

УДК 599.323.4

© 1994 г. А. А. ПОЗДНЯКОВ, Ю. Н. ЛИТВИНОВ

ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ *MICROTUS OECONOMUS* (RODENTIA, ARVICOLIDAE)

Статистический анализ морфотипической изменчивости коренных зубов полевки-экономки показал связь изменчивости M^3 с комплексом климатических условий. Изменчивость M_1 демонстрирует корреляцию с уровнем видового богатства сообщества. Влияние локальных экологических факторов вносит нарушения в отмеченные связи между изменчивостью и факторами среды.

Морфотипическая изменчивость коренных зубов полевок имеет важное значение при неонтологических исследованиях, но привлекается чаще всего для диагностических целей, иногда при исследовании форм с неясным видовым статусом (Большаков и др., 1980), гораздо реже — при исследовании географической изменчивости (Воронцов и др., 1988). В этом отношении морфотипическая изменчивость полевки-экономки находится в начальной стадии изучения, особенно это касается сибирской и дальневосточной части региона (Огнев, 1950; Половинкина и др., 1986; Костенко, Алленова, 1989). При этом, как правило, констатируется наличие изменчивости, но ее объяснение обычно ограничивается ссылками на генетическую обусловленность и действие отбора, хотя возможности интерпретации изменчивости гораздо богаче (Gould, Johnston, 1972).

В данной работе сделана попытка интерпретировать морфотипическую изменчивость коренных зубов полевки-экономки в связи с экогеографическими условиями обитания, в частности, выявить экологические и географические факторы, влияющие на изменчивость.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для нашей работы был любезно предоставлен сотрудниками Зоологического музея Биологического института СО РАН, Новосибирск. Изучены выборки из следующих мест сбора (в скобках указано количество экземпляров M_1 и M^3 соответственно):

- 1—6. Горный Алтай, Шебалинский р-н, окрестности с. Мухор-Черга, 1979 г. (28, 30), 1980 г. (70, 69), 1982 г. (42, 42), 1984 г. (30, 29), 1987 г. (110, 111) и 1991 г. (76, 78).
7. Горный Алтай, Телецкое озеро, окрестности пос. Артыбаш, 1982 г. (72, 72).
8. Горный Алтай, хребет Иолго, окрестности пос. Каракол, 1974 г. (486, 489).
9. Ямало-Ненецкий национальный округ, Шурышкарский р-н, окрестности с. Ново-Киевит, 1965 г. (81, 82).
10. Таймыр, Турмакит, окрестности пос. Снежногорск, 1979 г. (181, 184).
11. Таймыр, Норильск, окрестности пос. Валек, 1976 г. (453, 458).
12. Таймыр, Хантайское озеро, 1980 г. (182, 182).
13. Северный Байкал, Догарская бухта, 1975 г. (201, 204).
14. Северо-западный Байкал, бухта р. Тыи, 1975 г. (101, 102).
15. Хребет Малый Хамар-Дабан, р. Самхак, 1973 г. (66, 66); 16—17. Читинская обл., Сохондинский заповедник, 1980 г. (74, 74), 1981 г. (187, 188).
18. Монголия, Хангай, 1977 г.

Процентное соотношение морфотипов M_i в выборках

Морфо-тип	Выборки									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
3Н4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3Н5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,55
3Н6	0	0	0	0	0	0	0	0,21	0	0
4Н4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4Н5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1К4	0	1,43	0	6,67	4,55	5,26	0	1,65	2,47	0
1К5	39,29	40,00	33,33	33,33	40,91	34,21	29,17	37,23	50,61	31,49
1К6	0	5,71	4,76	0	1,82	1,32	6,94	4,32	2,47	1,66
1К7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2К4	0	0	2,39	0	6,36	2,63	0	2,47	0	1,66
2К5	46,43	47,14	54,77	60,00	45,45	53,95	56,94	44,65	39,51	59,12
2К6	7,14	1,43	4,76	0	0,91	2,63	4,17	6,79	4,94	2,21
2К7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3К4	0	0	0	0	0	0	0	0,62	0	0
3К5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,21
3К6	7,14	2,86	0	0	0	0	0	0,21	0	0
2М3	0	1,43	0	0	0	0	2,78	1,44	0	1,10
2М4	0	0	0	0	0	0	0	0,21	0	0
3М3	0	0	0	0	0	0	0	0,21	0	0

