

грызунов существенно отличается от такового у особей, обитающих на участках отчуждения от всякой деятельности человека. Таким образом, биохимические критерии, такие, как уровень функциональной активности симпатoadренальной системы и динамика поведения ферментативных систем углеводного и белкового обмена, имеют немаловажное значение для понимания действия различ-

ных экстремальных факторов внешней среды на биологические объекты. Взятые в качестве тест-систем, определяющих уровень метаболизма животных, они могут быть использованы в экологическом мониторинге как биоиндикаторы для оценки состояния популяции на текущий момент ее существования.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Граевская Б.М., Золотарева Н.Н. Реакция метаболизма грызунов как индикатор на воздействие антропогенного фактора среды // Зоология. 1988. № 2. С. 52—55.

Золотарева Н.Н., Рябцев И.А. Изменчивость биохимического статуса популяций рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*), подвергшихся хроническому действию ионизирующей радиации, в зависимости от вре-

мени их обитания на территориях, загрязненных радионуклидами // Радиоэкология. 1997. Т. 37. Вып. 3. С. 438—444.

Nordlie R.S. Multifunctional hepatic glucose-6-phosphatase and the "tuning" of blood glucose levels // Biochem. Sci. 1976. Vol. 9. N 1. P. 199—202.

Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН  
119071, Москва

УДК 591.151/158:599.323.4

## АНАЛИЗ МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СТЕПНОЙ ПЕСТРУШКИ

А.А. Поздняков, М.М. Сенотрусова

Степная пеструшка *Lagurus lagurus* L., известная со среднего плейстоцена (Громов, 1957), в позднем плейстоцене являлась одним из доминантов перигляциальных фаун Европы и Западной Сибири (Малеева, Нордстрем, 1974; Рековец, 1985; Смирнов и др., 1986). Плейстоценовые формы по размерам крупнее современных (Рековец, 1985). В голоцене ареал вида сократился, а подвид *L. l. abasicus*, отличающийся более крупными размерами, оказался изолированным от основной части ареала.

Большая часть ископаемого материала степной пеструшки представлена коренными зубами, рисунок жевательной поверхности которых имеет таксономическое значение (Громов, Ербаева, 1995). Поэтому детальное исследование морфологии коренных зубов является насущной необходимостью, и в этой области имеются определенные достижения. Так, А.Г. Малеева, изучавшая позднплейстоценовую фауну мелких млекопитающих Западной Сибири, предположив, что различные морфотипы обладают разной адаптивной ценностью, разделила их на две группы (Малеева, Воробьева, 1973; Малеева, 1975; Большаков и др., 1980). В первую вошли доминирующие морфотипы, составлявшие большую часть изменчиво-

сти, получившие название "основные морфотипы". Ко второй группе были отнесены морфотипы, встречающиеся с небольшой частотой, получившие название "резервные морфотипы". Эта группа была разделена на три подгруппы: а) архаичные морфотипы, у которых отмечались черты предковых форм, например транзиенские; б) прогрессивные — более сложные по сравнению с основными; в) нейтральные — уклоняющиеся типы, которые не могли быть отнесены в первые две подгруппы. Представление о разной адаптивной ценности различных вариантов изменчивой морфологической структуры находится в соответствии с общепринятыми эволюционными взглядами, однако, к сожалению, его очень сложно проверить практически, тем более дать формализованную оценку адаптивной ценности.

Л.И. Рековец (1985), изучавший позднплейстоценовую микротериофауну Восточной Европы, основываясь на сходстве с морфотипами других видов полевок, выделил шесть групп морфотипов для степной пеструшки: транзиенский, лагурский, арвало-грегалоидный, грегалоидный, арвалоидный и питимисный. Такая позиция сильно ограничивает возможности описания изменчивости и предопределяет ее трактовку в том или

ином направлении на основании чисто внешнего сходства.

Целью данной работы является анализ и сопоставление морфотипической изменчивости современной и ископаемой выборки степной пеструшки.

Изучена морфотипическая изменчивость современной выборки степной пеструшки из Северной Хакасии, материал по которой собран летом 2001 г., а также ископаемой выборки с Горного Алтая (Деревянко и др., 1996, 1998) с помощью авторской методики морфотипического анализа.

