

УДК 591.151/158:599.323.4

## БИЛАТЕРАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОРФОТИПОВ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae)

© 2004 г. А. А. Поздняков

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск*

Изучена билатеральная асимметрия морфотипов полевки-экономки из 16-ти пунктов отлова. Обнаружен более широкий размах изменчивости  $M^3$  по сравнению с  $M_1$ . Выявлено влияние темпа скорости роста и нетипичных условий среды на уровень флуктуирующей асимметрии. Установлено, что правая сторона характеризуется более высокими значениями показателя сложности.

### ВВЕДЕНИЕ

Морфотипы жевательной поверхности первого нижнего ( $M_1$ ) и третьего верхнего ( $M^3$ ) коренных зубов полевок нередко рассматривают как проявление фенетической изменчивости [4, 12, 13]. Однако традиционный фенетический подход, примененный к изучению морфотипической изменчивости, позволяет сравнить выборки лишь по частоте тех или иных фенотипов. Между тем исследование формы коренных зубов (рисунок жевательной поверхности выражает собой все основные черты призматического строения этой формы) представляет интерес в чисто морфологическом отношении – в плане проявления и взаимного соотношения различных вариантов высокого изменчивого признака. Так, анализ билатеральной асимметрии морфотипов степной пеструшки *Lagurus lagurus* Pallas показал, что правая сторона характеризуется более высокой изменчивостью морфотипов [16]. Аналогичный анализ выборки полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas с северного берега Телецкого озера выявил, что на правой стороне достоверно чаще встречаются более сложные морфотипы [10].

Поскольку методы анализа билатеральной асимметрии и интерпретация полученных результатов используются фактически только в отношении метрических и количественных признаков [36, 38–40], разработка аналогичных методов для фенетических признаков представляется насущной необходимостью.

Цель данной работы – анализ билатеральной асимметрии морфотипов полевки-экономки из различных географических участков сбора.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследована морфотипическая изменчивость шестнадцати выборок полевки-экономки из Зоо-музея ИСЭЖ СО РАН (табл. 1). Соотношение ча-

стот морфотипов в большей части выборок приведено в работе [21].

Подробное описание методики классификации морфотипов  $M_1$  и  $M^3$  опубликовано ранее [19] 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, для  $M^3$ : один замкнутый треугольник – У, два – А, три – В, четыре – С, пять – D, 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, М – 21, У – 6, А – 8, В – 10, С – 12, Е – 13, D – 14. Сложность морфотипа вычисляли путем суммирования этого числа с числами, обозначающими сложность строения лингвальной и лабиальной сторон зубов. Например, сложности следующих морфотипов выражаются такими числами: 2К5 – 25, 2М3 – 26, 3М3 – 27, 1А2 – 11, 0В2 – 12, 1В2 – 13 и т.д. При элементарном усложнении морфотипа [20] число, выражающее его сложность, изменяется на единицу. Например, морфотип 3М3 отличается от морфотипа 2М3 наличием зубца на лабиальной стороне передней непарной петли, 2М3 от 2К5 замкнутым треугольником с лингвальной стороны паракониды.

Морфотипы правой и левой сторон особи могут быть представлены как одинаковыми, так и разными вариантами, что позволяет говорить о

