

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА, ТОМ 306

Выпускаются с 1932 года

СИСТЕМАТИКА, ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

Под редакцией
Н.И. Абрамсон и А.О. Аверьянова



Санкт-Петербург
2005

УДК 591.151/158:599.323.4

СТРУКТУРА МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ M^3 СЕРЫХ ПОЛЕВОК (*MICROTUS* SCHRANK, 1798)

А.А. Поздняков

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, e-mail: mammal@eco.nsc.ru*

**A.A. Pozdnyakov. The structure of morphotype variation of M^3
in grey voles (*Microtus* Schrank, 1798)**

Изучена билатеральная асимметрия морфотипов M^3 одиннадцати видов серых полевок *Microtus* s. lato. Показано, что почти все морфотипы связаны друг с другом сетью асимметричных сочетаний, которую можно рассматривать как структуру морфотипической изменчивости. Выявлено, что основу структуры для 8 видов полевок задает четверка морфотипов 0B2-0B3-1B2-1B3, а для 7 видов наибольшую долю составляет пара 0B2-0B2. Спектр морфотипической изменчивости у полевок из более теплых регионов смещен в сторону более простых морфотипов, а у полевок из более холодных регионов — в сторону более сложных морфотипов. Учитывая, что в преобладающих по частоте асимметричных парах сочетаются наиболее близкие по строению варианты морфотипов, а также сходство ядра схемы у большинства видов, можно предположить наличие единой эпигенетической системы, обуславливающей морфотипическую изменчивость серых полевок.

Строение жевательной поверхности коренных зубов полевок представляет значительный научный интерес в плане изучения их морфологии, таксономии и филогении. Наличие большого спектра морфотипической изменчивости третьего верхнего M^3 и первого нижнего M_1 коренных зубов, с одной стороны, затрудняет идентификацию видовой принадлежности части особей (особенно это касается иско-

паемых форм), а с другой стороны, учитывая гомологическую изменчивость морфотипов (Ангерман, 1973), позволяет предположить наличие общей причины, обуславливающей морфотипическую изменчивость различных видов полевок.

Изменчивость может быть обусловлена генетическими и негенетическими причинами (Майр, 1971), в том числе и комплексом этих причин. Однако в случае морфотипической изменчивости в качестве рабочей гипотезы можно рассматривать лишь два варианта: либо наличие генетической обусловленности отдельных морфотипов, некоторое основание чему приводится в литературе (Большаков и др., 1980), либо наличие эпигенетической обусловленности, чему также имеются основания (Смирнов, Васильев, 1979; Ковалева и др., 2002).

Обоснование эпигенетической обусловленности морфотипической изменчивости возможно путем анализа билатеральной асимметрии морфотипов, известной как среди современных, так и ископаемых форм (Малеева, 1982). Наличие асимметрии объясняется сбоями в ходе онтогенеза, т.е. эпигенетическими причинами. Действительно, если считать, что форма жевательной поверхности зуба обусловлена генотипом (а генотип у особи один), то иной причины появления асимметрии просто не может быть.

Целью данной работы является анализ билатеральной асимметрии M^3 серых полевок.

Материал и методика

Изучена морфотипическая изменчивость M^3 серых полевок *Microtus s.lato*, коллекции которых хранятся в Зоомузее ИСЭЖ СО РАН, Зоомузее МГУ и ЗИН РАН. В анализ включены лишь те виды, совокупная выборка по которым превысила 100 экз.

Методика классификации морфотипов, подробно опубликованная ранее (Поздняков, 1993), является развитием аналогичных методик, используемых другими исследователями (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Круковер, 1989). В соответствии с нашей методикой каждый класс морфотипов получает буквенно-цифровое обозначение. Буквы обозначают количество замкнутых полей. Так как передняя непарная петля и талонус имеются в единственном числе, то подсчитывается количество замкнутых треугольников, а также различных вариантов их слияния, которые обозначаются следующими буквами: один замкнутый треугольник — Y, два — A, три — B, четыре — C, пять — D. Наиболее часто встречаются варианты со слитыми первым

и вторым (I–II) треугольниками (а и b), а также четвертым и пятым (IV–V) — E. Цифрами обозначается количество выступающих углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса (слева и справа от буквы соответственно). В этом случае мы получаем трехмерную основу для классификации морфотипов, в качестве направлений усложнения формы в которой можно рассматривать увеличение количества 1) замкнутых полей, 2) выступающих углов на лабиальной стороне и 3) выступающих углов на лингвальной стороне талонуса.