Методика классификации морфотипов, подробно опубликованная ранее (Поздняков, 1993), является развитием аналогичных методик, используемых другими исследователями (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Круковер, 1989). Выделение различных вариантов жевательной поверхности основано на особенностях геометрической характеристики ее рисунка. В целом на рисунке выделяются три части: задняя непарная петля, 3–5 замкнутых треугольников и передняя непарная петля. Классификация производится фактически по двум параметрам — по количеству замкнутых петель и складчатости передней непарной петли в случае первого нижнего коренного зуба ( $M_1$ ) или количеству выступающих углов с лабиальной и лингвальной сторон талонуса третьего верхнего коренного зуба ( $M^3$ ).

Количество замкнутых петель определяется числом замкнутых дентиновых полей и обозначается буквами. В случае  $M_1$ : четыре замкнутых треугольника — К, пять — М, шесть — Т, пятимисный вариант (со слитыми четвертым и пятым треугольниками) — Р, вариант maskii (со слитыми шестым и седьмым треугольниками) — Ма. В случае  $M^3$ : три замкнутых треугольника — В, четыре — С, вариант со слитыми четвертым и пятым треугольниками — Е. Слияние первых трех треугольников, встречающееся в некоторых случаях (треугольники  $M^3$  нумеруются римскими цифрами, начиная от передней непарной петли), обозначается следующим образом: (I—II), (II—III) — и ставится после обозначения морфотипа, например, 1В1 и 1В1 (II—III). 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.

Оценка сложности морфотипа производилась на том основании, что при минимальной трансформации геометрической формы показатели сложности морфотипов различались на единицу. Исходя из этого каждой букве из обозначения морфотипа было поставлено в соответствие число: К — 18, Р — 20, М — 21, Т — 24, Ма — 26, В — 10, С — 12, Е — 13. Сложность морфотипа вычисляли путем суммирования этого числа с числами, обозначающими сложность строения лингвальной и лабиальной сторон зубов. Например, сложности следующих морфотипов выражаются такими числами: 3М3 — 27, 4М3 — 28, 1В1 — 12, 2В1 — 13 и т.д. При элементарном усложнении морфотипа (Поздняков, 1995) число, выражающее его сложность, изменяется на единицу. Например, морфотип 4М3 отличается от морфотипа 3М3 наличием второго зубца на лабиальной стороне передней непарной петли, 3М3 от 3К5 — замкнутым треугольником с лингвальной стороны параконида.

Изменчивость выборки в первую очередь может быть охарактеризована общим количеством различных морфотипов и их частотой. В этом случае для характеристики изменчивости можно использовать информационные индексы. В настоящей работе использован индекс разнообразия Симпсона. Значимость различий в частотах морфотипов оценивали с помощью F-критерия (Зайцев, 1991).

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

позволяет говорить о симметричных и асимметричных парах (или сочетаниях) морфотипов, а также о симметрии и асимметрии в проявлении морфотипической изменчивости. Уровень флуктуирующей асимметрии вычисляли как среднее значение модуля разницы показателя сложности правой и левой сторон, что соответствует индексу FA1 (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Уровень направленной асимметрии (DA) вычисляли как разницу средних значений показателя сложности правой и левой сторон; это единственный показатель асимметрии, который можно применять как для современных, так и для ископаемых выборок.

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

Для современной степной пеструшки из Северной Хакасии в случае  $M_1$  ( $n = 185$ ) выявлено в целом 12 морфотипов, с левой стороны зафиксировано 10 морфотипов, с правой — 8 (табл. 1). Только четыре морфотипа было отмечено более чем по одному разу с каждой стороны. Различия частот этих морфотипов на правой и левой сторонах оказались незначимыми (значения F-критерия от 0,01 до 0,18).

