

УДК 591.151/158

## ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОТИПОВ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (*MICROTUS OECONOMUS*) ЧЕРЕЗ БИЛАТЕРАЛЬНУЮ АСИММЕТРИЮ ИХ ПРОЯВЛЕНИЯ

© 2002 г. В. Ю. Ковалева, А. А. Поздняков, В. М. Ефимов

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091

e-mail: efimov@neic.nsk.su

Поступила в редакцию 10.02.2000 г.

Изучена билатеральная изменчивость морфотипов коренных зубов  $M_1$  и  $M^3$  полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas 1776). Просмотрено 720 экз., собранных с 1982 по 1995 гг. в Горном Алтае. По обоим зубам имеется направленная асимметрия: с правой стороны  $M_1$  и  $M^3$  достоверно чаще встречаются более сложные морфотипы. Между показателями асимметрии  $M_1$  и  $M^3$  не обнаружено достоверной корреляции ( $r = 0.0012$ ,  $n = 714$ ). Следовательно, асимметрия по каждому зубу в ходе онтогенеза возникает независимо одна от другой. Между частотами морфотипов вычислено расстояние Кавалли-Сфорца и применен метод главных компонент. Выявленное таким способом морфогенетическое сходство между морфотипами соответствует визуальному сходству между ними. Морфогенетическая система морфотипов  $M_1$  у полевки-экономки фактически оказалась двумерной, а  $M^3$  – трехмерной. Это подтверждает точку зрения, согласно которой, несмотря на дискретное проявление фенотипов, их изменчивость имеет количественную природу, а проявление носит пороговый характер.

При изучении фенетической изменчивости полевок основное внимание обычно уделяется выделению и каталогизации фенотипов, подсчету частот и сравнению их в разных выборках (Большаков и др., 1980; Ларина, Еремина, 1982, 1988). Гораздо реже анализируются взаимоотношения между самими фенотипами, системный характер их проявления в фенотипе (Васильев, 1996). При таком подходе каждый фенотип рассматривается как элемент некоторой структуры, положение которого по отношению к другим фенотипам не случайно и строго определено внутренними закономерностями морфогенеза. Свообразным “окном в морфогенез” может служить анализ билатеральной асимметрии фенетических признаков. Отклонения от точной симметрии возникают и как результат нормального развития в случае направленной асимметрии, так и вследствие неспособности особи полностью компенсировать средовые и генетические нарушения развития в случае флуктуирующей асимметрии. Тем не менее в обоих случаях неодинаковая реализация парных признаков с двух сторон одной и той же особи представляет собой конечные стадии возможных вариантов морфогенеза на основании одной программы развития. Это дает возможность на популяционном уровне по частотам совместной встречаемости фенотипов судить о структуре их морфогенетической близости.

Впервые этот подход применил Васильев (1996), который выявил естественную систему перехо-

дов между билатеральными координатами фенотипов овального отверстия черепа протетической полевки.

Цель нашей работы заключалась в изучении структур фенетической изменчивости морфотипов коренных зубов  $M_1$  и  $M^3$  полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas) на основании статистического анализа частот их билатеральной встречаемости в популяции.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована билатеральная морфотипическая изменчивость коренных зубов  $M_1$  и  $M^3$  полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas 1776) с одного участка сбора (окрестности пос. Артыбаш, северный берег Телецкого озера, Горный Алтай). Просмотрено 720 экз., которые были собраны в течение 1982–1995 гг.

При выделении морфотипов (подробнее см.: Поздняков, 1993) сначала подсчитывали число замкнутых треугольников на жевательной поверхности, которое обозначали буквой. Для  $M_1$ : четыре замкнутых треугольника – К, пять – М; для  $M^3$ : два замкнутых треугольника – А, три – В, четыре – С, вариант со слившимися четвертым и пятым треугольниками – Е. Затем определяли сложность строения лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли  $M_1$ , а также тагонидного отдела  $M^3$ , которую обозначали циф-

рами: слева от буквы – степень сложности лабиальной стороны зуба, справа – лингвальной.

