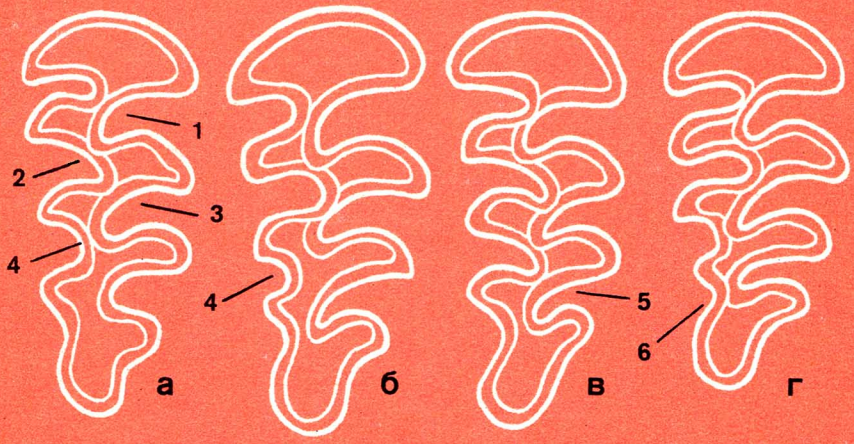


В. Н. Большаков, И. А. Васильева, А. Г. Малеева

Морфотипическая изменчивость зубов полевок

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных

В. Н. Большаков, И. А. Васильева,
А. Г. Малеева

Морфотипическая изменчивость зубов полевок

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1980

60 1/1

УДК 591.15.56:591

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. **Морфотипическая изменчивость зубов полевок.** М.: Наука, 1980, с. 140.

В книге рассмотрены основные закономерности изменчивости строения жевательной поверхности коренных зубов полевок. Особое внимание уделено морфотипической изменчивости зубов у форм неясного таксономического ранга, гибридов между ними, а также изменчивости морфотипов во времени от позднего плейстоцена до современности. Показаны возможности использования изученных показателей в микроэволюционных исследованиях, дана принципиально новая классификация морфотипов и построенная на ее основе схема их трансформации, решены конкретные вопросы в таксономии спорных форм подсемейства полевок.

Книга представляет интерес для зоологов, экологов, палеонтологов, студентов биологических факультетов университетов.

Табл. 31, рис. 37. Библиогр. 240 назв.

Ответственный редактор
Н.Н. ДАНИЛОВ

Б $\frac{2106-277}{55\,(02)-80}$ 503–80, кн. 2. 2005000000

©Издательство "Наука", 1980 г.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение начальных этапов эволюционного процесса – одна из важнейших задач современной эволюционной биологии [Шмальгаузен, 1946, 1969; Завадский, 1968; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Шварц, 1969; Сарычева, Яблоков, 1973]. С развитием учения о микроэволюции становится все более ясным, что внутривидовая изменчивость отражает определенные этапы эволюционной дивергенции форм. Согласно концепции политипического вида среди множества внутривидовых группировок те или иные из них могут находиться на разных этапах внутривидовой дивергенции. Совершенно очевидно, что без выявления таких внутривидовых форм и определения их взаимной дивергенции невозможно дальнейшее успешное исследование конкретных механизмов микроэволюционного процесса.

Для изучения внутривидовой дифференциации и решения спорных вопросов систематики и филогении привлекаются все новые, более тонкие методы исследования, такие, как биохимический анализ [Sibley, 1960; Ларина, Денисова, 1966; Михалев, 1966; Semeonoff, Robertson, 1968; Selander, Hung, Yang, 1969; и др.], иммунологические тесты [Mainardi, 1962; Manwell, 1966; Сюзюмова, 1966, 1967, 1973; Жуков, 1967, 1972, 1973; Берри, 1977; и др.], кариологические и цитогенетические методики [Matthey, Zimmermann, 1961; Nadler, 1962, 1964; Matthey, 1963a, 1964, 1966; Ляпунова, Мироханов, 1969; Мейер, Орлов, 1969; Воронцов, Ляпунова, 1969, 1970; Орлов, 1974; и др.], ряд математических методов [Терентьев, 1959; Sheath, Sokol, 1962; Constantinesku, 1967; Роббинс, 1977].

