

УДК 569.73

© 1995 г. А. А. ПОЗДНЯКОВ

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ НА ПРИМЕРЕ СЕРЫХ ПОЛЕВОК
(*MICROTUS S. LATO*, RODENTIA)

Проанализирована изменчивость рисунка жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба в следующих таксонах серых полевок: *Alexandromys* и *Microtus*. Выявлены два способа трансформации этого признака, характерные для каждого таксона. Выявлены также различия между этими таксонами в комплексах диплоидных хромосомных чисел. Упорядоченность морфологической изменчивости трактуется с таксономических позиций.

Различными исследователями было выявлено, что морфологическая изменчивость характеризуется определенной упорядоченностью (Кренке, 1933—1935; Урманцев, 1973; Басаргин, 1984, и др.). Эту упорядоченность можно интерпретировать с разных позиций; наиболее разработанными, на мой взгляд, являются системные (Урманцев, 1974, 1978, 1979) и номогенетические (Берг, 1977; Мейен, 1974) представления. Упорядоченность морфологической изменчивости может характеризовать таксон как целостную единицу, определяющую направления варьирования составляющих его особей. В этом случае выявляемые ряды отражают законы варьирования, а наличное разнообразие вариаций — реализованную в той или иной степени потенциальную возможность определенных признаков (Кренке, 1933—1935; Мейен, 1974). В данной работе в этом контексте сопоставляются два таксона палеарктических серых полевок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящей работы был любезно предоставлен сотрудниками зоомузеев ЗИН, МГУ и БИ СО РАН. Видовой состав таксона *Microtus* Schrank, согласно моим представлениям, включает группу видов «arvalis», подроды *Terricola* Fatio и *Sumeriomys* Argurovulo. Состав таксона *Alexandromys* Ognev ясен из табл. 1 и 2. Для следующих видов подсчитана доля морфотипов M_1 в выборках (в скобках указаны количество выборок и экземпляров): восточная полевка *Alexandromys fortis* Buchner (5; 689); сахалинская *A. sachalinensis* Vasin (1; 47); муйская *A. mujanensis* Orlov et Kowalskaia (2; 97); эворонская *A. evoronensis* Kowalskaia et Sokolov (1; 35); монгольская *A. mongolicus* Radde (4; 221); экономка *A. oeconomus* Pallas (12; 2313); полевка Максимовича *A. maximowiczi* Schrenk (5; 1183); полевка Миддендорфа *A. middendorfi* Poljakov (2; 369); обыкновенная полевка *Microtus arvalis* Pallas (2; 154); закаспийская *M. transcaspicus* Satunin (2; 98); киргизская *M. kirgisorum* Ognev (3; 142); туркменская *M. paradoxus* Ognev et Neptner (3; 204); полевка Шидловского *M. schidlovskii* Argurovulo (1; 26); дагестанская *M. daghestanicus* Schidlovsky (2; 96). Методика классификации морфотипов подробно описана в ранее опубликованной работе (Поздняков, 1993).