Морфо-тип	Выборки									
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
3Н4	0	0	0	0	1,52	0	0	0	0	0
3Н5	0	0	0	0	1,52	0	0	0	0	0
3Н6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4Н4	0	0	0	0	1,52	0	0	0	0	0
4Н5	0,22	0	0	0,99	0	0	0	0	0	0
1К4	1,55	2,75	4,98	3,96	0	2,70	1,60	2,27	0,86	11,22
1К5	30,91	57,13	59,20	61,39	45,45	45,96	57,22	51,52	54,32	34,70
1К6	0,88	1,10	10,45	8,91	4,54	2,70	6,42	0	10,34	1,02
1К7	0	0	1,00	0	0	0	0	0	0	0
2К4	0,44	2,75	1,49	0	0	2,70	0	0	0	10,20
2К5	54,53	32,42	18,40	22,77	39,39	43,24	29,42	42,42	25,86	36,74
2К6	3,97	0	1,49	0,99	6,06	0	3,74	3,79	7,76	0
2К7	0	0	0	0	0	0	1,07	0	0	0
3К4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3К5	1,99	2,75	0,50	0,99	0	1,35	0	0	0,86	0
3К6	0,44	1,10	0	0	0	0	0	0	0	0
2М3	3,09	0	2,49	0	0	1,35	0,53	0	0	6,12
2М4	0,88	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3М3	1,10	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Процентное соотношение морфотипов M^3 в выборках

Морфотип	Выборки									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1Y3	0	0	0	0	0	2,56	0	0,41	0	0
1Y4	0	0	0	0	0	1,28	0	0	0	0
2Y3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,09
2Y4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,54
3Y4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,54
1A2	0	7,25	4,76	13,79	9,01	1,28	9,72	4,50	2,44	3,26
1A3	0	0	0	3,45	2,70	11,54	0	0,82	0	0
2A2	6,67	8,70	2,39	0	5,41	3,85	1,39	2,66	0	8,15
2A3	0	0	4,76	0	0	0	2,78	0,82	4,88	0
3A2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3A3	0	0	0	3,45	0	2,56	0	0	0	1,63
0B1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0B2	40,00	36,23	38,09	20,69	38,73	30,78	41,67	50,72	21,95	16,85
0B3	6,67	13,04	2,39	10,34	5,41	2,56	6,94	8,59	9,76	3,26
1B2	20,00	17,39	28,56	20,69	27,03	26,93	23,61	22,08	21,95	46,75
1B3	20,00	15,94	16,66	27,59	7,21	12,82	9,72	5,93	29,26	11,41
2B2	0	0	2,39	0	0,90	1,28	0	0	0	0
2B3	6,67	0	0	0	0	0	0	0,20	2,44	0
0C1	0	0	0	0	0,90	0	0	0,41	1,22	0
1C1	0	1,45	0	0	0,90	0	0	0,82	1,22	4,35
1C2	0	0	0	0	0,90	0	0	0,61	3,66	0,54
2C2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0D1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0E1	0	0	0	0	0	2,56	4,17	1,02	1,22	1,54
0E2	0	0	0	0	0,90	0	0	0,41	0	1,09
1E1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Морфотип	Выборки									
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1Y3	0,66	0	0	0	3,03	0	0	0,78	0	0
1Y4	0	0	0	0	0	0	0,53	1,55	0	0
2Y3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2Y4	0	0	0	2,94	0	0	0	0	0	1,00
3Y4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1A2	5,68	0	6,86	4,90	9,09	1,35	0,53	5,43	1,72	7,00
1A3	1,31	0	0,49	4,90	3,03	0	0,53	3,10	0	6,00
2A2	12,66	0	6,37	5,88	6,06	6,76	0	9,30	3,45	0
2A3	3,93	0,55	2,94	4,90	3,03	0	0	8,53	0	3,00
3A2	0	0	0	1,96	0	0	0	0	0	0
3A3	0,22	0	0	0	0	2,70	0	0	0	0
0B1	0	1,10	0	0	0	1,35	0	0	0	0
0B2	14,40	49,44	22,06	19,61	27,27	9,46	11,17	26,35	20,69	32,00
0B3	1,09	10,44	0,98	1,96	7,58	0	4,79	6,20	0	14,00
1B2	46,28	18,68	39,72	35,28	30,30	35,14	39,36	24,80	68,97	28,00
1B3	9,83	13,19	6,37	8,82	9,09	39,19	32,98	11,62	0,86	6,00
2B2	0,22	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00
2B3	0,44	0	0,98	0,98	0	0	1,06	0	0	0
0C1	0	3,30	0	0	0	0	1,60	0	0	0
1C1	2,62	2,20	9,80	3,92	1,52	2,70	4,79	0,78	2,59	1,00
1C2	0,44	0,55	2,94	0	0	1,35	2,13	0	0	0
2C2	0,22	0	0,49	0	0	0	0	0	0	0
0D1	0	0	0	1,96	0	0	0	0	0	0
0E1	0	0,55	0	0	0	0	0,53	0,78	1,72	1,00
0E2	0	0	0	1,96	0	0	0	0	0	0
1E1	0	0	0	0	0	0	0	0,78	0	0