Таблица 1. Характеристика изменчивости  $M_1$  полевки-экономки

№ вы- борки	Локализация участка отлова (в скобках приведено название ближайшего метеопункта)	$n$	$N_s$	$N_{as}$	$D$	$P_{as}$	$P_e$	$FA$	$\sigma^2$	$\sigma_d^2$	$M_l$	$\sigma_l^2$	$M_r$	$\sigma_r^2$
1	Алтай, Шебалинский р-н, окрестности с. Мухор-Черга (Онгудай)	182	24	17	4.50	32.4	0.5	0.34	0.37	0.26	24.55	0.46	24.62	0.39
2	Алтай, Шебалинский р-н, хр. Иолго, окрестности п. Каракол (Чемал)	242	27	19	4.49	26.9	1.3	0.29	0.37	0.28	24.58	0.45	24.76	0.48
3	Алтай, Турочакский р-н, Телецкое оз., окрестности п. Артыбаш (Артыбаш)	714	38	28	4.81	29.4	1.0	0.31	0.36	0.26	24.67	0.44	24.84	0.52
4	Красноярский край, Западный Саян, верховье р. Табат (Бея)	61	10	5	3.46	18.0	0.0	0.20	0.23	0.19	24.54	0.42	24.67	0.39
5	Новосибирская обл., Каргатский р-н, окрестности с. Ровенское (Каргат)	265	26	18	3.89	24.9	0.4	0.25	0.27	0.20	24.61	0.46	24.71	0.46
6	Монголия, Хангай, Тувшрулэх (Цецерлег)	66	10	6	3.46	24.2	0.0	0.26	0.29	0.22	24.39	0.40	24.59	0.40
7	Читинская обл., Сохондин- ский заповедник (Букукун)	140	21	15	4.69	36.4	0.0	0.40	0.47	0.31	24.44	0.38	24.56	0.45
8	Байкал, о-ва Чивыркуйского залива (Усть-Баргузин)	200	21	16	3.51	29.0	0.0	0.32	0.38	0.28	24.40	0.39	24.52	0.43
9	Северо-западный Байкал, бухта р. Тья (Байкальское)	50	14	10	3.54	32.0	4.0	0.28	0.29	0.21	24.34	0.31	24.26	0.36
10	Северный Байкал, Дагарская бухта (Дагарский маяк)	100	19	13	3.64	28.0	1.0	0.28	0.30	0.22	24.31	0.40	24.39	0.48
11	Таймыр, оз. Хантайское (Агата)	91	12	8	3.14	23.1	0.0	0.24	0.27	0.21	24.40	0.46	24.40	0.38
12	Таймыр, Турмакит, окрестности п. Снежногорск (Игарка)	89	13	7	3.03	19.1	0.0	0.19	0.19	0.16	24.66	0.36	24.74	0.31
13	Таймыр, Норильск, окрестности п. Валек (Валек)	225	29	19	3.87	24.4	0.8	0.27	0.33	0.26	24.76	0.56	24.83	0.50
14	Ямало-Ненецкий нац. округ, Шурышкарский р-н, окрестности с. Ново-Киевит (Питляр)	40	8	3	3.52	22.5	0.0	0.22	0.23	0.18	24.40	0.35	24.58	0.46
15	Магаданская обл., Билибин- ский р-н, бассейн р. Омолон, окрестности п. Кегали (Кегали)	49	15	10	6.05	28.6	2.1	0.29	0.33	0.25	24.41	0.58	24.37	0.61
16	Курильская гряда, о-в Парамушир (Мыс Васильева)	58	17	13	4.83	36.2	1.7	0.41	0.56	0.39	24.45	0.43	24.57	0.49

Обозначения:  $n$  – размер выборки,  $N_s$  – общее количество различных пар морфотипов с левой и правой стороны,  $N_{as}$  – количество асимметричных пар морфотипов,  $D$  – индекс разнообразия Симпсона,  $P_{as}$  – показатель асимметрии (%),  $P_e$  – доля асимметричных особей с одинаковыми значениями сложности морфотипов,  $FA$  – уровень флуктуирующей асимметрии,  $\sigma^2$  – общая дисперсия флуктуирующей асимметрии,  $\sigma_d^2$  – дисперсия флуктуирующей асимметрии с учетом ее направленности,  $M_l$  и  $M_r$  – показатели сложности морфотипов левой и правой сторон нижней челюсти,  $\sigma_l^2$  и  $\sigma_r^2$  – дисперсии показателя сложности морфотипов левой и правой сторон.

