

УДК 599.323.4

© 1993 г. Ю.Н. ЛИТВИНОВ, А.А. ПОЗДНЯКОВ

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛЕВКИ
МИДДЕНДОРФА
MICROTUS MIDDENDORFI (RODENTIA, MICROTINAE)**

Проведен эколого-морфологический анализ популяционных группировок полевки Миддендорфа из разных ландшафтов Таймыра. Отмечены довольно стабильные экологические показатели для всей таймырской популяции, небольшая изменчивость пропорций черепа при статистических различиях в его размере у разных выборок. Обнаружены различия у выборок из тундры и лесотундры в частотах морфотипов M_1 и M^3 , которые объясняются вхождением популяционных группировок в ценозы, различающиеся по положению в сукцессионном ряду.

Полевки Миддендорфа *Microtus middendorfi* Poljakov, 1881 – типичный обитатель лесотундровых и тундровых ландшафтов Таймыра. Сведений об экологических особенностях этого грызуна в различных ландшафтно-географических районах Таймыра крайне мало (Куксов, 1969, 1975), а о его морфологии их практически нет совсем, поэтому эколого-морфологический анализ популяционных группировок из различных ландшафтно-географических районов представляется важным этапом изучения адаптации вида к условиям Крайнего Севера. Авторы не ставили своей задачей выявление отдельных популяций полевки Миддендорфа на Таймыре. Поскольку вид населяет всю территорию, и изолированных участков ареала не обнаружено, можно полагать, что на Таймыре обитает одна популяция; выявленные различия в этом случае оцениваются как внутривидовые.

Работу проводили с целью выявления экологических и морфологических различий между внутривидовыми группировками полевки Миддендорфа, приуроченными к различным ландшафтам Таймыра. Поскольку территориальные группировки, выборки из которых сравнивали, в природе находятся на значительном (несколько сотен километров) расстоянии, что говорит об их изоляции друг от друга, авторами проанализированы различия, связанные с зонально-ландшафтными особенностями условий обитания и процессами, происходящими внутри этих группировок.

Отловлены 434 полевки Миддендорфа в разных ландшафтах на восьми участках (рис. 1). Учеты численности проведены методом ловчих канавок (Юдин, 1980), в учетных работах принимали участие Ю.Н. Литвинов, Б.С. Юдин и Р.А. Половинкина. На обследованных участках в качестве наиболее мелких ландшафтных единиц были выделены биотопы (Флинт, 1977) – от четырех до шести на участок. Биотопы выделены по ландшафтным и растительным признакам как наиболее характерные для разных зон и подзон (Юдин, 1980; Литвинов, 1987). В пределах Путоранской горной провинции лесотундры это

