

УДК 574/577

СТРУКТУРА МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ (НА ПРИМЕРЕ МОРФОТИПОВ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ПЕРВОГО НИЖНЕГО КОРЕННОГО ЗУБА СЕРЫХ ПОЛЕВОК)

© 2011 г. А. А. Поздняков

Институт систематики и экологии животных СО РАН

630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

e-mail: pozdnyakov@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 08.11.2010 г.

Проанализирована структура морфотипической изменчивости первого нижнего коренного зуба двенадцати видов серых полевок. Выявлено сходство структур изменчивости, заключающееся в наличии двух-трех гомологических рядов из трех морфотипов в каждом. Обнаружена ограниченность спектра изменчивости, которая обусловлена конструктивными особенностями моляров, причем разные направления усложнения жевательной поверхности имеют таксономический вес на подродовом или видовом уровне.

В последнее время интенсифицируется исследование морфологического разнообразия (Ciampaglio et al., 2001; Marko, Jackson, 2001; Lofgren et al., 2003; Holliday, Steppan, 2004; McClain et al., 2004; Chakrabarty, 2005; Collar et al., 2005; McClain, 2005; Stevens et al., 2006; Erwin, 2007; Моуне, Неиге, 2007), причем особый интерес в плане изучения структуры представляет анализ распределения модальностей отдельного признака или комплекса признаков в рамках определенного таксона. Такое распределение обозначается термином *морфопространство* и представляет собой пространство морфологических состояний таксона (Гродницкий, 2002). В таксономическом и эволюционном отношении интерес представляет выявление характера упорядоченности морфопространства, которую проще установить путем исследования изменчивости одного признака.

Для разных видов полевок установлено наличие сходных вариантов жевательной поверхности коренных зубов (Ангерманн, 1973). Это явление трактуется с позиции закона гомологических рядов (Вавилов, 1920). Так как спектр морфотипической изменчивости разных видов полевок полностью не совпадает, т.е. образно говоря, гомологические ряды оказываются разной длины, то возникает проблема объяснения различия спектров изменчивости. В рамках закона гомологических рядов делается отсылка на различие условий формирования данных видов, а в практическом отношении стремления направ-

лены на поиск отсутствующих вариантов или комбинаций. Однако эту проблему можно сформулировать двояко.

В соответствии с первой моделью полнота проявления изменчивости зависит от случайных причин (Pie, Weitz, 2005). Таким образом, полного проявления гомологических рядов следует ожидать либо при длительности времени, отпущенного на реализацию разнообразия, либо при разнообразии условий среды. Установить это можно на достаточно большом объеме выборки, собранной либо на одном месте в течение большого промежутка времени, либо в разных географических регионах. Соответственно следует предположить наличие положительной корреляции между объемом выборки и количеством зафиксированных вариантов, что будет свидетельствовать в пользу данной модели. В случае морфотипической изменчивости при значительных объемах выборки следует ожидать полного проявления гомологических рядов и соответственно совпадения гомологической изменчивости близких видов.

В соответствии со второй моделью предполагается, что полный спектр изменчивости данного вида может быть выявлен полностью даже при небольшом объеме выборки, а отсутствие каких-либо вариантов объясняется наличием факторов, ограничивающих вариабельность (Гродницкий, 2002; Tyszka, 2006), что обуславливает невозможность совпадения спектра изменчивости близких видов. Надо заметить, что возможность наличия

ограничивающих факторов была сформулирована в виде принципа запрета на существование отдельных вариантов или комбинаций некоторых вариантов, связанного с несовместимостью признаков (Заварзин, 1974). В случае жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба анализируется совокупность состояний одного признака в рамках видовой изменчивости. Функциональное значение жевательной поверхности заключается в перетирании пищи, причем совокупность эмалевых гребней представляет очень эффективный механизм (Воронцов, 1967, 1982; Абрамсон, 1986; Держинский, 2005). Однако в данном случае проблема заключается не в функциональном значении самого жевательного аппарата в целом, а в сравнительной эффективности разных вариантов жевательной поверхности, у которых есть небольшие различия в суммарной длине режущей поверхности. Имеются разные взгляды на объяснение повышенной изменчивости некоторых коренных зубов мышевидных грызунов. В частности, в отношении третьего верхнего коренного зуба считается, что повышенная изменчивость связана с пониженной функциональной нагрузкой (Воронцов, 1982), хотя у копытных леммингов повышенной изменчивостью характеризуется второй верхний коренной зуб. По другой версии предполагается примерно одинаковая нагрузка для всех коренных зубов полевок, так как считается, что уменьшение функциональной нагрузки должно вести к редукции соответствующих отделов коренных зубов, чего в действительности не наблюдается (Котляров, 1987). Вполне очевидно, что если бы незначительные различия в длине режущей поверхности имели существенное функциональное значение, то следовало бы ожидать наличия форм с примерно одинаковой формой жевательной поверхности при сходстве механических параметров потребляемых кормов. Тогда как в действительности имеются как виды полевок со значительно различающейся жевательной поверхностью, так и в рамках отдельного вида встречаются значительно различающиеся варианты. Поэтому факторы, ограничивающие морфотипическую изменчивость, должны быть не функциональной, а иной природы.

Скорее всего полнота гомологических рядов зависит как от случайных причин, так и от наличия возможных факторов, ограничивающих спектр изменчивости. В данной работе сделана попытка оценить относительный вклад этих двух составляющих путем анализа структуры внутренней упорядоченности морфотипической изменчивости серых полевок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследован материал по морфотипической изменчивости двенадцати видов серых полевок *Microtus* Schrank из Сибирского зоологического музея, Зоологического музея Московского университета и Зоологического института РАН, совокупная выборка по каждому из которых превышала 100 экз. (табл. 1).

Жевательная поверхность коренных зубов полевок является плоской и легко может быть описана с геометрических позиций. Структурно на ней можно выделить замкнутые дентиновые поля – участки жевательной поверхности, ограниченные заместительным (репаративным) дентином: “...репаративный дентин как бы пломбирует пульпу зуба при стирании его, и поэтому замкнутое дентиновое пространство указывает на то, что участок пульпы в этом месте на протяжении всей высоты постоянно растущего гипсодонтного зуба изолирован от остальной пульпы” (Голенищев, 1982, с. 79). Большая часть таких замкнутых полей имеет овальную или треугольную форму, но передняя непарная петля (ПНП) первого нижнего коренного зуба (M_1) имеет сложную форму. В наиболее продвинутых способах упорядочивания морфотипической изменчивости учитывали два признака: количество замкнутых полей и складчатость (количество выступающих или входящих углов). Очевидно, что в системе из двух признаков наиболее естественна комбинативная классификация, изображаемая в форме таблицы (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980). Комбинативный способ для описания изменчивости передней непарной петли M_1 был использован А.А. Круковером (1989). Такая методика удобна для анализа изменчивости отдельной выборки. Она дает возможность прогноза, так как в построенных таблицах остаются незаполненные ячейки, однако крайне затрудняет сравнение изменчивости разных выборок и без специальных комбинаторных преобразований не дает возможности провести статистический анализ.