При оценке половозрастных особенностей морфотипической изменчивости полевки-экономки вся выборка была разбита на соответствующие группы (самцы: juv,  $n = 14$ ; sad,  $n = 128$ ; adu,  $n = 144$ ; sen,  $n = 60$ ; самки: juv,  $n = 15$ ; sad,  $n = 115$ ; adu,  $n = 105$ ; sen,  $n = 20$ ) и для каждой из них были вычислены частоты морфотипов  $M_1$  и  $M^3$  и доли особей, асимметричных по каждому зубу. Достоверной разницы ни по частотам морфотипов, ни по долям асимметричных особей между этими группами обнаружено не было. Таким образом, морфотипы жевательной поверхности коренных зубов исследуемой популяции полевки-экономки не имеют половозрастной специфики, что дает основание для объединения выборок при последующем анализе структуры морфотипической изменчивости.

При статистической обработке материала для каждого зуба определяли показатель асимметрии: каждой особи ставили в соответствие цифру 1, если морфотипы справа и слева различались, и 0 – в противном случае. Между показателями асимметрии  $M_1$  и  $M^3$  вычисляли коэффициент корреляции.

Далее для каждого зуба были рассчитаны таблицы сопряженности между морфотипами, встретившимися с правой и левой стороны одной особи. В этих таблицах проанализировано нарушение симметрии встречаемости одних и тех же пар морфотипов в прямом и обратном порядке с помощью  $\phi$ -критерия Фишера (Плохинский, 1961).

Из дальнейшего анализа исключили морфотипы, встретившиеся менее трех раз. Каждую таблицу сопряженности транспонировали и поэлементно усредняли с исходной для “снятия” направленной асимметрии и получения симметричной матрицы. Для определения частот встречаемости тех или иных морфотипов с какой-либо стороны при условии, что с другой стороны встретился некоторый определенный морфотип, каждая строка матрицы нормировалась на сумму ее значений. Таким образом, каждому морфотипу было поставлено в соответствие некоторое эмпирическое дискретное распределение частот по одному и тому же набору градаций (морфотипов), причем каждый морфотип одновременно играет роль и объекта и признака.

В качестве расстояния между наборами частот, а, следовательно, и между поставленными им в соответствие морфотипами, было выбрано традиционно используемое расстояние Кавалли-Сфорца (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Животовский, 1991; Ковалева, Поздняков, 1998):

$$R = \sqrt{\sum(\sqrt{p_i} - \sqrt{q_i})^2},$$

где  $p_i, q_i$  – частоты. Это расстояние является евклидовым расстоянием между объектами, если в качестве координат выбрать квадратные корни частот. В методе главных компонент также используется евклидово расстояние между объектами, причем центрирование признаков не изменяет расстояния между ними. Поэтому для того, чтобы отобразить взаимное расположение объектов на плоскости с сохранением выбранного расстояния, из частот морфотипов извлекали квадратные корни, после чего полученную матрицу обрабатывали без нормирования методом главных компонент.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Между показателями асимметрии  $M_1$  и  $M^3$  не обнаружено достоверной корреляции ( $r = 0.019$ ,  $n = 710$ ). Следовательно, асимметрия по каждому зубу в ходе морфогенеза возникает независимо одна от другой. Возможно, это связано с разновременной закладкой этих зубов ( $M_1$  прорезается первым, а  $M^3$  – последним). Однако отсутствие статистической связи между показателями асимметрии  $M_1$  и  $M^3$  означает, что не выявлено общей причины, способствующей проявлению асимметрии одновременно по обоим признакам. Таким образом, наши результаты согласуются с результатами авторов, не находящих корреляции между проявлениями асимметрии по разным признакам (Van Valen, 1962; Mason et al., 1967; Patterson, Patton, 1990; Акимов и др., 1990; Leamy, 1992; Kimball et al., 1997).

По данным Ереминой (Европейская рыжая..., 1981) доля полностью симметричных особей по рисунку жевательной поверхности моляров в разных популяциях рыжей полевки колеблется от 53.3 до 93%. В исследованной телецкой популяции полевки-экономки доля асимметричных пар морфотипов жевательной поверхности зубов составила 29.5% для  $M_1$  и 26.2% – для  $M^3$ .

Далее в таблицах сопряженности были проанализированы нарушения билатеральной симметрии встречаемости одних и тех же пар морфотипов в прямом и обратном порядке.