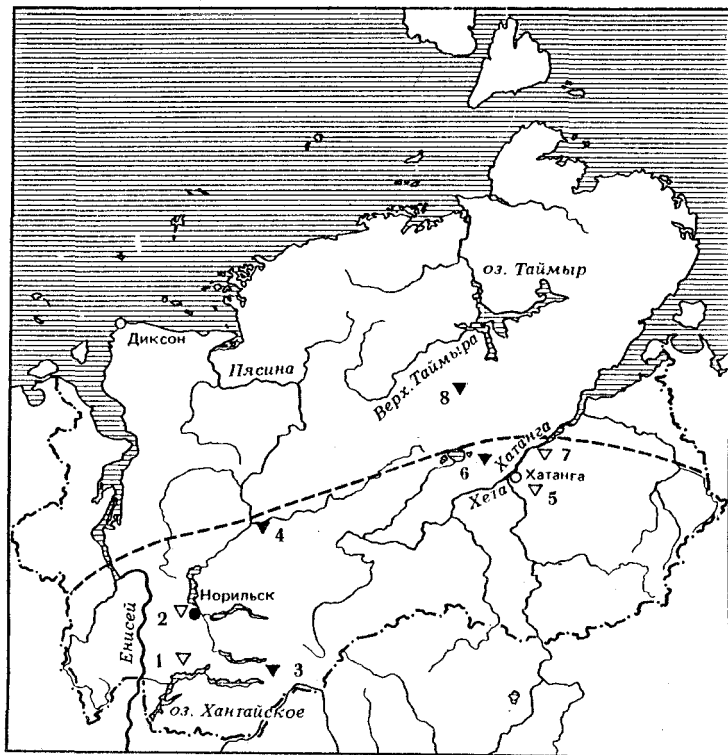


Рис. 1. Места отлова полевки Миддендорфа на Таймыре. Черными треугольниками обозначены участки, где был взят материал, подвергавшийся морфологическому анализу. Пунктир – граница тундры и лесотундры. Участки: 1 – Турмакит, 2 – Норильск, 3 – Хантайское, 4 – Пясина, 5 – Хатанга, 6 – Ары-Мас, 7 – Лукунский, 8 – Логата

были лесные растительные ассоциации в разных частях горных склонов, в равнинной лесотундре – разной увлажненности участки лиственничных редин, редколесий и тундр, в южных тундрах – разные типы тундр. Участки, где полевка Миддендорфа заселяет все обследованные биотопы, считали оптимальными для вида. Зверьков разделяли по комплексу признаков (Тушикова, 1964) на зимовавших (взрослых) и родившихся текущей весной и летом (сеголеток). Материал, исследованный морфологически (104 экз.), представлен со следующих участков таймырской лесотундры: р. Пясина (1979 г.), оз. Хантайское (1980 г.), урочище Ары-Мас (1983 г.); таймырской тундры – р. Логата (1984 г.) – с четырех участков из восьми (рис. 1). Кроме того, для сравнения использовано 19 черепов полевки Миддендорфа из тундры п-ова Ямал из коллекции Зоологического музея Биологического института Сибирского отделения РАН.

Для морфологического анализа использовано 24 признака черепа: 1. Кондило-базальная длина. 2. Длина носовых костей. 3. Длина лобной кости. 4. Длина теменных костей (по центральному шву). 5. Длина межтеменной кости. 6. Длина от затылочных мыщелков до переднего края скуловых дуг. 7. Длина мозговой части черепа. 8. Длина верхней диастемы. 9. Длина ряда верхних коренных зубов. 10. Длина слуховой капсулы. 11. Длина резцовых отверстий. 12. Скуловая ширина. 13. Ширина межглазничного промежутка. 14. Ширина мозговой части черепа. 15. Ширина роострума. 16. Расстояние между наружными краями M^3 . 17. Ширина слуховой капсулы. 18. Минимальная высота в области диастемы. 19. Высота от M^3 . 20. Высота от слуховых капсул. 21. Длина нижней челюсти

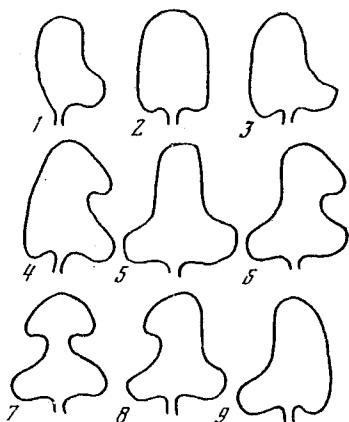


Рис.2. Варианты строения передней непарной петли M_1 (левая сторона), схематично (использована нумерация из табл. 6)

без резцов. 22. Длина нижней диастемы. 23. Длина ряда нижних коренных зубов. 24. Длина восходящей ветви. В морфологический анализ также включено 13 размерных признаков M_1 : 25. Максимальная длина. 26. Ширина гипоконида. 27, 29, 31, 34, 36. Высоты отдельных треугольников (в направлении переднего конца). 28, 30, 32, 35, 37. Длины оснований треугольников. 33. Длина параконида. Материал обработан с помощью одномерных статистических методов (только взрослые) и многомерного метода главных компонент (взрослые и сеголетки). Для выделения морфотипов M_1 была использована несколько измененная нами методика Круковера (1989) (рис. 2). Все рисунки жевательной поверхности M^3 были первоначально разбиты на 11 классов по числу замкнутых полей и входящих углов, но такое деление оказалось мало показательным, и морфотипы M^3 были разбиты на четыре класса – по числу замкнутых треугольников: с тремя (B), четырьмя (C) и пятью (D) треугольниками. В особый класс из-за большой встречаемости был выделен морфотип E, который можно было бы классифицировать как морфотип со слившимися четвертым и пятым треугольниками.