Такая существенная переработка способа описания изменчивости рисунка жевательной поверхности полевок была проделана мной (Поздняков, 1993). Основные моменты принятой методики классификации морфотипов заключаются в следующем. Каждый морфотип получает буквенно-цифровое обозначение (это вызвано чисто техническими причинами, так как одно только цифровое обозначение гораздо труднее воспринимается), причем морфотипы можно классифицировать на разных уровнях детализации. На первом уровне морфотипы распределяются в классы

по количеству замкнутых треугольников, классы обозначаются буквами. Для M_1 : с тремя треугольниками – Н, четырьмя – К, пятью – М, шестью – Т, питимисный вариант (со слитым четвертым и пятым треугольниками) – Р, вариант “maskii” (со слитыми шестым и седьмым треугольниками) – Ма. На следующем уровне рассматривается строение передней непарной петли M_1 , лабиальная и лингвальная стороны которой обозначаются цифрами слева и справа от буквы соответственно степени сложности (рис. 1). В этом случае мы получаем трехмерную основу для классификации морфотипов, в качестве направлений усложнения формы в которой можно рассматривать: 1) увеличение количества замкнутых полей, 2) сложность строения лабиальной стороны ПНП и 3) сложность строения лингвальной стороны ПНП.

Схемы, отражающие структуру морфотипической изменчивости, построены в результате анализа сочетаемости морфотипов на левой и правой сторонах (Ковалева и др., 2002). В основу схем положены морфогенетические связи между вариантами в пределах одного класса замкнутых полей. По горизонтали отображается усложнение лингвальной стороны ПНП таким образом, что морфотип, расположенный правее, является более сложным, а по вертикали – усложнение лабиальной стороны ПНП таким образом, что морфотип, расположенный ниже, является более сложным. На схемах длина связей минимизирована, поэтому некоторые морфотипы оказались не на “своем месте”, хотя при обнаружении асимметричных сочетаний с “нужными” морфотипами их местоположение можно было бы изменить. Так как на рисунках количественные данные приводятся в процентах, то в табл. 1 приведено абсолютное количество проанализированного материала. Положение морфотипов, не имеющих асимметричных сочетаний с морфотипами, задающими основу схемы, невозможно определить, поэтому на схемах они не показаны. Доля таких морфотипов не превышает 3.4% (табл. 1).

Величину связи между разными параметрами оценивали с помощью непараметрического коэффициента ранговой корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показывает анализ структур морфотипической изменчивости серых полевков, для части видов (восточная *M. fortis* Buchner, 1889; пашенная *M. agrestis* Linnaeus, 1761; узкочерепная *M. gregalis* Pallas, 1779; северосибирская *M. hyperboreus* Vinogradov, 1933; полевки и полев-

Таблица 1. Характеристика изменчивости M_1 серых полевков

Вид	n	N_m	N_s	P_{as}	P_{ex}
<i>M. juldaschi</i>	129	14	22	25.2	2.3
<i>M. paradoxus</i>	119	8	11	26.9	3.4
<i>M. arvalis</i>	228	11	28	17.1	0.4
<i>M. agrestis</i>	230	13	27	20.9	1.3
<i>M. oeconomus</i>	2572	18	72	27.9	0
<i>M. mongolicus</i>	216	16	57	41.2	0
<i>M. fortis</i>	490	10	28	26.7	0.2
<i>M. maximowiczii</i>	600	26	98	36.0	0
<i>M. mujanensis</i>	151	17	35	36.4	0
<i>M. middendorfi</i>	320	13	35	25.9	0
<i>M. hyperboreus</i>	123	10	18	24.4	2.4
<i>M. gregalis</i>	415	15	40	23.4	0.7

Примечание. n – величина выборки; N_m – количество выявленных морфотипов; N_s – количество выявленных пар морфотипов; P_{as} – показатель асимметрии, %; P_{ex} – доля особей, исключенных из анализа, %.

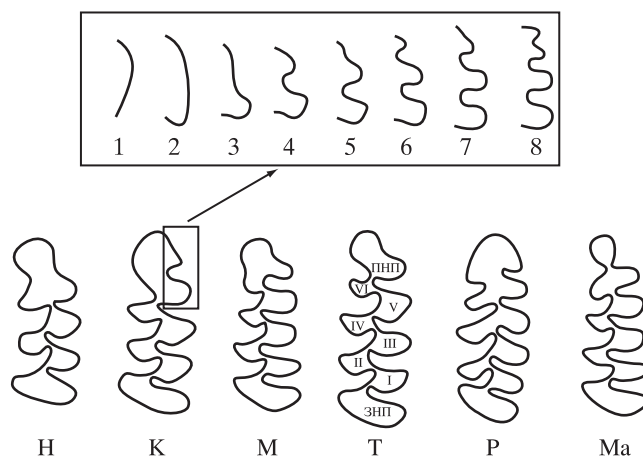


Рис. 1. Схема классификации морфотипов M_1 . В рамке показаны варианты строения передней непарной петли. ПНП – передняя непарная петля, ЗНП – задняя непарная петля, I–VI – замкнутые треугольники. Остальные пояснения в тексте.

ка Миддендорфа *M. middendorfi* Poljakov, 1881) вычленяются лингвальные гомологические ряды, в которых каждый следующий член ряда имеет более сложное строение лингвальной стороны зуба. Так, основу схемы, отражающей структуру морфотипической изменчивости узкочерепной полевки (рис. 2), задают два ряда морфотипов ($2M_3 - 2M_4 - 2M_5$ и $3M_3 - 3M_4 - 3M_5$), отличающиеся друг от друга наличием/отсутствием антиклинали на лабиальной стороне ПНП, а каждый последующий член ряда характеризуется нарастающим усложнением лингвальной стороны ПНП. Остальные морфотипы класса М ($1M_3$,

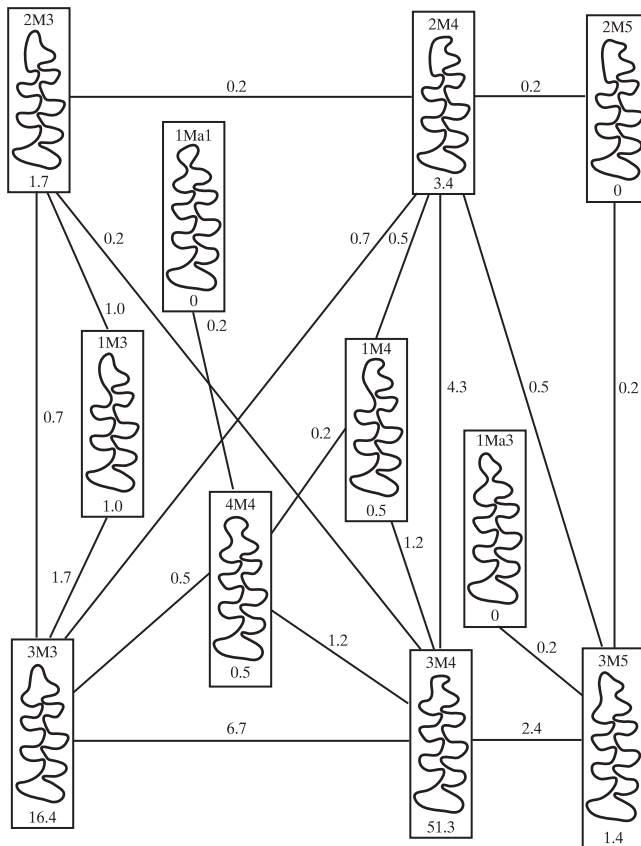


Рис. 2. Структура морфотипической изменчивости узкочерепной полевки. На рис. 2–6 числа под изображением морфотипа в рамке показывают долю особей с симметричным сочетанием данного морфотипа на левой и правой сторонах, числа над линиями, соединяющими разные морфотипы, показывают долю особей с асимметричными сочетаниями данных морфотипов.