Таблица 1

Частоты морфотипов  $M_1$  в современной (Хакасия) и ископаемой (Горный Алтай) выборках степной пеструшки с левой и правой сторон

Морфотип	Хакасия		Горный Алтай	
	левый	правый	левый	правый
3К5	—	0,54	—	—
4К5	0,54	—	—	—
3Р3	0,54	0,54	—	—
3Р4	—	0,54	—	—
4Р3	0,54	0,54	—	—
4Р4	—	—	0,59	—
2М4	—	—	—	0,30
3М1	0,54	—	—	—
3М3	37,84	36,76	22,35	18,40
3М4	5,95	7,03	16,18	25,22
4М3	34,59	34,05	17,06	14,54
4М4	18,38	20,00	42,64	40,05
5М5	0,54	—	—	—
1Т3	—	—	—	0,30
1Т4	—	—	0,88	0,59
2Т4	—	—	—	0,30
1Ма1	0,54	—	0,30	—
1Ма2	—	—	—	0,30

Обнаружено 25 различных вариантов сочетаний морфотипов, из которых только пять оказались симметричными. Количество особей с асимметричными парами морфотипов  $M_1$  составило 30,3%. Сходные результаты, несмотря на иную методику классификации морфотипов и небольшой объем выборок, получены А.Г. Малеевой (1982). В изученных ею выборках количество особей, асимметричных по морфотипам  $M_1$ , находилось в пределах от 10,7 до 26,9%.

