

УДК 591.151/158:599.323.4

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕРЫХ ПОЛЕВОК (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) В СВЯЗИ С ТЕМПЕРАТУРНЫМИ УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ

© 2003 г. А. А. Поздняков

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

Изучена морфотипическая изменчивость восьми видов полевок подрода *Alexandromys* из 22-х пунктов отлова. Выявлена связь частот морфотипов с температурой среды. В целом в более холодных условиях у полевок выше частота более сложных морфотипов. Обнаруженная связь температуры среды и морфотипической изменчивости объясняет причины известной по литературным данным географической изменчивости полевок.

ВВЕДЕНИЕ

Очертание жевательной поверхности коренных зубов полевок широко используется для уточнения таксономического статуса спорных форм, а также для изучения популяционной структуры вида [1, 4, 9]. Ископаемые остатки полевок представлены главным образом зубами и представления об их филогении и эволюции сформированы в основном на основании изучения строения коренных зубов [3, 18, 19, 22]. Широчайшая изменчивость рисунка жевательной поверхности характерна лишь для первого нижнего (M_1) и третьего верхнего (M^3) коренных зубов. Причины столь высокой изменчивости двух зубов из шести неясны. Причины географических различий в частотах морфотипов, отмечаемых для многих видов полевок [1–3], также не установлены.

Несколько лучше изучена морфометрическая изменчивость. Так, хорошо известно влияние температурных условий обитания на морфометрическую изменчивость грызунов [7, 8, 15, 20, 21]. У полевок связь между температурой и краинометрическими признаками осуществляется через изменение скорости роста. Так, у экономки (*Microtus oeconomus* Pallas) при холодных затяжных веснах обнаружена более высокая скорость роста в постнатальном периоде, причем в признаках черепа в такие годы сохраняются ювенильные черты [8]. Также хорошо известно, что для части видов полевок в северных популяциях характерна более высокая скорость роста по сравнению с южными популяциями [17].

Цель настоящей работы – анализ влияния температуры среды обитания на морфотипическую изменчивость серых полевок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Изучена морфотипическая изменчивость серых полевок подрода *Alexandromys* Ognev на материале из зоомузеев ИСЭЖ СО РАН, МГУ и ЗИН (в табл. 1 указаны локализация участков отлова и название ближайшего метеопункта).

Изученные виды полевок характеризуются сходным набором морфотипов и различия между выборками из разных местообитаний проявляются главным образом в величине частот морфотипов [12–14].

Подробное описание методики классификации морфотипов M_1 и M^3 опубликовано ранее [12] и в данном случае мы ограничиваемся следующими замечаниями. При выделении морфотипов (классы морфотипов имеют буквенно-цифровое обозначение) сначала подсчитывалось число замкнутых треугольников на жевательной поверхности, которое обозначалось буквой – для M_1 : три замкнутых треугольника – Н, четыре – К, пять – М, шесть – Т, “питимисный” вариант – Р, вариант “maskii” – Ма; для M^3 : один замкнутый треугольник – Я, два – А, три – В, четыре – С, пять – Д, вариант со слитыми четвертым и пятым треугольниками – Е. Затем определялась сложность строения лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли M_1 и талонидного отдела M^3 , которая обозначалась цифрами – слева от буквы степень сложности лабиальной стороны зуба, справа – лингвальной.

Сложность морфотипов вычисляли по следующей методике. Каждой букве из обозначения морфотипа было поставлено в соответствие число: Н – 15, К – 18, Р – 20, М – 21, Т – 24, Ма – 26, Я – 6, А – 8, В – 10, С – 12, Е – 13, Д – 14. Сложность морфотипа вычисляли путем суммирования этого числа с числами, обозначающими сложность строения лингвальной и лабиальной сторон зубов. Например, сложности следующих морфотипов вы-