**Таблица 2.** Характеристика изменчивости М<sup>3</sup> полевки-экономки

№ вы- борки	<i>n</i>	<i>N<sub>s</sub></i>	<i>N<sub>as</sub></i>	<i>D</i>	<i>P<sub>as</sub></i>	<i>P<sub>e</sub></i>	<i>FA</i>	$\sigma^2$	$\sigma_d^2$	<i>M<sub>l</sub></i>	$\sigma_l^2$	<i>M<sub>r</sub></i>	$\sigma_r^2$
1	186	43	32	8.48	31.7	1.1	0.34	0.44	0.32	12.56	0.77	12.65	0.91
2	244	40	29	4.82	29.9	1.2	0.32	0.39	0.28	12.43	0.56	12.49	0.63
3	720	54	41	4.53	25.8	1.1	0.27	0.30	0.23	12.51	0.60	12.56	0.62
4	67	19	9	6.83	25.4	0.0	0.27	0.30	0.23	12.21	0.86	12.30	0.88
5	266	54	39	11.20	35.3	1.5	0.36	0.42	0.29	13.14	0.90	13.28	0.94
6	66	28	20	13.87	45.5	2.4	0.50	0.63	0.38	12.52	1.08	12.56	0.71
7	142	33	24	7.15	34.5	2.1	0.37	0.48	0.35	13.31	0.64	13.32	0.56
8	210	46	36	8.03	41.0	3.4	0.41	0.49	0.32	13.64	0.65	13.76	0.71
9	51	23	11	8.05	25.5	2.0	0.29	0.42	0.33	12.75	0.83	12.84	0.81
10	102	27	17	7.70	32.4	0.0	0.36	0.45	0.31	12.82	1.02	12.83	0.79
11	91	16	9	4.30	20.9	1.1	0.21	0.23	0.19	12.65	0.61	12.64	0.61
12	92	28	19	6.04	32.6	4.3	0.29	0.32	0.23	12.84	0.60	12.87	0.69
13	229	38	28	5.39	24.4	3.0	0.21	0.21	0.17	12.73	0.71	12.74	0.66
14	41	18	10	8.62	29.3	2.5	0.29	0.35	0.26	13.12	0.81	13.22	0.93
15	50	20	13	8.33	34.0	6.0	0.28	0.29	0.21	12.58	0.70	12.54	0.58
16	58	12	8	2.50	19.0	0.0	0.21	0.25	0.20	12.78	0.39	12.78	0.25

Примечание. Обозначение параметров – см. табл. 1.

симметричных и асимметричных парах (или сочетаниях) морфотипов. Долю асимметричных пар морфотипов в выборке отражает показатель асимметрии.

Изменчивость каждой выборки может быть охарактеризована также общим количеством разных пар морфотипов и их частотой. В этом случае для характеристики изменчивости можно использовать информационные индексы. В настоящей работе использован индекс разнообразия Симпсона.

Уровень флуктуирующей асимметрии вычисляли как среднее значение разницы между показателем сложности морфотипа левой и правой сторон особи:

$$FA = \frac{\sum |d_{l-r}|}{n}$$

Величину дисперсии флуктуирующей асимметрии рассчитывали в соответствии с рекомендациями Захарова [6].

Оценку значимости различий по уровню флуктуирующей асимметрии между выборками производили с помощью  $\chi^2$ -критерия [5].

Связь между разными параметрами оценивали по непараметрическому коэффициенту ранговой корреляции Спирмена.

Оценку значимости различий между рядами с попарно сопряженными вариантами производили с помощью парного критерия Вилкоксона [5].

Данные по температурным факторам (средне-месячные значения по каждому месяцу, полученные на метеостанциях, ближайших к точке отлова) взяты из справочников [8, 17, 25].

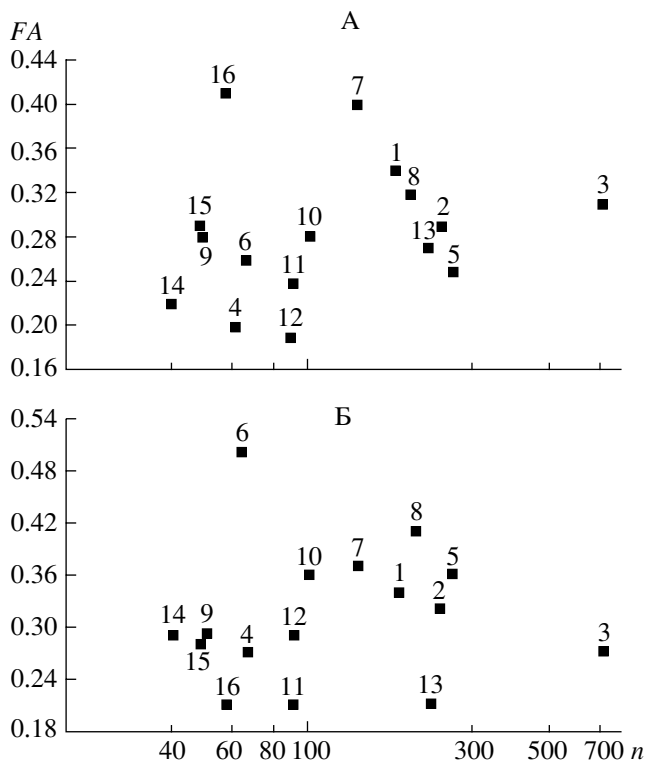
Все расчеты производили с помощью компьютерных программ Microsoft Excel и Statistica.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По количеству различных пар морфотипов между М<sub>1</sub> и М<sup>3</sup> обнаружена значимая корреляция ( $r = 0.77, n = 16, P = 0.0005$ ), что является следствием зависимости общего количества различных пар морфотипов от величины выборки. Так, в случае М<sub>1</sub> коэффициент корреляции между этими параметрами равен 0.85 ( $n = 16, P = 0.00003$ ), в случае М<sup>3</sup>  $r = 0.86 (n = 16, P = 0.00002)$ .