На Таймыре полевка Миддендорфа распространена в горной лесотундре плато Путорана, по всей равнинной лесотундре и заселяет подзону южных, или кустарниковых, тундр вдоль р. Логата до р. Верхняя Таймыра в ее верхнем течении (Куксов, 1975; Литвинов, 1987). В горной лесотундре плато Путорана местообитания полевки приурочены к увлажненным биотопам нижней части склонов гор. Здесь отмечена самая высокая численность. В средней части горных склонов показатели численности ниже. Наибольшее количество оптимальных местообитаний полевки Миддендорфа зарегистрировано в равнинной лесотундре, где она часто доминирует в сообществах мелких млекопитающих (Литвинов, 1987). В таймырской тундре полевка Миддендорфа обычна в сообществах мелких млекопитающих южной, или кустарниковой, подзоны. Существует тенденция увеличения числа биотопов, заселенных видом по направлению с юга на север (табл. 1). Относительная численность полевки в лесотундре не подвержена значительным колебаниям. Повышение численности этого грызуна, отмеченное на участке Пясины, можно объяснить увеличением численности зверьков, которое происходит вслед за увеличением численности сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) (Куксов, 1969).

Полевка Миддендорфа – субарктический вид, у которого отмечены некоторые адаптации к полярным условиям: более короткий, чем у южных видов, период размножения, стабильные средние значения плодовитости (Шварц, 1963; Пястолова, 1974). Средние оценки плодовитости самок были следующие: Хантайское –

Показатели, характеризующие распределение и численность полевки Миддендорфа на разных участках

Участок	Год	Число биотопов, заселенных видом, в скобках – всего биотипов	Относительная численность на 100 конусо-суток
Норильск	1976	2(6)	1,80
Пясины	1978	4(4)	8,50
"	1979	5(5)	22,60
Турмакит	1979	2(5)	0,07
Хантайское	1980	5(6)	1,80
Ары-Мас	1981	3(6)	0,40
Лукунский	1982	5(6)	1,20
Ары-Мас	1983	4(4)	1,90
Логата	1984	5(5)	1,40
Хатанга	1985	4(4)	1,50

Таблица 2

Возрастная структура популяций (%) полевки Миддендорфа в лесотундре и тундре Таймыра в летне-осенний сезон

Участок	n	Взрос- лые	Сего- летки	Участок	n	Взрос- лые	Сего- летки
Хантайское	48	35,4	64,6	Ары-Мас (1983 г.)	82	35,4	64,6
Норильск	34	41,2	58,8	Лукунский	22	36,4	63,6
Пясины (1978 г.)	53	16,9	83,1	Логата	34	23,3	76,7
Пясины (1979 г.)	148	27,7	72,3	Хатанга	23	56,5	43,5

6,9 + 0,55 ($n = 16$), Ары-Мас – 6,8 + 0,35 ($n = 21$), Пясины (1979 г.) – 6,9 + 0,29 ($n = 30$). В летне-осенний сезон в выборках преобладают сеголетки (табл. 2). Процентное соотношение зверьков двух выделенных нами возрастных групп в выборках из разных районов сходно.

Ближкие средние значения оценок численности и плодовитости по разным участкам в разные годы, а также сходная возрастная структура популяционных группировок указывают на стабильность перечисленных показателей популяции в пределах изучаемого района.

Большие средние абсолютные значения промеров черепа характерны для выборки из северной лесотундры (Ары-Мас) (рис. 3, а), тогда как величины индексов (табл.3) не выделяют ее среди остальных выборок. Изучение характера морфометрической изменчивости показывает, что большая часть промеров увеличивается с увеличением кондиллобазальной длины (рис. 3), хотя для некоторых из них (межглазничная ширина, длина межтеменной кости) такая зависимость отсутствует. Данные компонентного анализа показывают следующее (табл. 4, рис. 4): первая компонента (абсолютное собственное значение – 19, 20; 51,88% общей изменчивости) отражает общее увеличение размеров – почти все промеры (за исключением межглазничной ширины) дают положительный вклад, что выявляется практически всегда, когда анализируется неоднородный возрастной материал (Галактионов, Шушпанова, 1984; Малеева, Елькин, 1986). Выборка из Ары-Маса достоверно отличается от остальных, что подтверждает вывод о ее чисто размерных отличиях. Нам не удалось установить прямой связи с экологическими факторами, тем не менее следует отметить, что Ары-Мас находится на периферии оптимальной (лесотундровой) зоны.