Таблица 1. Частоты (%) основных морфотипов M₁

| № выборки | Локализация участка отлова (в скобках – название ближайшего метеопункта) | n | 3К5 | 3К6 | 2М3 | 2М4 | 3М3 | 3М4 | 3М5 | 4М4 | Остальные морфотипы |
|-----------|---|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------------------------|
| | | | | | | | | | | | |
| 1 | “Эгийн-Даба”: Монголия, Хангай, пер. Эгийн-Даба (Цэцэрлэг) | 50 | 0 | 4.0 | 4.0 | 6.0 | 24.0 | 56.0 | 0 | 2.0 | 4.0 |
| 2 | “Хэнтей”: Монголия, Хэнтэй, Идэрмэг, Мунгэн-Морьт (Кэрulen) | 115 | 11.3 | 18.3 | 10.4 | 12.2 | 7.8 | 23.5 | 0.9 | 0.9 | 14.7 |
| 3 | “Александровский”: Читинская обл., окрестности п. Александровский завод (Александровский) | 70 | 0 | 4.3 | 5.7 | 20.0 | 14.3 | 35.7 | 5.7 | 0 | 14.3 |
| 4 | “Борзинский”: Читинская обл., Борзинский р-н (Борзя) | 53 | 7.5 | 1.9 | 1.9 | 17.0 | 17.0 | 28.3 | 0 | 0 | 26.4 |
| 5 | “Дыристуй”: Бурятия, Джидинский р-н, окрестности п. Дыристуй (Иннокентьевское) | 315 | 0 | 0 | 34.6 | 41.3 | 4.1 | 19.4 | 0 | 0 | 0.6 |
| 6 | “Селенга”: Монголия, Селенгинский аймак, бассейн р. Селенга (Баян-Гол) | 68 | 0 | 0 | 50.0 | 25.0 | 10.3 | 13.2 | 1.5 | 0 | 0 |
| 7 | “Улдза”: Читинская обл., пойма р. Улдза (Соловьевск) | 74 | 0 | 0 | 24.3 | 31.1 | 5.4 | 33.8 | 5.4 | 0 | 0 |
| 8 | “Аргунь”: Читинская обл., пойма р. Аргунь в окрестностях Приаргунска (Аргунск) | 47 | 0 | 0 | 29.8 | 36.2 | 21.2 | 12.8 | 0 | 0 | 0 |
| 9 | “Сивоковка”: Приморье, Хорольский р-н, окрестности с. Сивоковка (Спасское) | 60 | 0 | 0 | 36.7 | 28.3 | 15.0 | 16.7 | 0 | 3.3 | 0 |
| 10 | “Раздольное”: Приморье, Надеждинский р-н, окрестности с. Раздольное (Раздольное) | 238 | 0 | 0.8 | 35.7 | 36.1 | 6.7 | 16.4 | 0 | 2.9 | 1.4 |
| 11 | “Улюкчикан”: Бурятия, среднее течение р. Баргузин (Курумкан) | 48 | 0 | 0 | 45.8 | 25.0 | 10.4 | 18.8 | 0 | 0 | 0 |
| 12 | “Сахалин”: Сахалин, оз. Невское (Победино) | 47 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14.9 | 21.3 | 4.3 | 53.2 | 6.3 |
| 13 | “Эворон”: Хабаровский край, оз. Эворон (Горин) | 56 | 1.8 | 1.8 | 0 | 0 | 23.2 | 28.6 | 1.8 | 25.0 | 17.8 |
| 14 | “Муя”: Бурятия, Витимское плато, Муйская котловина (Муя) | 97 | 2.1 | 3.1 | 0 | 1.0 | 16.5 | 40.2 | 1.0 | 22.7 | 13.4 |
| 15 | “Амалат”: Бурятия, Витимское плато, пойма р. Б. Амалат близ п. Байса (Усть-Антосе) | 977 | 11.5 | 3.2 | 6.6 | 1.4 | 35.4 | 23.6 | 1.9 | 5.6 | 10.8 |
| 16 | “Буреча”: Читинская обл., Сохондинский заповедник, нижнее течение р. Буреча (Букуун) | 128 | 14.1 | 3.1 | 3.1 | 0 | 45.3 | 17.2 | 5.5 | 5.5 | 6.2 |
| 17 | “Зея”: Амурская обл., Зейский р-н (Улунга) | 60 | 0 | 1.7 | 0 | 0 | 18.3 | 40.0 | 1.7 | 23.3 | 15.0 |
| 18 | “Колесовский”: Бурятия, дельта р. Селенга, о-в Колесовский (Харауз) | 98 | 14.3 | 2.0 | 4.1 | 2.0 | 21.4 | 18.4 | 0 | 6.1 | 31.7 |
| 19 | “Пясина”: Таймыр, р. Черная, приток реки Пясины (Черная) | 307 | 0.7 | 0 | 0 | 0 | 22.1 | 39.1 | 2.6 | 30.0 | 5.5 |
| 20 | “Хантайское”: Таймыр, оз. Хантайское (Агата) | 62 | 1.7 | 0 | 0 | 0 | 12.9 | 54.8 | 25.8 | 4.8 | 0 |
| 21 | “Омолой”: Якутия, Бузулукский р-н, долина р. Омолой (Казачье) | 60 | 0 | 0 | 0 | 0 | 30.0 | 56.7 | 0 | 8.2 | 5.1 |
| 22 | “Шаманово”: долина нижнего течения р. Индигирка (Чокурдах) | 176 | 0 | 1.1 | 2.3 | 0 | 31.8 | 54.0 | 2.3 | 6.8 | 1.7 |