Остальные параметры, описывающие изменчивость М<sub>1</sub> и М<sup>3</sup> полевки-экономки (индекс разнообразия Симпсона, показатель асимметрии, уровень флуктуирующей асимметрии, показатель сложности морфотипов), не обнаруживают значимой связи между собой ( $r$  варьирует от  $-0.24$  до  $0.15, P$  – от  $0.83$  до  $0.36, n = 16$ ), что позволяет рассматривать изменчивость этих морфологических структур независимо друг от друга.

Количество симметричных пар морфотипов в случае М<sub>1</sub> изменяется от 4 до 10 (в среднем 6.1), тогда как количество асимметричных сочетаний от 3 до 28 (в среднем 12.9), в случае М<sup>3</sup> количество симметричных пар варьирует от 4 до 15 (в сред-

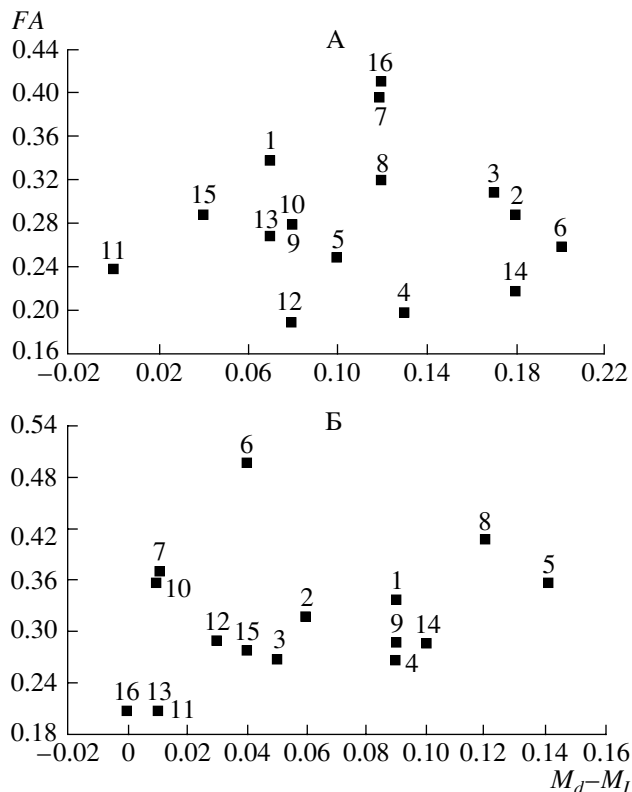


**Рис. 1.** Соотношение между размером выборки ( $n$ ) и уровнем флуктуирующей асимметрии (FA): А –  $M_1$ , Б –  $M^3$ . Номера выборок на этом и остальных рисунках – см. табл. 1.

нем 9.5), асимметричных – от 8 до 41 (в среднем 20.9) (табл. 1, 2). В доленом отношении количество асимметричных пар  $M_1$  варьирует от 37.5 до 76.5 (в среднем 65.5%),  $M^3$  – от 47.4 до 78.3 (в среднем 65.7%). Итак, в среднем две трети разных сочетаний морфотипов асимметричны.