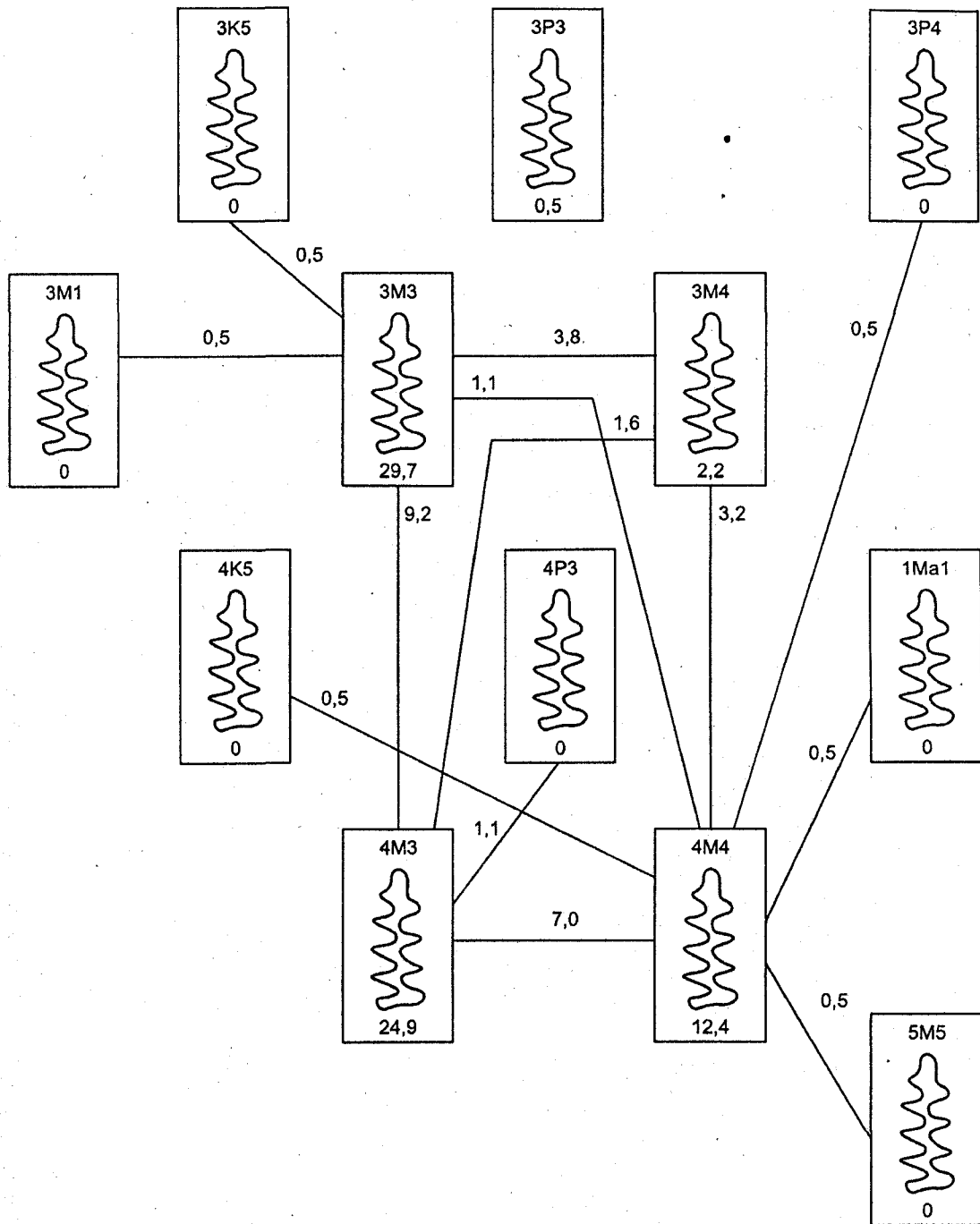


Рис. 1. Структура морфотипической изменчивости  $M_1$  степной пеструшки.

Над рисунком морфотипа приведено его обозначение, под рисунком морфотипа указана доля симметричных особей (%) с таким морфотипом. Соединены морфотипы, встретившиеся в асимметричных парах; доля асимметричных особей (%) приведена над линией, соединяющей морфотипы

Анализ сочетаемости морфотипов левой и правой сторон показал, что почти все морфотипы связаны друг с другом сетью асимметричных пар (рис. 1). Основу схемы задают четыре морфотипа, а наибольшее число морфотипов, встретившихся единично, оказалось связанным с наиболее сложным морфотипом из этой четверки.

Для современной выборки степной пеструшки из Северной Хакасии в случае  $M^3$  ( $n = 189$ ) выявлено в целом 10 морфотипов, с левой стороны за-

фиксированы все 10 морфотипов, с правой — 8 (табл. 2). Пять морфотипов было отмечено более чем по два раза с каждой стороны. Различия частот этих морфотипов на правой и левой сторонах оказались незначимыми (значения F-критерия от 0,08 до 2,80).

Обнаружено 25 различных вариантов сочетаний морфотипов  $M^3$ , из которых 8 пар оказались симметричными. Число особей с асимметричными парами морфотипов  $M^3$  составило 25,4%.

По другим данным, доля особей степной пеструшки, асимметричных по морфотипам  $M^3$ , составляет 8,7—34,6% (Малеева, 1982).

Как и в случае  $M_1$ , в основе структуры изменчивости лежат четыре морфотипа, а большинство редких морфотипов связано с преобладающим по частоте морфотипом (рис. 2).

Сравнение морфотипической изменчивости современной выборки степной пеструшки из Северной Хакасии с изменчивостью выборки этого вида из верхнего плейстоцена (Усть-Канский р-н Горного Алтая) показало следующее. В ископаемой выборке в случае  $M_1$  (левых зубов 340, правых — 337 экз.) выявлено 11 морфотипов, из них в значительном количестве представлены те же четыре морфотипа, что и в современной выборке; остальные морфотипы встретились не более трех раз (табл. 1). В одном случае (морфотип 3M4) выявились значительные различия между частотами левых и правых морфотипов ( $F = 8,53$ ;  $P < 0,01$ ). Различия между современной и ископаемой выборками заключается в соотношении частот данных четырех морфотипов. Следует также отметить, что у трех из четырех преобладающих по частоте морфотипов проявляется одинаковая направленность в разнице частот левой и правой сторон как в современной, так и в ископаемой выборке (табл. 1).

В случае  $M^3$  (левых зубов 127, правых — 118 экз.) в ископаемой выборке выявлено 9 морфотипов, из них 5 встречены единично, а 4 — в значительном количестве (табл. 2). Различия между частотами этих четырех морфотипов левой и правой сторон незначимы (значения  $F$ -критерия от 0,22 до 1,88). В случае изменчивости  $M^3$  больше различий между современной и ископаемой выборками как по составу, так и по частотам морфотипов (табл. 2).

