoplasy are not supported by studies of craniodental variation in marmots. Detailed eco-morphometric analyses have not been performed, but morphological clusters do not seem to reflect ecological similarities (Cardini, 2003; Cardini and O'Higgins, 2004) and ecology explains a relatively small amount (7-12%) of shape variation in mandibles, crania and teeth (Caumul and Polly, 2006).

- B2. Mandibles and crania have been analysed separately. However, they have been shown to covary during ontogeny in a highly integrated way (Cardini and O'Higgins, 2005). Also, similar patterns of shape change are found in ontogenetic studies of mandibles and crania. Similar clusters are generally suggested by interspecific comparisons of different structures in adults. The main exception is *M. monax*, whose cranial morphology is highly distinctive, although its mandibular characters are fairly similar to those of other species in the same subgenus. The unusually flat and enlarged cranium of *M. monax* is possibly related to the long separate evolutionary history and unique ecology and behaviour of this species. *Marmota monax* is a basal lineage in the gene tree of Steppan et al. (1999), one of the only two Nearctic representatives of the otherwise exclusively Palaearctic subgenus *Marmota*. It is the only marmot species commonly found also in forests and the only species which is solitary and sexually mature as a yearling. A second incongruence between mandibles and crania concerns relationships between marmots and their closest relatives. When outgroup species are included, *Spermophilus* and *Cynomys* cluster close to marmots in analyses of mandibles and ventral crania, but group together on the same branch with *Tamias* and *Sciurus* in the phenogram from a three-dimensional analysis of the cranium (Cardini, unpublished) as well as in that of the dorso-ventral view of the same structure. This is best explained as a retention of the ancestral morphology in the smaller members of the tribe Marmotini (*Spermophilus*, *Cynomys*, and *Tamias*) and the evolution of a strongly derived cranial morphology in *Marmota*.
- B3. The most unexpected result from recent morphometric analyses of marmot mandibles, crania and teeth is the pronounced morphological divergence of the Vancouver Island marmot. Traditional morphometric analysis of amphiberigian marmot skulls (Hoffmann et al., 1979) did not detect distinctive traits in *M. vancouverensis*, which appears to be very similar to *M. caligata* and *M. olympus*. Steppan et al. (1999), using DNA sequences of the cytochrome b, reported a genetic distance between *M. vancouverensis* and *M. caligata* similar to those among different populations of the latter species. Thus, the Vancouver Island marmot with its dark fur might simply represent a melanistic variety of *M. caligata*. Devoting big investments and great efforts to save the Vancouver Island marmot from extinction (Bryant, 2002; Wilson, 2002) becomes controversial if the uniqueness of this population only concerns its black colour. However, behavioural studies and geometric morphometric analyses have provided a rather different picture. Unique components in alarm calls of *M. vancouverensis* were discovered by Blumstein (1999), shapes of mandibles and crania were highly distinctive (if not the most divergent among all living species) in studies by Cardini and co-authors, and molar morphology suggested accelerated evolution in Polly's (2003) phylogram. The Vancouver Island marmot may represent a case of morphological fluctuation of uncertain fate (Gould, 2002) in a peripheral population of *M. caligata*. Alternatively *M. vancouverensis* might be regarded as an incipient new species or a genuine biological species, if mechanisms of reproductive isolation have already arisen to prevent interbreeding with other populations, (i.e., to prevent genetic

amalgamation and loss of differentiation). These findings improved our understanding of the uniqueness of *M. vancouverensis* and emphasize the usefulness of complementing molecular analyses with accurate morphological studies to thoroughly characterize population divergence, and carefully plan conservation strategies.

Recent morphometric studies have provided significant insights into marmot evolution. Many issues, however, still need to be addressed. The most promising research fields are probably those at the boundaries of different disciplines. Bringing together morphology, ecology, genetics and palaeontology is highly desirable in developing a deep understanding of factors promoting evolutionary transformations in form, as well as in identifying endemism and in reconstructing patterns of evolutionary change in the past.

Acknowledgements

We are greatly in debt to many people who contributed in several ways to our study. Detailed acknowledgements can be found in previous publications by Cardini and co-authors. A special thanks is due to all museum curators and collection managers who allowed us to study their specimens and greatly helped during data collection. Our deepest gratitude also to the organizers of the 5th International Conference on Genus *Marmota* (Tashkent, 2005) and to all those who contributed to make it such a successful event.

