

УДК 599.323.4:591.471.4

Чепраков М. И. Особенности морфооблика лабораторных колоний леммингов и проявление межвидовых различий на фоне этих особенностей.
//Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих.
Екатеринбург: Наука. Урал, отлдение, 1992. С.109-122.

Сравнивали экстерьерные и краинометрические характеристики взрослых леммингов, рожденных в лаборатории, и основателей лабораторных колоний с характеристиками животных из природных популяций. Также оценивали устойчивость межвидовых различий по сравниваемым признакам. В работе использованы материалы по четырем видам настоящих леммингов: сибирскому, норвежскому желтобрюхому и амурскому. Сибирский лемминг представлен двумя подвидами. Установлены особенности морфооблика лабораторных колоний леммингов по сравнению с животными из природы. В подавляющем большинстве случаев эти особенности свойственны уже основателям лабораторных колоний. Однако, обнаруженные особенности лабораторных леммингов связаны не только с эффектом основателя. В тех случаях, когда изменения морфометрических признаков имеют одну и ту же направленность во всех колониях, их следует рассматривать в качестве приспособлений к лабораторным условиям, которые могут проявляться уже у основателей.

Межвидовые различия в размерах и форме тела и черепа настоящих леммингов достаточно устойчивы и проявляются даже на фоне изменений морфооблика, вызванных лабораторными условиями.
Табл. 4. Библиогр. 26 назв.

M. I. ЧЕПРАКОВ

**ОСОБЕННОСТИ МОРФООБЛИКА
ЛАБОРАТОРНЫХ КОЛОНИЙ ЛЕММИНГОВ
И ПРОЯВЛЕНИЕ МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ
НА ФОНЕ ЭТИХ ОСОБЕННОСТЕЙ**

Изучая изменчивость морфометрических признаков (промеры тела и черепа) настоящих леммингов (род *Lemmus*) в лабораторных условиях, мы обратили внимание на то, что значения некоторых признаков у леммингов в лаборатории бывают нетождественны значениям для выборок из природы. Нам представляется, что возникновение особенностей морфооблика лабораторных леммингов может идти как за счет проявления особенностей группы основателей (эффект основателя или выборки), так и за счет возникновения морфологических приспособлений к лабораторным условиям у животных, рожденных в виварии. На основе собственных материалов по лабораторным колониям и литературных данных по природным популяциям четырех видов настоящих леммингов мы делаем попытку проанализировать возможные причины особенностей морфооблика лабораторных колоний леммингов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в 1977—1985 гг. в виварии Института экологии растений и животных УрО АН СССР. Норвежский лемминг (*Lemmus lemmus*) пойман в Лапландском заповеднике, сибирский (*L. sibiricus*) — в Большеземельской тундре и на о. Врангель, желтобрюхий (*L. chrysogaster*) — на Чукотском полуострове (пос. Певек), амурский (*L. amurensis*) — в Якутии (пос. Чульман). Количество основателей лабораторных колоний следующее: у норвежского — 10, сибирского — 8 и 7, желтобрюхого — 11, амурского — 7. Леммингов содержали в стандартных условиях [14].

Измерения тела и черепа проводили по общепринятой методике [3, 16]. Индексы хвоста и стопы вычисляли по отношению к длине тела, а индексы промеров черепа — по отношению к

Таблица 1

Экстерьерные показатели взрослых леммингов, мм

Признак			Источник данных
Длина тела	Длина хвоста	Длина стопы	
Норвежский			
125,5±2,5 130,7 134,5±1,1 120,3±1,2	13,8±0,5 — 15,2±0,2 16,7±0,3	17,7±0,2 17,0±0,1 17,3±0,1	[2,9] [7] Наши данные
Сибирский			
130,5±1,5 129,0±2,0 104,8 128,6±1,5	13,0±0,6 14,9±0,5 12,8 14,8±0,2	16,7±0,4 17,1±0,3 15,3 17,4±0,1	[2] [8] [12] Наши данные
Желтобрюхий			
125,8±1,9 124,4±1,5 128,0±1,0	14,6±0,5 14,4±0,6 15,9±0,3	16,6±0,2 17,1±0,2 17,4±0,1	[13] [18] Наши данные
Амурский			
96,0±2,6 112,6±1,0 105,3±2,4	12,3±0,8 12,0±0,5 15,0±0,5	15,0±0,2 15,0±0,3 15,6±0,2	[15] [18] Наши данные

кондилобазальной длине в процентах. Так как коэффициент корреляции кондилобазальной длины с остальными краинометрическими промерами, кроме межглазничной ширины, у леммингов очень высок (0,7 и более), то в работе рассмотрены только индексы этих промеров.

Для анализа использовали данные по леммингам лабораторных колоний в возрасте старше шести месяцев, потому что возраст основателей — не меньше шести месяцев и материалы из природы охватывают, как правило, животных перезимовавших, т. е. аналогичного возраста. Количество животных в выборках из вивария отдельно для экстерьерных и краинометрических признаков следующее: для норвежского соответственно 114 и 116, для сибирского из Большеземельской тундры — 61 и 65, с о. Врангеля — 36 и 22, для желтобрюхого — 97 и 102, для амурского — 20 и 19. Величина выборок из природы (данные из литературы) менялась в пределах 7—213.

Материал обрабатывали с помощью дисперсионного анализа. Для оценки значимости различий между выборками по отдельным признакам использовали метод множественных сравнений Шеффе [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экстерьерные характеристики леммингов представлены в табл. 1. Для норвежского лемминга длина тела в условиях лаборатории меньше нежели в природе ($p<0,05$). Четко это прослеживается при сравнении с результатами, полученными Г. Д. Катаевым, которые собраны в Лапландском заповеднике — местности, откуда завезены основатели лабораторной колонии. Длина хвоста у норвежских леммингов, выращенных в виварии, оказалась больше, чем в выборках из природы ($p<0,05$). Соответственно индекс хвоста у животных в виварии больше ($13,9\pm0,2$), чем в природе ($11,6\pm0,5$, $p<0,05$). В то же время длина стопы оказалась сходной (см. табл. 1).