Частоты морфотипов в выборках исследованных видов

Вид	Морфотип													
	4Н5 (4Н6)	1К5 (1К6)	2К5 (2К6)	2М3 (2М4)	3К5 (3К6)	3М3 (3М4)	4М4	1Т3 (1Т4)	2Т3 (2Т4)	2Р3 (2Р4)	3Р3 (3Р4)	4Р4	2Ма2(IV-V)	2Ма2
<i>Alexandromys Ognev</i>														
<i>A. middendorfi</i>	—	—	—	—	1-2	61-68	5-30	—	—	—	—	0-1	—	—
<i>A. sachtalinensis</i>	—	—	—	—	4	36	53	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. nuajanensis</i>	—	—	—	0-2	0-12	55-58	21-24	0-2	0-5	—	—	—	—	—
<i>A. evoronensis</i>	—	—	—	—	6	60	20	—	6	—	—	—	—	—
<i>A. maximowiczi</i>	—	0-1	1-4	0-9	2-17	57-64	4-24	0-2	—	3	—	—	—	—
<i>A. fortis</i>	—	—	—	53-76	0-1	23-47	2-4	—	—	0-1	—	—	—	—
<i>A. oecotomus</i>	0-1	33-70	19-64	0-6	0-4	0-1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. limnophylus</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. mongolicus</i>	—	0-2	4-22	10-27	0-47	27-80	0-2	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. montebelli</i>	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Microtus Schrank</i>														
<i>M. arvalis</i>	—	—	—	—	—	15-31	58-68	—	—	—	—	—	—	0-1
<i>M. rossiaemeridionalis</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. transcaspicus</i>	—	—	—	—	—	4-23	72-75	—	0-2	—	—	0-7	—	—
<i>M. kirgisorum</i>	—	—	—	—	—	0-36	39-67	—	0-3	—	—	—	—	0-23
<i>M. paradoxus</i>	—	—	—	—	—	32-43	44-68	—	0-1	—	—	—	—	0-11
<i>M. irani</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	+	—	—
<i>M. socialis</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+
<i>M. shchidlovskii</i>	—	—	—	—	—	15	73	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. subterraneus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>M. tatraicus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>M. thomasi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>M. savi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>M. schelkovnikovi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. daghestanicus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. majori</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0-4	—	68-74	0-2	+

* Для выборок, размеры которых превышали 20 экз., приведены доли морфотипов, %. Для меньших выборок указано (знаком **) только наличие морфотипов. ** По данным К. Коусы и Н. Гого (1985). *** По данным Р. Ангерманн (1973).

2n	Вид
<i>Alexandromys</i> Ognev	
50	<i>A. middendorfi</i> , <i>A. mongolicus</i> , <i>A. sachalinensis</i>
52	<i>A. fortis</i>
38	<i>A. limnophilus</i> , <i>A. mujanensis</i>
30	<i>A. oeconomus</i> , <i>A. kikuchii</i> , <i>A. montebelli</i>
<i>Microtus</i> Schrank	
62	<i>M. socialis</i> , <i>M. paradoxus</i> , <i>M. duodecimcostatus</i> , <i>M. lusitanicus</i>
60	<i>M. schidlovskii</i>
54	<i>M. rossiameridionalis</i> , <i>M. kirgisorum</i> , <i>M. irani</i> , <i>M. guentheri</i> , <i>M. subterraneus</i> , <i>M. savii</i> , <i>M. majori</i> , <i>M. schelkovnikovi</i>
52	<i>M. transcasicus</i>
46	<i>M. arvalis</i> , <i>M. multiplex</i>
44	<i>M. thomasi</i>
32	<i>M. tatricus</i>

* По данным Орлова и Булатовой, 1983; Загороднюк, 1990 с исправлениями.

Несколько замечаний о выборе признаков. Для проведения настоящего анализа пригодны признаки, разлагаемые в трансформационные серии значительной длины. При использовании бимодальной кодировки признаков, очень часто применяемой в систематике, в данном случае получить интерпретируемый результат невозможно. Были выбраны два признака, совершенно различные в морфологическом отношении, но достаточно хорошо изученные. Рисунок жевательной поверхности первого нижнего моляра (M_1) обладает значительной вариабельностью и легко представим в форме плоской геометрической фигуры, что позволяет интерпретировать вариации (модальности) как геометрические трансформации. Практически все филогенетические реконструкции построены с использованием этого признака (Громов, Поляков, 1977; Агаджанян, Яценко, 1984, и др.). Второй признак — диплоидное число хромосом. Его модальности отражаются арифметически, и с этим признаком в свое время связывались большие надежды карие-систематиков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Рисунок жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба (M_1).

В качестве предка большей части серых полевок рассматривается *Allophajomys plioaenicus* Kozmos (Агаджанян, Яценко, 1984). Первый нижний моляр особей этого вида имеет очень простой рисунок жевательной поверхности, включающий призму, три замкнутых треугольника и параконидный комплекс (терминология до Lawtence, 1982) — «аллофайомисный» тип (на рисунке обозначен как 4Н5, 4Н6). Основные морфологические преобразования этого варианта заключаются в дифференциации параконида — появлении дополнительных выступающих углов и замыкании их в треугольники. У особей большей части современных видов серых полевок M_1 с пятью замкнутыми треугольниками и с различным количеством выступающих углов на передней непарной петле — «арвалисный» тип (на рисунке обозначен как 3М3, 3М4, 4М4). Геометрически трансформация из «аллофайомисного» типа в «арвалисный» может быть осуществлена различными способами.