Примечание. n – количество особей в выборке. 1–4 – монгольская полевка *Microtus mongolicus* Radde; 5–11 – восточная полевка *M. fortis* Buchner; 12 – сахалинская полевка *M. sachalinensis* Vasin; 13 – эвонская полевка *M. evoronensis* Kowalskaia et Sokolov; 14 – муйская полевка *M. tuijanensis* Orlov et Kowalskaia; 15–18 – полевка Максимовича *M. maximowiczi* Schrenk; 19–21 – полевка Миддендорфа *M. middendorfii* Poljakov; 22 – северосибирская полевка *M. hyperboreus* Vinogradov.

Таблица 2. Частоты (%) основных морфотипов M^3

| № выборки | <i>n</i> | 1A2 | 0B2 | 0B3 | 1B2 | 1B3 | 0E1 | 0E2 | Остальные морфотипы |
|-----------|----------|------|------|------|------|------|-----|------|---------------------|
| 1 | 50 | 0 | 84.0 | 2.0 | 10.0 | 4.0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | 116 | 6.0 | 61.2 | 12.9 | 7.8 | 12.1 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | 66 | 1.5 | 48.5 | 44.0 | 4.5 | 1.5 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | 51 | 17.6 | 58.9 | 17.6 | 0 | 3.9 | 0 | 0 | 2 |
| 5 | 274 | 1.5 | 89.4 | 1.5 | 5.1 | 1.1 | 0.7 | 0 | 0.7 |
| 6 | 68 | 2.9 | 85.3 | 1.5 | 5.9 | 0 | 0 | 0 | 4.4 |
| 7 | 80 | 0 | 78.8 | 2.5 | 17.5 | 0 | 1.2 | 0 | 0 |
| 8 | 48 | 2.1 | 68.8 | 18.8 | 6.2 | 0 | 4.1 | 0 | 0 |
| 9 | 60 | 0 | 50.0 | 13.3 | 23.3 | 10.0 | 0 | 0 | 3.4 |
| 10 | 230 | 0 | 62.2 | 14.8 | 15.2 | 6.1 | 1.3 | 0 | 0.4 |
| 11 | 48 | 4.2 | 70.8 | 6.2 | 14.6 | 2.1 | 2.1 | 0 | 0 |
| 12 | 48 | 0 | 4.2 | 0 | 2.1 | 45.8 | 0 | 47.9 | 0 |
| 13 | 57 | 0 | 5.3 | 26.3 | 7.0 | 43.8 | 0 | 14.0 | 3.6 |
| 14 | 98 | 0 | 17.4 | 31.6 | 7.1 | 18.4 | 2.0 | 20.4 | 3.1 |
| 15 | 979 | 1.2 | 56.9 | 27.7 | 6.0 | 6.0 | 0.5 | 0 | 1.7 |
| 16 | 130 | 4.6 | 71.5 | 4.6 | 14.6 | 1.5 | 0.8 | 0 | 2.4 |
| 17 | 60 | 1.7 | 40.0 | 28.3 | 8.3 | 8.3 | 3.3 | 3.3 | 6.8 |
| 18 | 97 | 2.1 | 63.9 | 4.1 | 10.3 | 10.3 | 3.1 | 1.0 | 5.2 |
| 19 | 303 | 0 | 3.0 | 7.3 | 9.9 | 43.9 | 3.6 | 22.8 | 9.5 |
| 20 | 62 | 0 | 3.2 | 1.6 | 14.5 | 35.5 | 3.2 | 35.5 | 6.5 |
| 21 | 61 | 0 | 0 | 0 | 0 | 54.1 | 0 | 29.5 | 16.4 |
| 22 | 180 | 0 | 0 | 2.2 | 6.7 | 53.9 | 0 | 9.4 | 27.8 |