1M4 и 4M4) образуют асимметричные сочетания, фактически формирующие переходы между морфотипами указанных гомологических рядов. Морфотипы класса Ma образуют единичные асимметричные сочетания с морфотипами класса M. Все морфотипы расположены в одной плоскости. Основу структуры морфотипической изменчивости большой полевки (Поздняков, 2007, рис. 3) формируют те же самые гомологические ряды, что и узкочерепной полевки.

Основу схемы, отражающей структуру морфотипической изменчивости пашенной полевки, задают два ряда морфотипов (3M3 – 3M4 – 3M5 и 4M3 – 4M4 – 4M5), отличающиеся друг от друга наличием/отсутствием синклинали на лабиальной стороне ПНП. При сравнении с узкочерепной полевкой, можно отметить, что у этих двух видов имеется общий гомологический ряд морфотипов (3M3 – 3M4 – 3M5). Второй ряд у узкочерепной полевки представлен более простой серией

(2M3 – 2M4 – 2M5), тогда как у пашенной полевки – более сложной (4M3 – 4M4 – 4M5). Морфотипы класса T, образующиеся из морфотипов класса M путем замыкания нижнего лабиального зубца ПНП, отмечены по 1–2 раза в асимметричных сочетаниях с морфотипами, образующими основу схемы.

В случае полевки Миддендорфа (рис. 3) в качестве основы структуры морфотипической изменчивости M_1 можно рассматривать либо лингвальные гомологические ряды (3M3 – 3M4 – 3M5 и 4M3 – 4M4 – 4M5), отличающиеся друг от друга наличием/отсутствием синклинали на лабиальной стороне ПНП, а каждый последующий член ряда характеризуется нарастающим усложнением лингвальной стороны ПНП, либо лабиальные гомологические ряды (2M3 – 3M3 – 4M3 и 2M4 – 3M4 – 4M4 – 5M4), отличающиеся друг от друга наличием/отсутствием синклинали на лингвальной стороне ПНП, а каждый последующий член ряда характеризуется нарастающим усложнением лабиальной стороны ПНП. Первый лингвальный гомологический ряд (3M3 – 3M4 – 3M5) представляют 69.5% особей (считая особей с асимметричными сочетаниями данных морфотипов); второй лингвальный ряд (4M3 – 4M4 – 4M5) представляют 13.7% особей. Таким образом, если рассматривать лингвальные гомологические ряды в качестве основы схемы, то в целом они охватывают 83.2% особей. Лабиальные гомологические ряды представлены 22.7% (2M3 – 3M3 – 4M3) и 54.7% (2M4 – 3M4 – 4M4 – 5M4) особей, в целом 77.4% особей. Разница между представленностью особей в лингвальных и лабиальных рядах невелика, поэтому можно принять, что в случае полевки Миддендорфа в структуре изменчивости не выражено преобладание одного из вариантов усложнения ПНП в гомологических рядах. Фактически это означает, что в морфогенезе этого признака приблизительно одинаково вероятно усложнение как лабиальной, так и лингвальной сторон, тогда как у предыдущих трех видов (восточной, пашенной и узкочерепной полевки) более вероятно усложнение лингвальной стороны зуба. Морфотипы класса K (3K5, 3K6, 4K6) образуют асимметричные сочетания с морфотипами класса M. Следует также отметить присутствие морфотипа класса P (4P4), обнаруженного 1 раз в асимметричном сочетании с морфотипом 4K6.

Аналогичную ситуацию можно отметить в случае северосибирской полевки. Так, лингвальные гомологические ряды (3M3 – 3M4 и 4M3 – 4M4) представлены 83.7% особей, а лабиальные (2M3 – 3M3 – 4M3 и 3M4 – 4M4) – 81.2% особей. По

сравнению с предыдущей схемой, отражающей структуру морфогенетических связей M_1 близкого вида, данная схема является обедненной за счет сокращения части морфотипов и исчезновения асимметричных связей между вышеперечисленными основными морфотипами. Так, морфотип 3М5, являющийся членом гомологического ряда (3М3 – 3М4 – 3М5), присутствующего у всех ранее рассмотренных видов, у северосибирской полевки не обнаружен в асимметричном сочетании с другими морфотипами.

В целом структуры изменчивости указанных видов образованы двумя рядами, причем один ряд (3М3 – 3М4 – 3М5) встречается у всех пяти видов. Второй гомологический ряд представлен у восточной и узкочерепной полевки более простыми морфотипами (2М3 – 2М4 – 2М5), а у пашенной, северосибирской и полевки Миддендорфа – более сложными (4М3 – 4М4 – 4М5). Северосибирская полевка характеризуется меньшим диапазоном изменчивости по сравнению с остальными четырьмя видами. Из-за отсутствия конечных членов обоих гомологических рядов и части асимметричных сочетаний структура изменчивости северосибирской полевки больше походит на таковую памирской полевки (Поздняков, 2007, рис. 2).

Для части видов (обыкновенная *M. arvalis* (Pallas, 1979); муйская *M. mujanensis* Orlov et Kowalskaia, 1975; монгольская *M. mongolicus* (Radde, 1861) полевки и полевка Максимовича *M. maximowiczii* Schrenk, 1859) вычленяются лабиальные гомологические ряды, в которых каждый следующий член ряда имеет более сложное строение лабиальной стороны ПНП. Так, основу схемы, отражающей структуру морфотипической изменчивости M_1 муйской полевки (рис. 4), задают два лабиальных гомологических ряда морфотипов (2М3 – 3М3 – 4М3 и 2М4 – 3М4 – 4М4), отражающие усложнение лабиальной стороны зуба. Присутствуют также элементы третьего гомологического ряда (3М5 и 4М5), однако они образуют связи между морфотипами основных гомологических рядов (3М3 и 4М4), так что третий гомологический ряд четко не выражен. Основная часть морфотипов класса К (с четырьмя замкнутыми треугольниками) формирует систему связей между собой (3К5, 3К6, 4К5 и 4К6). Однако асимметричные связи между ними неполные, так что отдельная плоскость, включающая гомологические ряды этого класса морфотипов, оказывается несформированной. Фактически они располагаются в плоскости, образованной морфотипами класса М, и образуют переход между