Так, пара морфотипов 2K5–1K5 (первым приводится морфотип справа) встретилась 85 раз (табл. 1), тогда как обратная пара 1K5–2K5 – всего 33 раза. Различия высоко достоверны ( $t = 5.1$ ,  $n = 714$ ,  $p < 0.001$ ). Пара 2K6–2K5 – 17 раз, а пара 2K5–2K6 – всего 1 раз ( $t = 4.4$ ,  $n = 714$ ,  $p < 0.001$ ). Число остальных пар ниже диагонали равно 56, тогда как выше – только 18 ( $t = 4.7$ ,  $n = 714$ ,  $p < 0.001$ ). Так как морфотипы в таблицах упорядочены фактически по их сложности, то это означает, что с правой стороны челюсти достоверно чаще встречаются более сложные морфотипы  $M_1$ .

Таблица 1. Совместная встречаемость морфотипов  $M_1$  с правой и левой сторон нижней челюсти

Правая	Левая													Σ
	1K4	1K5	1K6	2K4	2K5	2K6	2K7	3K5	2M3	2M4	3M3	3M4	4M4	
1K4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1K5	0	190	3	0	33	0	0	0	1	0	0	0	0	227
1K6	0	12	18	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	35
2K4	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
2K5	2	85	1	2	244	1	0	0	4	0	0	0	0	339
2K6	0	4	9	0	17	25	0	0	3	1	0	0	0	59
2K7	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
3K5	0	2	0	0	5	0	0	4	0	0	0	0	0	11
2M3	0	2	0	0	11	1	0	0	16	0	0	0	0	30
2M4	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	0	5
3M3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
3M4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
4M4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Σ	2	296	31	5	314	32	1	4	25	3	1	0	0	714

Таблица 2. Совместная встречаемость морфотипов  $M^3$  с правой и левой сторон верхней челюсти

Правая	Левая															Σ	
	1A2	1A3	2A2	2A3	0B2	0B3	1B2	1B3	2B3	0C1	1C1	1C2	0E1	0E2	1E1		1Y3
1A2	14	1	2	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
1A3	0	4	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
2A2	1	0	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
2A3	0	1	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6
0B2	7	0	0	0	312	8	24	4	0	0	1	0	1	0	0	0	357
0B3	0	1	0	0	16	38	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	68
1B2	1	0	0	1	48	3	98	4	0	1	2	0	0	0	0	0	158
1B3	0	0	0	0	5	10	8	45	0	0	0	0	0	2	0	0	70
2B3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0C1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4
1C1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	6	0	0	0	0	0	8
1C2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	3
0E1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	4
0E2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	4
1E1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
1Y3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Σ	24	7	6	6	389	61	136	68	0	3	9	2	5	4	0	0	720

Аналогичная, хотя и не так ярко выраженная, ситуация с  $M^3$  (табл. 2). Сумма пар морфотипов ниже диагонали 113, выше – 73 ( $t = 3.16, n = 720, p < 0.01$ ). Точно так же справа достоверно чаще встречаются более сложные морфотипы  $M^3$ . Таким образом, по обоим зубам  $M_1$  и  $M^3$  имеется направленная асимметрия.

Направленная асимметрия морфотипов жевательной поверхности зубов была отмечена ранее и для других видов полевок (Еремина, 1974; Смирнов, Бененсон, 1980; Малеева, 1982).

Далеко не случайным оказалось и расположение морфотипов  $M_1$  на плоскости I и II главных компонент (71.4% общей изменчивости). Просле-