Результаты и обсуждение

Анализ сочетаемости морфотипов M^3 на левой и правой сторонах (количество видов и размер выборки приведены в таблице) показал, что почти все морфотипы связаны друг с другом сетью асимметричных сочетаний (рис. 1–11). Можно сказать, что указанные схемы отражают структуру морфотипической изменчивости. В них можно выделить тренд от простого морфотипа до сложного через модальный по линии частот преобладающих асимметричных сочетаний. Путем сравнения этих трендов попробуем выяснить специфические особенности структур изменчивости разных видов полевок.

Характеристика изменчивости M^3 серых полевок

Вид	n	N_m	N_s	P_{as}
<i>M. juldaschi</i>	129	17	38	38.0
<i>M. paradoxus</i>	118	13	35	39.0
<i>M. arvalis</i>	228	16	32	22.4
<i>M. agrestis</i>	216	12	21	16.0
<i>M. oeconomus</i>	2572	32	135	30.0
<i>M. mongolicus</i>	216	6	19	18.6
<i>M. fortis</i>	490	12	29	13.7
<i>M. maximowiczi</i>	602	17	38	17.6
<i>M. middendorfi</i>	320	16	45	23.6
<i>M. hyperboreus</i>	123	15	32	30.2
<i>M. stenocranium</i>	415	13	29	23.0

Примечание. n — величина выборки; N_m — количество выявленных морфотипов; N_s — количество различных сочетаний морфотипов; P_{as} — показатель асимметрии.

Так, для памирской полевки *M. juldaschi* Severtzov выявляется ряд 1a1 — 1A1 — 1A2 — 0B2, в котором преобразование формы исходного простого морфотипа происходит сначала путем обособления первых двух треугольников, затем появлением второго зубца на лингвальной стороне талонуса, а затем — обособлением треугольника на лабиальной стороне (рис. 1).