Примечание. *n* – количество особей в выборке. Метеопункты и виды полевок – см. табл. 1.

ражаются такими числами: 2K5 – 25, 2M3 – 26, 3M3 – 27, 1A2 – 11, 0B2 – 12, 1B2 – 13 и т.д. При элементарном усложнении морфотипа [см. 13] число, выражающее его сложность, изменяется на единицу. Например, морфотип 3M3 отличается от морфотипа 2M3 наличием зубца на лабиальной стороне передней непарной петли, 2M3 от 2K5 – замкнутым треугольником с лингвальной стороны параконида.

Сложность выборки вычисляли путем суммирования произведений долей морфотипов на их сложность.

Для выявления связи между статистическими параметрами, описывающими морфотипическую изменчивость, и температурными факторами рассчитывали коэффициент корреляции рангов Спирмена (пакет программ STATISTICA for Windows).

Для разложения морфотипической изменчивости на составляющие компоненты использован

двахфакторный дисперсионный анализ небольшой группы данных без повторностей [5].

Данные по температурным факторам (среднемесячные значения по каждому месяцу, полученные на метеостанциях, ближайших к точке отлова) были взяты из справочников [6, 10, 16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В случае изменчивости M_1 выявлено 37 морфотипов, но в большинстве выборок с большой частотой встречаются лишь восемь морфотипов, остальные – единично. Доля указанных восьми морфотипов для каждой выборки составляет от 68.3 до 100%, в среднем – 92.05% (табл. 1).

В случае изменчивости M^3 выявлено 29 морфотипов, но в большинстве выборок с большой частотой встречаются лишь семь морфотипов, остальные – единично. Доля указанных восьми морфотипов для каждой выборки составляет от 72.2 до 100%, в среднем – 95.73% (табл. 2).

Таблица 3. Характеристики M_1 и M^3 морфотипов

| Морфотип | N | $\alpha, \%$ | r | T | T_{\max} | P |
|----------|-----|--------------|------------|---------------------------|------------|---------|
| M_1 | | | | | | |
| 3K5 | 9 | 7.2 | 0.12–0.83 | ноябрь–март | март | <0.006 |
| 3K6 | 12 | 3.8 | -0.37–0.14 | – | – | – |
| 2M3 | 15 | 19.7 | 0.19–0.71 | апрель–ноябрь | май | <0.003 |
| 2M4 | 14 | 20.2 | 0.15–0.77 | апрель–сентябрь | май | <0.002 |
| 3M3 | 22 | 18.6 | -0.63–0.29 | март–октябрь | апрель | <0.002 |
| 3M4 | 22 | 30.4 | -0.68–0.50 | январь–декабрь | сентябрь | <0.0006 |
| 3M5 | 13 | 4.6 | -0.02–0.45 | – | – | – |
| 4M4 | 15 | 13.4 | -0.49–0.11 | – | – | – |
| M^3 | | | | | | |
| 1A2 | 11 | 4.1 | 0.18–0.41 | – | – | – |
| 0B2 | 20 | 51.2 | 0.29–0.63 | март–июль, ноябрь–декабрь | апрель | <0.004 |
| 0B3 | 20 | 13.4 | -0.31–0.02 | – | – | – |
| 1B2 | 20 | 9.8 | 0.04–0.24 | – | – | – |
| 1B3 | 19 | 19.1 | -0.65–0.27 | апрель–июль | июнь | <0.003 |
| 0E1 | 12 | 2.2 | -0.45–0.20 | – | – | – |
| 0E2 | 10 | 20.4 | -0.40–0.02 | – | – | – |

Примечание. N – количество выборок, в которых встречается морфотип; α – средняя доля в выборке; r – коэффициент корреляции с температурными факторами; T и T_{\max} – период соответственно значимых и максимальных значений r ; “–” – значимых коэффициентов нет.