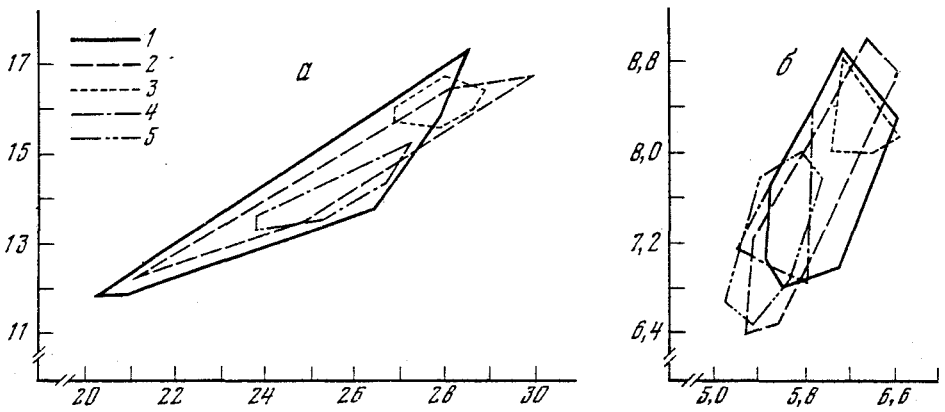


Рис.3. Положение объектов в пространстве признаков: *a* – кондилобазальная длина – скуловая ширина, *b* – длина верхнего зубного ряда – длина диастемы; 1 – Пяси́на, 2 – Ханга́йское, 3 – Ары-Ма́с, 4 – Лога́та, 5 – Яма́л. По осям абсцисс: для *a* – кондилобазальная длина (мм), для *b* – длина зубного ряда (мм). По осям ординат: для *a* – скуловая ширина (мм), для *b* – длина зубного ряда (мм)

Положительный вклад во вторую главную компоненту (абсолютное собственное значение – 4,04; 10,92% общей изменчивости) вносят промеры моляров, остальные промеры – отрицательный. Вторую компоненту можно интерпретировать в данном случае как показывающую различия в темпе роста костной ткани и тканей, слагающих зубы. Рост этих тканей с различными скоростями приводит к тому, что относительный вклад длины диастемы и длины зубного ряда, т.е. морфометрических признаков, характеризующих различие в скорости роста, во вторую компоненту будет различным. Если эти признаки структуры антагонистичны (например, при уменьшении длины зубного ряда увеличивается длина диастемы), то вклады признаков будут противоположными. Эта "мозаичность" скоростей роста различных структур отмечена для разных фаз динамики численности *Clethrionomys gapperi* (Fuller, 1977). По вкладу во вторую компоненту достоверно различаются выборки из южных тундр восточного Таймыра (Логата), лесотундры (Ханга́йское и Ары-Ма́с) и лесотундры западного Таймыра (Пяси́на); условия обитания этих популяционных группировок несомненно различаются, но исключить влияние фаз динамики численности, несмотря на небольшие различия в относительной численности, в данном случае невозможно.

Сравнение частот морфотипов M_1 и M^3 (табл. 5, 6), а также соотношения

Таблица 3

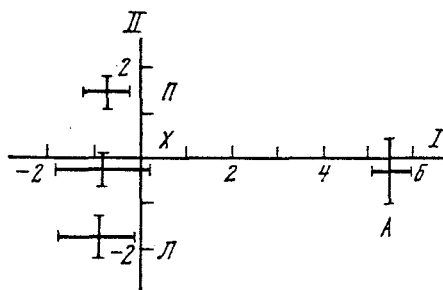
Краниометрические индексы полевки Миддендорфа из различных выборок

Индекс*	Участок				Индекс	Участок			
	Пяси́на	Лога́та	Ары-Ма́с	Ханга́йское		Пяси́на	Лога́та	Ары-Ма́с	Ханга́йское
6/1	0,76	0,80	0,78	0,79	14/1	0,46	0,46	0,46	0,46
7/1	0,60	0,61	0,58	0,60	14/7	0,76	0,76	0,78	0,77
8/1	0,31	0,30	0,30	0,31	17/10	0,72	0,74	0,75	0,76
9/1	0,23	0,22	0,23	0,24	19/20	0,96	0,96	0,99	0,97
12/1	0,56	0,55	0,58	0,57					

*Числа соответствуют номерам признаков, перечисленным в разделе "Материал и методика".