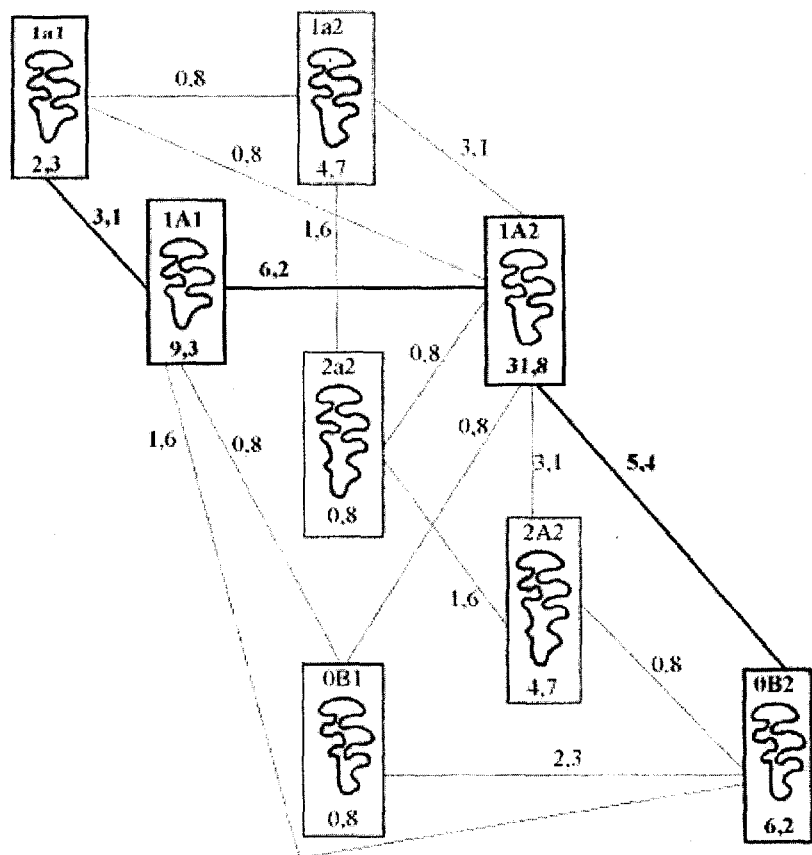


Рис. 1. Структура морфотипической изменчивости памирской полевки. На этом и следующих рисунках числа в рамках показывают частоту симметричных пар морфотипов, а числа над линиями, соединяющими разные морфотипы, — частоту данных асимметричных сочетаний морфотипов. Выделены морфотипы и асимметричные пары, составляющие тренд усложнения морфотипов

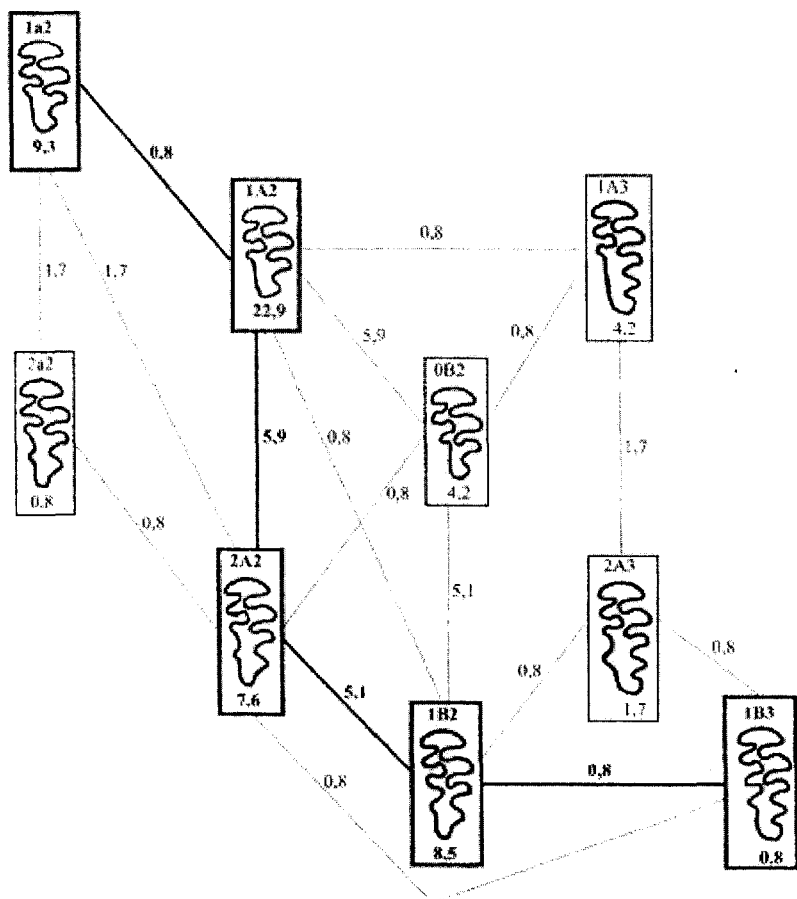


Рис. 2. Структура морфотипической изменчивости копетдагской полевки

Для копетдагской полевки *M. paradoxus* Ognev et Heptner выделяется ряд 1a2 — 1A2 — 2A2 — 1B2 — 1B3, характеризующийся обособлением двух первых треугольников, затем появлением второго зуба на лабиальной стороне талонуса, затем обособлением треугольника на лабиальной стороне и появлением третьего зуба на лингвальной стороне талонуса (рис. 2).

Для обыкновенной полевки можно выделить ряд 1Y3 — 1A2 — 0B2 — 1B2 — 1B3, характеризующийся обособлением второго, затем