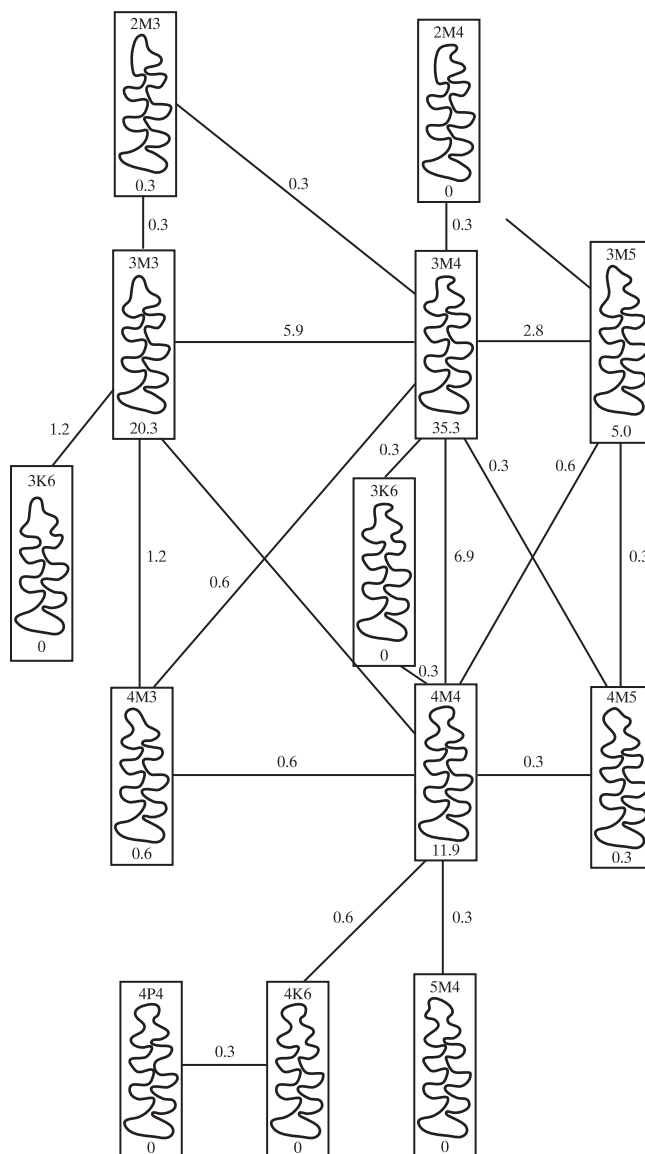


Рис. 3. Структура морфотипической изменчивости полевки Миддендорфа.

морфотипами основных гомологических рядов. Остальные два морфотипа этого класса (2К5 и 3К7) образуют асимметричные связи лишь с морфотипами класса М. Морфотипы класса Т (с шестью замкнутыми треугольниками) присутствуют единично и образуют асимметричные связи с морфотипами класса М.

Основу схемы, отражающей структуру морфотипической изменчивости M_1 монгольской полевки (рис. 5), задают морфотипы класса М, причем четко выражен один гомологический ряд (2М3 – 3М3 – 4М3). Также присутствуют три члена второго ряда (2М4 – 3М4 – 4М4), но из-за отсутствия асимметричных сочетаний между морфотипами 4М4 и 4М3, минимизируя длину связей, морфотип

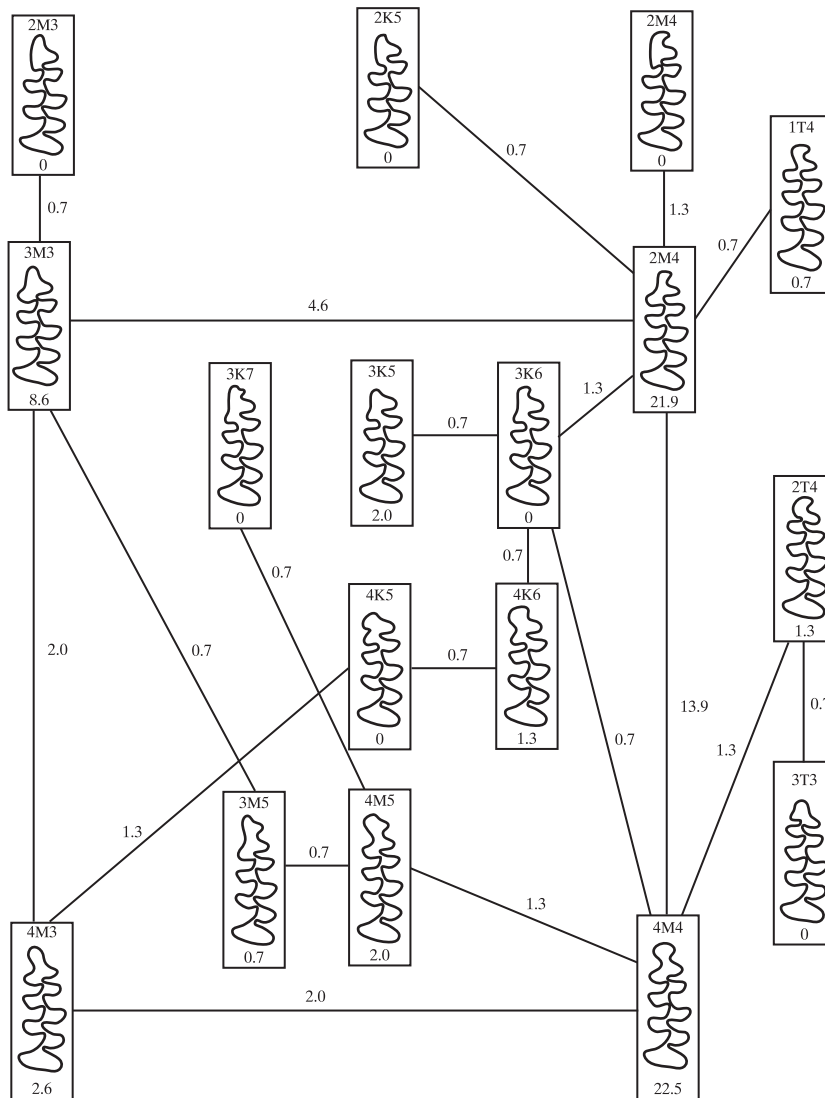


Рис. 4. Структура морфотипической изменчивости муйской полевки.