Тем не менее новые методические возможности, позволяя глубже проникать в сущность проблемы, в свою очередь, неизбежно вызывают к жизни новые проблемы. Так, кариологический анализ, несомненно, способствовал разрешению многих спорных вопросов систематики. Однако более широкое применение его привело к обнаружению явления хромосомного полиморфизма [McFee et al., 1966; Gustavson, 1966; Sparkes, 1966, 1969; Sparkes, Arakaki, 1966; "Autosomal polymorphism...", 1966]. Поэтому, говоря о новых методах систематики, необходимо помнить, что ни один из них в отдельности не решает основного вопроса "вид – не вид" [Шварц, 1973]. Практика показала, что наибольший эффект дает всесторон-

нее изучение с применением комплекса разнообразных методов; лишь комплексный подход к решению спорных вопросов предохраняет от возможных ошибок [Шварц, 1973; Покровский и др., 1973; Мейер, 1974а,б, 1978]. Поэтому привлечение и использование новых методов отнюдь не означает отказа от классических, традиционных, прежде всего морфологических методов. Они успешно используются наряду с новыми. Следует отметить, что многие традиционно используемые морфологические (как правило, описательные) методы требуют своего дальнейшего углубления с целью повышения информативности получаемых на их основе результатов. Увеличение информативности может быть достигнуто за счет использования адекватного математического аппарата и максимально возможного увеличения роли количественной обработки морфологического материала (дисперсионный и дискриминантный анализ, многопараметрическая статистика и т.д.). С другой стороны, это достигается выявлением основных закономерностей и природы варьирования изучаемых признаков [Яблоков, 1966]. Особое значение в решении ряда проблем микроэволюции имеет изучение палеонтологического материала. В палеонтологии, как и в неонтологии, "основой изучения должны быть популяции и непосредственно наблюдаемый или математически восстанавливаемый размах изменчивости характеризующих ее признаков" [Громов, 1959, с. 1584]. Палеонтологический материал, представленный достаточными сериями, – при учете особенностей его сохранности и особенностей тафономии его местонахождений – дает в руки исследователя возможность изучения начальных этапов процесса формообразования [Громов, 1959, 1967; Паавер, 1965, 1976; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Сарычева, Яблоков, 1973]. У млекопитающих признаками, традиционно использующимися для построения филогенетических и таксономических схем, являются особенности строения черепа и зубной системы [Simpson, 1945; Матвеев, 1963; Воронцов, 1967 и др.; Агаджанян, 1972а,б, 1974; Громов, 1972]. В частности, у грызунов подсемейства Microtinae большое таксономическое значение имеет рисунок жевательной поверхности коренных зубов. Известно, что характерной чертой подсемейства полевок являются высококоронковые, часто обладающие постоянным ростом коренные зубы, состоящие из дентино-эмалевых призм, с плоской жевательной поверхностью, характерного видоспецифичного рисунка из чередующихся эмалевых петель и треугольников. Форма эмалевых петель и образованных ими замкнутых пространств, а также число внутренних и наружных выступающих углов на M_1 и M^3 имеют наследственный характер и для многих видов служат диагностическими признаками. С другой стороны, многими авторами отмечалась значительная внутривидовая изменчивость жевательной поверхности [Rorig, Borner, 1905; Hinton, 1926; Stein, 1931, 1958; Zimmermann, 1935, 1956, 1958, 1959; Огнев, 1950; Громов, 1957а–д, 1961, 1972; Heller, 1958, 1969; Zejda, 1960, Мартынова, 1963; Топачевский, 1965, 1973; Guthrie, 1965, 1971; Oppenheimer,