(132, 129). 19. Курильская гряда, о-в Парамушир, 1966 г. (116, 116). 20. Магаданская обл. Билибинский р-н, бассейн р. Омолон, окрестности пос. Кегали, 1969 г. (98, 100).

Методика классификации морфотипов подробно описана в отдельной работе (Поздняков, 1993). Соотношение различных морфотипов в выборках показано в таблицах 1 и 2. Нумерация выборок в таблицах и на рисунке соответствует нумерации, приведенной в описании материала. Сходство выборок оценивалось с помощью индекса общности Чекановского—Сьеренсена (Песенко, 1982). Результаты кластерного анализа представлены в виде дендрограмм, построенных односвязным методом (Бейли, 1970). Для количественного отражения многообразия сообществ использован индекс видового богатства Симпсона (Одум, 1986). Для определения взаимозависимости между долями морфотипов и экологическими параметрами, для которых можно получить количественное выражение, использован коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Закс, 1976).

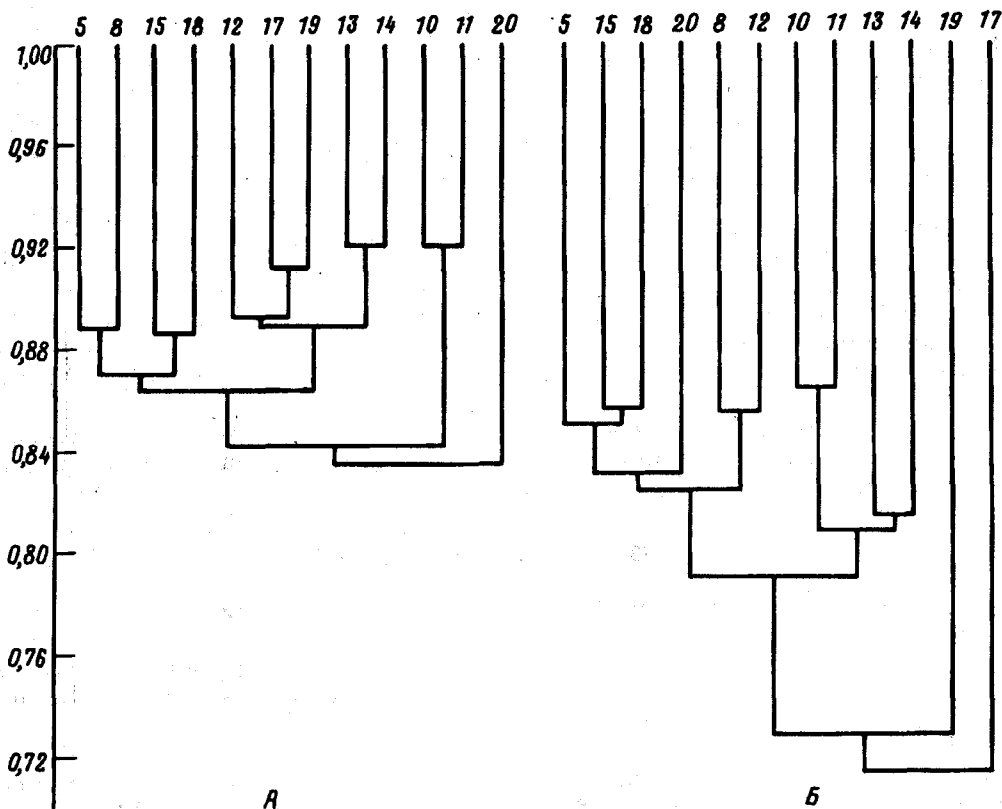
Предварительные исследования показали нерепрезентативность восьми выборок из-за их небольших размеров, поэтому эти выборки из дальнейшего анализа были исключены.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Классификации остальных 12 выборок, характеризующих практически все представленные географические точки, по индексам общности показаны на дендрограммах (рисунок, А, Б). Дендрограммы, характеризующие сходство по признакам M_1 и по M^3 , не совпадают. Очевидно, изменчивость этих признаков связана с разными факторами.

По M^3 выделяются следующие группы (рисунок, Б): 1) Соходно; 2) Парамушир; 3) Северный Байкал и равнинный Таймыр; 4) сборная группа, остальные выборки; в ней можно выделить три подгруппы: а) Мухор-Черга, Самхак и Хангай; б) Омолон; в) Каракол и Хантайское. Наши исследования по морфотипической