Характеристики морфотипов для обоих типов изменчивости представлены в табл. 3 и на рисунке.

Чтобы выяснить влияние температуры на морфотипическую изменчивость в целом был использован показатель сложности морфотипического строения выборки. Обнаружена отрицательная корреляция со всеми температурными факторами как в случае M_1 (r от -0.30 до -0.55; значимы коэффициенты корреляции со среднемесячными температурами апреля–декабря; наиболее сильная корреляция со среднемесячной температурой апреля – $r = -0.55$, $n = 22$, $P < 0.01$), так и в случае M^3 (r от -0.40 до -0.70; все коэффициенты значимы, кроме среднемесячной температуры февраля; наиболее сильная корреляция со среднемесячной температурой июня – $r = -0.70$, $n = 22$, $P < 0.0003$).

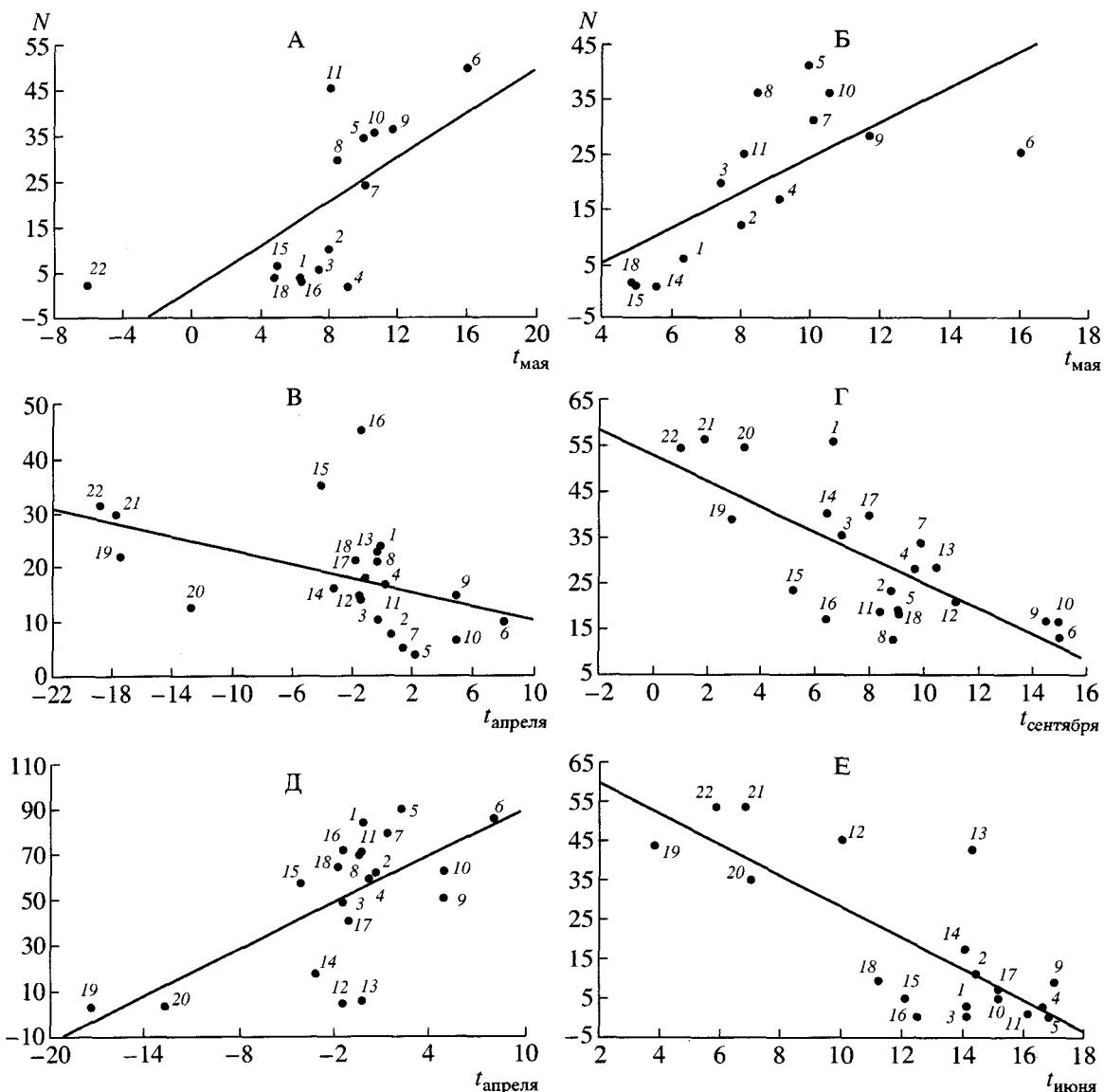
Итак, в более холодных условиях у полевок выше частота более сложных морфотипов.