1965; Kowalski, 1970; Лозан, 1971, 1974; Малеева, 1971а, 1976; Chaline, 1972; Еремина, 1972, 1974а, б; Агаджанян, 1973; Ангерманн, 1973; Громов, Поляков, 1977]. Отмечены вариации рисунка жевательной поверхности всех коренных зубов, однако наибольшей изменчивостью отличается строение третьего верхнего и первого нижнего моляров. Большинство авторов, как правило, обращают внимание на изменчивость передней петли M_1 и задней лопасти M^3 за счет образования дополнительных выступов и складок, в результате которого меняется общее число входящих и выступающих углов на наружной и внутренней сторонах зуба (см. рис. 1). Так, вслед за Ригом и Бернером [Rörig, Borner, 1905] обычно выделяют четыре основных плана строения M^3 у полевок: simplex, typica (principalis), duplicata, variabilis. Известно, что зубы, имеющие одинаковое число входящих и выступающих углов, могут различаться числом и формой расположения замкнутых пространств на жевательной поверхности. Уже Риг и Бернер у обыкновенной полевки выделили вариант строения M_1 – maskii, отличающийся "отшнурованием" передней непарной петли, а следовательно, увеличением числа замкнутых пространств до восьми.

У различных видов полевок отмечены формы "depressa", "inflexa" и др. [Heller, 1958], морфотипы "грегалоидный", "арвалоидный" и др. [Chaline, 1972].

С.И. Огнев (1950), описывая строение жевательной поверхности моляров Microtinae, всегда приводит число замкнутых пространств. Р. Ангерманн [1973] также обращает внимание на случаи незамкнутости эмалевых петель на всех молярах. В частности, для M^3 особым признаком рассматривается наличие или отсутствие подразделения второго зубного поля на два участка.

Таким образом, рисунок жевательной поверхности моляров в целом характеризуется сложным комплексом признаков. Тем не менее при классификации зубных форм выделяются те или иные конкретные вариации (морфотипы).

В последние годы в популяционно-морфологических исследованиях интенсивно развивается фенетический подход к изучению изменчивости признаков [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Еремина, 1974б; Лапшов, 1976], который по существу представляет собой аналитическое направление популяционной биологии [Паавер, 1976; Магомедмирзаев, 1977]. Фенетические исследования рисунка жевательной поверхности моляров у грызунов дают хороший материал для выяснения генетических процессов, происходящих в популяциях и внутрипопуляционных группировках [Еремина, 1974б].

В связи с изучением изменчивости строения зубов во времени и пространстве нередко употребляется понятие "морфотипическая изменчивость" – случай морфологического полиморфизма, когда наблюдается направленный сдвиг во времени и пространстве преобладающего типа строения (в нашем случае – коренных зубов). Как и любое другое морфологическое изменение, морфотипическая изменчивость, очевидно, отражает генетическое многообразие вида, ко-

торое накапливалось за всю историю его развития. Адаптивное значение ряда признаков строения зубов у полевок хорошо известно [Hinton, 1926; Guthrie, 1965; Воронцов, 1967], и данные по различным проявлениям морфотипической изменчивости позволяют понять, как вид приспосабливается к условиям существования, и в значительной степени оценить характер и силу давления отбора в процессе формообразования.

В Свердловске в Институте экологии растений и животных Уральского научного центра и в Уральском ордена Трудового Красного Знамени государственном университете им А.М. Горького в течение длительного времени проводятся исследования закономерностей морфотипической изменчивости коренных зубов представителей семейства Microtinae.

Исследования ставили целью разработку двух основных задач.

1. Использование комплексного метода анализа количественной и качественной изменчивости морфологических признаков (в конкретном случае – строения жевательной поверхности моляров) для изучения процесса эволюционной дивергенции форм и решения ряда конкретных задач в таксономии важной в практическом и теоретическом плане группы грызунов (В.Н. Большаков, И.А. Васильева).

2. Обоснование и применение общей классификации морфотипов зубов и построенной на ее основе схемы их трансформации в качестве методического подхода к изучению вопросов микроэволюции как на палеонтологическом, так и на современном материале, имеющего не только теоретическое, но и практическое значение через геологическую практику (А.Г. Малеева).

Хотя в силу специфики исследованного материала авторы по-разному подходят к решению указанных задач, мы считаем, что основная идея книги – показать большое значение изучения морфотипической изменчивости в познании закономерностей микроэволюции и таксономии полевок – может быть раскрыта при сопоставлении разных точек зрения.