4M4 пришлось поместить между первыми двумя морфотипами этого ряда. Присутствуют также три морфотипа третьего гомологического ряда (2M5 – 3M5 – 4M5), однако они образуют связи с морфотипами других гомологических рядов, но не между собой. Морфотипы класса М встречаются в симметричном состоянии у 46.8% особей, в асимметричном состоянии – у 20.4% особей, в асимметричном состоянии с морфотипами других классов – у 12.5% особей. Таким образом, в целом морфотипы класса М встречаются у 79.7% особей монгольской полевки. Морфотипы класса К образуют систему переходов между четверкой основных морфотипов (2M3, 3M3, 2M4 и 3M4), причем можно отметить присутствие элементов двух лабиальных гомологических рядов (1K5 – 2K5 – 3K5 и 1K6 – 2K6 – 3K6). Первый член (1K5) более простого гомологического ряда занимает

место не в начале ряда, а между морфотипами 2K5 и 3K5. Начальный член второго гомологического ряда (1K6) формирует переход между морфотипами классов К и М. Морфотипы класса К встречаются в симметричном состоянии у 12% особей, в асимметричном состоянии – у 7.9% особей, в асимметричном состоянии с морфотипами других классов – у 13% особей; в целом они встречаются у 32.9% особей. Таким образом, структура морфотипической изменчивости M_1 монгольской полевки является трехмерной и сформирована двумя плоскостями морфотипов разных классов складчатости, причем высокая доля асимметричных сочетаний основных элементов этих плоскостей (2K5 – 2M3, 3K5 – 3M3, 3K6 – 3M4 и 4K6 – 4M4) демонстрирует легкую трансформируемость их друг в друга.

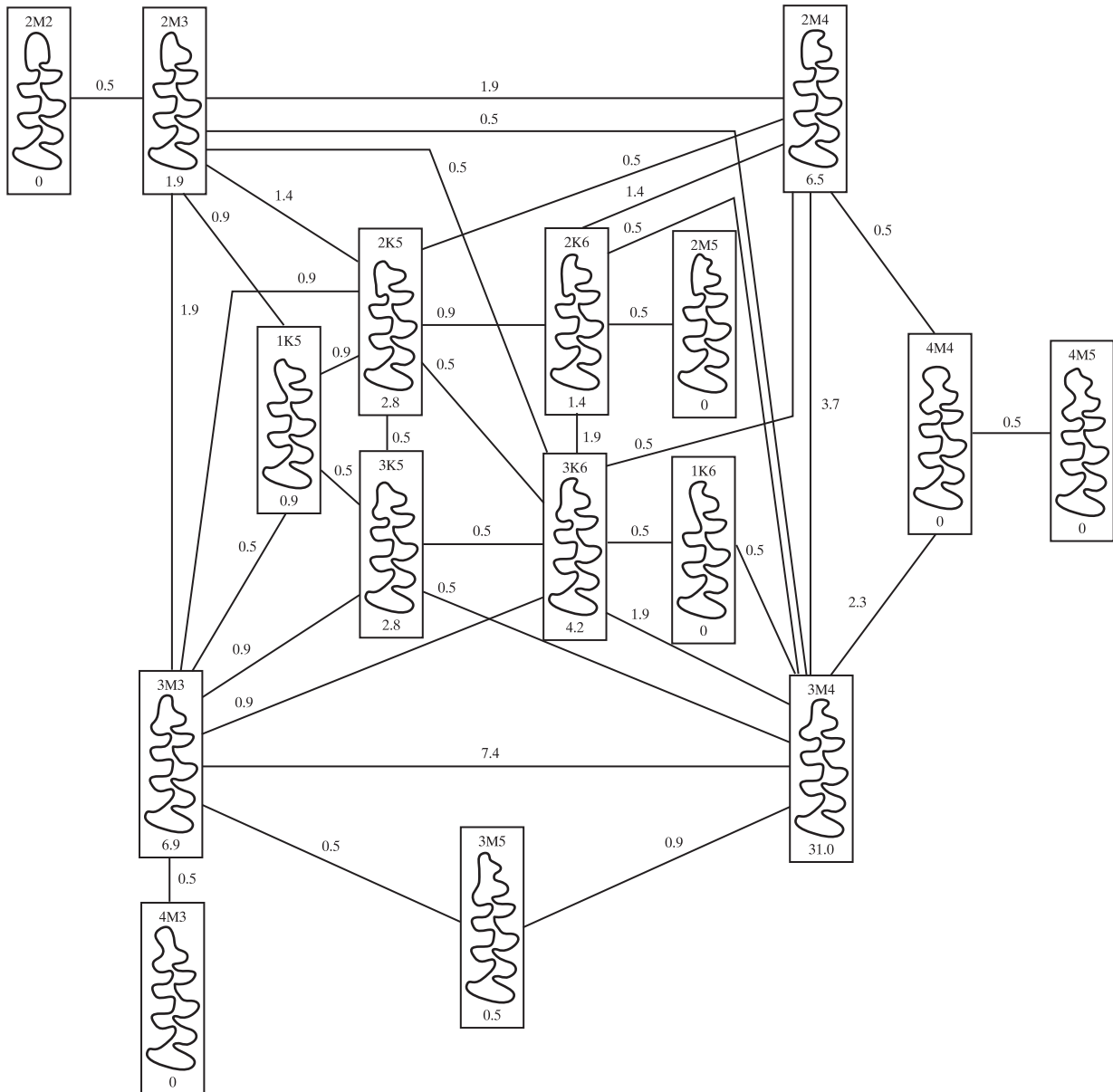


Рис. 5. Структура морфотипической изменчивости монгольской полевки.

Основу схемы, отражающей структуру морфотипической изменчивости M_1 полевки Максимовича (Поздняков, 2007, рис. 4), как и в случае муйской и монгольской полевки, задают два лабиальных гомологических ряда морфотипов (2М3 – 3М3 – 4М3 и 2М4 – 3М4 – 4М4), отражающих усложнение лабиальной стороны ПНП. Как и в случае монгольской полевки, структура морфотипической изменчивости полевки Максимовича сформирована двумя плоскостями морфотипов разных классов складчатости.

Основу схемы, отражающей структуру морфотипической изменчивости M_1 обыкновенной полевки, задают два гомологических ряда мор-

фотипов (3М4 – 4М4 – 5М4 и 3М5 – 4М5 – 5М5). Также имеется морфотип 3М3, который у обыкновенной полевки является единственным элементом лабиального гомологического ряда, который у ранее рассмотренных видов включает также и другие элементы. Остальные морфотипы (1Ма2, 2Ма2, 1Т4) образуют асимметричные связи с преобладающими морфотипами.