Основатели лабораторной колонии норвежского лемминга, также как и лемминги, родившиеся и выросшие в виварии, отличаются от леммингов из природных популяций меньшей длиной тела ($118,4\pm1,3$), большей длиной ($16,3\pm0,4$) и индексом ($13,8\pm0,4$) хвоста ($p<0,05$). Возможно, в данном случае проявился эффект основателя (выборки).

Для сибирского лемминга отсутствуют различия по длине тела и длине стопы у животных из природы и лаборатории при сравнении с данными Б. С. Виноградова [2] и К. И. Копеина [8]. Данные В. Г. Кривошеева и О. Л. Россолимо [12] явно занижены за счет включения в класс взрослых более молодых животных, о чем говорит величина нижнего предела изменчивости. По данным этих авторов, она равна 80 см, по материалам других авторов, — 120. Сравнивая наши результаты по величине хвоста сибирского лемминга с данными Б. С. Виноградова [2], можно наблюдать более мелкий хвост у леммингов в природе. Однако данные К. И. Копеина [8] указывают на то, что в природных популяциях длина хвоста может быть не меньше, чем наблюдаемая нами в лабораторных условиях. Решающим в этом спорном вопросе, на наш взгляд, являются материалы В. Г. Кривошеева и О. Л. Россолимо [12], которые собраны в Большеземельской тундре — местности, откуда завезены основатели лабораторной колонии. Для сравнения длины хвоста мы воспользовались данными по животным, имеющим такую же длину тела, как и в этой природной выборке. Длина хвоста у лабораторных сибирских леммингов, имеющих среднюю длину тела 107 мм (полутора-двухмесячных), равна $12,9\pm0,3$, т. е. не отличается от длины хвоста у животных из природы. Индекс хвоста у леммингов из Большеземельской тундры равен 12,2. По нашим данным, у взрослых сибирских леммингов индекс хвоста колеблется от 11,1 до 12,2 и в среднем составляет $11,5\pm0,3$, что не слишком отличается от значения в природе. Таким образом, мы приходим к выводу, что сибирские лемминги, родившиеся и выросшие в условиях вивария, имеют сходные длину и индекс хвоста по сравнению с живот-

ными из природы. Длина стопы у сибирских леммингов имеет тенденцию быть больше в виварии, чем в природе ($0,05 < p < 0,10$).

Основатели лабораторной колонии сибирского лемминга отличаются на уровне тенденции от леммингов, родившихся в виварии, и от леммингов из природных популяций большими длиной и индексом хвоста ($16,0 \pm 0,6$ и $12,8 \pm 0,6$; $0,05 < p < 0,10$). В данном случае можно считать, что эффект основателя носработал и у этого вида происходит уменьшение длины и индекса хвоста при переходе от основателей к их потомкам либо что реакция в виде увеличения длины и индекса хвоста при перенесении из природы в лабораторию проявилась у основателей колонии, а у их потомков произошло затухание этой реакции.

При сравнении данных по желтобрюхому и амурскому леммингам мы констатировали отсутствие значимых различий по длине тела у животных из природы и лаборатории, в то время как длина хвоста у амурского в лаборатории значительно больше, чем в природе, а у желтобрюхого различия выражены в форме тенденции. Менее выраженное увеличение длины хвоста у желтобрюхого лемминга хорошо видно при сопоставлении индекса хвоста: у желтобрюхого в природе он равен $11,6 \pm 0,3$, а в лаборатории — $12,4 \pm 0,2$, у амурского — $11,6 \pm 0,4$ и $14,2 \pm 0,6$ соответственно. Длина стопы у обоих видов имеет тенденцию быть больше в лаборатории, чем в природе.

Желтобрюхие лемминги — основатели лабораторной колонии — имеют экстерьерные характеристики, более сходные с леммингами, родившимися и выросшими в виварии, нежели с леммингами из природных популяций: длина тела — $129,1 \pm 2,7$, длина хвоста — $15,6 \pm 0,7$, длина стопы — $17,7 \pm 0,2$. Возможно, проявился эффект основателя.

Основатели лабораторной колонии амурского лемминга отличаются на уровне тенденции от леммингов, родившихся в виварии, меньшей длиной стопы ($14,9 \pm 0,3$), по размерам которой основатели близки к леммингам из природы. Лемминги, рожденные в лаборатории, имеют достоверно более высокий индекс стопы ($14,8 \pm 0,2$) по сравнению с основателями ($13,9 \pm 0,3$) на фоне отсутствия различий по длине тела. Длина хвоста ($14,3 \pm 0,6$) и индекс хвоста ($13,4 \pm 0,8$) у основателей более близки к таковым леммингов из лаборатории.