Сравнение параметров, характеризующих изменчивость в целом, показывает, что разнообразие современной выборки степной пеструшки из Северной Хакасии ниже, чем ископаемой, как в случае  $M_1$ , так и в случае  $M^3$ . Эти различия отража-

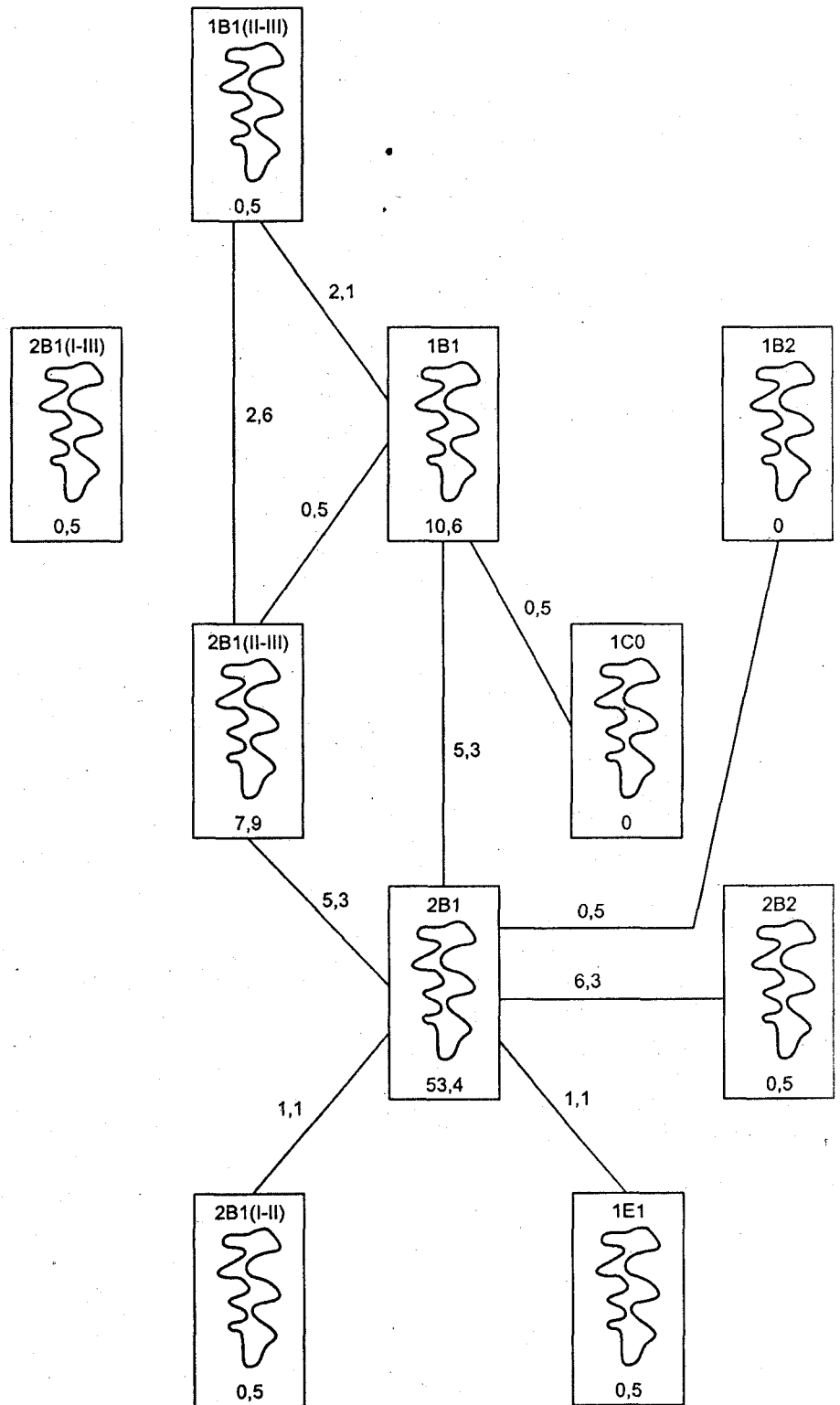


Рис. 2. Структура морфотипической изменчивости  $M^3$  степной пеструшки.