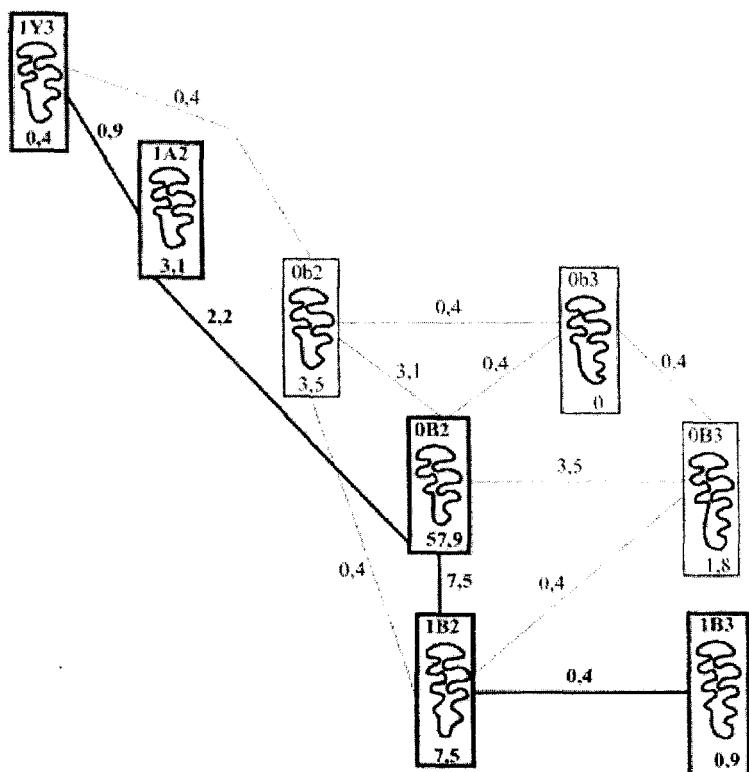


Рис. 3. Структура морфотипической изменчивости обыкновенной полевки

третьего треугольника, затем появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса (рис. 3).

Для пашенной полевки *M. agrestis* Linnaeus выделяется ряд 0B2 — 0B3 — 1B3, характеризующийся появлением дополнительных углов на лингвальной и лабиальной сторонах талонуса (рис. 4).

Для полевки-экономки *M. oeconotus* Pallas выявляется ряд 1Y3 — 1A2 — 0B2 — 1B2 — 1B3 — 1C2, характеризующийся обособлением треугольников на лингвальной и лабиальной сторонах,

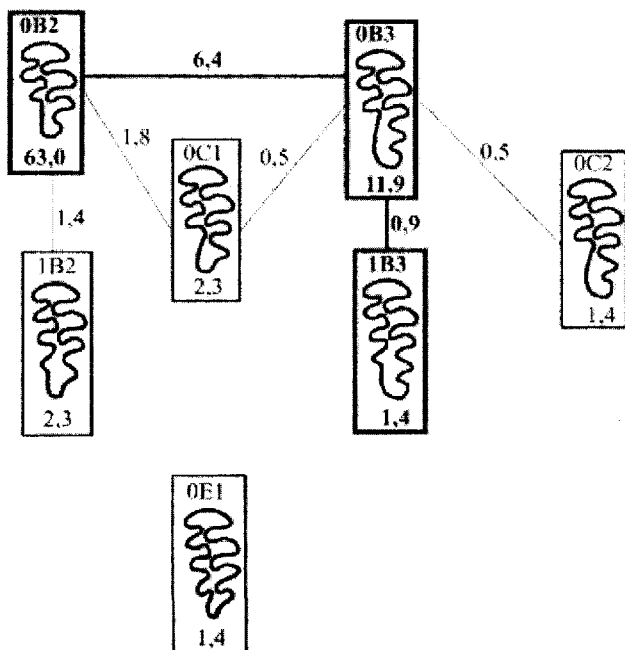


Рис. 4. Структура морфотипической изменчивости пашенной полевки

затем появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса, а затем — обособлением треугольника на лингвальной стороне (рис. 5).

Для монгольской полевки *M. mongolicus* Radde выделяется ряд 1A2 — 0B2 — 0B3 — 1B3, характеризующийся обособлением третьего треугольника, а затем появлением дополнительных углов на лингвальной и лабиальной сторонах талонуса (рис. 6).

Для восточной полевки *M. fortis* Buchner выделяется ряд 1A2 — 0B2 — 1B2 — 1B3, характеризующийся обособлением третьего треугольника, а затем появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса (рис. 7).