Если в природе различия по длине тела между сибирским, норвежским и желтобрюхим леммингами не выражены, то в лаборатории у норвежского этот признак меньше, чем у двух других видов. Длина тела у амурского как в природе, так и в лаборатории меньше, чем у других видов. В природе индексы хвоста у всех четырех видов сходные, в лаборатории же у норвежского и амурского этот индекс выше, чем у сибирского и желтобрюхого. Длина стопы у наиболее крупных — норвежского,

Таблица 2
Размеры и пропорции черепа взрослых леммингов

Кондилобазальная длина, мм	Межглазничная ширина, мм	Индексы ширины, %			Источник данных
		межглазничной	скапуловой	затылочной	
Норвежский (вместо + следует ±)					
29,2 ± 0,1	3,79 ± 0,02	12,9 ± 0,1	66,2 ± 0,5	48,5 ± 0,3	[24]
30,8 ± 0,2	3,89 ± 0,01	12,6	67,8	—	[9]
30,7 ± 0,3	3,89 ± 0,02	12,3 ± 0,2	67,1 ± 1,1	49,3 ± 0,7	[21]
31,4	—	—	67,2	—	[7]
30,4 ± 0,1	3,97 ± 0,02	13,0 ± 0,1	64,3 ± 0,2	49,5 ± 0,1	Наши данные
Сибирский					
29,7 ± 0,2	3,93 ± 0,03	12,6 ± 0,1	68,0 ± 0,7	50,9 ± 0,5	[24]
29,9 — 31,9	—	—	66,8 — 69,2	—	[12]
31,8 ± 0,2	4,01 ± 0,02	12,7 ± 0,1	65,9 ± 0,3	51,5 ± 0,2	Наши данные
Желтобрюхий					
32,9 ± 0,3	3,70 ± 0,05	11,3 ± 0,2	67,0 ± 0,8	49,5 ± 0,5	[18]
32,2 ± 0,1	3,87 ± 0,02	12,0 ± 0,1	63,8 ± 0,2	49,5 ± 0,1	Наши данные
Амурский					
25,6 ± 0,6	—	—	65,5	—	[15]
26,4 ± 0,3	3,40 ± 0,08	12,9 ± 0,3	65,0 ± 0,8	50,0 ± 0,8	[18]
27,6 ± 0,2	3,60 ± 0,04	13,1 ± 0,2	63,5 ± 0,3	51,0 ± 0,3	Наши данные
Индекс длины			Индекс высоты		
диастемы	верхнего зубного ряда	нижнего зубного ряда	в области барабанных камер	в области костного неба	мозговой части
Норвежский					
33,2 ± 0,2	25,6 ± 0,2	25,2 ± 0,2	32,6 ± 0,2	28,3 ± 0,2	27,4 ± 0,2
33,0 ± 0,6	26,7 ± 0,4	25,8 ± 0,4	32,3 ± 0,4	27,4 ± 0,5	26,8 ± 0,4
33,3 ± 0,1	26,9 ± 0,1	25,6 ± 0,1	31,7 ± 0,1	27,5 ± 0,1	26,4 ± 0,1
Сибирский					
32,6 ± 0,3	26,1 ± 0,2	25,3 ± 0,2	33,8 ± 0,3	29,1 ± 0,3	27,9 ± 0,2
33,6 ± 0,2	26,4 ± 0,1	24,6 ± 0,2	32,1 ± 0,1	27,9 ± 0,1	27,1 ± 0,1
Желтобрюхий					
32,2 ± 0,4	26,4 ± 0,3	24,0 ± 0,3	32,2 ± 0,3	24,6 ± 1,0	27,1 ± 0,2
33,4 ± 0,1	26,7 ± 0,1	24,8 ± 0,1	32,6 ± 0,1	27,7 ± 0,1	26,0 ± 0,1
Амурский					
29,9 ± 0,8	27,7 ± 0,6	25,8 ± 0,5	36,7 ± 0,6	26,5 ± 0,7	29,2 ± 0,6
31,8 ± 0,3	26,6 ± 0,2	25,1 ± 0,2	36,4 ± 0,3	27,8 ± 0,2	28,8 ± 0,2

сибирского и желтобрюхого леммингов и в природе, и в лаборатории сходная и больше, чем у амурского.

Размеры и пропорции черепа леммингов в лаборатории и в природе представлены в табл. 2. Средние значения кондилобазальной длины у норвежского лемминга в природе лежат в пределах от 29 до 31 мм (по данным различных авторов), общее среднее составляет 30,5 мм, что совпадает с величиной этого промера у данного вида в лаборатории. Среднее значение этого промера у сибирского лемминга в выборках из природы меняется от 30 до 32 мм. Для леммингов из Большеземельской тундры (откуда завезены основатели лабораторной колонии) оно составляет $30,9 \pm 0,6$ и меньше значения, полученного на виварных животных на уровне тенденции. У желтобрюхого лемминга кондилобазальная длина в лаборатории также на уровне тенденции меньше, чем в природе ($0,05 < p < 0,10$). У амурского ($p < 0,05$). Если в природе различия по кондилобазальной длине между сибирским и норвежским леммингами слабо выражены, то в лаборатории эти различия проявляются отчетливо: величина признака у сибирского значительно больше, чем у норвежского. Кондилобазальная длина у желтобрюхого также больше, чем у норвежского, и более сходна с ее значением у сибирского. У амурского величина этого признака наименьшая как в природе, так и в лаборатории.

Межглазничная ширина у всех видов леммингов по данным из лаборатории достоверно выше, чем по данным из природных популяций ($p < 0,05$). Как в природе, так и в лаборатории величина этого признака у амурского меньше, чем у желтобрюхого, а у последнего меньше, чем у норвежского и сибирского леммингов.

Индекс межглазничной ширины у желтобрюхого и норвежского леммингов в виварии выше по сравнению с природой ($p < 0,05$). У амурского и сибирского его увеличение в лаборатории не наблюдается, так как наряду с увеличением межглазничной ширины у них увеличивается и кондилобазальная длина. Величина этого индекса как в лаборатории, так и в природе у желтобрюхого лемминга ниже, чем у других видов ($p < 0,05$).

Индекс скапуловой ширины у всех видов в лаборатории значительно меньше, чем в природе ($p < 0,05$). В природе, так же как в лаборатории, у сибирского этот индекс выше, чем у других, а у амурского он наименьший.