Первый способ — путем поперечной перетяжки параконида; в этом случае образуются широко слитые четвертый и пятый треугольники и передняя непарная петля (на рисунке — 2Р3, 3Р3 и др.) — «питимисный» способ. «Арвалисный» тип

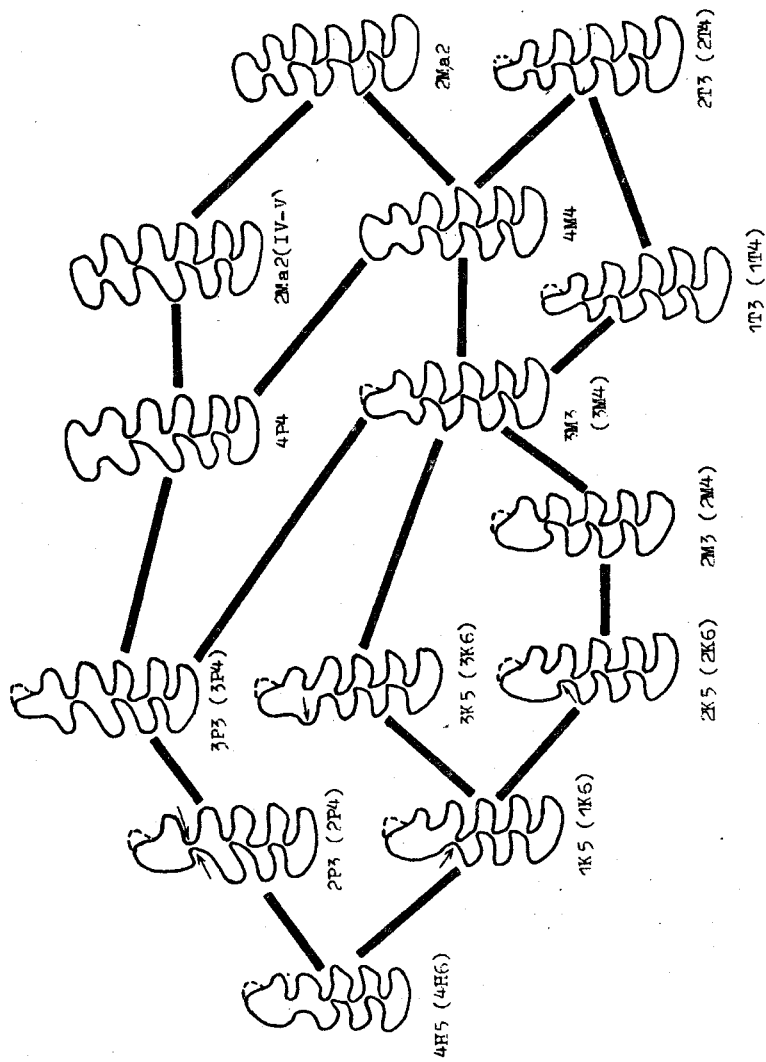


Схема дифференциации жевательной поверхности первого нижнего моляра. Обозначения морфотипов по А. А. Позднякову (1993). В скобках приведено обозначение морфотипов с дополнительным выступающим углом на передней неарной петле, показанной на рисунках пунктиром

