

**ДОКЛАДЫ  
АКАДЕМИИ НАУК СССР**

**1985**

**ТОМ 281 № 4**

**(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)**

Н.Г. СМИРНОВ, член-корреспондент АН СССР В.Н. БОЛЬШАКОВ

### НЕРАВНОМЕРНОСТЬ ТЕМПОВ УСЛОЖНЕНИЯ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ КОПЫТНЫХ ЛЕММИНГОВ

Форма зубов представителей подсемейства полевок (*Microtinae*) — удобный материал для изучения филогенетических процессов у млекопитающих. Копытные лемминги как представители этого подсемейства занимают особое место в таких исследованиях благодаря тому, что их палеонтологическая история основательно прослежена с позднего плиоцена до современности; изменение строения зубной системы за этот отрезок времени — пример чрезвычайно высокой скорости эволюции, а изменчивости подвержена форма каждого из трех верхних и трех нижних коренных зубов, в противоположность большинству других полевок, у которых, как правило, изменчивы только первый нижний и третий верхний зубы [1, 2].

Общая тенденция исторического преобразования их зубов — усложнение формы за счет появления новых треугольных призм с режущими эмалевыми гранями. Известно, что в спектре изменчивости форм зубов современных копытных леммингов имеются отдельные варианты строения, которые типичны для разных ископаемых видов, а один из современных североамериканских видов, *Dicrostonyx hudsonius*, по строению зубной системы полностью повторяет среднеплейстоценовый вид *D. simplicior*.

Степень выраженности дополнительных элементов наиболее точно можно оценить по методике В.А. Кочева [3] путем измерения соответствующих углов; при этом весь спектр изменчивости выражается в градусах от  $0^\circ$ , при отсутствии дополнительного элемента, до  $115^\circ$ , при максимальном его развитии. Построение гистограмм соответствующих частот хорошо описывает любую выборку. Изучение большого количества таких гистограмм показало, что разные варианты строения непрерывно переходят один в другой, не образуя дискретных морф. В то же время сравнение многих рядов распределения величин соответствующих углов на зубах как современных, так и ископаемых копытных леммингов показало, что наблюдается всего три—четыре области распределения, где находятся модальные классы. Оказалось, что форма зубов из разных модальных классов типична для тех или иных ископаемых или современных видов. Это позволяет дать таким вариантам строения наименование морфотипов по соответствующему видовому латинскому названию, опуская название рода. Единственный из выделенных морфотипов, не имеющий аналогов в видовой латинской номенклатуре, обнаружен среди вторых верхних зубов с намечающейся четвертой режущей гранью с лингвальной стороны зуба. Такой морфотип предлагается называть *beringius* по району его наиболее частой встречаемости (рис. 1).

Существует мнение о том, что разные варианты строения зубов полевок наследуются как менделирующий признак. После проведения специальной работы мы пришли к выводу о неприменимости этой точки зрения к материалам по зубам копытных леммингов.

Таким образом, исходя из непрерывного характера варьирования изучаемых признаков, и, в то же время, наличия устойчивых вариантов строения, мы считаем

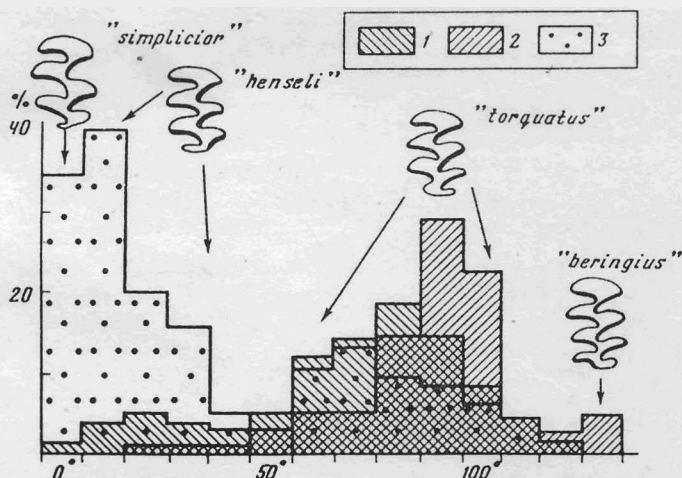


Рис. 1. Частоты разных вариантов строения второго верхнего коренного зуба  $M^2$  у современных копытных леммингов с Ямала (1),  $N = 239$ , с побережья Чаунской губы (2),  $N = 74$ , и позднелепистоценовых леммингов из местонахождения 430-й км (3),  $N = 30$