Значения индекса затылочной ширины у леммингов в виварии достоверно не отличаются от значений в выборках из природы ($p < 0,05$). Различия между видами в виварии сохраняются: у сибирского и амурского величина этого индекса выше, чем у норвежского и желтобрюхого, индексы которых сходны.

У сибирского, желтобрюхого и амурского леммингов индекс длины диастемы в виварии выше, чем в природе ($p < 0,05$).

У норвежского таких различий нет. В лаборатории, так же, как и в природе, величина этого индекса у амурского достоверно меньше, чем у других видов (см. табл. 2).

У всех видов леммингов, кроме амурского, значения индекса длины верхнего зубного ряда в выборках из вивария и из природы сходны. У амурского имеется тенденция к более низкому значению этого индекса в виварии по сравнению с природой ($0,05 < p < 0,10$). Если при сравнении природных выборок более высоким индексом среди прочих видов выделяется амурский лемминг, то при сравнении лабораторных выборок межвидовые различия не выражены.

У желтобрюхого лемминга значение индекса длины нижнего зубного ряда в виварии достоверно больше, чем в природе ($p < 0,05$). У сибирского и амурского, напротив, имеется тенденция к уменьшению этого индекса в виварии. У норвежского значения индекса в выборках из природы и лаборатории наиболее близки. Данные из природы не подтверждают вывода о наибольшем значении этого индекса у норвежского лемминга по сравнению с другими видами, который можно сделать при сравнении виварных выборок.

Значения индекса высоты в области барабанных камер у амурского и желтобрюхого леммингов в лабораторных условиях достоверно не отличаются от значений в выборках из природы. У норвежского и сибирского в виварии этот индекс значительно меньше по сравнению с данными из природы ($p < 0,01$). Если в природе величина этого индекса у норвежского и желтобрюхого сходная, то в лаборатории у первого она ниже, чем у второго. Если в природе у сибирского значение этого индекса выше, чем у желтобрюхого, то в лаборатории его значения у них не различаются. У амурского этот индекс больше, чем у других видов, как в природе, так и в лаборатории.

Индекс высоты в области костного неба у норвежского лемминга в природе и лаборатории сходный. У сибирского величина этого индекса в виварии меньше, чем в природе ($p < 0,05$). А у желтобрюхого, напротив, в лабораторной колонии этот индекс выше, чем в выборке из природы ($p < 0,01$). У амурского направленность различий такая же, как и у желтобрюхого, но проявляются эти различия лишь в форме тенденции. В итоге, если в выборках из природы индекс высоты в области костного неба наибольший у сибирского, меньше у норвежского и еще меньше у амурского и желтобрюхого, то в выборках из лабораторных колоний межвидовые различия по этому индексу отсутствуют.

Для всех видов леммингов можно отметить в той или иной степени выраженное уменьшение индекса мозговой части черепа в виварии. У амурского это уменьшение проявляется в форме тенденции, а у норвежского, сибирского и желтобрюхого леммингов оно достоверно ($p < 0,05$). По материалам из при-

родных популяций так же, как и по данным из лаборатории, наибольшее значение индекса наблюдается у амурского лемминга, наименьшее — у норвежского и желтобрюхого, а у сибирского — промежуточное.

Те особенности в размерах и пропорциях черепа, которые свойственны норвежским леммингам, выращенным в лаборатории (по сравнению с животными из природы), имеются уже у основателей лабораторной колонии. Это и большая межглазничная ширина ($4,00 \pm 0,08$), и меньшие индексы скуловой ширины ($65,2 \pm 0,8$) и высоты мозговой части ($26,4 \pm 0,3$). Следовательно, нельзя исключать возможность проявления эффекта основателя (выборки) в данном случае. По другим признакам основатели сходны как с леммингами из природы, так и с леммингами из вивария.

У желтобрюхого лемминга основатели лабораторной колонии по особенностям строения черепа ближе к леммингам, родившимся в виварии, и отличаются от животных из природных выборок большими значениями таких признаков, как межглазничная ширина ($3,85 \pm 0,05$) и ее индекс ($12,1 \pm 0,2$), индекс высоты в области костного неба ($27,0 \pm 0,3$) и индекс длины диастемы ($33,1 \pm 0,4$), и меньшими значениями таких признаков, как индексы скуловой ширины ($62,4 \pm 0,5$) и высоты мозговой части ($25,7 \pm 0,2$). Вполне возможно проявление эффекта основателя и в этом случае.

У сибирского лемминга также основатели уже обладают такими особенностями строения черепа (по сравнению с леммингами из природы), как большие межглазничная ширина ($4,09 \pm 0,04$) и индекс длины диастемы ($33,2 \pm 0,3$) и меньшие индексы скуловой ширины ($66,4 \pm 0,7$), высоты в области барабанных камер ($32,3 \pm 0,3$) и костного неба ($28,1 \pm 0,3$), высоты мозговой части ($26,4 \pm 0,2$). В случае с индексом длины диастемы различия проявляются в форме тенденции. Проявление эффекта основателя в случае с сибирским леммингом вполне возможно. В свою очередь, основатели отличаются от леммингов, родившихся в лаборатории, большим индексом длины верхнего зубного ряда ($27,3 \pm 0,3$) и меньшим индексом затылочной ширины ($50,0 \pm 0,4$). Изменение этих признаков можно рассматривать как реакцию вида на лабораторные условия.