В целом структуры изменчивости указанных видов образованы двумя–тремя рядами, причем у трех близких видов (муйская, монгольская полевки и полевка Максимовича) они очень сходны. Основу их составляют два гомологических ряда (2М3 – 3М3 – 4М3 и 2М4 – 3М4 – 4М4) морфо-

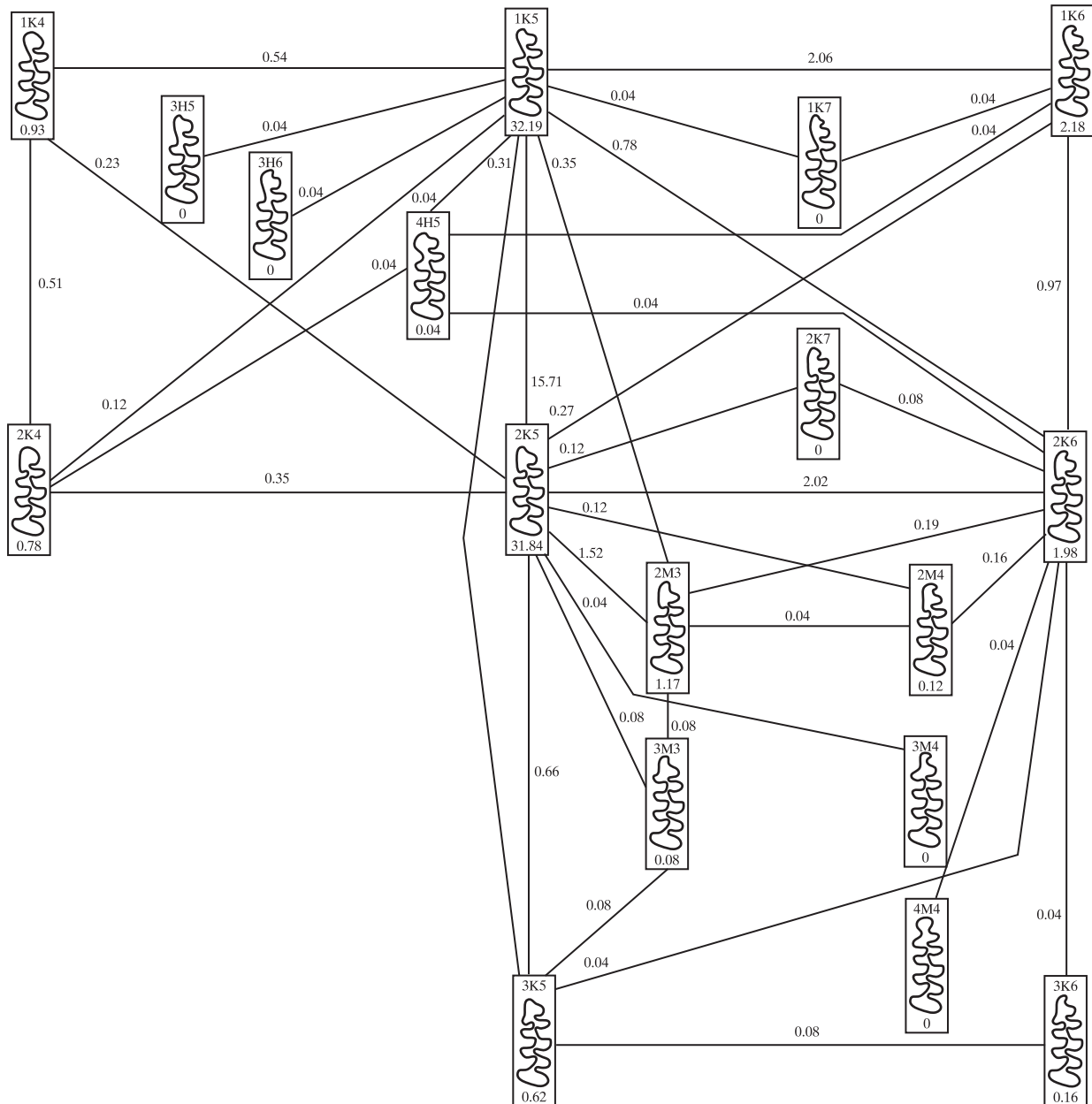


Рис. 6. Структура морфотипической изменчивости полевки-экономки.

типов. Имеется также по два морфотипа третьего гомологического ряда (3M5 – 4M5), но у муйской и монгольской полевки они образуют переходы между первыми двумя гомологическими рядами. Структура изменчивости обыкновенной полевки образована двумя гомологическими рядами более сложных морфотипов (3M4 – 4M4 – 5M4 и 3M5 – 4M5 – 5M5).

В отличие от перечисленных видов, структура изменчивости полевки-экономки *M. oeconomus* (Pallas, 1776) образована морфотипами не класса М, а класса К (рис. 6). Ее основу формируют три

лингвальных гомологических ряда (1K4 – 1K5 – 1K6 – 1K7, 2K4 – 2K5 – 2K6 – 2K7 и 3K5 – 3K6). В пределах ряда каждый последующий член отличается усложнением лингвальной стороны ПНП. Члены разных гомологических рядов, характеризующиеся одинаковым строением лингвальной стороны ПНП, отличаются друг от друга сложностью строения лабиальной стороны ПНП. Конечные члены первых двух гомологических рядов (1K7 и 2K7) при отражении минимизации связей занимают положение не в конце ряда, а между двумя предыдущими морфотипами. Морфотипы класса М присутствуют в небольшом количестве

ве. Два из них (3М4 и 4М4) встречаются только в асимметричном сочетании с морфотипами класса К. Остальные три морфотипа этого класса образуют связи как между собой, так и с морфотипами класса К. Из-за малочисленности морфотипов класса М вторая плоскость выражена очень плохо. Морфотипы класса Н присутствуют также в небольшом количестве. Два из них (3Н5 и 3Н6) встречаются всего по разу в асимметричном сочетании с морфотипом 1К5, а морфотип 4Н5 образует систему переходов между двумя первыми гомологическими рядами.

Структура морфотипической изменчивости M_1 памирской полевки *M. juldaschi* (Severtzov, 1879) образована морфотипами класса Н (Поздняков, 2007, рис. 2), причем на схеме можно выделить два лабиальных гомологических ряда (4Н4 – 5Н4 и 3Н5 – 4Н5 – 5Н5 – 6Н5). Однако морфотип 3Н5 образует асимметричную связь с морфотипом 5Н5, так что последний морфотип фактически формирует ядро схемы; он преобладает по частоте, и большинство других морфотипов связано с ним асимметричными сочетаниями.

Схема, отражающая структуру морфотипической изменчивости M_1 копетдагской полевки *M. paradoxus* Ognev et Neptner, 1928 очень проста из-за небольшого количества морфотипов, и ее, как и в предыдущем случае, следует рассматривать как центральную. Так, доля особей с симметричной парой морфотипов 4М4 превышает 50%; также можно отметить значительные доли особей с симметричной парой морфотипов 3М4 и асимметричным сочетанием 3М4–4М4.

В целом основу структуры изменчивости M_1 большинства изученных видов серых полевок формируют морфотипы одного класса складчатости, представленные чаще всего двумя, реже тремя гомологическими рядами. Лишь у копетдагской полевки из-за небольшого количества морфотипов невозможно выделить гомологические ряды. Морфотипы другого класса складчатости, как правило, образуют систему асимметричных переходов между гомологическими рядами, и при значительной представленности они начинают формировать свои гомологические ряды, которые образуют вторую плоскость, и схема приобретает трехмерный вид, например, у монгольской полевки и полевки Максимовича. Элементы второй плоскости можно отметить также у муйской полевки и полевки-экономки.

Конструктивно коренные зубы серых полевок состоят из призм, расположенных вдоль продольной оси зуба. Такие конструктивные особенности обуславливают усложнение коренных зубов

путем увеличения количества призм, которое осуществляется за счет дифференциации ПНП и дальнейшего замыкания лопастей в отдельные призмы. Существуют два способа замыкания лопастей параконида, причем каждый такой способ характерен для таксонов подродового ранга (Поздняков, 1995).