изменчивости полевков (Поздняков, 1993) показали, что изменчивость M^3 у некоторых видов серых полевков обнаруживает связь с условиями обитания зверьков, а точнее, с ландшафтом. В нашем случае группа 4а включает выборки, взятые в южных районах Сибири в среднем лесном поясе (Юдин и др., 1977; Соколов и др., 1985); она отличается от остальных групп еще и тем, что находится в зоне, где сумма температур за период со среднесуточной температурой выше 10°C составляет $1000\text{—}3000^\circ$ (Атлас СССР, 1986). Остальные группы принадлежат к зоне более прохладного климата, в которой аналогичная сумма температур находится в пределах $300\text{—}1000^\circ\text{C}$. Сходство выборок из Каракола и Хантайского несколько необычно, общее между ними только то, что биотопы, где отлавливались зверьки, расположены в верхней части среднего лесного пояса и верхнем лесном поясе (Юдин и др., 1977, 1986). В целом группа 4 включает выборки, собранные в горных районах в лесном поясе (Юдин и др., 1976, 1977, 1986; Соколов и др., 1985). Выборки, входящие в группе 3, взяты в биотопах, имеющих некоторые общие черты, а именно: участки Турмакит и Норильск расположены в заболоченных лесах и редколесьях равнинной таймырской лесотундры (Юдин и др., 1986), участки Тяя и Догары расположены в болотах-калтусах Кичеро-Ангарской дельты в нижнем лесном поясе. Обособленное положение занимают выборки из Соходно и Парамушира. Участок Соходно расположен в северных отрогах Хэнтэя; в фаунистическом и флористическом отношении он характеризуется большой долей дальневосточных и даурско-монгольских форм [Гвоздецкий (ред.), 1968]. Природные условия о-ва Парамушир весьма специфичны и имеют физико-географические черты высокогорий (Воронов, 1974); в фаунистическом отношении остров выделяется обедненностью по сравнению с местами, откуда взяты остальные выборки.