получается при обособлении четвертого и пятого треугольников. Второй способ — путем передне-задней перетяжки параконида с обособлением с лабиальной стороны четвертого треугольника — «раттицепоидный» способ (на рисунке — 1K5). В этом случае преобразование в «арвалисный» тип возможно двумя путями, как это показано на рисунке; происходящие при этом трансформации параконида показаны стрелками. Дальнейшее усложнение «арвалисного» типа также возможно двумя способами: «питимисным» — в этом случае получается вариант «maskii» (см.: Ангерманн, 1973; на рисунке — 2Ma2) и «раттицепоидным» (на рисунке — 1T3, 2T4). Причем вариант «maskii» в первом случае может быть получен и минуя «арвалисную» стадию из морфотипов со слитыми четвертым и пятым треугольниками, тогда получается морфотип с широко слитыми четвертым и пятым, шестым и седьмым треугольниками — 2Ma2(IV—V), из которого с обособлением четвертого и пятого треугольников получается такой же морфотип, как из «арвалисного» (рисунок). На рисунке не показаны некоторые морфотипы, встречающиеся у особей этих таксонов и характеризующиеся наличием дополнительных петель на передней непарной петле. Такие варианты встречаются с небольшой частотой; их положение на схеме можно отразить, нарисовав дополнительные петли почти к каждому морфотипу (для некоторых они показаны на схеме пунктиром). Кроме усложнения рисунка, включение этих морфотипов в схему ничего бы не дало, так как главные различия между описанными способами трансформации заключаются в характере дифференциации четвертого и пятого треугольников.

Встречаемость морфотипов, показанных на рисунке, в выборках особей исследованных видов приведена в табл. 1. Так как некоторые виды были представлены в коллекциях незначительным количеством экземпляров, то для них указано только наличие морфотипов; для выборок остальных видов приведена доля морфотипов в процентах. Численные значения в таблице округлены до целых — в данном случае важно только установить, доля каких морфотипов преобладает. Данные, представленные в этой таблице, показывают, что у особей таксона *Microtus* не отмечены морфотипы с четырьмя замкнутыми треугольниками, которые встречаются у особей почти всех видов таксона *Alexandromys*, за исключением японской полевки (*A. montebelli* Milne-Edwards). Морфотипы со слитыми четвертым и пятым треугольниками у особей последнего таксона встречаются как исключительная редкость — отмечено четыре случая на почти 5000 просмотренных зубов, причем слияние треугольников не такое широкое, как, например, у террикольных полевок.

Вполне очевидно, что таксоны *Alexandromys* и *Microtus* характеризуются разными способами трансформации параконида. Эта же тенденция просматривается и при дальнейшем усложнении морфотипов — так, например, для особей *Alexandromys* не отмечен вариант «maskii» (табл. 1).

2. Диплоидное число хромосом. Следует отметить несколько фактов. Во-первых, в данных таксонах разный комплекс устойчивых хромосомных чисел: в таксоне *Alexandromys* — 50, 38 и 30; в таксоне *Microtus* — 62, 54 и 46 (табл. 2); этими числами характеризуется наибольшее количество видов. Во-вторых, отклонения от этих чисел также происходят в разных направлениях: в таксоне *Alexandromys* путем диссоциации хромосом с повышением диплоидного числа на два отмечено для восточной полевки как постоянный признак, для экономки — как вариация, обнаруженная в периферических изолятах Скандинавии (см.: Воронцов и др., 1986); в таксоне *Microtus* путем объединения хромосом с понижением диплоидного числа на два — у полевок Шидловского, Томаса (*M. thomasi* Barret-Hamilton) и закаспийской (табл. 2), кроме того, как вариация у подземной полевки (Загороднюк, 1989; в данном случае видовую самостоятельность 52-хромосомной *M. dacius* Miller требуется подтвердить наличием репродуктивной изоляции с 54-хромосомной формой). Этот факт говорит о наличии потенциальной варьировать в определенном направлении, характерном для каждого таксона. В-третьих, наличие видов с хромосомным полиморфизмом (полевка Максимовича, эврон-

ская, дагестанская и альпийская *M. multiplex* Fatio) скорее всего говорит о перестройке кариотипа из одного устойчивого состояния в другое в процессе видообразования, причем для альпийской полевки несомненна генетическая связь с подземной, так как опыты по скрещиванию показали наличие частичной плодовитости гибридов (Meulan, 1972 — цит. по: Громов и Поляков, 1977). Принимаемая во внимание тенденция к уменьшению диплоидного числа хромосом в эволюции млекопитающих (Орлов и Булатова, 1983), хромосомную изменчивость подземной и альпийской полевок можно рассматривать как остаточную, когда носители средних членов непрерывного ряда чисел уже исчезли. Единственным исключением из ряда хромосомных чисел таксона *Microtus* является татранская полевка (*M. taticus* Kratochvil) с 32 хромосомами в кариотипе.