Во-первых, путем поперечной перетяжки параконида впереди задних лопастей – питимисный способ; в этом случае образуются широко слитые четвертый и пятый треугольники (морфотипы класса Р). Этим способом усложнения параконида характеризуются полевки подродов *Blanfordimys* *Argyropulo*, у которых образуется ПНП простого строения, *Terricola* *Fatio*, с ПНП более сложного строения, а также неарктического подрода *Pedomys* *Baird*. В выборках узкочерепной полевки нами отмечен всего один экземпляр с парой морфотипов 3Р4, тогда как по литературным данным морфотипов класса Р отмечается в разных современных выборках от 1.7 до 7.1% (Большаков и др., 1980). На палеонтологическом материале прослежен достаточно подробный филогенетический ряд, в котором предковым видом узкочерепной полевки является *Microtus hintoni* *Kretzoi* с параконидом питимисного строения (Маркова, 1982; Агаджанян, Ербаева, 1983; Топачевский и др., 1987).

Во-вторых, путем переднезадней перетяжки параконида с обособлением с лабиальной стороны четвертого треугольника – раттицепоидный способ. В этом случае получаются морфотипы класса К. Дальнейшее усложнение происходит путем замыкания пятого треугольника. Этим способом усложнения параконида характеризуются полевки родов *Lasiopodomys* *Lataste* и *Chionomys* *Miller*. Среди серых полевок раттицепоидным способом усложнения параконида характеризуются полевки подродов *Pallasiiinus* *Kretzoi*, *Alexandromys* *Ognev*, *Chilotus* *Baird*, *Volemys* *Zagorodnyuk*.

При случайной фиксации варианта усложнения M_1 следовало бы ожидать примерно равного распределения подродов с разными способами усложнения параконида, однако раттицепоидный способ характерен преимущественно для подродов с азиатским распространением. Полученная картина согласуется с реконструкцией филогенетических связей полевоцых, полученной на основе молекулярных данных (Jaarola et al., 2004; Robovský et al., 2008; Bannikova et al., 2010), поэтому вполне возможно, что сходство подродов палеарктических серых полевок по способу усложнения параконида отражает общность их происхождения.

Таблица 2. Частоты особей, характеризующие билатеральное соотношение морфотипов

Вид	Различие между морфотипами			
	0	1	2	3
<i>M. juldaschi</i>	74.8	23.5	1.7	0
<i>M. paradoxus</i>	73.1	25.2	1.7	0
<i>M. arvalis</i>	82.9	13.6	3.5	0
<i>M. agrestis</i>	79.1	17.0	3.0	0.9
<i>M. oeconomus</i>	72.1	25.0	2.8	0.1
<i>M. mongolicus</i>	58.8	31.5	8.3	1.4
<i>M. fortis</i>	73.3	23.3	3.4	0
<i>M. maximowiczii</i>	64.0	27.5	7.5	1.0
<i>M. mujanensis</i>	63.6	33.1	2.6	0.7
<i>M. middendorfi</i>	74.1	21.2	4.7	0
<i>M. hyperboreus</i>	75.6	19.5	4.9	0
<i>M. gregalis</i>	76.6	18.6	4.3	0.5

Примечание. Различие между морфотипами M_1 левой и правой стороны оценено в количестве элементарных преобразований (0, 1, 2, 3), необходимых для трансформации одного морфотипа в другой, %.

Преимущественное усложнение лабиальной или лингвальной стороны ПНП проявляется на видовом уровне. Как видно из приведенных материалов, одни виды серых полевок характеризуются преимущественным усложнением лингвальной стороны ПНП (восточная, пашенная, узкочерепная полевки, полевка Миддендорфа и полевка-экономка), другие – лабиальной стороны ПНП (обыкновенная, муйская, монгольская, памирская полевки и полевка Максимовича), причем подродовая принадлежность в данном случае несущественна.

Статистический анализ показывает, что корреляция между количеством выявленных вариантов (морфотипов) и объемом выборки незначима ($r = 0.509$; $t = 1.687$; $P = 0.0915$; $n = 12$), что говорит против случайного формирования спектра морфотипической изменчивости. Однако корреляция между объемом выборки и количеством сочетаний морфотипов оказалась значимой ($r = 0.758$; $t = 2.514$; $P = 0.0119$; $n = 12$), причем корреляция между показателем асимметрии и количеством сочетаний морфотипов незначима ($r = 0.488$; $t = 1.618$; $P = 0.1058$; $n = 12$). Результат несколько неожиданный, так как на первый взгляд казалось бы, чем выше процент асимметричных особей, тем больше должно быть и количество разных сочетаний морфотипов. Полученный результат можно объяснить тем, что форма жевательной поверхности моляров обусловлена организацией эпигенетической системы (Шишкин, 1988). Нарушение развития, в частности,

появление билатерально асимметричных особей по тем или иным признакам обусловлено реализационными возможностями индивида (Астауров, 1974; Струнников, Вышинский, 1991; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009), причем разные признаки демонстрируют различную чувствительность к средовым и стрессовым факторам (Захаров, 1987). Например, исследование флуктуирующей асимметрии краниометрических признаков грызунов показало, что “...по всей вероятности, на уровне НР [нестабильности развития. – А.П.] у изученных видов оказывают влияние не функциональные нагрузки на структуры, обеспечивающие измельчение пищи, а события, происходящие на ранних стадиях онтогенеза во время формирования краниальных структур, специфических для каждого модуса фитофагии – об этом свидетельствует отсутствие связи между ФА [флуктуирующей асимметрией. – А.П.] и возрастом самостоятельно питающихся животных” (Гилева и др., 2007, с. 229), а также “у исследованных видов не была обнаружена связь между техногенным стрессом и ФА краниометрических признаков” (там же). Выявлено слабое влияние на билатеральную асимметрию морфотипов M_1 факторов внешней среды (Поздняков, 2004). Таким образом, можно предположить, что спектр морфотипической изменчивости, выражаемый в количестве выявленных вариантов, имеет неслучайный характер, обусловленный организацией эпигенетической системы конкретного вида, а сочетания разных вариантов у билатерально асимметричных особей образуются случайно, что подтверждается наличием значимой корреляции между объемом выборки и количеством выявленных пар морфотипов.

В пользу этого объяснения можно привести данные по частотам особей, у которых различия между морфотипами левой и правой стороны можно оценить в количестве элементарных преобразований, необходимых для трансформации одного морфотипа в другой (табл. 2). Как видно из приведенных данных, чем больше таких преобразований следует сделать, соответственно чем больше различий между морфотипами, тем меньше доля таких асимметричных особей. Не обнаружены особи, у которых различия между морфотипами превысили бы три элементарных преобразования, необходимых для трансформации морфотипов друг в друга. Следует заметить также, что максимальные различия между морфотипами для изученных видов колеблются от трех (северосибирская полевка) до шести (узкочерепная, монгольская полевки и полевка Максимовича) элементарных преобразований.