Таким образом, изменчивость M^3 в значительной степени связана с комплексом



Дендрограммы сходства выборок, построенные на основе индексов общности Чекановского—Сьеренсена: А — M_1 , Б — M^3

климатических условий, характеризующих широтную зональность и высотную поясность.

На изменчивость M_1 влияют другие факторы, что видно из сравнения дендрограмм (рисунок, А, Б). По условию сходства, вычисленному для M_1 , выделяются: 1) Омолон; 2) равнинный Таймыр; 3) сборная группа с четырьмя подгруппами: а) горы юга Сибири (включая Хангай); б) Хантайское; в) Сохондо и Парамушир и г) Северный Байкал. Оказалось, что деление третьей группы на подгруппы соответствует различиям в уровне видового богатства сообщества. Сравнение индекса видового богатства с уровнем сходства сравниваемых выборок по морфотипам M_1 (рисунок, А) показывает, что участки с наибольшим видовым богатством: Мухор-Черга, Каракол, Самхак, Хангай (горы юга Сибири) ($d = 3,95, 4,14, 3,39, 2,42$ соответственно) объединяются в группу 3а; средними индексами видового богатства ($d = 2,04$ для участка Догары и 2,37 для участка Тяя) характеризуются сообщества Северного Байкала (группа 3г); еще более низкий индекс ($d = 1,56$) имеет сообщество горного Таймыра (Хантайское); самый низкий индекс в группе 3в, объединяющий горные сообщества Сохондо и Парамушира ($d = 1,31$ и 0,59 соответственно). Сообщества из Омолона и равнинного Таймыра характеризуются индексами видового богатства от 1,63 до 2,33, т. е. входящими в диапазон группы 3, поэтому различия между группами 1—3, очевидно, обусловлены другими факторами, но имеющиеся данные не позволяют их выявить. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена, вычисленный для выборок группы 3 ($r = 0,73$ при $n = 9$), показывает, что при 0,025%-ном уровне значимости [таблица приведена в книге Закса (1976; 369)] можно констатировать

наличие корреляции между долей морфотипа 2 К5 (табл. 1) и уровнем видового богатства сообщества (см. численные данные в тексте).

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что на фенотипический состав популяций экономики, выраженный соотношением различных морфотипов жевательной поверхности моляров, оказывают влияние экогеографические факторы, действующие по разным градиентам, векторы которых не совпадают. Связь морфологических признаков (как метрических, так и неметрических) с различными экологическими условиями, в первую очередь климатическими и определяемыми ими ландшафтом, хорошо известна (Holbrook, 1982; Schmidtler, 1986; Owen, 1989). Возможно, что выявленная связь между высотным и широтным положением местообитаний с изменчивостью M^3 полевки-экономки свойственна и другим видам серых полевок, по крайней мере, наши прежние данные этому не противоречат (Поздняков, 1993). Разумеется, адаптация зверьков к локальным местообитаниям, отражаясь на фенотипе особей (Sugg et al., 1990), может маскировать действие главных факторов (температура и сумма осадков), определяющих как облик ландшафта, так и, в определенном смысле, фенотип особей, почему и выявленная взаимозависимость морфологических признаков и экогеографических факторов выражена нечетко.