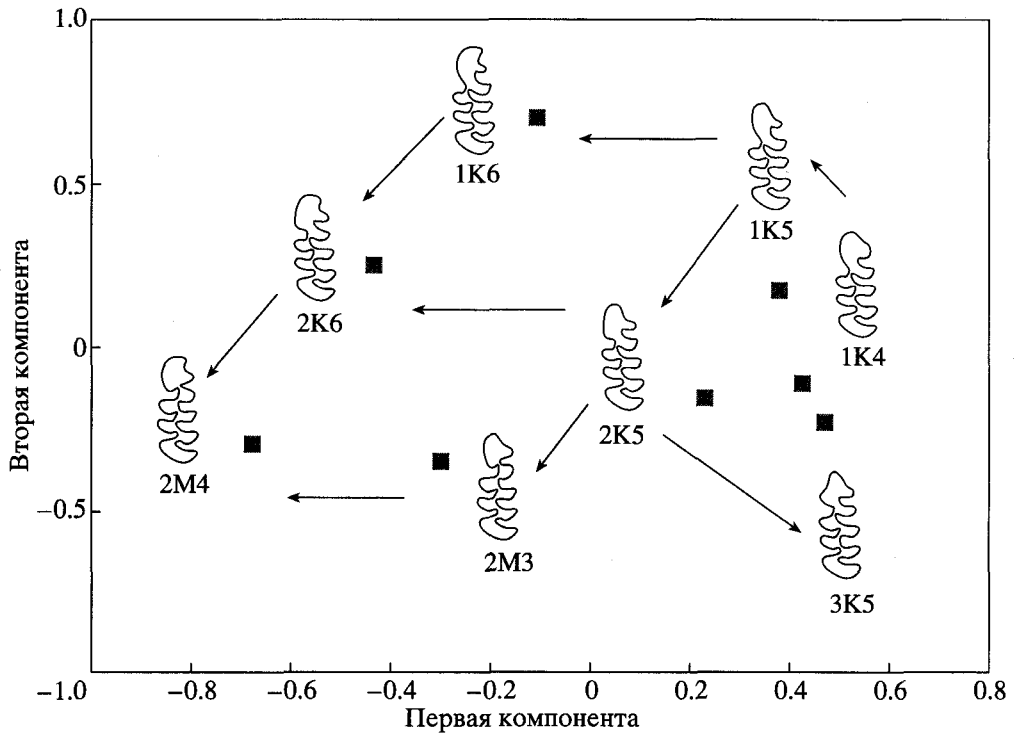


Рис. 1. Расстояние Кавалли-Сфорца между морфотипами  $M_1$  в проекции на плоскость первых двух главных компонент.

живаются два гомологичных ряда, различающихся наличием или отсутствием дополнительного зубца на лингвальной стороне передней непарной петли: 1K6–2K6–2M4 и 1K5–2K5–2M3, соответственно (рис. 1). Усложнение параконидного отдела в этих двух рядах происходит одинаково – сначала образуется входящий угол на лабиальной стороне зуба, а затем происходит обособление еще одного треугольника с лингвальной стороны и число замкнутых полей увеличивается на единицу; одновременно с обособлением треугольника уменьшается число зубцов на передней непарной петле. Начальным членом третьего ряда, очевидно, является морфотип 1K4. Несколько нарушает общую картину положение морфотипа 3K5. Однако, если учесть третью компоненту (14.1% общей изменчивости), по которой морфотип 3K5 отстоит далеко от всех остальных морфотипов, то все становится на свои места (рис. 2). Исходя из общей схемы дифференциации жевательной поверхности (Поздняков, 1995), этот морфотип относится к другому способу усложнения передней непарной петли, не характерному для полевки-экономки и связанному с образованием дополнительного выступа на ее лабиальной стороне. Возможно, этим объясняется редкость этого морфотипа (встретился в 7 парах, из них в 6 – на правой стороне в сочетании с 1K5 и 2K5).

Полученная схема взаимного расположения морфотипов на плоскости I и II главных компо-

нент фактически является фрагментом более общей схемы трансформаций морфотипов  $M_1$ , разработанной Поздняковым (1995) на основании их внешнего сходства. Элементарными трансформациями этой схемы являются образование дополнительных зубцов на одной из сторон зуба и увеличение числа замкнутых полей. Однако одна схема получена статистическими методами на основании частот встречаемости разных морфотипов с правой и левой стороны одной и той же особи, другая – на основании визуального сходства морфотипов. Таким образом, несмотря на различные принципы, на основании которых были построены эти две схемы, они совпали. Из совпадения схем следует, что внешнее сходство морфотипов отражает их морфогенетическую близость.

Расположение морфотипов  $M^3$  на плоскости I и II главных компонент (44.3% общей изменчивости) также является неслучайным, хотя элементарных трансформаций больше и картина более многомерна (рис. 3).

Выделяются два основных класса морфотипов: А и В. Класс В может быть получен из класса А путем отчленения треугольника на лабиальной стороне зуба (1A2–0B2, 2A2–1B2, 1A3–0B3, 2A3–1B3).