Пояснения на рис. 1

ет индекс разнообразия Симпсона (табл. 3). Ископаемая выборка более сложная. При сравнении с полевкой-экономкой *Microtus oeconomus* Pallas, наиболее изученной в этом отношении, выясняется, что у большинства выборок этого вида более сложной является правая сторона как в случае  $M_1$ , так и в случае  $M^3$  (Поздняков, 2004). У степной

Таблица 2

Частоты морфотипов  $M^3$  в современной (Хакасия) и ископаемой (Горный Алтай) выборках степной пеструшки с левой и правой сторон

Морфотип	Хакасия		Горный Алтай	
	левый	правый	левый	правый
2B1 (I—III)	0,53	0,53	—	—
2B1 (I—II)	1,06	1,06	—	—
2B2 (I—II)	—	—	0,79	—
1B1 (II—III)	2,65	3,17	—	—
1B2 (II—III)	—	—	0,79	—
2B1 (II—III)	11,11	13,23	—	—
0B2	—	—	0,79	—
1B1	15,34	14,29	38,58	41,52
1B2	0,53	—	5,51	10,17
2B1	61,90	64,54	32,28	28,81
2B2	5,29	2,12	21,26	17,80
1C0	0,53	—	—	—
0E0	—	—	—	0,85
1E1	1,06	1,06	—	0,85

пеструшки в случае  $M_1$  более сложной является правая сторона, а в случае  $M^3$  — левая, причем эти соотношения проявляются как в современной, так и в ископаемой выборке (табл. 3).

Следует также заметить, что на морфотипическую изменчивость оказывает влияние температура внешней среды, причем в более холодных условиях выше частота более сложных морфотипов (Поздняков, 2003). Исходя из этих данных большую сложность ископаемой выборки степной пеструшки можно объяснить более холодными климатическими условиями плейстоцена по сравнению с современными.

Величина показателя флуктуирующей асимметрии степной пеструшки сопоставима с аналогичными данными для полевки-экономки, у которой этот показатель находится в пределах от 0,19 до 0,50 (Поздняков, 2004). Интересно, что величина и знак направленной асимметрии современной и ископаемой выборки степной пеструшки близки (табл. 3).

Итак, проделанный анализ морфотипической изменчивости с учетом аналогичных исследований

Таблица 3

Общая характеристика морфотипической изменчивости степной пеструшки

Параметр	Хакасия				Горный Алтай			
	$M_1$		$M^3$		$M_1$		$M^3$	
	левый	правый	левый	правый	левый	правый	левый	правый
D	3,330	3,377	2,365	2,192	3,482	3,582	3,317	3,360
R	27,784	27,800	12,735	12,683	28,212	28,228	12,811	12,780
$\sigma^2_R$	0,649	0,585	0,430	0,399	0,616	0,558	0,583	0,584
DA	0,016		-0,053		0,016		-0,031	
$\sigma^2_{DA}$	0,386		0,274					
FA	0,319		0,254					
$\sigma^2_{FA}$	0,284		0,212					

Обозначения: D — индекс разнообразия Симпсона; R — индекс сложности; DA — показатель направленной асимметрии; FA — показатель флуктуирующей асимметрии.

по серым полевым позволяет сделать следующие выводы.

По современным представлениям возникновение билатеральной асимметрии объясняется сбоями в ходе онтогенеза, т.е. эпигенетическими причинами. Так как в изученной выборке степной пеструшки практически все морфотипы оказываются связанными в единую сеть асимметричными парами, то можно сделать вывод, что морфотипическая изменчивость обусловлена именно эпигенетическими причинами.

С точки зрения эпигенетической теории различия между ископаемыми и современными выборками, а также между современными выборками из разных географических районов будут обусловлены различиями в величине факторов, влияющих на морфогенез признаков. Большая роль при этом отводится внешним условиям, в том числе и температуре внешней среды, опосредованно определяющей различные морфологические характеристики полевок (Ковалева, Фалеев, 1994; Поздняков, 2003).

Поэтому в плане изучения истории степной пеструшки необходимо применить детальный анализ морфотипической изменчивости с обязательным использованием количественных методов и в связи с оценкой влияния внешних факторов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М., 1980.

Васильева И.А. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности  $M^3$  у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. 1978. Вып. 5 (7). С. 96—101.

Громов И.М. Материалы по истории фауны грызунов нижнего Урала и Северного Прикаспия // Тр. ЗИН. Т. 22. М.; Л., 1957. С. 192—245.