Не обнаружена зависимость влияния величины выборки ( $r = 0.25$  и  $0.18$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.36$  и  $0.51$  в случае  $M_1$  и  $M^3$ , соответственно) на уровень флуктуирующей асимметрии морфотипов (рис. 1). Это позволяет считать, что выборки размером в 50–60 экземпляров вполне достаточно для сравнительно точного определения уровня флуктуирующей асимметрии морфотипов.

Показатель сложности морфотипов правой стороны в большинстве случаев имеет более высокие значения по сравнению с показателем сложности левой стороны как для  $M_1$ , так и для  $M^3$  (табл. 1, 2). Разница достоверна (значения парного критерия Вилкоксона равны 6 и 9 соответственно, что при  $n = 15$  и уровне значимости в 1% меньше критического значения, равного 16). Более высокие значения показателя сложности левой стороны отмечены для выборок 9 (по  $M_1$ ), 11 (по  $M^3$ ) и 15 (по  $M_1$  и  $M_3$ ). Значительных отличий данных выборок от остальных по каким-либо показателям не наблюдалось (табл. 1, 2).



**Рис. 2.** Соотношение между разностью показателя сложности правой и левой сторон ( $M_d - M_l$ ) и уровнем флуктуирующей асимметрии (FA): А –  $M_1$ , Б –  $M^3$ .

Коэффициент корреляции между уровнем флуктуирующей асимметрии морфотипов и разницей между показателями сложности правой и левой сторон оказался незначимым как для  $M_1$  ( $r = 0.007$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.98$ ), так и для  $M^3$  ( $r = 0.38$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.15$ ) (рис. 2), т.е. направленность в значении показателя сложности между сторонами не связана с уровнем флуктуирующей асимметрии. Малые коэффициенты корреляции между значениями разности общей дисперсии флуктуирующей асимметрии и дисперсии флуктуирующей асимметрии с учетом ее направленности и разности показателей сложности правой и левой сторон (для  $M_1$ :  $r = 0.06$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.84$ , для  $M^3$ :  $r = 0.37$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.16$ ), а также между первым параметром и разностью дисперсий показателя сложности правой и левой сторон (для  $M_1$ :  $r = 0.14$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.60$ , для  $M^3$ :  $r = 0.48$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.06$ ) подтверждают этот результат.

Различия между уровнями флуктуирующей асимметрии морфотипов разных выборок в случае  $M_1$  невелики и при проверке совокупности данных на однородность они оказываются незначимыми ( $\chi^2 = 20.9$ ,  $v = 15$ ,  $P > 0.05$ ). В случае  $M^3$  совокупность данных оказалась неоднородной ( $\chi^2 = 39.5$ ,  $v = 15$ ,  $P < 0.001$ ). Однако достоверные различия проявляются лишь между выборками с

крайними значениями уровня флуктуирующей асимметрии (3, 13, 11 и 16 с одной стороны и 5, 6 и 8 с другой – табл. 1), значения  $\chi^2$  от 7.1 до 14.0,  $\nu = 1$ ,  $P < 0.01$ ). Таким образом, по сравнению с  $M_1$  уровень флуктуирующей асимметрии  $M^3$  показывает больший разброс значений, хотя средние значения у них близки (0.28 для  $M_1$  и 0.31 для  $M^3$ ).

Согласно литературным данным, на уровень флуктуирующей асимметрии могут оказывать влияние такие факторы, как темп скорости роста, динамика численности, степень загрязнения среды, отличие условий существования от оптимальных [6, 38].

Известно, что северные популяции полевки-экономки характеризуются большей скоростью роста по сравнению с южными [26]. Выявлено также влияние температуры внешней среды на темп роста полевки [9, 11]. Учитывая, что более высокий уровень асимметрии отмечен у медленнее растущих организмов [6], естественно ожидать наличие связи между температурой и уровнем флуктуирующей асимметрии морфотипов. Однако в случае  $M_1$  значимой корреляции между этими факторами не обнаружено ( $r$  варьирует от  $-0.12$  до  $0.49$ ,  $P$  – от  $0.94$  до  $0.06$ ,  $n = 16$ ). В случае  $M^3$  коэффициент корреляции находится в пределах от  $0.07$  до  $0.51$ , а значима корреляция лишь со среднемесячной температурой июня ( $r = 0.51$ ,  $n = 16$ ,  $P < 0.05$ ) (рис. 3). Полученный результат согласуется с литературными данными [6, 41]: при более высокой температуре ниже темп роста и, следовательно, выше уровень асимметрии. Однако полученный результат свидетельствует о слабом влиянии различий в темпе роста на уровень флуктуирующей асимметрии морфотипов.