Part of this work was done while A. Cardini was a Smithsonian Fellow at the National Museum of Natural History, Washington, DC.

Экология и поведение сурков всесторонне исследовались в течение последних пятидесяти лет (Barash, 1974, 1989; Armitage, 1981, 1999, 2000, 2003; Blumstein and Armitage, 1997; Blumstein, 2003). Но другие аспекты зачастую игнорировались. Так, до недавнего времени мало внимания уделялось сравнительному исследованию эволюции морфологии сурков, до того как был опубликован первый морфологический анализ всех современных видов (Cardini, 2003). До этого детальные описания сурков можно было найти у Хауэлла (Howell, 1915), Огнева (Ognev, 1963) и Бибикова (Bibikov, 1996), но количественные исследования морфологии (Hoffmann *et al.*; Bibikov, 1991; Pole, Bibikov, 1991; Potapova *et al.*, 1997; Velaghen and Roth, 1997) чаще ограничивались исследованием только лишь нескольких представителей рода *Marmota*.

Онтогенетические исследования и детальные сравнения изменчивости форм современных видов необходимы для всестороннего понимания истории эволюции. Точное описание морфологической изменчивости и ее онтогенеза также является краеугольным моментом для понимания экологических корреляций форм изменчивости и моделей эволюционных изменений ископаемых останков.

В последнее время было опубликовано несколько работ, пытающихся заполнить этот пробел. Кардини (Cardini, 2003) исследовал мандибулу всех сурков, используя генетическое древо Степпана и др. (Steppan *et al.*, 1999) для сравнения морфологических кластеров с филогенетическими группами. Кардини и Тонджиорджи (Cardini and Tongiorgi, 2003) в своем анализе мандибулы желтобрюхого сурка впервые исследовали онтогенетическую изменчивость *Marmota*. Онтогенез и аллометрия у сурков были также предметом исследований Кардини и О'Хиггинса (Cardini and O'Higgins, 2005) и Кардини и Торингтона (Cardini and Thorington, 2006), которые изучали кости мандибулы и черепа нескольких видов. Взаимосвязи между филогенией, экологией и морфологией были проанализированы Полли (Polly, 2003), Кардини (Cardini, 2004), Кардини и О'Хиггинсом (Cardini and O'Higgins, 2004), Кардини и др. (Cardini *et al.*, 2005) и Каумулем и Поли (Caumul and Polly, 2006).

Цель данной работы – резюмировать находки этих работ и предоставить читателю синтетический обзор морфологической эволюции сурков.

Различия в окраске шерсти сурков, равно как и другие внешние морфологические признаки обсуждались в нескольких опубликованных работах (Howell, 1915; Ognev, 1947; Hoffmann *et al.*, 1979; Barash, 1989; Bibikov, 1996; Armitage, 2000, 2003). Анатомия сурков досконально изучена в работе Безуиденхаута и Эванса (Bezuidenhout and Evans, 2005). Кроме этого, Поле и Бибиков (Pole and Bibikov, 1992) и Поле (Pole, 1997) изучили внутривидовую изменчивость бакулюма *M. baibacina*. Однако большинство морфологических исследований и все количественные анализы были сконцентрированы на исследовании черепа.

Череп и мандибулы несут в себе значительную информацию ввиду своей сложности и функциональных связей с другими органами. Они напрямую вовлечены в механизм жевания, а также экологические и поведенческие изменения (особенно, усложнение социального и коммуникационного аспектов) во время распространения сурков могли повлиять на мозг и органы чувств с возможными последствиями для краниальной морфологии. В музейных коллекциях большей частью хранятся черепа, а не заднечерепные кости, что тем самым обеспечивает ученых адекватным количеством образцов для таксономических исследований.

Все современные исследования проводились с использованием методов сравнения геометрической формы организмов и их органов (Rohlf and Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004). Геометрическая морфометрия сравнивает формы путем использования информации, отображенной на прямоугольной системе координат (конфигурации) или топографически соответствующих ориентиров (Marcus *et al.*, 2000). Различия в координатах в связи с ротацией и трансляцией образцов во время сбора данных удаляются, а компоненты размеров и образов форм выделяются и анализируются при помощи многомерной статистики. Например, ковариация между размером и образом (аллометрия) обычно изучается при помощи многомерных регрессий размера на размер, что позволяет проводить вычисление процента вариации образа, коррелирующей с вариацией размера, критериев значимости аллометрии образа и сравнения углов между аллометрическими траекториями у представителей различных полов или видов.