На следующем этапе работы использованы четыре крупные выборки (Дыристуй, Раздольное, Амалат и Пясина), каждая из которых была разделена на три группы примерно одинакового объема в соответствии с увеличением длины черепа. Очевидно, что статистически группа с боль-

шой длиной черепа будет старше группы с меньшей длиной. Поэтому формально мы можем считать, что эти группы различаются между собой по “возрасту”, хотя, естественно, они не имеют прямых соответствий с возрастными группами, выделенными по анатомо-физиологическим признакам: *juvenis*, *subadultus*, *adultus*, *senex*.

С увеличением размеров проявляется направленное изменение частот многих морфотипов, причем для некоторых из них отмечается совпадение направления, например, для 2M3 и 2M4 в случае M_1 , а также для 0B2, 0B3 и 1B2 в случае M^3 (табл. 4, 5).

Проделанный для отдельных морфотипов двухфакторный дисперсионный анализ небольшой группы данных без повторностей, в котором в качестве первого фактора рассматривалось изменение длины черепа, а в качестве второго – таксономические различия, показал, что действие второго фактора незначимо во всех случаях. Действие первого фактора оказалось значимым для всех проанализированных морфотипов 2M3 ($F = 110.94$, $P < 0.01$), 2M4 ($F = 67.76$, $P < 0.05$), 3M3 ($F = 24.42$, $P < 0.05$), 3M4 ($F = 19.71$, $P < 0.05$), 4M4 ($F = 134.44$, $P < 0.01$), 0B2 ($F = 242.53$, $P < 0.001$),



Корреляция между среднемесячной температурой (t) и частотами морфотипов (N): 2M3 (А), 2M4 (Б), 3M3 (В), 3M4 (Г), 0B2 (Д), 1B3 (Е).

0B3 ($F = 19.12, P < 0.05$), 1B3 ($F = 19.82, P < 0.05$)), за исключением 1B2.

В отношении показателя сложности также значимо лишь действие первого фактора, как в случае M₁ ($F = 186.66, P < 0.001$), так и в случае M³ ($F = 141.55, P < 0.001$).

Полученные данные позволяют сделать вывод, что температура среды влияет не только на морфометрическую изменчивость, но и на морфотипическую, причем, скорее всего, действие температуры осуществляется через изменение скорости роста. Так, хорошо известно, что у молодых полевок очертания жевательной поверхности в целом более сложные по сравнению со взрослыми [11]. При более высоком темпе роста, отмечаемом в более холодных условиях среды

[8, 17], должны сохраняться ювенильные очертания жевательной поверхности, что выражается в увеличении процента более сложных морфотипов.

Очевидно, что заметные различия в сложности морфотипов между разными выборками могут проявиться при значительных различиях в температуре среды обитания.

Литературные данные по морфотипической изменчивости серых полевок подтверждают это утверждение. Так, северные (тундровые) популяции узкочерепной полевки *M. gregalis* Pallas отличаются от южных (равнинные и низкогорные степи) усложненным строением M₁ [2]. Для экономки выявлено усложнение морфотипов M₁ и M³ по направлению с запада на восток [2, 3], а также усложнение M³ по направлению с юга на север [1].