Основатели лабораторной колонии амурского лемминга отличаются от животных из природных популяций большими кондилобазальной длиной ($27,4 \pm 0,4$), межглазничной шириной ($3,77 \pm 0,02$) и ее индексом ($13,8 \pm 0,2$), индексом длины диастемы ($31,2 \pm 0,3$) и меньшим значением индекса скуловой ширины ($63,2 \pm 0,5$). Лемминги, родившиеся в лаборатории, отличаются от животных из природы теми же особенностями, за исключением того, что межглазничная ширина у них увеличена в меньшей степени и ее индекс схож с индексом у леммингов в природе. Индекс длины верхнего зубного ряда у основателей

Таблица 3

Размеры и пропорции тела и черепа взрослых сибирских леммингов
с о. Врангель

Признак	Источник данных			Наши данные
	[16, 17]	[6]	[13]	
Длина, мм				
тела	134,9 \pm 1,1	143,1 \pm 0,8	139,2 \pm 2,4	139,1 \pm 2,0
хвоста	15,9 \pm 0,2	14,0 \pm 0,2	14,7 \pm 0,4	18,2 \pm 0,4
стопы	17,5 \pm 0,2	17,9 \pm 0,1	17,6 \pm 0,2	18,4 \pm 0,2
кондилобазальная	34,1 \pm 0,3	33,9 \pm 0,1	33,2 \pm 0,4	36,1 \pm 0,2
Межглазничная ширина	3,90 \pm 0,05	4,00 \pm 0,03	—	4,22 \pm 0,03
Индекс, %				
межглазничной ширины	11,4 \pm 0,1	11,8 \pm 0,1	—	11,7 \pm 0,1
скullовой ширины	67,5 \pm 0,3	69,3 \pm 0,7	—	64,4 \pm 0,2
затылочной ширины	52,4 \pm 0,2	—	—	51,9 \pm 0,3
диастемы	32,6 \pm 0,3	—	—	33,4 \pm 0,2
длины верхнего зубного ряда	27,6 \pm 0,2	—	—	26,5 \pm 0,3
длины нижнего зубного ряда	—	26,0 \pm 0,2	—	26,0 \pm 0,2
высоты в области барабанных камер	33,7 \pm 0,3	—	—	33,1 \pm 0,2
высоты в области костного неба	28,2 \pm 0,2	—	—	30,6 \pm 0,2
высоты мозговой части	28,3 \pm 0,2	—	—	27,4 \pm 0,2

$(27,5 \pm 0,2)$ такой же, как у леммингов из природы, и больше, чем у животных из лаборатории. Следовательно, уменьшение индекса длины верхнего зубного ряда у амурских леммингов, родившихся в виварии, по сравнению с основателями можно рассматривать как реакцию на лабораторные условия. Остальные особенности лабораторных животных этого вида могут быть обусловлены эффектом основателя.

До настоящего момента для получения краинометрической характеристики сибирского лемминга мы пользовались только данными по номинативному подвиду (*L. s. sibiricus*), теперь же для полноты картины мы проанализируем материалы по другому подвиду этого вида, обитающему на о. Врангель и отличающемуся от номинативного подвида большими размерами (*L. s. portencoi*). Размеры и пропорции тела и черепа сибирских леммингов с о. Врангель из природных популяций и лабораторной колонии представлены в табл. 3. По длине тела животные из природы и лаборатории не различаются. Длина хвоста и стопы у леммингов в виварии больше, чем в природе ($p < 0,05$). Однако, если увеличение длины хвоста у леммингов из лаборатории приводит к значимому увеличению его индекса ($13,1 \pm 0,3$, против $10,7 \pm 0,2$, по данным из природы), то различия по индексу стопы незначительны ($13,2 \pm 0,3$ — в лаборатории и $12,7 \pm 0,2$ — в природе). У леммингов из лаборатории кондилобазальная длина и межглазничная ширина больше, чем у животных из природы ($p < 0,01$). У лабораторных животных также выше индекс высоты в области костного неба и меньше индексы длины верхнего зубного ряда, скуловой ширины и высоты мозговой части ($p < 0,05$). Некоторые особенности в размерах и пропорциях тела и черепа, которыми лемминги из лаборатории отличаются от животных в природе, присущи основателям лабораторной колонии и могут быть связаны с эффектом основателя. Это большие длины стопы ($19,7 \pm 0,4$), кондилобазальная длина ($35,3 \pm 0,5$), межглазничная ширина ($4,13 \pm 0,04$) и высота в области костного неба ($29,6 \pm 0,3$). Зато значения длины ($16,3 \pm 0,8$) и индекса ($11,3 \pm 0,5$) хвоста у основателей сходны со значениями у леммингов из природы и меньше, чем у лабораторных животных. Индекс длины верхнего зубного ряда у основателей ($28,9 \pm 0,4$) и леммингов из природы также сведен, в то время как у родившихся в виварии он значимо ниже. Индекс скуловой ширины ($66,3 \pm 0,8$) у основателей меньше, чем у животных из природных популяций, но выше, чем у рожденных в лаборатории. Следовательно, как реакцию на лабораторные условия, проявляющуюся у животных, рожденных в лаборатории, у сибирского лемминга с о. Врангель можно рассматривать увеличение длины хвоста и его индекса и уменьшение индексов скуловой ширины и длины верхнего зубного ряда.

В среднем у леммингов нет различий между животными из

Таблица 4
Средние значения размеров (мм) и пропорций тела и черепа (%) леммингов в различных условиях

Показатель	Лемминги		
	Природные	Основатели	Лабораторные
Длина тела	126	125	124
хвоста	14,0	15,7	16,1
стопы	16,8	17,2	17,2
кондилобазальная	30,9	31,5	31,6
Индексы длины			
хвоста	11,3	12,7	13,0
стопы	13,4	13,8	13,9
диастемы	32,3	32,7	33,1
верхнего зубного ряда	26,9	27,6	26,6
нижнего зубного ряда	25,3	25,5	25,2
Индексы ширины			
скуловой	67,2	64,7	64,4
межглазничной	12,2	12,7	12,5
затылочной	50,3	50,1	50,7
Индексы высоты мозговой части			
костного неба	27,9	27,1	27,1
барабанных камер	33,8	33,4	33,2
Межглазничная ширина	3,76	3,96	3,93

лаборатории и животными из природных популяций по длине тела, индексам верхнего и нижнего зубных рядов, индексу затылочной ширины ($p < 0,05$, табл. 4).