Внутренняя структура обоих классов одинакова. Ряды морфотипов (1A2–2A2 и 1A3–2A3; 0B2–1B2 и 0B3–1B3) характеризуются появлением у второго морфотипа дополнительного зубца

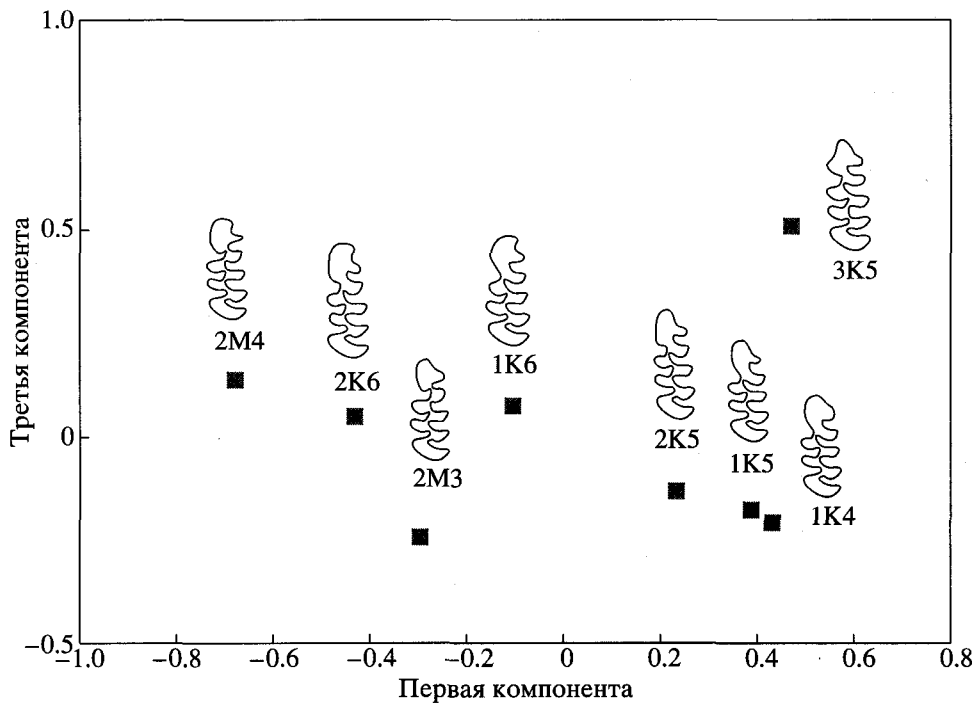


Рис. 2. Расстояние Кавалли-Сфорца между морфотипами  $M_1$  в проекции на плоскость первой и третьей главных компонент.

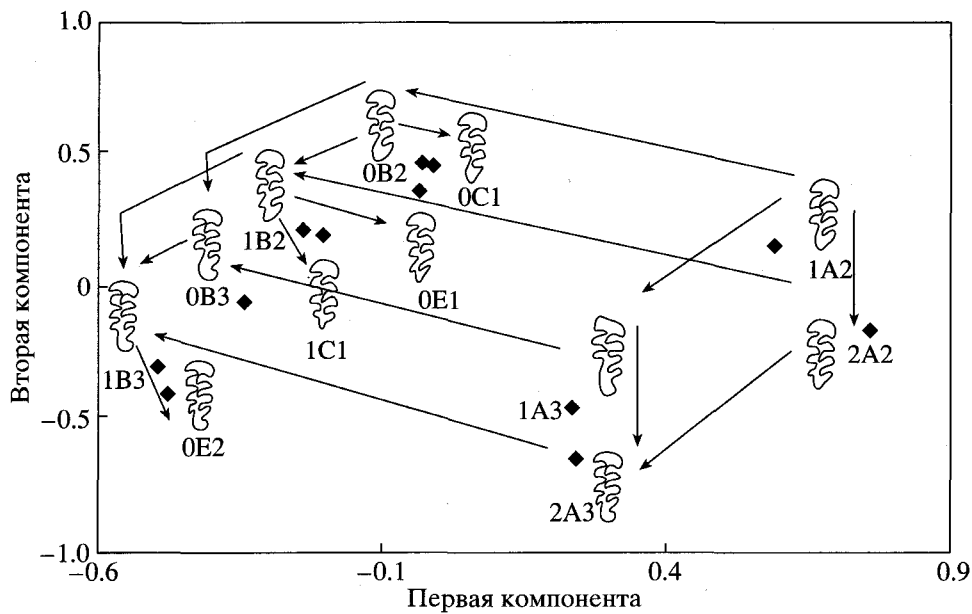


Рис. 3. Расстояние Кавалли-Сфорца между морфотипами  $M^3$  в проекции на плоскость первых двух главных компонент.