Для полевки Максимовича *M. maximowichi* Schrenk отмечается ряд 1A2 — 0B2 — 0B3 — 1B3 — 2B3, характеризующийся обособлением третьего треугольника, затем появлением дополнительных углов на лингвальной и лабиальной сторонах (рис. 8).

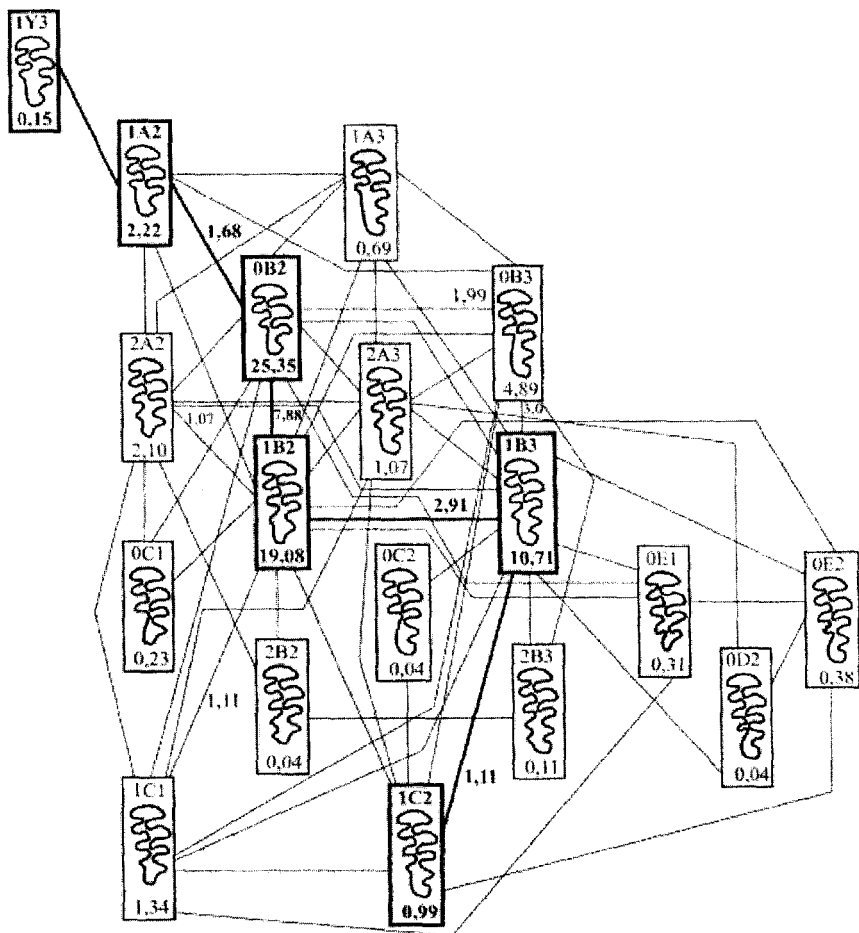


Рис. 5. Структура морфотипической изменчивости полевки-экономки.
 Чтобы разгрузить рисунок, указаны доли асимметричных пар, превышающие 1%

Для полевки Миддендорфа *M. middendorffi* Poljakov выделяется ряд OB2 — 1B2 — 1B3 — OE2 — OD2, характеризующийся появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса, затем обособлением четвертого и пятого треугольников с образованием единого ромбовидного поля с последующим их обособлением (рис. 9).