наиболее правильной такую форму изучения и описания их изменчивости: после промеров соответствующих углов и построения гистограмм указать наличие в выборке всех встреченных морфотипов и отметить модальный класс (классы); статистическое сравнение выборок удобно вести по критерию сходства  $\tau$  [4].

Такая работа была проведена с несколькими выборками зубов ископаемых копытных леммингов с севера Западной Сибири, а также с сериями выборок зубов *D. torquatus torquatus* с острова Вайгач, полуострова Ямал, *D. t. chionoraes* из района устья р. Лены, побережья Чаунской губы, *D. vinogradovi* с острова Врангеля (ныне живущие формы). Из разных районов полуострова Ямал изучено шесть выборок, в которых измерены углы более чем 600 первых верхних коренных зубов  $M^1$  и вторых верхних  $M^2$ , и более 200 третьих нижних коренных  $M^3$ . Все эти выборки между собой не различались. Среди  $M^2$  там обнаружены морфотипы *simplicior*, *henseli*, *torquatus* с модальным классом в области морфотипа *torquatus* (рис. 1). Такое же распределение частот наблюдается у *D. t. torquatus* с острова Вайгач. У *D. t. chionoraes* и *D. vinogradovi* среди  $M^2$  не встречено морфотипов *simplicior*, зато есть морфотип *beringius*. Заметим, что разные виды: *D. vinogradovi* с о. Врангеля и *D. t. chionoraes* из района устья р. Лены и с побережья Чаунской губы по форме  $M^2$  оказались идентичными. У всех сравниваемых евразийских копытных леммингов модальный класс для  $M^2$  один, он находится в области морфотипа *torquatus*.

Значительно ярче выражена географическая изменчивость формы  $M_3$ . Не обнаружено статистически значимых различий лишь между выборками с территории Ямала. Остальные выборки отличаются по распределению частот, хотя во всех имеются морфотипы *henseli* и *torquatus*. На Ямале и Вайгаче безусловно преобладает вариант *henseli*, а морфотипа *torquatus* обнаружено не более 10%. В районе устья р. Лены доля последнего несколько больше; еще заметнее она у *D. vinogradovi* с о. Врангеля, а у *D. t. chionoraes* с побережья Чаунской губы этот морфотип становится преобладающим (рис. 2).

Обнаруженные закономерности географической изменчивости можно обобщить в виде двух положений. 1) У изученных современных евразийских видов и

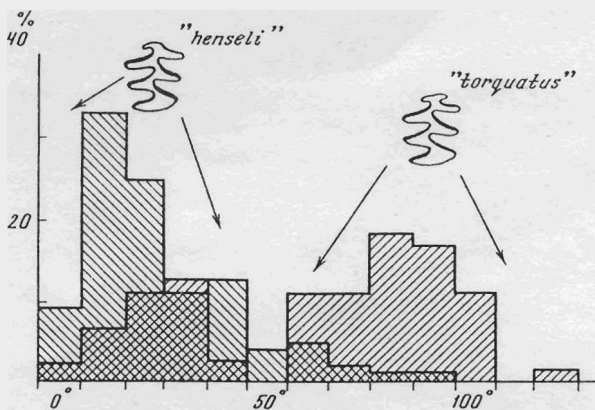


Рис. 2. Частоты разных вариантов строения третьего нижнего коренного зуба  $M_3$  современных копытных леммингов. Обозначения те же, что и на рис. 1.