Следует отметить также влияние температуры внешней среды на сложность морфотипов. Несмотря на то, что между показателем сложности и температурой среды коэффициент корреляции оказался значимым лишь в одном случае (показатель сложности правого  $M_1$  и среднемесячная температура июля:  $r = 0.61$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.013$ ), разница между показателем сложности правой и левой стороны оказывается в более сильной зависимости от температуры среды. Так, в случае  $M_1$  коэффициенты корреляции варьируют от  $0.48$  до  $0.71$  (значимы коэффициенты корреляции для среднемесячных температур августа–апреля, наиболее сильная корреляция со среднемесячной температурой января:  $r = 0.71$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.003$  (рис. 4А)). У  $M^3$  коэффициенты корреляции варьируют от  $0.12$  до  $0.65$  (значимы коэффициенты корреляции для среднемесячных температур мая–августа, наиболее сильная корреляция со среднемесячной температурой июня:  $r = 0.65$ ,  $n = 16$ ,  $P = 0.007$  (рис. 4Б)).

При анализе степени загрязнения среды в качестве условной нормы принимается уровень

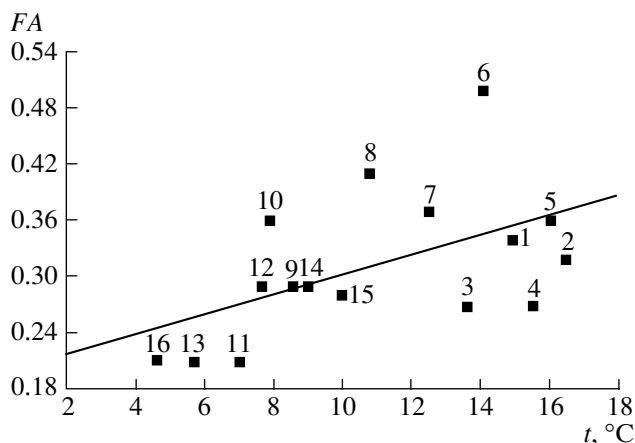


Рис. 3. Корреляция между среднемесячной температурой июня ( $t$ ) и уровнем флуктуирующей асимметрии  $M^3$  (FA).

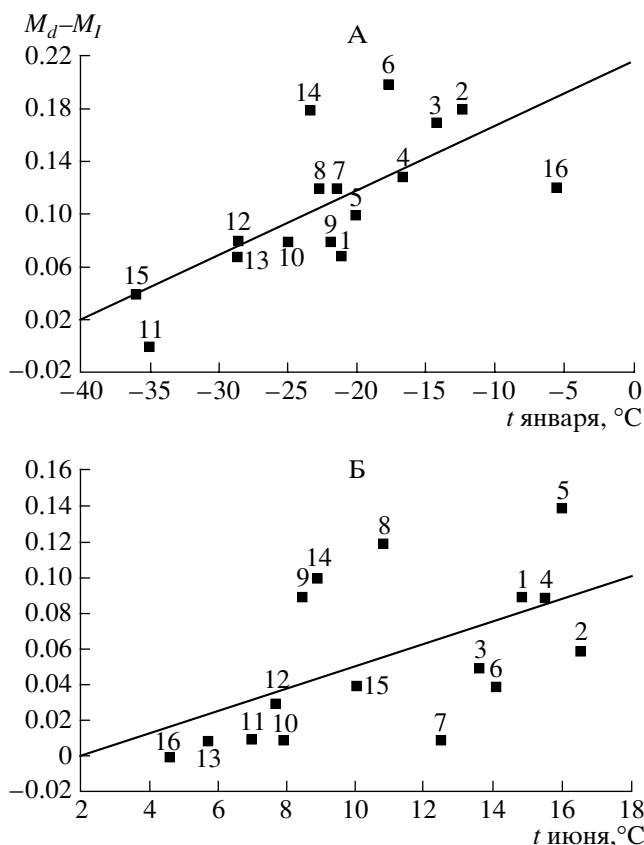


Рис. 4. Корреляция между среднемесячной температурой ( $t$ ) и разностью показателей сложности правой и левой сторон ( $M_d - M_l$ ): А –  $M_1$ , Б –  $M^3$ .