Таблица 4. Частоты морфотипов M_1 в выборках полевок, выделенных по длине черепа

| Параметр | Группа | | |
|------------------|-------------|-------------|-------------|
| | I | II | III |
| Дыристый | | | |
| Длина черепа, мм | 22.45–27.45 | 27.50–29.15 | 29.15–32.00 |
| <i>n</i> | 88 | 86 | 86 |
| 2M3 | 34.1 | 31.4 | 31.4 |
| 2M4 | 47.7 | 45.3 | 32.6 |
| 3M3 | 3.4 | 2.3 | 8.1 |
| 3M4 | 14.8 | 20.9 | 27.9 |
| <i>R</i> | 26.807 | 26.895 | 26.965 |
| Раздольное | | | |
| Длина черепа, мм | 25.30–27.90 | 27.90–28.75 | 28.80–32.85 |
| <i>n</i> | 68 | 68 | 70 |
| 2M3 | 32.4 | 36.8 | 37.1 |
| 2M4 | 39.7 | 36.8 | 34.3 |
| 3M3 | 10.3 | 2.9 | 5.7 |
| 3M4 | 16.2 | 14.7 | 17.1 |
| 4M4 | 1.5 | 2.9 | 4.3 |
| <i>R</i> | 26.868 | 26.824 | 26.857 |
| Амалат | | | |
| Длина черепа, мм | 21.10–24.50 | 24.50–26.30 | 26.30–31.60 |
| <i>n</i> | 290 | 289 | 292 |
| 3K5 | 12.8 | 8.7 | 12.3 |
| 3K6 | 4.1 | 3.8 | 1.7 |
| 2M3 | 4.5 | 6.2 | 10.3 |
| 2M4 | 1.0 | 1.0 | 2.7 |
| 3M3 | 40.3 | 36.0 | 27.1 |
| 3M4 | 22.4 | 27.3 | 23.6 |
| 3M5 | 0.7 | 2.4 | 2.4 |
| 4M4 | 5.9 | 5.5 | 5.8 |
| <i>R</i> | 27.124 | 27.263 | 27.158 |
| Пясина | | | |
| Длина черепа, мм | 23.30–24.95 | 24.95–26.20 | 26.25–30.45 |
| <i>n</i> | 90 | 89 | 90 |
| 3M3 | 23.3 | 29.2 | 18.9 |
| 3M4 | 38.9 | 34.8 | 41.1 |
| 3M5 | 2.2 | 2.2 | 2.2 |
| 4M4 | 28.9 | 24.7 | 32.2 |
| <i>R</i> | 28.100 | 27.978 | 28.128 |

Примечание. *n* – количество особей в выборке; *R* – показатель сложности.

Таблица 5. Частоты морфотипов M^3 в выборках полевок, выделенных по длине черепа

| Параметр | Группа | | |
|------------|--------|--------|--------|
| | I | II | III |
| Дыристый | | | |
| <i>n</i> | 69 | 78 | 80 |
| 0B2 | 82.6 | 85.9 | 96.2 |
| 0B3 | 2.9 | 2.6 | 0 |
| 1B2 | 7.2 | 9.0 | 2.5 |
| <i>R</i> | 12.159 | 12.09 | 12.038 |
| Раздольное | | | |
| <i>n</i> | 66 | 67 | 68 |
| 0B2 | 57.6 | 56.7 | 69.1 |
| 0B3 | 24.2 | 14.9 | 7.4 |
| 1B2 | 10.6 | 16.4 | 17.6 |
| 1B3 | 4.5 | 9.0 | 5.9 |
| <i>R</i> | 12.47 | 12.552 | 12.368 |
| Амалат | | | |
| <i>n</i> | 290 | 292 | 292 |
| 1A2 | 2.8 | 1.0 | 0.3 |
| 0B2 | 50.0 | 56.5 | 66.1 |
| 0B3 | 33.8 | 28.1 | 21.9 |
| 1B2 | 2.1 | 6.5 | 6.8 |
| 1B3 | 8.3 | 6.8 | 2.4 |
| 0E1 | 0 | 0.7 | 1.0 |
| <i>R</i> | 12.514 | 12.497 | 12.366 |
| Пясина | | | |
| <i>n</i> | 90 | 90 | 88 |
| 0B2 | 0 | 6.7 | 3.4 |
| 0B3 | 4.4 | 12.2 | 4.5 |
| 1B2 | 5.6 | 15.6 | 9.1 |
| 1B3 | 63.3 | 34.4 | 42.0 |
| 0E1 | 2.2 | 2.2 | 5.7 |
| 0E2 | 12.2 | 20.0 | 30.7 |
| <i>R</i> | 14.189 | 13.844 | 14.205 |