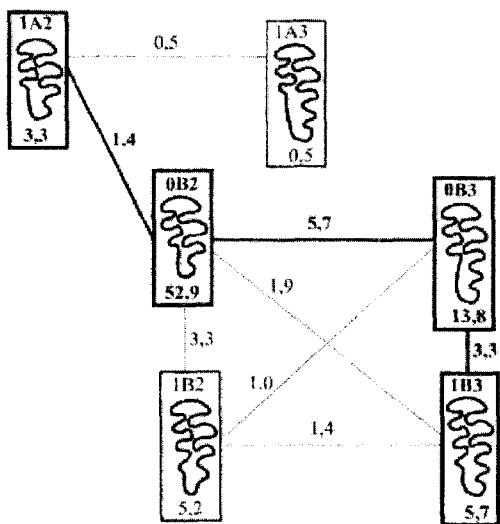


Рис. 6. Структура морфотипической изменчивости монгольской полевки

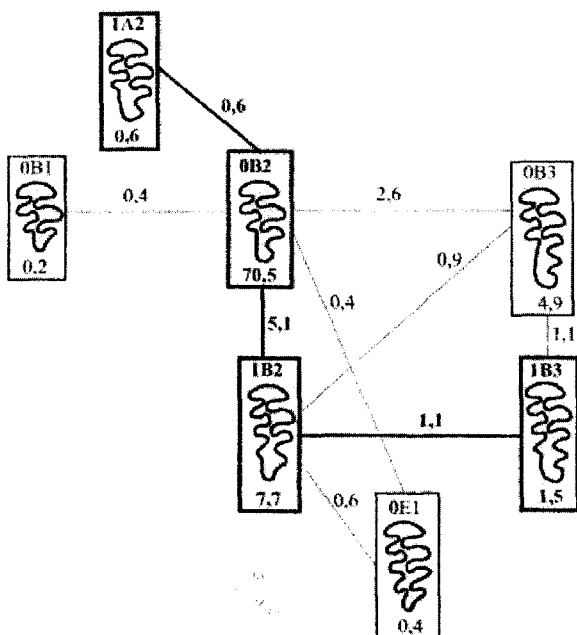


Рис. 7. Структура морфотипической изменчивости восточной полевки

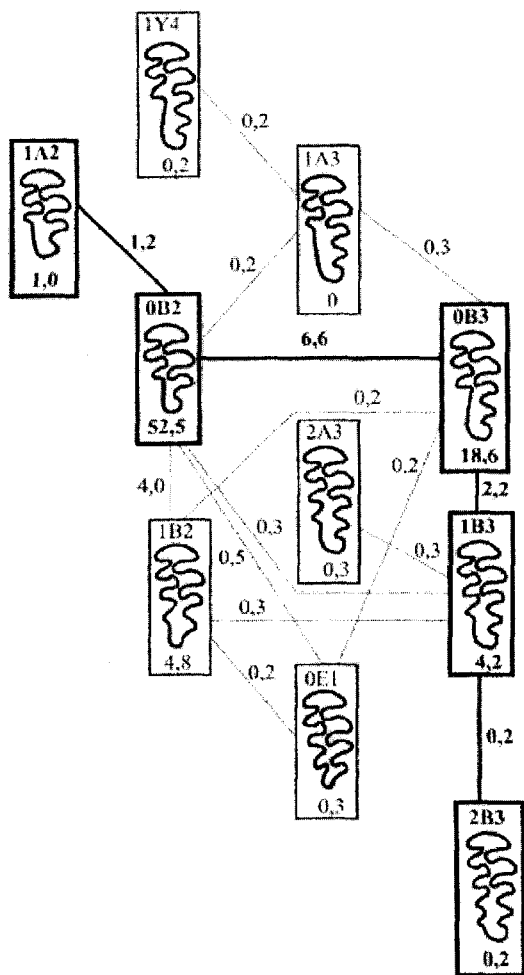


Рис. 8. Структура морфотипической изменчивости полевки Максимовича

Для северосибирской полевки *M. hyperboreus* Vinogradov отмечается ряд 1B2 — 1B3 — 0E2 — 1E2, характеризующийся появлением угла на лингвальной стороне, затем обособлением четвертого и пятого треугольников с образованием единого ромбовидного поля, а затем появлением дополнительного угла на лабиальной стороне талонуса (рис. 10).