Ошибка среднего значения промеров не превышает 0,01 мм.

Рис. 4. Положение центров групп в пространстве I и II компонент: П – Пяси́на, X – Хантайское, А – Ары-Мас, Л – Логата



наиболее многочисленных морфотипов $M^3(B$ и $E)$ (рис. 5) в различных выборках показывает сходство полевок из тундр Таймыра (Логата) и тундр Ямала, с одной стороны, и западной и южной лесотундры (Пяси́на, Хантайское), с другой. Выборка из северо-восточной лесотундры (Ары-Мас) обособлена, но тем не менее она ближе ко второй группе, чем к первой. Более высокая доля сложных морфотипов отмечена в выборках из лесотундры (табл. 5 и 6). Полевка Миддендорфа с момента ее обнаружения в ископаемом состоянии до настоящего времени встречается в составе лемминговых фаун (Смирнов и др., 1986), что говорит о ее адаптированности или предадаптированности к субарктическим условиям. В морфологическом отношении (изменчивость жевательной поверхности моляров) со времени, к которому относятся ископаемые находки, и до сегодняшнего дня существенных изменений не произошло. Можно предполагать, что изменяется лишь соотношение частот различных морфотипов в выборках. Так как тундра в современном понимании возникла позже лесотундры (Шер, 1971), то, вероятно, и полевкой Миддендорфа она была заселена позже, чем лесотундра, поэтому тот факт, что по сравнению с

Таблица 4

Собственные векторы признаков, характеризующих череп и M_1 полевки Миддендорфа, для двух компонент

Признак	Собственные векторы		Признак	Собственные векторы	
	I	II		I	II
1	0,221	-0,091	20	0,141	-0,187
2	0,199	-0,101	21	0,208	-0,090
3	0,188	-0,086	22	0,104	-0,235
4	0,090	-0,032	23	0,197	0,151
5	0,011	-0,159	24	0,200	-0,125
6	0,216	-0,123	25	0,176	0,233
7	0,203	-0,164	26	0,156	0,237
8	0,207	-0,113	27	0,092	0,238
9	0,199	0,098	28	0,132	0,230
10	0,171	-0,065	29	0,063	0,264
11	0,189	-0,099	30	0,110	0,230
12	0,213	-0,108	31	0,134	0,213
13	-0,022	-0,072	32	0,111	0,212
14	0,200	-0,165	33	0,163	0,189
15	0,196	-0,005	34	0,090	0,217
16	0,195	0,024	35	0,166	0,137
17	0,148	-0,186	36	0,129	0,194
18	0,187	-0,119	37	0,135	0,208
19	0,191	-0,157			

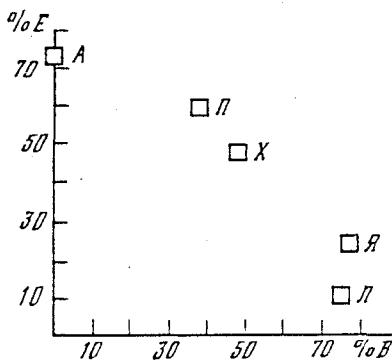


Рис. 5. Соотношение морфотипов M^3 (B и E) полевки Миддендорфа в различных выборках: Я – Ямал, остальные обозначения те же, что на рис. 4

лесотундровыми у тундровых зверьков более высока доля простых морфотипов, представляет большой интерес. Это можно объяснить общей закономерностью, согласно которой в тундровых сообществах у многих видов животных проявляются черты архаичной ценотической организации (Чернов, 1978, 1984). Отмеченная палеонтологами корреляция между сложностью морфологического строения и временем возникновения группы в низших таксонах (не выше рода) в действительности отражает связь между сложностью строения и приуроченностью группировок к определенному зональному сообществу. В данном случае архаичность тундровых зверьков, наряду с другими факторами, определяется простотой тундровых сообществ, которые характеризуются меньшим видовым разнообразием по сравнению с лесотундровыми.