Геометрическая морфометрия удобна для анализа двумерных данных (например, рисунков), но ее также можно применять и для трехмерных координат ориентиров, непосредственно измеряемых на образцах. Трехмерные исследования, как правило, точнее, но сравнительно недорогие двумерные исследования прекрасно подходят для применения к плоским структурам, таким как гемимандибулы сурков. Далее, двумерные аппроксимации могут быть исправлены, если использовать образы, полученные с различных сторон (дорзальной, латеральной и вентральной) сложных структур, и выбирать почти копланарные ориентиры. Этот двумерный подход использовался во всех опубликованных исследованиях по суркам. Тем не менее, Кардини и Торингтон (2006) в первый раз также исследовали и онтогенетическую вариацию черепов сурков с использованием трехмерных ориентиров и сравнили полученные результаты с данными двумерных анализов.

Далее следуют три вопроса, которые побудили проведение исследования онтогенеза сурков:

A1. Имеются ли у самцов и самок отличительные особенности?

A2. Является ли аллометрия основной моделью онтогенетического изменения формы?

A3. Дает ли онтогенез ключ к тому, как морфология вида менялась с эволюцией сурков?

Три основных вопроса, рассматривавшихся в плане моделей межвидовой дивергенции у *Marmota*, включали:

Б1. Отражают ли отношения сходства (фенетические отношения) филогению или же напротив они являются высоко конвергентными у видов с аналогичными размерами или экологическими условиями, как это часто отмечается у беличьих (Hafner, 1984; Roth, 1996; Velhagen and Roth, 1997)?

Б2. Предполагают ли различающиеся структуры (или области структуры) сходные модели эволюционных изменений?

Б3. Является ли самый молодой вид среди сурков – ванкуверский островной сурок с его небольшой реликтовой популяцией очень близким его ближайшим родственникам на континенте, как было предположено (Steppan *et al.*, 1999) в связи с почти несущественной величиной генетического отклонения от *M. caligata*?

Кратко суммируем и обсудим ответы на эти вопросы:

А1. Половой диморфизм у сурков в целом невелик. Мандибулы и черепа у самцов крупнее, чем у самок, но в большинстве своем менее, чем на 5%. Это постоянно наблюдается у взрослых особей всех видов и у разных возрастных групп вида *M. flaviventris*, но результаты исследования молодых и ювенильных особей следует повторно проверить при помощи большего количества образцов, видов и в идеале при помощи оценки возрастных групп более точной, чем полученной на основании показателей изношенности зубов. Несколько больший размер самцов связан с половым отбором. Половой диморфизм формы несущественен. Это может быть связано с тем, что едва различимый половой диморфизм трудно определить в естественных популяциях, но он становится более очевидным, когда особи размножаются в стандартизированных условиях (Voss *et al.*, 1990)

А2. Аллометрия была значительной во всех структурах и у всех видов, изученных до настоящего времени. У *M. flaviventris* аллометрия ответственна за все возрастные свойства форм. Онтогенетические изменения в форме особенно выражены у ювенильных особей, а небольшие отклонения от линейных связей между размером и формой могут присутствовать в данной группе и быть связанными с переходом с жидкой (молочной) на твердую (растительную) пищу. Соотношение в отклонении от формы, которое связано с различиями в размере, варьирует от 10% до 50% между видами, но межвидовые различия в отклонении от формы, которое является аллометричным, очень сходны в мандибулах и черепах. Корреляция между возрастом при первом размножении и соотношением аллометрической формы обнаружена у видов, по которым имеются достаточно большие выборки и хорошо сохранившиеся возрастные группы. Кардини и О'Хиггинс (2005) считают, что поскольку мышцы прикрепляются к областям, которые подвергнуты значительным аллометрическим изменениям, длительное изменение костей в результате работы мышц может повлечь за собой появление аллометрических модификаций, размер которых грубо пропорционален длительности жизни, предшествующей взрослой стадии (период, когда развитие мышц наиболее интенсивно).

А3. Филогенетический сигнал не выражен по сравнению с онтогенетическими аллометрическими траекториями, поскольку межвидовые различия в целом невелики. Большая часть различий в форме, которые отражают филогению, проявляются рано и сохраняются в течение постнатальной онтогении.