подвидов наблюдается весьма широкая внутривидовая изменчивость формы всех коренных зубов; при этом слабые географические различия по форме  $M^2$  сочетаются с очень существенными различиями по форме  $M_3$ . 2) Обнаруженные географические различия не связаны с таксономическим положением изучаемых выборок.

Эти факты позволяют иначе оценивать различия в форме зубов ископаемых леммингов, которые всегда принято рассматривать как хронологические. Неприемлемость взгляда на эволюцию зубной системы копытных леммингов как на равномерный, однотипно протекающий в одной филетической ветви процесс подчеркивают наблюдения над изменчивостью в ископаемых выборках. Наиболее интересные факты можно получить при сопоставлении степени морфологического развития верхних и нижних зубов из трех плейстоценовых местонахождений севера Западной Сибири.  $M_3$  из местонахождений Хашгорт и 430-й км имеют все варианты строения, характерные для современных выборок с Ямала и очень близки к ним по распределению частот; везде явно преобладает морфотип *henseli*. В то же время время  $M^1$  и  $M^2$  в этих же выборках принципиально отличаются: В местонахождении Хашгорт из 42  $M^1$  и  $M^2$  41 раз представлен морфотип *simplicior*, 1 раз *henseli*; морфотипа *torquatus* нет совсем. В местонахождении 430-й км обнаружены все три морфотипа, преобладающим из которых является *henseli*. Напомним, что во всех современных выборках евразийских копытных леммингов модальный класс лежит в области морфотипа *henseli*.

Очень своеобразное строение зубной системы имеют лемминги из местонахождения Чембакчино:  $M^1$  и  $M^2$  представлены морфотипами *simplicior*, *henseli*, *torquatus*, с резким преобладанием двух первых; среди  $M_3$ , кроме морфотипов *henseli* и *torquatus*, встречаются такие, у которых отсутствует дополнительный четвертый выступ с лингвальной стороны. Этот морфотип *hudsonius*, наиболее примитивный из всех рассмотренных, является типичным для современного *D. hudsonius*, а также весьма древних раннеплейстоценовых леммингов.

Налицо явное противоречие в оценке морфологической сложности зубной системы леммингов из местонахождений Хашгорт и Чембакчино. Первые имеют наиболее простые из всех сравниваемых  $M^1$  и  $M^2$  — и такие же, как у современных  $M_3$ , а вторые — существенно более сложное строение  $M^1$  и  $M^2$ , но простейшие  $M_3$ . Если принять точку зрения о синхронности этих двух местонахождений, о такой

возможности говорят некоторые геолого-геоморфологические данные, то приходится признать существование нескольких параллельных филетических линий развития у евразийских копытных леммингов с существенно разными скоростями морфологических преобразований разных зубов. Если же встать на точку зрения о разном геологическом возрасте местонахождений Хашгорт и Чембакчино, но принадлежности их к одной филетической линии развития, то, в зависимости от взаимоположения их в этой линии, придется прийти к выводу не только о разных скоростях эволюции для разных зубов, но и о разных направлениях этого процесса.

Так или иначе приведенные факты не позволяют смотреть на эволюцию копытных леммингов как на плавную смену форм со все более сложными зубами, усложнение которых идет с одинаковой скоростью. Скорее, это сложный процесс взаимодействия многих пространственно-временных групп, образующих несколько филетических линий развития с параллельным, но различным по скорости процессом усложнения элементов зубной системы.

Институт экологии растений и животных  
Уральского научного центра Академии наук СССР, Свердловск

Поступило  
26 IX 1984

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А.К. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 289–295.
2. Зажигин В.С. Там же, с. 280–288.
3. Кочев В.А. В кн.: Палеонтология фанерозоя Севера Европейской части СССР. Сыктывкар, 1983, с. 74–75.
4. Животовский Л.А. – Журн. общ. биол., 1979, № 4, с. 587–602.