флуктуирующей асимметрии, не превышающий  $0.35$  [7]. Согласно этой методике, по уровню флуктуирующей асимметрии загрязненным районам соответствуют в случае  $M_1$  выборки 7 и 16, в случае  $M^3$  – 6 и 8. Реально сильная степень загрязнения характерна лишь для окрестностей Но-

рильска и Турмакита (выборки 12 и 13). Однако выборки из этих районов характеризуются довольно низкими значениями уровня флуктуирующей асимметрии: 0.27 и 0.19 в случае  $M_1$ , 0.21 и 0.29 в случае  $M^3$  (табл. 1, 2). Интересно, что индекс флуктуирующей асимметрии по комплексу неметрических признаков черепа (рассчитанный как средняя доля билатеральных асимметричных проявлений фена на признак), характеризующий выборки рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schreber с Тоцкого полигона оказалась низким и варьировал в пределах от 17.46 до 22.94 [29]. Вполне возможно, что подобно ряду других признаков стрессующее влияние среды не сказывается на уровне флуктуирующей асимметрии морфотипов [35, 37].

Известно, что особи, развивавшиеся в условиях, отличавшихся от оптимальных, характеризуются более высоким уровнем флуктуирующей асимметрии, причем, как правило, отмечается скоррелированность уровня флуктуирующей асимметрии разных признаков [6].

Полевка-экономка предпочитает сырые и влажные биотопы вблизи береговой полосы и болот [18]. На большинстве участков этот вид отлавливали в типичных биотопах [15, 22, 24, 28, 30–34]. Выборки, характеризующиеся повышенным уровнем флуктуирующей асимметрии, добывались в следующих условиях.

В Сохондинском заповеднике (выборка 7) зверьков добывали на ерниковой поляне в горном лиственничном лесу и разнотравно-злаковой поляне в долинном ернике. Сообщество мелких млекопитающих в этом районе характеризуется невысоким уровнем видового богатства [21].

На Парамушире (выборка 16) экономка селится в прибрежном высокотравье и на опушках и полянах среди кедрового стланика [3]. В фаунистическом отношении остров характеризуется обедненностью [21].

Год отлова мелких млекопитающих в окрестностях стационара Тувшрулэх (1977) (выборка 6) характеризуется повышенным количеством осадков. Полевку-экономку ловили в нескольких биотопах и наиболее высокие показатели численности оказались в осветленных лиственничниках с густым и высокотравным покровом, на опушках и вырубках травяных лиственничников, на разнотравных мезофильных лугах днища долины [2]. Из них предпочитаемым является лишь последний биотоп, т.е. большая часть зверьков отловлена в нетипичных станциях.

На островах Чивыркуйского залива (выборка 8) полевку-экономку ловили на сухих склонах со степной растительностью, на травянистых крутых склонах, в травянистых сосняках [14] – биотопах нетипичных для этого вида. Кроме того, фауна островов является обедненной.

Нетипичные станции, в которых отлавливали полевку, более характерны для последних двух участков отлова. Выборки с них характеризуются более высоким уровнем флуктуирующей асимметрии  $M^3$ . Также нельзя исключить комплексное влияние на уровень флуктуирующей асимметрии разных причин, в том числе и наличие пониженной напряженности конкурентных отношений в обедненных биоценозах [23, 27].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большой размах изменчивости  $M^3$  по сравнению с  $M_1$  можно объяснить тем, что формирование этого зуба приходится на более поздние стадии онтогенеза, когда сказывается большее влияние внешних условий на проявление признаков.

Различия в уровне флуктуирующей асимметрии обусловлены, скорее всего, комплексом причин, среди которых можно выделить влияние темпа скорости роста и нетипичных условий среды. Однако это влияние не представляется столь значительным и в большей степени сказывается в случае  $M^3$ .