на лабиальной стороне талонуса. Ряды (1A3–2A3, 0B3–1B3) отличаются от рядов (1A2–2A2, 0B2–1B2) наличием зубца на лингвальной стороне талонуса.

Морфотипы класса В трансформируются в морфотипы классов С и Е путем замыкания петель, происходящего двумя способами: 1) отчле-

нением треугольника на лингвальной стороне зуба (0B2–0C1, 1B2–1C1); 2) отчленением двух противоположающихся зубцов с образованием не треугольного, а ромбовидного замкнутого поля (1B2–0E1, 1B3–0E2). Следовательно, и у  $M^3$  визуальная и морфогенетическая системы сходства морфотипов совпадают.

В чем состоит теоретическая и практическая значимость полученных результатов? Начиная с работы Рёрига и Бёрнера (Rörig, Börner, 1905), каждый исследователь, занимающийся изменчивостью коренных зубов полевок, вынужден опираться на какую-то систему морфотипов. Особенно остро проблема выбора системы морфотипов стоит у палеонтологов, у которых, как правило, нет другого материала для изучения, кроме ископаемых зубов. Естественно, любая подобная система строится на основании визуального сходства и различия морфотипов, которые каждый ученый выделяет по-своему, придавая большую важность одним деталям строения зубов и меньшую — другим. Чаще всего работа по изучению изменчивости жевательной поверхности зубов ограничивается списком морфотипов, встречающихся у данного вида, и анализом частоты их встречаемости. О взаимоотношениях морфотипов и структуры их изменчивости речь, за немногими исключениями, не идет.

Подход, реализованный в настоящей работе, позволяет подвести объективную морфогенетическую основу под любую визуальную классификацию морфотипов. Чем чаще встречаются морфотипы в паре один с другим у одних и тех же особей, тем больше шансов на то, что и у разных особей их генерирует одна и та же, генетически предопределенная программа развития (Васильев, 1996). Многомерный статистический анализ частот билатеральной встречаемости морфотипов на большом эмпирическом материале позволяет настолько объективно, насколько объективны сами частоты, выявлять естественную систему близости между морфотипами и тем самым оценить относительную важность тех деталей строения зубов, которые легли в основу данной классификации.

Более того, система морфотипов  $M_1$  у полевки-экономки фактически оказалась двумерной, а  $M^3$  — трехмерной. А это означает, что морфогенетическая изменчивость совокупности морфотипов сильно ограничена и определяется, по-видимому, всего двумя-тремя факторами. Это полностью совпадает с неоднократно высказывавшимися в литературе взглядами, что, несмотря на дискретное проявление фенотипов, их изменчивость имеет количественную природу, а проявление носит пороговый характер (Grüneberg, 1963; Захаров, 1987; Васильев, 1988).

Координаты морфотипов в главных компонентах в первом приближении можно использовать как значения этих внутренних факторов. Более того, их можно приписать и каждой отдельной особи и полученные новые признаки и их связи с другими признаками исследовать обычными методами многомерного статистического анализа. Само собой разумеется, что так можно изу-

чать не только морфотипы коренных зубов, но и любые фенетические признаки, имеющие дискретное билатеральное проявление.