Зато лабораторные животные имеют в среднем по видам большие длину хвоста и стопы и их индексы, большие кондилобазальную длину и межглазничную ширину и индексы длины диастемы, высоты в области костного неба, межглазничной ширины и меньшие индексы скуловой ширины, высоты в области барабанных камер и мозговой части по сравнению с животными из природы ($p < 0,05$). Основатели лабораторных колоний в среднем по видам имеют такие же размеры и пропорции тела и черепа, как и лемминги, родившиеся в лаборатории, за исключением большего индекса длины верхнего зубного ряда и меньшего индекса затылочной ширины ($p < 0,05$). Большим индексом длины верхнего зубного ряда основатели отличаются не только от животных, рожденных в лаборатории, но и от леммингов из природных популяций. Индекс же затылочной ширины у леммингов в природе имеет промежуточное значение и не отличается от его значений как у основателей, так и у рожденных в лаборатории. Следовательно, подавляющее большинство отличий в размерах и пропорциях тела и черепа, которыми лем-

минги из лаборатории отличаются от животных из природы, присутствует у основателей.

На первый взгляд, все эти особенности можно рассматривать как результат проявления эффекта основателя (выборки). Однако мы считаем, что нельзя также исключать возможность возникновения уже у основателей морфологических приспособлений, связанных с условиями существования в неволе. Животным, привезенным из природы, требуется время для того, чтобы оставить после себя потомство и стать основателями, поэтому в группу основателей попадали, как правило, животные, прожившие в лаборатории не менее полугода. На наш взгляд, такой срок может быть достаточным для возникновения морфологических приспособлений у основателей. Если учесть, что основателями чаще всего становились животные, еще не закончившие свой рост к моменту их привоза в лабораторию, то возможность возникновения у них морфологических приспособлений будет еще более вероятной. Однонаправленность отклонений отдельных признаков у основателей всех четырех видов леммингов во всех пяти колониях по сравнению с животными из природы, на наш взгляд, служит дополнительным косвенным доказательством в пользу возможности возникновения этих отклонений в результате адаптации основателей к лабораторным условиям. Такими отклонениями являются увеличение длины и индекса хвоста, межглазничной ширины и уменьшение индексов скуловой ширины и высоты мозговой части.

Известно, что повышение температуры окружающей среды приводит к увеличению длины хвоста у лабораторных мышей и крыс [20, 22–25]. Подобная реакция была установлена и для узкочерепной полевки, и оленевого хомячка [4, 26]. Среднемесячная температура воздуха в помещении, где мы разводили леммингов, менялась в пределах от 12 до 19 °С, что значительно превышает температуру, зафиксированную в убежищах леммингов в природе — близкую к 0 °С [11]. Хотя у леммингов непосредственно не установлено влияние температуры на длину хвоста, но нам представляется возможным, что увеличение длины и индекса хвоста леммингов в лабораторных условиях может быть связано именно с более высокой температурой среды. Большая величина индекса хвоста в лаборатории по сравнению с природой отмечена у обыкновенной полевки [1].

Считается, что очень сильное расширение скуловых дуг у леммингов по сравнению с полевками связано с прокладыванием ходов в снегу [19]. Уменьшение индекса скуловой ширины у леммингов в лаборатории может быть связано с ограничением их роющей деятельности. Увеличение межглазничной ширины и уменьшение индекса высоты мозговой части у леммингов в лаборатории может быть коррелятивно связано с изменениями индекса скуловой ширины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаруженные нами особенности морфооблика леммингов из лабораторных колоний по сравнению с животными из природы в подавляющем большинстве случаев свойственны уже основателям этих колоний. В тех случаях, когда эти особенности возникают за счет разнонаправленных изменений признака в колониях отдельных форм леммингов, их надо считать связанными, скорее, с проявлением эффекта основателя (выборки). В тех же случаях, когда изменения морфометрических признаков имеют одну и ту же направленность во всех пяти колониях (длина и индекс хвоста, межглазничная ширина и индексы скуловой ширины и высоты мозговой части), на наш взгляд, их следует рассматривать в качестве приспособлений, возникающих у леммингов в процессе их адаптации к лабораторным условиям и проявляющихся, как правило, в полной мере уже у основателей. В некоторых случаях процесс возникновения приспособлений к лабораторным условиям на уровне основателей может быть, видимо, незавершен, и тогда приспособления уже возникают у животных, родившихся и выросших в лаборатории, как это можно наблюдать у сибирского лемминга с. о. Врангель для таких признаков, как длина и индекс хвоста и индекс скуловой ширины. В других случаях (например, в случае с длиной и индексом хвоста у сибирского лемминга из Большеземельской тундры) реакция проявляется у основателей и перестает проявляться у их потомков, рожденных в лаборатории.

Межвидовые различия по морфометрическим признакам в основном достаточно устойчивы и проявляются так же отчетливо на выборках из лаборатории, как и из природы, даже на фоне изменений морфооблика, свойственных животным из лабораторных колоний. Некоторые межвидовые различия проявляются у животных либо только из природы, либо только из лаборатории. Таксономическая ценность таких различий спорная.