Б1. Существенный филогенетический сигнал обнаруживается в черепно-зубных признаках (Caumul and Polly, 2006). Подродовая классификация сурков, основанная на отклонении в последовательности цитохрома Б (Steppan *et al.*, 1999), в целом подкрепляется морфологическими исследованиями зубов, мандибул и черепов. Фенетические связи среди близкородственных видов не имеют строгого соответствия кладам молекулярной филогении. Это может быть связано с ошибкой выборки. Оценки средних форм в небольших выборках могут показывать отклонение, вызванное чрезмерной выборкой местной переходной вариации, которая не

фиксируется в генофонде видов. Виды схожего размера (например, самые мелкие и самые крупные) не показывают тенденцию к объединению в кластеры. Таким образом, гипотезы о размерной гомоплазии не подкрепляются исследованиями черепно-зубной изменчивости у сурков. Детальные эко-морфометрические анализы не проводились, но и морфологические кластеры, по-видимому, не отражают экологических сходств (Cardini, 2003; Cardini and O'Higgins, 2004), а экология объясняет сравнительно небольшой размер (7-12%) изменчивости формы мандибулы, черепов и зубов (Caumul and Polly, 2006).

Б2. Мандибулы и черепа были проанализированы по отдельности. Но было показано, что они изменялись совместно во время онтогенеза (Cardini and O'Higgins, 2005). Также, похожие модели изменения формы обнаружены в онтогенетических исследованиях мандибул и черепов. Схожие кластеры в целом обнаруживаются при межвидовом сравнении различных структур у взрослых особей. Но главное исключение составляет *M. monax*, краниальная морфология которого совершенно отлична, хотя его мандибулярные признаки сходны с аналогичными признаками других видов того же подрода. Необычно плоский и увеличенный череп *M. monax* вероятно связан с долгой и отдельной эволюцией, уникальной экологией и поведением этого вида. *Marmota monax* является базальной линией в генетическом дереве Степпана и др. (Steppan *et al.*, 1999), одним из двух неарктических представителей во всём остальном исключительно палеарктическом подрode *Marmota*. Это единственный вид сурков, отмеченный также и в лесах (рисунок), ведущий одиночный образ жизни и созревающий в возрасте одного года. Второе несоответствие между мандибулами и черепами касается связей между сурками и их наиболее близкими родственниками. Когда были включены другие виды, оказалось что кластер куда входят *Spermophilus* и *Cynomys* находится ближе к суркам при анализе мандибулы и вентрального черепа, но группируется вместе на той же ветви что и *Tamias* и *Sciurus* по фенограмме в результате трехмерного анализа черепа (Cardini, неопубликованные данные), а также по дорзо-вентральной проекции той же структуры. Наилучшее объяснение – это сохранение наследственной морфологии у меньшего числа трибы *Marmotini* (*Spermophilus*, *Cynomys* и *Tamias*) и эволюции существенно дифференцированной черепной морфологии у *Marmota*.

Б3. Самый неожиданный результат недавних морфометрических анализов мандибул, черепов и зубов сурков – это выраженная морфологическая дивергенция ванкуверского островного сурка. Традиционный морфометрический анализ черепов сурков (Hoffmann *et al.*, 1979) не выявил отличительных черт у *M. vancouverensis*, который, по-видимому, является очень схожим с *M. caligata* и *M. olympus*. При помощи исследования ДНК последовательности цитохрома Б Степпан и др. (Steppan *et al.*, 1999) отметил, что генетическое расстояние между *M. vancouverensis* и *M. caligata* было аналогичным тому, которое отмечалось между различными популяциями последнего вида. Так, ванкуверский островной сурок с его более темной шерстью мог просто представлять темную форму *M. caligata*. Тогда большие вложения и усилия, прилагаемые для сохранения этого островного сурка от вымирания (Bryant, 2002; Wilson, 2002) становятся сомнительными, если уникальность этого вида состоит всего лишь в темном окрасе. Однако исследования поведения и геометрический морфометрический анализ показали иную картину. Уникальные составляющие тревожного крика *M. vancouverensis* были открыты Блюмштейном (Blumstein, 1999), а очертания мандибулы и черепа были высоко дистинктивны (если не самыми отличными среди всех современных видов), что было продемонстрировано в исследовании Кардини и соавторов, а филограмма Полли (Polly, 2003), морфологии коренного зуба выявила его ускоренную эволюцию. Ванкуверский островной сурок может представлять собой случай морфологической