## ВЫВОДЫ

Билатеральная асимметрия по каждому зубу в ходе онтогенеза формируется независимо одна от другой. В частоте появления морфотипов имеется направленная асимметрия: с правой стороны челюсти достоверно чаще появляются более сложные морфотипы. У каждого зуба,  $M_1$  и  $M^3$ , система трансформаций морфотипов одного в другой, построенная на основании их визуального сходства, совпадает со взаимным расположением морфотипов, полученным статистическими методами на основании частоты встречаемости разных морфотипов с правой и левой сторон одной и той же особи. Следовательно, у каждого зуба фенотипическая и морфогенетическая системы сходства морфотипов совпадают.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Комиссии РАН по работе с молодыми учеными (Ковалева В.Ю., грант 264-6-99).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов И.А., Залозная Л.М., Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., 1990. Сезонная и географическая изменчивость морфологических признаков клеща *Varroa jacobsoni* (Parasitiformes, Varroidae): поведение средних значений, среднеквадратичных отклонений и коэффициентов флуктуирующей асимметрии // Зоол. журн. Т. 69. № 9. С. 27–28.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Васильев А.Г., 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 158–169. — 1996. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне // Автореф. дис. ... док. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО РАН. 47 с.
- Европейская рыжая полевка. 1981 / Ред. Башенина Н.В. М.: Наука. 351 с.
- Ермина И.В., 1974. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки // Физиологич. и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. Вып. 2(4). С. 77–91.
- Животовский Л.А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 271 с.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных: популяционно-фенотипический подход. М.: Наука. 216 с.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., 1998. Динамика морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки Прителецкой тайги // Биол.

- разнообразие животных Сибири // Матер. научн. конференции, посвященной 110-летию Сибирской зоологии (28–30 октября 1998 г., Томск). Томск. С. 68.
- Ларина Н.И., Еремина И.В., 1982. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 56–69. – 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–52.
- Малева А.Г., 1982. Симметрия и асимметрия строения жевательной поверхности (коренных зубов у полевок на примере степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) // Морфология и систематика млекопитающих. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 115. С. 23–37.
- Плохинский Н.А., 1961. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СОАН СССР. 364 с.
- Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы "maximoviczi" (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125. – 1995. Таксономическая интерпретация морфотипической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus S. Lato*, Rodentia) // Журн. общ. биол. Т. 56. № 2. С. 172–178.
- Смирнов Н.Г., Бененсон И.Е., 1980. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности  $M_1$  водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) методом канонического анализа // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 11–17.
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F., 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Amer. J. Hum. Genet. V. 19. № 2. P. 233–257.
- Grüneberg H., 1963. The Pathology of Development. L.: Blackwell, Sci. Publ., 1-309 + XIVp.
- Kimball R.T., Ligon J.D., Merola-Zwartjes M., 1997. Fluctuating asymmetry in red junglefowl // J. Evol. Biol. V. 10. P. 441–457.
- Leamy L., 1992. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. VII. Heterosis in fluctuating asymmetry at different ages // Acta Zool. Fenn. V. 191. P. 111–119.
- Mason I.G., Ehrlich P.R., Enmel T.C., 1967. The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. V. Character clusters and asymmetry // Evolution. V. 21. P. 85–91.
- Patterson B.D., Patton J.L., 1990. Fluctuating asymmetry and allozymic heterozygosity among natural populations of pocket gophers (*Thomomys bottae*) // Biol. J. Linn. Soc. V. 40. P. 21–36.
- Rörig G., Börner C., 1905. Studien über das GebiS mitteleuropäischer recenter Mäuse // Arb. Kais. Biol. Anst. Landund Forstw. Bd. 5. S. 37–89.
- Van Valen L., 1962. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. V. 16. P. 125–142.

## INVESTIGATION OF VARIABILITY STRUCTURE OF ROOT VOLE (*MICROTUS OECONOMUS* PALLAS) MOLAR MORPHOTYPES USING BILATERAL ASYMMETRY

V. Yu. Kovaleva, A. A. Pozdnyakov, V. M. Efimov

Institute of Systematics and Animal Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia  
e-mail: efimov@neic.nsk.su

Specimens (720) of the root vole *Microtus oeconomus* Pallas were sampled (1982–1995) in the Mountain Altai and analyzed for bilateral morphotypic variation in  $M_1$  and  $M^3$  molars. There is a direct asymmetry in both molars: more complicated morphotypes develop significantly more often on the right side. No correlation between  $M_1$  and  $M^3$  asymmetry indices was found ( $r = 0.0012$ ;  $n = 714$ ). This fact indicates that the bilateral asymmetry of molars develops independently in the course of ontogenesis. The Cavalli-Sforza's distance was calculated between frequency of the morphotypes. The principal components method was applied for processing of the data. The morphogenetic similarity of the morphotypes obtained by this way coincided with the visual one. Factually, the morphogenetic similarity system of  $M_1$  is two-dimensional, that of  $M^3$  is three-dimensional. The results obtained confirm that variation of discrete phenes is of continual nature with threshold display.