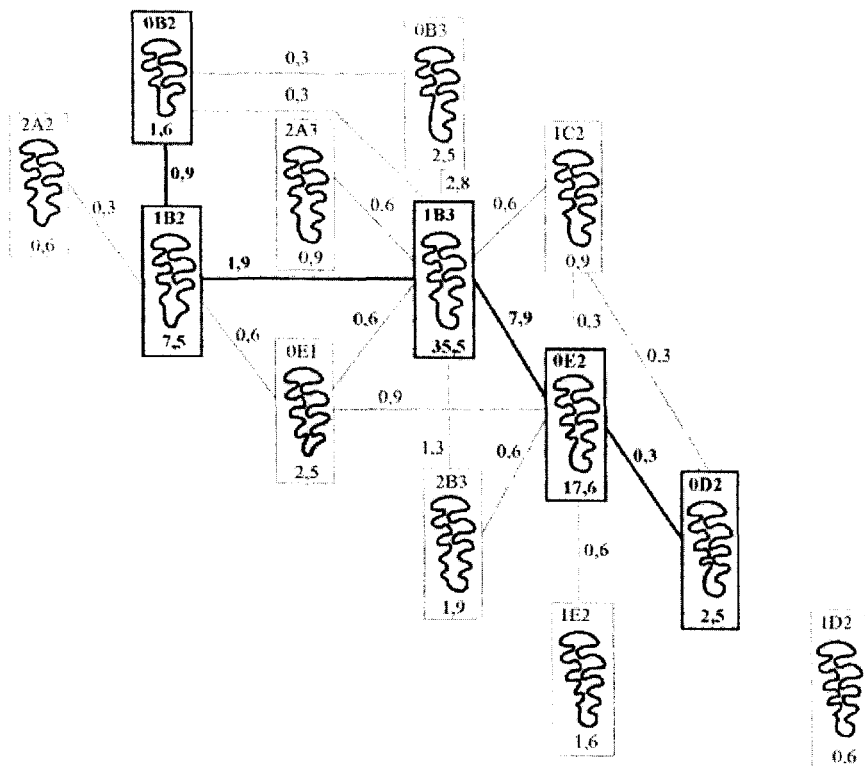


Рис. 9. Структура морфотипической изменчивости полевки Миддендорфа

Для узкочерепной полевки *M. gregalis* Pallas проявляется ряд 1A2 — 0B2 — 1B2, характеризующийся обособлением третьего треугольника, а затем появлением дополнительного угла на либуальной стороне талонуса (рис. 11).

Можно отметить, что основу схемы для 8 видов полевков задает четверка морфотипов 0B2–0B3–1B2–1B3, а для 7 видов наибольшую долю составляет пара 0B2–0B2. Однако в трендах усложнения морфотипов выявляются специфические особенности. Так, у одних видов морфотип 0B2 чаще встречается в асимметричных сочетаниях с морфотипом 0B3, который отличается от 0B2 наличием дополнительного зубца на лингвальной стороне талонуса; у других видов морфотип 0B2 чаще сочетается с морфотипом 1B2, который отличается наличием

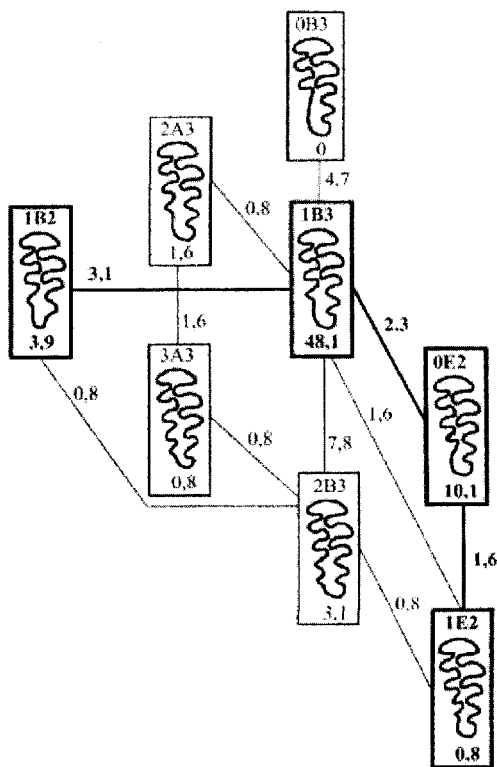


Рис. 10. Структура морфотипической изменчивости северосибирской полевки

дополнительного зубца на лабиальной стороне талонуса. Есть также различия в составе морфотипов начала или конца тренда; так, у полевок из более теплых регионов спектр смещен в сторону более простых морфотипов (см. рис. 1, 2), а у полевок из более холодных регионов — в сторону более сложных морфотипов (см. рис. 9, 10).