флуктуации неопределенной судьбы (Gould, 2002) в периферийной популяции *M. caligata*. Альтернативно, *M. vancouverensis* можно рассматривать как зарождающийся новый вид или настоящий биологический вид, если механизмы репродуктивной изоляции уже появились для предотвращения интербридинга с другими популяциями (т.е. для предотвращения генетического слияния и потери дифференциации). Эти новые данные углубили наше понимание уникального характера *M. vancouverensis* и подчеркивают пользу дополнения молекулярного анализа точными морфологическими исследованиями для всесторонней характеристики дивергенции популяции и тщательного планирования стратегии сохранения.

Последние морфометрические исследования существенно углубили наше знание об эволюции сурков. Тем не менее, предстоит исследовать многие вопросы. Наиболее интересные области исследований лежат, по-видимому, на стыке разных дисциплин. Совмещение морфологических, экологических, генетических и палеонтологических исследований крайне желательно для достижения более глубокого понимания факторов, обеспечивающих эволюционные трансформации в форме, а также для идентификации эндемизма и реконструкции эволюционных изменений в прошлом.

Благодарности

Мы обязаны широкому кругу людей, внесших свой вклад в наше исследование. Слова благодарности приводились и в предыдущих работах Кардини и соавторов. Особая благодарность всем музейным хранителям и руководителям коллекций, которые позволили нам исследовать свои образцы и оказали большую помощь во время сбора данных. Мы также благодарны организаторам 5-ой международной конференции по суркам (Ташкент, 2005 г.) и всем тем, кто внес свой вклад в ее успешное проведение.

Часть этой работы была проделана, пока А. Кардини был Смитсоновским стипендиатом в Национальном музее естественной истории, Вашингтон, Округ Колумбия.

References / Список литературы

- Adams D.C., Slice D.E. and Rohlf F.J. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Ital. J. Zool.*, 71: 5-16.
- Armitage K.B. 1981. Sociality as a life history tactic of ground squirrels. *Oecol.*, 48: 36-49.
- Armitage K.B. 1999. Evolution of sociality in marmots. *J. Mammal.*, 80: 1-10.
- Armitage K.B. 2000. The evolution, ecology, and systematics of marmots. *Oecol. Montana*, 9: 1-18.
- Armitage K.B. 2003. Marmots. *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*, 2nd Edition, Feldhamer G.A., Thompson B.C. and Chapman J.A., eds., 188-210.
- Barash D.P. 1974. The evolution of marmot society: a general theory. *Science*, 185: 415-420.
- Barash D.P. 1989. Marmots. *Social behavior and ecology*. Palo Alto, Stanford University Press, 360 pp.
- Bezuidenhout A.J. and Evans H.E. 2005. The anatomy of the woodchuck (*M. monax*). *American Society of Mammalogists, Special Publication 13*, 180 pp.
- Bibikov D.I. 1996. *Die Murmeltiere der Welt*. Westarp Wissenschaften. Magdeburg, Spectrum Akademischer Verlag.
- Blumstein D.T. 1999. Alarm calling in three species of marmots. *Behav.*, 136: 731-757.
- Blumstein D.T. 2003. Social complexity but not the acoustic environment is responsible for the evolution of complex alarm communication. *Adaptive strategies and diversity in Marmota*, Ramousse R., Allaine D. and Le Berre M., eds., Lyon, International Network on Marmots, 41-49.