ОБСУЖДЕНИЕ

В работе использованы данные, характеризующие особей только современных видов полевок. Выявленные ряды отражают поэтому не исторические (временные) тенденции, а потенциальный способ трансформации признаков, характерный для каждого таксона. Реальное осуществление этих возможностей зависит от локальных исторических условий при видообразовании (филогенез *Alexandromys* рассмотрен нами в отдельной статье). Однако некоторые возможности можно предсказать. Так, исходя из выявленных рядов морфотипической изменчивости, следующим более сложным основным морфотипом ряда будет вариант с семью замкнутыми треугольниками (такие морфотипы характерны для современных особей рода *Dicrostonyx* Gloger и как редкий случай встречаются у особей неарктической полевки *Mynomes californicus* Peale). Очевидно, путь, ведущий к этому морфотипу, будет различен в таксонах *Alexandromys* и *Microtus*, что и отражают выявленные ряды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А. К., Яценко В. Н. Филогенетические связи полевок Северной Евразии//Проблемы изменчивости и филогении млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1984. С. 135—190.
- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae)//Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 104—118.
- Басаргин Д. Д. Правило Кэннела и свойства комбинационной изомерии венчиков в популяции *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae)//Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45(5). С. 700—709.
- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Боевсков Г. Г., Ревин Ю. В. Стабильность кариотипа полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) в центральной части ареала и история становления современного ареала вида//Зоол. журн. 1986. Т. 65(11). С. 1705—1715.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки фауны СССР//Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука, 1977. 504 с.
- Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевок рода *Terricola* Восточной Европы//Вестн. зоологии. 1989. № 5. С. 3—14.
- Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (Rodentia, Arvicolini). Сообщ. 1. Видовой состав и хромосомные числа//Вестн. зоологии. 1990. № 2. С. 26—37.
- Коясу К., Гото Н. [Начальная морфология коренных зубов *Microtus montebelli*]//J. Growth. 1985. V. 24(3—4). P. 96—98. (на япон. яз.).
- Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость. Т. 1. М.: Изд. Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева, 1933—1935. 755 с.
- Мейен С. В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции//Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35(3). С. 353—364.
- Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983. 405 с.

- Поздняков А. А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*stachowiczii*» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа//Зоол. журн. 1993. Т. 72(11). С. 114—125.
- Урманцев Ю. А. Изомерия в живой природе. IV. Исследование свойств биологических изомеров (на примере венчиков льна)//Ботан. журн. 1973. Т. 58(6). С. 769—783.
- Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии (философские и естественнонаучные аспекты). М.: Мысль, 1974. 229 с.
- Урманцев Ю. А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода//Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39(5). С. 699—718.
- Урманцев Ю. А. Номогенез о сходстве в живой природе//Природа. 1979. № 9. С. 116—121.
- Lawrence M. A. Western chinese arvicolines (Rodentia) collected by the Sage expedition//Amer. Mus. Nov. 1982. № 2745. P. 1—19.

Институт систематики и экологии
животных СО РАН
630091 Новосибирск,
ул. Фрунзе, 11

Поступила в редакцию
8.II.1994

THE TAXONOMIC INTERPRETATION OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY EXEMPLIFIED BY COMMON VOLES (*Microtus* S. Lato, Rodentia)

A. A. POZDNYAKOV

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
ul Frunze 11, 630091 Novosibirsk, Russia*

An analysis of variability of the crown pattern of the first lower molars in gray voles has indicated the existence of two trends in its transformation, the «pitimoid» and the «ratticepid» ones. The first trend is characteristic of *Microtus*, whereas the second one is found in *Alexandromys*. These taxa differ also by diploid chromosome numbers. This regular pattern of variability is discussed from the taxonomic standpoint.