Гораздо интереснее выявленная корреляция между долей морфотипа в выборке и индексом видового богатства. В исследованных выборках два морфотипа 1К5 и 2К5 занимают от 21,44 до 93,94% общей изменчивости (табл. 1); второй морфотип является более сложным по сравнению с первым и его доля характеризует в определенном смысле сложность выборки в целом. Индекс видового богатства в определенном смысле отражает сложность организации сообщества. Наличие корреляции между ними говорит о том, что сложность на разных уровнях организации живого коррелирует. С увеличением видового состава сообщества взаимосвязано и усложнение организации особей, так же, как за упрощением, обеднением видового состава сообществ следует либо упрощение организации особей, либо вымирание более сложно организованных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас СССР. 1986. М. С. 1—260.
- Бейли Н., 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, С. 1—326.
- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. С. 1—140.
- Воронов В. Г., 1974. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, С. 1—163.
- Воронцов Н. Н., Боевский Г. Г., Дяпунова Е. А., Ревин Ю. В., 1988. Новая хромосомная форма и изменчивость коренных зубов у полевки *Microtus taximowiczii* (Rodentia, Cricetidae)//Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. С. 205—213.
- Гвоздецкий Н. А. (ред.), 1968. Физико-географическое районирование СССР. М.: Изд-во МГУ. С. 1—576.
- Закс Л., 1976. Статистическое оценивание. М.: Статистика, С. 1—598.
- Костенко В. А., Алленова Т. В., 1989. Внутривидовая дифференциация полевок-экономки на Дальнем Востоке и история становления ареалов ее подвидовых форм//Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 4—25.
- Огнев С. И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 1—706.
- Одум Ю., 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. С. 1—376.
- Песенко Ю. А., 1982. Принципы и методы количественного анализа и фаунистических исследований; М.: Наука. С. 1—287.
- Поздняков А. А., 1993. Морфологическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*taximowiczii*» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа//Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 114—126.
- Половинкина Р. А., Литвинов Ю. Н., Юдина С. А., Глазко В. И., 1986. Анализ внутривидовой

изменчивости полевки-экономки по комплексу признаков//Изв. Сибирск. отд. АН СССР, сер. биол. Вып. 2. С. 110—115.

- Соколов В. Е., Шецов Ю. Г., Литвинов Н. И., 1985. Мелкие млекопитающие лесов МНР. М.: Наука. С. 1—102.
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г., 1976. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. С. 1—270.
- Юдин Б. С., Литвинов Ю. Н., Юдина С. А., 1986. Фауна мелких млекопитающих (Micro mammalia) таежной зоны Таймыра и ее связь с населением сопредельных территорий//Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 178—192.
- Юдин Б. С., Потанина А. Ф., Галкина Л. И., Половинкина Р. А., 1977. Эколого-фаунистический анализ населения мелких млекопитающих (Micro mammalia) Центрального Алтая//Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 5—31.
- Gould S. J., Johnston R. F., 1972. Geographic variation//Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 3. P. 457—498.
- Holbrook S. J., 1982. Ecological inferences from mandibular morphology of *Peromyscus maniculatus*//J. Mammal. V. 63(3). P. 399—408.
- Owen J. G., 1989. Population and geographic variation of *Peromyscus leucopus* in relation to climatic factors//J. Mammal. V. 70(1). P. 98—109.
- Schmidler J. F., 1986. Orientalische Smaragdeidechsen: 3. Klimaparallele Pholidosevariation//Salamandra. V. 22(4). P. 242—258.
- Sugg D. W., Kennedy M. L., Heidt G. A., 1990. Morphologic variation in the Texas mouse, *Peromyscus attwateri*//Southwest, Natur. V. 35(2). P. 163—172.

Биологический институт СО РАН,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2 февраля 1993 г.

A. A. POZDNYAKOV, Yu. N. LITVINOV

ECOGEOGRAPHIC INTERPRETATION OF MORPHOTYPICAL VARIABILITY
OF THE MOLARS IN *MICROTUS OECONOMUS* (RODENTIA, ARVICOLIDAE)

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

S u m m a r y

The statistical analysis of morphotypical variability of the molars in *Microtus oeconomus* revealed the correlation between the variability of M3 and the complex of climatic conditions determining latitudinal and altitudinal zonality. The variability of M1 demonstrates the correlation with factors determining the species diversity in a community. Influence of local ecological factors can change the observed correlations between variability and environment.