На основании приведенных выше результатов можно предположить, что уровень флуктуирующей асимметрии  $M_1$  полевки-экономки обусловлен в большей степени внутренними причинами, нежели влиянием внешней среды.

Более высокие значения показателя сложности правой стороны, вероятно, характеризуют видовые особенности экономки и объясняются асимметрией эндокринной системы [1].

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрамов В.В., Кармацких О.Л., Козлов В.А., Оскина И.Н.* // Докл. Академии наук. 1996. Т. 347. № 6. С. 831.
2. *Банникова И.А., Швецов Ю.Г.* // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978. С. 132.
3. *Воронов В.Г.* Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 163 с.
4. *Еремينا И.В.* // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 5(7). Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. С. 60.
5. *Зайцев Г.Н.* Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.
6. *Захаров В.М.* Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
7. *Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т.* Здоровье среды: методика оценки. М., 2000. 68 с.
8. *Климатический справочник зарубежной Азии. Ч. 1. Континентальные районы.* Л.: Гидрометеиздат, 1974. 540 с.

9. Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Фалеев В.И. // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 10. С. 1551.
10. Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М. // Зоол. журн. 2002. Т. 81. Вып. 1. С. 111.
11. Ковалева В.Ю., Фалеев В.И. // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 9. С. 139.
12. Ларина Н.И., Еремина И.В. // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 56.
13. Ларина Н.И., Еремина И.В. // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 8.
14. Литвинов Н.И. Фауна островов Байкала (наземные позвоночные животные). Иркутск: Изд-во ИГУ, 1982. 132 с.
15. Литвинов Ю.Н. // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 11.
16. Малеева А.Г. // Морфология и систематика млекопитающих. Л., 1982. С. 23.
17. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Вып. 20–25. Л.: Гидрометеиздат, 1989–1993.
18. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
19. Поздняков А.А. // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 11. С. 114.
20. Поздняков А.А. // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. № 2. С. 172.
21. Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н. // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 2. С. 151.
22. Потапкина А.Ф. // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 93.
23. Расницын А.П. // Труды Российского энтомологического общества, 2002. Т. 73. С. 1.
24. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
25. Справочник по климату СССР. Вып. 17–34. Л.: Гидрометеиздат, 1965–1982.
26. Цветкова А.А., Кривошеев В.Г. // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток, 1985. С. 133.
27. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
28. Швецов Ю.Г., Половинкина Р.А., Себелева Г.А., Ступина А.Г., Москвитин В.П. // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 108.
29. Эколого-генетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва в Оренбургской области в 1954 г. (факты, модели, гипотезы). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1997. 192 с.
30. Юдин Б.С. // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 5.
31. Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 270 с.
32. Юдин Б.С., Литвинов Ю.Н., Юдина С.А. // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 178.
33. Юдин Б.С., Потапкина А.Ф. // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 32.
34. Юдин Б.С., Потапкина А.Ф., Галкина Л.И., Половинкина Р.А. // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 5.
35. Bjorksten T., David P., Pomiankowski A., Fowler K. // J. Evol. Biol. 2000. V. 13. P. 89.
36. Kimball R.T., Ligon J.D., Merola-Zwartjes M. // J. Evol. Biol. 1997. V. 10. P. 441.
37. Kruuk L.E.B., Slate J., Pemberton J.M., Clutton-Brock T.H. // J. Evol. Biol. 2003. V. 16. P. 101.
38. Palmer A.R., Strobeck C. // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 391.
39. Pelabon Ch., van Breukelen L. // Oecologia. 1998. V. 116. P. 1.
40. Pither J., Taylor Ph.D. // Can. J. Zool. 2000. V. 78. P. 1740.
41. Savage A., Hogarth P.J. // Hydrobiologia. 1999. V. 411. P. 139.

## Bilateral Asymmetry of Masticatory Surface Morphotypes in the Root Vole *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae)

A. A. Pozdnyakov

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

The analysis of bilateral asymmetry in *Microtus oeconomus* morphotypes from sixteen localities showed the broader range of variation of the third  $M^3$  molar tooth as compared to that in the first  $M_1$  one. The influence of growth rate and environmental conditions on the level of fluctuating asymmetry was revealed. The right side has the higher index of complexity, and the difference between these indices on the left and right sides correlate with temperature conditions.