- Blumstein D.T. and Armitage K.B. 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *Am. Natl.*, 150: 179-200.
- Bryant A. 2002. The Vancouver Island marmot pages. Year-end report for 2002. <http://www.marmots.org/subdir/diary.html>
- Cardini A. 2003. The geometry of the marmot (Rodentia: Sciuridae) mandible: phylogeny and patterns of morphological evolution. *Syst. Biol.* 52: 186-205.
- Cardini A. 2004. Evolution of marmots (Rodentia, Sciuridae): combining information on labial and lingual sides of the mandible. *Acta Theriol.*, 49: 301-318.
- Cardini A., Hoffmann R.S. and Thorington R.W., Jr. 2005. Morphological evolution in marmots (Rodentia, Sciuridae): size and shape of the dorsal and lateral surfaces of the cranium. *J. Zool. System. Evol. Res.*, 43: 258-268.
- Cardini A. and O'Higgins P. 2004. Patterns of morphological evolution in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmot phylogeny, ecology and conservation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 82: 385-407.
- Cardini A. and O'Higgins P. 2005. Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): allometry, epigenetics and phylogeny. *Zoomorphol.*, 124: 189-203.
- Cardini A. and Thorington R. W., Jr. 2006. Postnatal ontogeny of marmot (Rodentia, Sciuridae) crania: allometric trajectories and species divergence. *J. Mammal.*, in press.
- Cardini A. and Tongiorgi P. 2003. Yellow-bellied marmots 'in the shape space': sexual dimorphism, growth and allometry of the mandible. *Zoomorphol.*, 122: 11-23.
- Caumul R. and Polly P.D. 2006. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59(11): 2460-2472.
- Gould S.J. 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Hafner D.J. 1984. Evolutionary relationships of the nearctic Sciuridae. The biology of ground-dwelling Squirrels, J. Murie and G. Michener eds., Univ. Nebraska Press, Lincoln: 3-23.
- Hoffmann R.S., Koepl J.W. and Nadler C.F. 1979. The relationship of the amphiberigian marmots (Mammalia, Sciuridae). *Occas. Papers Mus. Natl. Hist. Univ. Kansas*, 83: 1-56.
- Howell A.H. 1915. Revision of the American marmots. *North Am. Fauna*, 37: 1-80.
- Marcus L.F., Hingst-Zaher E. and Zaher H. 2000. Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix*, 11: 27-48.
- Ognev S.I. 1947. Mammals of the USSR and adjacent countries. Rodents, vol. 4-5. Moscow, Academy of Sciences of the USSR.
- Ognev S.V. 1963. Mammals of the USSR and adjacent countries. Israel Program Sci. Translations, Jerusalem, 5: 1-662.
- Pole S.B. 1997. The subspecies and interpopulation differences of the grey marmot baculum. Holarctic marmot as a factor of biodiversity, Proceedings of III International Conference on Marmots, Rumiantsev V. Yu., Nikol'skii A.A., Brandler O.V., eds., Cheboksary, 178-179.
- Pole S.B. and Bibikov D.I. 1991. Dynamics of population structure and mechanisms of maintaining optimal population density of the grey marmots. Population structure of the marmot, Rumiantsev V. Yu., eds., Moscow, USSR Theriological Society, 148-171.
- Pole S.B. and Bibikov D.I. 1992. Intraspecific baculum variability in gray marmots. Proceedings of the 1st international symposium on alpine marmot, Bassano B., Durio P., Gallo Orsi U. and Macchi E., eds, Torino, 213-214.
- Polly P.D. 2003. Paleophylogeography: the tempo of geographic differentiation in marmots (*Marmota*). *J. Mammal.*, 84: 369-384.
- Potapova E.G., Puzachenko A.Ju. and Bibikov D. I. 1997. Morphological differentiation of two forms (*Marmota baibacina* and *M. sibirica*) in southern Mongolia. Holarctic marmot as a factor of biodiversity, Proceedings of III International Conference on Marmots, Rumiantsev V. Yu., Nikol'skii A.A., Brandler O.V., eds., Cheboksary, 181-182.

- Rohlf F.J. and Marcus L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 129-132.
- Steppan S.C., Akhverdyan M.R., Lyapunova E.A., Fraser D.G., Vorontsov N.N., Hoffmann R.S. and Braun M.J. 1999. Molecular phylogeny of the marmots (Rodentia, Sciuridae): tests of evolutionary and biogeographic hypotheses. *Syst. Biol.*, 48: 715-734.
- Velhagen W.A. and Roth V.L. 1997. Scaling the mandible in squirrels. *J. Morphol.*, 232: 107-132.
- Voss R.S., Marcus L.F. and Escalante P. 1990. Morphological evolution in muroid rodents I. Conservative patterns of craniometric covariance and their ontogenetic basis in the neotropical genus *Zygodontomys*. *Evolution*, 44: 1568-1587.
- Wilson E.O. 2002. *The future of life*. New York, Knopf AA, Random House Inc., 51-52.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. London, Elsevier Academic Press, 443 pp.