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.

Деревянко А.П., Маркин С.В., Дунал Т.А., Ефремов С.А., Поздняков А.А. Исследование плейстоценовых осадков в пещере Каминная в 1995—1996 гг. // Новейшие археологические и этнографические открытия в Сибири. Новосибирск, 1996. С. 64—66.

Деревянко А.П., Глинский С.В., Дергачева М.И., Дунал Т.А., Ефремов С.А., Зенин А.Н., Кривошапкин А.И., Ку-

ликов О.А., Малаева Е.М., Маркин С.В., Николаев С.В., Нохрина Т.И., Петрин В.Т., Поздняков А.А., Попова С.М., Рыбин Е.П., Симонов Ю.Г., Феденева И.Н., Чевалков Л.М., Шуньков М.В. Проблемы палеоэкологии, геологии и археологии палеолита Алтая. Новосибирск, 1998.

Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М., 1991. 184 с.

Ковалева В.Ю., Фалеев В.И. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Cricetidae) в различных температурных условиях среды // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 9. С. 139—145.

Круковер А.А. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. Новосибирск, 1989. 38 с. (Препр. ИГиГ СО АН СССР. № 12.)

Малеева А.Г. Сравнение морфотипической изменчивости зубов *Arvicola terrestris* L. и *Lagurus lagurus* Pall. (Rodentia, Microtinae) // Фауна Урала и Европейского Севера. Сб. 4. Свердловск, 1975. С. 42—49.

Малеева А.Г. 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. 1982. Т. 115. С. 23—37.

Малеева А.Г., Воробьева Т.Д. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск, 1973. С. 49—66.

Малеева А.Н., Нордстрем Е.А. О морфотипической изменчивости зубов степной пеструшки (*Lagurus lagurus*

Pall.) // Фауна Урала и Европейского Севера. Сб. 2. Свердловск, 1974. С. 107—116.

Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы "maximowiczi" (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 11. С. 114—125.

Поздняков А.А. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus s. lato*, Rodentia) // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. № 2. С. 172—178.

Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость серых полевок (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды // Усп. совр. биол. 2003. Т. 123. № 2. С. 187—194.

Поздняков А.А. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Там же. 2004. Т. 124. № 4. С. 371—377.

Рековец Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев, 1985. 168 с.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М., 1986. 144 с.

Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. Kluwer; Dordrecht, 1994. P. 335—364.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. Vol. 17. P. 391—421.

Институт систематики и экологии  
животных СО РАН,  
630091, Новосибирск  
mammal@eco.nsc.ru

Красноярский госуниверситет,  
660041, Красноярск

## THE ANALYSIS OF MORPHOTYPIC VARIABILITY OF *LAGURUS LAGURUS* PALLAS

A.A. Pozdnyakov, M.M. Senotrusova

### Summary

The analysis of morphotypic variability of the recent and the fossil samples of *Lagurus lagurus* Pallas with the help of the author's technique of the morphotypic analysis has shown that in case  $M_1$  18 morphotypes are revealed on the whole, from them only 4 ones are in a significant amount. Distinctions between recent and fossil samples are shown by frequencies of these four morphotypes only. In case  $M^3$  14 morphotypes are revealed on the whole, from them 5 ones are in a significant amount. Distinction of frequencies of morphotypes on the right and left sides are appeared significant for the one morphotype  $M_1$  of fossil sample only. The diversity of recent sample of *L. lagurus* is lower, than mineral, both in case  $M_1$ , and in case  $M^3$ . The fossil sample is more complex in comparison with recent, that it is possible to explain colder climatic conditions of Pleistocene in comparison with modern. 25 various variants of combinations of morphotypes both in case  $M_1$ , and in case  $M^3$  are revealed. The frequency of individuals with asymmetric pairs morphotypes  $M_1$  has made 30,3%,  $M^3$  — 25,4%. The analysis of compatibility of morphotypes on the left and right sides shown, that almost all morphotypes are connected with each other by a network of asymmetric pairs. As occurrence bilateral asymmetry is explained by errors in ontogenesis it is possible to draw a conclusion, that morphotypic variability of *L. lagurus* is caused by the epigenetic reasons.