Также можно отметить, что в преобладающих по частоте асимметричных парах сочетаются наиболее близкие по строению варианты морфотипов, хотя при очень большом объеме выборки выявляются и пары с более сильными различиями (см. рис. 5). Этот факт свидетельствует в пользу эпигенетического характера морфотипической изменчивости. Хотя некоторые морфотипы не были выявлены в асимметричных парах [213 в случае обыкновенной полевки (см. рис. 3),

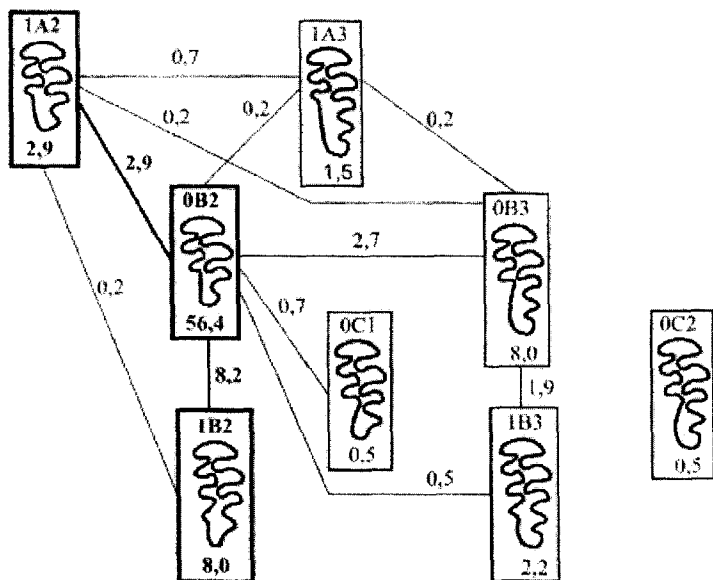


Рис. 11. Структура морфотипической изменчивости узкочерепной полевки

0E1 в случае пашенной полевки (см. рис. 4), 1D2 в случае полевки Миддендорфа (см. рис. 9), 0C2 в случае узкочерепной полевки (см. рис. 11)], но это можно объяснить редкостью морфотипа и недостаточной величиной выборки. Вполне можно ожидать, что при увеличении объема выборки будут обнаружены асимметричные пары с участием указанных морфотипов.

Учитывая сходство ядра схемы у большинства видов, можно предположить наличие единой эпигенетической системы, обуславливающей морфотипическую изменчивость серых полевок, что позволяет рассматривать род *Microtus* как единое образование. А выявленные специфические особенности для разных видов полевок отражают, видимо, как лабильность эпигенетической системы в зависимости от внешних факторов, так и результаты ее перестройки в процессе видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

Ангерманн Р. 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3. — Новосибирск. С. 104–118.

- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевков. — М. 140 с.
- Васильева И.А. 1978. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 5 (7). С. 96–101.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М. 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 1. С. 111–117.
- Круковер А.А. 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевков. — Новосибирск. 38 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. — М. 454 с.
- Малеева А.Г. 1982. Симметрия и асимметрия строения жевательной поверхности коренных зубов у полевков на примере степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) // Морфология и систематика млекопитающих. С. 23–37.
- Поздняков А.А. 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевков группы "*maximoviczi*" (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.
- Смирнов Н.Г., Васильев А.Г. 1979. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) для изучения популяционной изменчивости // Популяционная экология и изменчивость животных. — Свердловск. С. 54–63.

SUMMARY

The bilateral asymmetry of morphotype of M^3 of 11 species of *Microtus* s. lato is investigated. It is shown, that almost all morphotypes are joined with each other by a network of asymmetric combinations, which can be considered as structure of morphotypic variability. It is revealed, that the basis of structure for eight species of voles is integrated by the four morphotypes 0B2–0B3–1B2–1B3, and for seven species the most frequency is made with pair 0B2–0B2. The spectrum of morphotypic variability of voles from warmer regions towards more simple morphotypes, and at ones from colder regions is modified towards more complex morphotypes. Taking into consideration, that prevailing on frequency asymmetric pairs is formed by similar variants of morphotypes on a structure, and also the core of the structure at the most of species is similar, it is possible to suppose the presence of the total epigenetic system causing morphotypic variability voles.