Частоты морфотипов M_1 в различных выборках в %

Таблица 5

Морфотип*	Участок				
	Пясины (n = 96)	Логата (n = 22)	Ары-Мас (n = 22)	Хантайское (n = 122)	Ямал (n = 38)
1	0	0	0	0	2,6?
2	1,04	0	0	0	0
3	9,38	0	0	0	5,26
4	6,25	4,55	0	1,64	29,00
5	21,88	36,36	18,18	22,13	15,78
6	26,04	36,36	54,55	63,93	42,07
7	28,12	9,09	18,18	9,84	5,26
8	4,17	13,64	9,09	2,46	0
9	3,12	0	0	0	0

*Нумерация как на рис. 2.

Частоты морфотипов M_3 в различных выборках в %

Таблица 6

Морфотип	Участок				
	Пясины (n = 94)	Логата (n = 20)	Ары-Мас (n = 22)	Хантайское (n = 110)	Ямал (n = 26)
B	38,30	75,00	0	48,18	76,92
E	59,56	10,00	72,73	47,27	23,08
C	0	5,00	0	2,73	0
Л	2,14	10,00	27,27	1,82	0

- Галактионов Ю.К., Шушпанова Н.Ф., 1984. Возможность регистрации фаз динамики численности водяной полевки по фенотипической структуре популяции // Научно-техн. бюлл. ВАСХНИЛ. Сиб. отд. СибНИИЗХим. Новосибирск. Вып. 22. С. 24–32.
- Круковер А.А., 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. Новосибирск. 38 с. (Препр./ИГиГ СО АН СССР, № 12).
- Куксов В.А., 1969. Влияние некоторых климатических факторов на численность мышевидных грызунов на Западном Таймыре // Тр. Н.-и ин-та сельск. х-ва Крайнего Севера. Т. 17. С. 176–179. – 1975. Популяционная экология и теоретические основы прогноза численности мелких грызунов Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. С.1–21.
- Литвинов Ю.Н., 1987. Население мелких млекопитающих у северной границы их ареала на Таймыре // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука. С. 11–16.
- Малева А.Г., Елькин Ю.А., 1986. Водяная полевка среднего и позднего плейстоцена в местонахождениях Зауралья и систематические взаимоотношения среднеплейстоценовых, позднеплейстоценовых и современных форм рода *Arvicola* (Rodentia, Microtinae) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Л. ЗИН АН СССР. С. 59–97 (тр. ЗИН АН СССР. Т. 156).
- Пястолова О.А., 1974. Новые данные о размножении субарктических полевок // Материалы Ин-та экол. раст. и животн. Свердловск. С. 31–32.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В., 1986. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука. С. 1–144.
- Тушикова Н.В., 1964. Изучение размножения и возрастного состава популяции мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина. С. 154–191.
- Флинт В.Е., 1987. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука. С. 1–182.
- Чернов Ю.И., 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. С. 1–167. – 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филогенез. М.: Наука. С. 154–174.
- Шварц С.С., 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР. Вып. 33. С. 1–131.
- Шер А.В., 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука. С. 1–310.
- Юдин Б.С., 1980. Зональные и ландшафтные группировки мелких млекопитающих Таймыра // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 5–31.
- Fuller W.A., 1977. Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: size and growth // *Canad. J. Zool.* V. 55. (2). P. 415–425.

Биологический институт СО РАН,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15 октября 1991 г.

ECOLOGY AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *MICROTUS MIDDENDORFI*
(RODENTIA, MICROTINAE) IN TAIMYR

Biological Institute, Siberian Division of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

S u m m a r y

Comparative analysis of samples of *Microtus middendorfi* from various localities of Taimyr reveals stability of ecological population parameters and small variability of skull form although significant differences between samples exist in skull size. Different frequencies of morphotypes of M_1 and M^3 in samples from tundra and forest-tundra can be explained by correlation between position of ecosystems in successions series and morphology of voles from the ecosystems.