В заключение следует подчеркнуть, что конструктивные особенности коренных зубов полевок обуславливают ограниченность спектра изменчивости жевательной поверхности, причем разные способы разделения параконида на замкнутые петли имеют таксономический вес на уровне подродов. Видовая специфика проявляется в преимущественном усложнении лабиальной или лингвальной сторон ПНП, что выражается в формировании разных гомологических рядов. Структура изменчивости большинства изученных видов серых полевок образована двумя-тремя гомологическими рядами из трех морфотипов каждый, причем спектр изменчивости обусловлен организацией эпигенетической системы.

Приношу искреннюю благодарность анонимному рецензенту за конструктивные замечания, позволившие существенно улучшить рукопись.

Работа выполнена в рамках интеграционных проектов Президиума СО РАН № 63 и № 112.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 1986. Особенности строения и работы челюстного аппарата у настоящих (Lemmini) и копытных (Dicrostonyxini) леммингов (Rodentia, Cricetidae) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя / Под ред. Громова И.М., Барановой Г.И. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 156. С. 98–117.
- Агаджанян А.К., Ербаева М.А., 1983. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука. 189 с.
- Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 104–118.
- Астауров Б.Л., 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука. 359 с.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Вавилов Н.И., 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Тр. Всерос. съезда по селекции и семеноводству в г. Саратове, июнь 4–13, 1920 г. Вып. 1. Саратов: Губполиграфотдел. С. 41–56.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии. М.: Т-во науч. изд. КМК. 511 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). Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 96–101.
- Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. 232 с.
- Воронцов Н.Н., 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука. 451 с.
- Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кинясев И.А., 2007. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 3. С. 221–230.
- Голенищев Ф.Н., 1982. Морфологические особенности и распространение близких видов полевок рода *Microtus*: *M. tujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1975 и *M. maximoviczii* Schrenk, 1858 // Морфология и систематика млекопитающих / Под ред. Р.С. Поляковой. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 115. С. 73–84.
- Гродницкий Д.Л., 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Науч. книга. 160 с.
- Дзержинский Ф.Я., 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект-Пресс. 304 с.
- Заварзин Г.А., 1974. Фенотипическая систематика бактерий // Пространство логических возможностей. М.: Наука. 142 с.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука. 216 с.
- 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.
- Котляров О.Н., 1987. Функциональные особенности и изменчивость коренных зубов полевок (Microtinae, Rodentia) // Хомяковые фауны Украины (экологическая и функциональная морфология). Ч. 1. Киев: Ин-т зоологии АН УССР. С. 16–23.
- Круковер А.А., 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. Новосибирск. 38 с. (Препр. ИГиГ СО АН СССР; № 12).
- Маркова А.К., 1982. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука. 184 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.
- Поздняков А.А., 1995. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus s. lato*, Rodentia) // Журн. общ. биологии. Т. 56. № 2. С. 172–178.

- Поздняков А.А., 2004. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Успехи соврем. биологии. Т. 124. № 4. С. 371–377.
- Поздняков А.А., 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 4. С. 416–424.
- Струнников В.А., Вышинский И.М., 1991. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. С. 99–114.
- Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Рековец Л.И., 1987. Грызуны верхнеэоценовых и раннеантропоценовых отложений Хаджибейского лимана. Киев: Наук. думка. 208 с.
- Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 142–169.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., Matrosova V., Abramson N.I., Obolenskaya E.V., Tesakov A.S., 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequence // Biol. J. Linn. Soc. V. 99. № 3. P. 595–613.
- Chakrabarty P., 2005. Testing conjectures about morphological diversity in cichlids of lakes Malawi and Tanganyika // Copeia. № 2. P. 359–373.
- Ciampaglio Ch.N., Kemp M., McShea D.W., 2001. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity // Paleobiology. V. 27. № 4. P. 695–715.
- Collar D.C., Near Th.J., Wainwright P.C., 2005. Comparative analysis of morphological diversity: does disparity accumulate at the same rate in two lineages of centrarchid fishes? // Evolution. V. 59. № 8. P. 1783–1794.
- Erwin D.H., 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context // Paleontology. V. 50. Pt 1. P. 57–73.
- Holliday J.A., Stepan S.J., 2004. Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity // Paleobiology. V. 30. № 1. P. 108–128.
- Jaarola M., Martinkova N., Gündüz I., Brunhoff C., Zima J., Nadachowski A., Giovanni A., Bulatova N.S., Chondropoulos B., Fraguédakis-Tsolis S., Gonzalez-Esteban J., Jose Lopez-Fuster M., Kandaurov A.S., Kefelioğlu H., da Luz Mathias M., Villate I., Searle J.B., 2004. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // Mol. Phyl. Evol. V. 33. P. 647–663.
- Lofgren A.S., Plotnick R.E., Wagner P.J., 2003. Morphological diversity of Carboniferous arthropods and insights on disparity patterns through the Phanerozoic // Paleobiology. V. 29. № 3. P. 349–368.
- Marko P.B., Jackson J.B.C., 2001. Patterns of morphological diversity among and within arcid bivalve species pairs separated by the Isthmus of Panama // J. Paleont. V. 75. № 3. P. 590–606.
- McClain C.R., 2005. Bathymetric patterns of morphological disparity in deep-sea gastropods from the Western North Atlantic basin // Evolution. V. 59. № 7. P. 1492–1499.
- McClain C.R., Johnson N.A., Rex M.A., 2004. Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages // Evolution. V. 58. № 2. P. 338–348.
- Moyne S., Neige P., 2007. The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol. V. 248. P. 82–95.
- Pie M.R., Weitz J.S., 2005. A null model of morphospace occupation // Am. Nat. V. 166. № 1. P. E1–E13.
- Robovský J., Řičánková V., Zrzavý J., 2008. Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): utility of morphological and molecular data sets in a recently radiating clade // Zool. Scripta. V. 37. № 6. P. 571–590.
- Stevens R.D., Willig M.R., Strauss R.E., 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities // Oikos. V. 112. P. 41–50.
- Тысзка J., 2006. Morphospace of foraminiferal shells: results from the moving reference model // Lethaia. V. 39. P. 1–12.

The structure of morphological variability (with the masticatory surface morphotypes of the lower first molar in voles as an example)

A.A. Pozdnyakov

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Division, RAS
630091 Novosibirsk, Frunze str., 11
e-mail: pozdnyakov@eco.nsc.ru*

An analysis of morphotypical variability of the lower first molar in twelve species of *Microtus* genus revealed similarity in patterns of variability, consisting in two-three homologous series of three morphotypes of one class of rugosity in each series. In the majority of species, morphotypes are located in a single plane. In some species, morphotypes of other class of rugosity form the homologous series of a second plane so that the structure of the variability takes on a three-dimensional form. The variability spectrum is limited by molars design; at the different trends in complication of a masticatory surface have taxonomic weight of subgenus or species rank. Thus, incompleteness of homologous series is caused by taxonomic specificity and is nonrandom in essence.