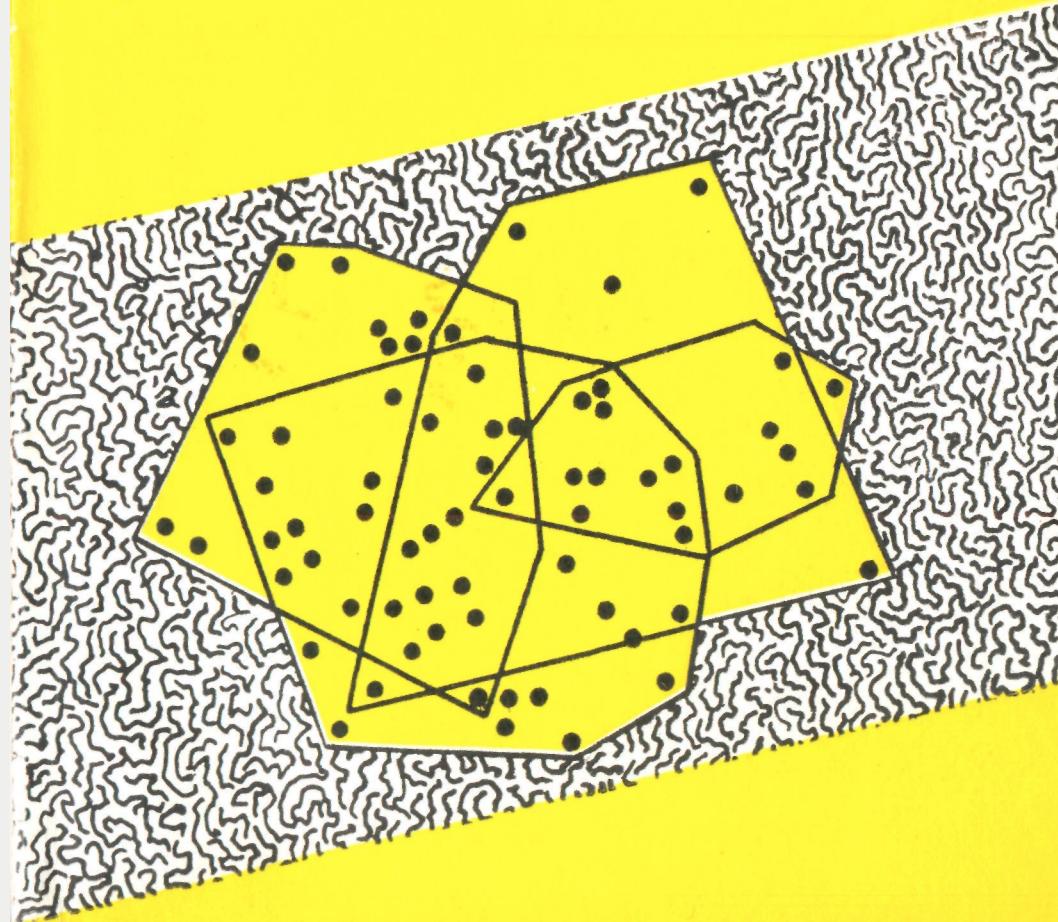
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Башенина Н. В. Основные пути адаптации мышевидных грызунов (*Myomorpha, Rodentia*): Дис.... докт. биол. наук. М., 1972.
2. Виноградов Б. С. Материалы по систематике и морфологии грызунов. III. Заметки о палеарктических леммингах (*p. Lemmus*) // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. 1925. Т. 24, № 1—2. С. 52—73.
3. Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.
4. Гладкина Т. С., Мокеева Т. М. Влияние экспериментальных условий засухи на разные подвиды узкочерепной полевки // Тр. ВИЗР. М., 1970. Т. 30. С. 205—227.
5. Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976.
6. Земская А. А., Россолимо О. Л., Сидорова Г. А. К биологии сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Кегг., 1792) на с. о. Врангель // Вестн. зоологии. 1977. № 3. С. 11—15.

7. Катаев Г. Д. Мелкие млекопитающие горных районов Кольского полуострова: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.
8. Копеин К. И. Экология популяций большой узкочерепной полевки и обского лемминга на Ямале: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1958.
9. Кошкина Т. В., Халанский А. С. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции у этого вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, № 2. С. 3—14.
10. Кривошееев В. Г. Амурский лемминг (*Lemmus amurensis* Vinogradov, 1924) — плеистоценовый реликт Восточной Сибири // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986. С. 169—181.
11. Кривошееев В. Г., Варич А. А., Уманцева Н. Д., Кривошееева В. П. Механизмы физической терморегуляции сибирского лемминга и субарктических популяций красной полевки и полевки-экономки // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975. С. 119—144.
12. Кривошееев В. Г., Россолимо О. Л. Внутривидовая изменчивость и систематика сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr., 1792) Палеарктики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, № 1. С. 5—17.
13. Кривошееев В. Г., Уманцева Н. Д. Эколого-физиологические исследования сибирского и копытного леммингов (*Lemmus sibiricus* Kerr., *Dicrostonyx torquatus* Pallas, Rodentia, Cricetidae) // Экология полевок и землероек на северо-востоке Сибири. Владивосток, 1979. С. 50—69.
14. Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979.
15. Рубина М. А., Успенский И. А., Куликов А. А. Новые данные об амурской лемминге (*Lemmus amurensis* Vinogr., 1924) // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1973. С. 77—80.
16. Чернявский Ф. Б. Новые данные о географической изменчивости сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) в пределах Палеарктики // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 12. С. 1865—1867.
17. Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984.
18. Чернявский Ф. Б., Кривошееев В. Г., Ревин Ю. Г. и др. О распространении, систематике и биологии амурского лемминга (*Lemmus amurensis*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 7. С. 1077—1084.
19. Hinton M. A. C. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. L.: Brit. Mus., 1926.
20. Knudsen B. Growth and reproduction of house at three different temperatures // Oikos. 1962. V. 13, N 1. P. 1—14.
21. Křatočvíl J., Baraš V., Tepoga F., Wiger R. The growth of the skull during postnatal development of *Lemmus lemmus* (Mammalia, Rodentia) // Prirodovedne práce ustaví. Českoslavenske akademie ved Brno. 1977. V. 4. P. 3—33.
22. Ogle C. Climatic influence on the growth of the male albino mouse // Am. J. Physiol. 1934. V. 107, N 3. P. 635—640.
23. Przibram H. Die Umwelt des Keimplasmas // Arch. Mikroskop. Anat. Entwicklungs Mechanik. 1925. V. 104, N 3. P. 434—448.
24. Sidorowicz J. Problems of the morphology and zoogeography of representatives of the genus *Lemmus* (Link 1795) the Palaearctic // Acta theriol. 1960. V. 4, N 5. P. 55—80.
25. Sumner F. B. Some effects of external conditions in the white mouse // J. Exper. Zool. 1909. V. 7, N 3. P. 97—155.
26. Thorington R. W. Lability of tail length of the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis* // J. Mammal. 1970. V. 51, N 1. P. 52—59.

РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ
И ХРОМОСОМНАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ
И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ



ЕКАТЕРИНБУРГ
«НАУКА»
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 575.22

Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих: Сб. науч. трудов. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992. ISBN 5-7691-0208-X.

Рассматриваются актуальные проблемы морфологической (в самом широком смысле) изменчивости мелких млекопитающих — как пространственной, так и временной. Проведен анализ связи морфологической изменчивости с другими аспектами популяционной структуры и ее динамики, а также со структурой некоторых надвидовых групп. Различные подходы в исследовании вопросов морфологической изменчивости землероек и грызунов позволили осветить некоторые новые стороны онтогенеза, экологии и эволюции указанных групп животных.

Сборник представляет интерес для зоологов, экологов, систематиков, эволюционистов и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор О. А. Лукьянов

Рецензент
доктор биологических наук Л. Н. Добринский

ВВЕДЕНИЕ

В сборнике приведены результаты исследования изменчивости серии видов мелких млекопитающих. Большое внимание уделено морфологической изменчивости, поскольку эта система признаков — основа любой современной систематики и мониторинга популяций. Все работы выполнены на оригинальном материале.

Фенетический анализ изменчивости обыкновенной слепушонки вскрыл генетическую структурированность этого вида, по-видимому, связанную с его исторической судьбой в Зауралье. Аналогичный анализ комплекса признаков обыкновенной бурозубки позволил выделить группы популяций и сравнить масштабы дифференциации вида в пространстве и во времени. Изучение морфологии трех видов настоящих леммингов в лабораторных колониях дало возможность оценить устойчивость видовых признаков в условиях этой своеобразной доместикации, а результаты изучения черепных признаков копытного лемминга помогли определять возраст зверьков в природе и судить о своеобразии их приспособлений к условиям Севера.

Другая группа работ связана с соотношением изменчивости разных систем признаков. Изучение серых и азиатских горных полевок позволило обсудить интересный дискуссионный вопрос о связи между структурой генома, морфологическими и цитогенетическими характеристиками. Пример несогласованной дифференциации разных систем признаков дает исследование изменчивости нескольких видов крыс по морфологическим и цитогенетическим признакам, их питанию, поведению и размножению. Поиску связей между изменчивостью хромосом, микроструктурой генома и эволюцией фенотипа посвящена представленная в сборнике работа по изучению обыкновенной бурозубки, у которой, судя по хромосомным наборам, микроэволюционные процессы идут довольно интенсивно.

Материалы сборника дают примеры возможностей современных методов обработки зоологических данных и их экспропляции при изучении других видов.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Рыбников Д. Е. Изменчивость структуры генома в двух родах по- левок <i>Microtinae, Rodentia</i>	4
Габитова А. Т., Москвитина Н. С. Внутри- и межпопуляционная изменчивость краинометрических признаков обыкновенной бурозубки (<i>Sorex araneus</i> L., 1758) в хромосомно моно- и полиморфных по- пуляциях	11
Васильев А. Г., Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Популя- ционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфо- метрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье	37
Прудникская Н. М., Большаков В. Н., Гиleva Э. А. Измен- чивость краинологических признаков копытного лемминга в постна- тальном онтогенезе	52
Бородин А. В. Построение филогенетических классификаций рецент- ных и ископаемых млекопитающих с применением различных алго- ритмов эволюционных изменений морфологических признаков	75
Васильев А. Г., Шарова Л. П. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале	94
Чепраков М. И. Особенности морфооблика лабораторных колоний леммингов и проявление межвидовых различий на фоне этих осо- бенностей	109
Вигоров Ю. Л. О неравномерной дифференциации видов настоящих крыс по разным системам признаков	123
Косинцев П. А., Бородина Е. Н., Бородин А. В. Изменчивость краинологических признаков зайца-беляка (<i>Lepus timidus</i> L., 1758) лесостепного Зауралья	133

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

*Рекомендовано к изданию
ученым советом
Института экологии
растений и животных
и НИСО УрО РАН
по плану выпуска 1992 г.*

Редактор С. С. Гаврилова
Художник М. Н. Гарипов
Техн. редактор Е. М. Бородуллина
Корректоры Н. В. Каткова, А. В. Курленко

НИСО № 231(90)—1779. Сдано в набор 20.04.92. Подписано
в печать 31.08.92. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская
№ 2. Печать высокая. Гарнитура литературная. Усл. п.
л. 9,5. Уч.-изд. л. 11,5. Тираж 600. Заказ 144.
Цена с — 1779.

620219, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202.
Институт экологии растений и животных.
Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.