Примечание. Диапазоны длины черепа, *n*, *R* – см. табл. 4.

Для пашенной полевки *M. agrestis* Linnaeus установлено усложнение морфотипов M_1 и M^3 по направлению с запада на восток и с юга на север [2, 3].

Имеется также и косвенное экспериментальное подтверждение связи температуры среды и морфотипической изменчивости. Так, было обнаружено, что в виварии у экономки изменилось соотношение частот морфотипов по сравнению с природной северной популяцией, из которой были взяты особи, основавшие виварную колонию [1]. Наиболее вероятным объяснением этого факта

было признано модифицирующее влияние условий содержания полевок в виварии по сравнению с природными условиями [1].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что основной упор в работе сделан на анализ частот отдельных морфотипов, полученные данные позволяют предположить, что, скорее всего, температура среды влияет на морфотипическую изменчивость в целом, и в какой-то степени это влияние отражается показате-

лем сложности. Однако в перспективе следует за-
действовать многомерные методы анализа с при-
влечением данных по другим видам полевок.

Обнаруженная связь температуры среды и морфотипической изменчивости свидетельствует о необходимости корректировки данных по изменчивости виварных колоний, взятых из северных популяций полевок, при экстраполяции на природные условия.

Представляет также интерес проанализиро-
вать изменчивость субфоссильных форм полевок
на предмет связи с климатическими условиями
прошлых эпох.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
2. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.
3. Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки фауны СССР. Л.: Наука, 1977. 504 с.
4. Еремина И.В. // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 5(7). Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. С. 60.
5. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.
6. Климатический справочник зарубежной Азии. Ч. 1. Континентальные районы. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 540 с.
7. Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Фалеев В.И. // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 10. С. 1551.
8. Ковалева В.Ю., Фалеев В.И. // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 9. С. 139.
9. Ларина Н.И., Еремина И.В. // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 56.
10. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Вып. 20–25. Л.: Гидрометеоиздат, 1989–1993.
11. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
12. Поздняков А.А. // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 11. С. 114.
13. Поздняков А.А. // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. № 2. С. 172.
14. Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Вольперт Я.Л. // Сиб. экол. журн. 1998. № 3–4. С. 337.
15. Смирнов Н.Г., Попов Б.В. // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 21.
16. Справочник по климату СССР. Вып. 17–34. Л.: Гидрометеоиздат, 1965–1982.
17. Цветкова А.А., Кривошеев В.Г. // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток, 1985. С. 133.
18. Chaline J., Graf J.-D. // J. Mammal. 1988. V. 69. № 1. P. 22.
19. Hinton M. Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) Living and Extinct. L.: Richard Clay Suffolk, 1926. 488 p.
20. Holbrook S.J. // J. Mammal. 1982. V. 63. № 3. P. 399.
21. Owen J.G. // J. Mammal. 1989. V. 70. № 1. P. 98.
22. Rabeder G. // Beitr. Palaont. Osterr. 1981. V. 8. P. 1.

Morphotypical Variability of Voles of the Subgenus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, Microtus) Related to Temperature Conditions

A. A. Pozdnyakov

Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

The analysis of correlation (by Spirmen's method) between temperature factors and morphotypical variability of voles of the subgenus *Alexandromys* Ognev has revealed relationships between the frequency of morphotypes and temperature conditions. Under cooler conditions, the frequency of more complex morphotypes is higher. According to the published data, temperature determines the main trends in the morphotypical variation of voles.