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность проф. И.М. Громову, проф. А.В. Яблокову, А.В. Покровскому, М.Н. Мейер за ценные советы и помощь в процессе анализа материала и работы над книгой, а также сотрудникам и студентам кафедры зоологии УрГУ, принимавшим участие в сборе и обработке материала.

Часть I

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ФОРМ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ ДИВЕРГЕНЦИИ

Среди методов, играющих важную роль в изучении микроэволюционных и таксономических проблем, значительное место занимает гибридизация близких форм [Summer, 1930; Zimmerman, 1959, 1965; Шварц, Копеин, Покровский, 1960; Шварц, Покровский, 1961; Денисов, 1963; Bradshaw, 1965; Jewell, Fullagar, 1965; Dawson, 1965, 1966; Гладкина, Мейер, Мокеева, 1966; Павлинин, 1966а, б, Овчинникова, 1966, 1970, 1971, 1973; Мейер, 1968, 1974а, б, 1976; Орлов, 1968; Большаков, Покровский, 1969; Мейер, Орлов, 1969; Покровский, Гилева, Ищенко, Михалев, 1973; Покровский, Васильева, Лобанова, 1975].

Опыты по гибридизации открывают перед исследователями большие возможности – это наиболее надежный способ выяснения родственных отношений между таксонами. Наряду с установлением начальных стадий репродуктивной изоляции, а следовательно, и степени наследственной совместимости сравниваемых форм гибридологические эксперименты поставляют уникальный материал для изучения характера наследования признаков при скрещивании, степени генетической закрепленности различий между ними. Это, в свою очередь, дает дополнительную информацию об уровне эволюционной дивергенции исходных форм.

Необходимым элементом экспериментальных гибридологических исследований является анализ изменчивости признаков гибридного потомства от скрещивания исследуемых форм, включающий изучение морфологических особенностей исходных форм, а также изменение и проявление их у гибридов. Подобные исследования были проведены в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР, они и легли в основу настоящей работы.

Таксономический ранг большинства форм, выбранных для сравнения, до настоящего времени остается неясным либо трактуется противоречиво разными исследователями, поэтому изучение изменчивости таких важных в таксономическом отношении признаков, какими являются особенности строения зубной системы, необходимо для дальнейшей разработки систематики подсемейства.

В нашем распоряжении были черепа полевок, разводимых в экспериментальном виварии Института с 1962 по 1978 г.; общее число изученных черепов составило 3608 экз. Виварный материал, несомненно, имеет ряд преимуществ по сравнению с природными

выборками. Одним из преимуществ является то, что он дает возможность формировать выборки из животных точно известного возраста. С другой стороны, лишь при содержании в виварии можно наблюдать реакцию изучаемых признаков на абсолютно одинаковые условия.

Обычно принято различать "гибридов" и "помесей". Так, например, Ч. Дарвин в "Происхождении видов" [1951] называет помесями потомков разных рас, разновидностей или пород, гибридами - потомков разных видов. В современной литературе разграничение этих понятий не является строгим, часто наблюдаются отступления, когда продукты внутривидового скрещивания также называются гибридами [см., например, Гладкина и др., 1966; Павлинин, 1966а]. Чтобы избежать терминологической путаницы, мы также во всех случаях называем потомство, полученное в результате скрещивания форм, гибридным, тем более что ряд объектов наших исследований представлен формами спорного и неясного таксономического ранга.

В соответствии с конкретными задачами исследования в ряде случаев для сравнения привлекался краниологический материал из природных популяций полевок.

Изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов изучалась по рисункам, выполненным рисовальным аппаратом РА-6, установленным на микроскопе при постоянном увеличении. В работе использовано около 7 тыс. рисунков третьего верхнего моляра (M^3) и первого нижнего (M_1). Зарисовывались правые и левые моляры. Затем рисунки классифицировались по определенным критериям.

Для наших исследований мы сочли удобным выделить в изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 две составляющие: складчатость боковых сторон зуба и замкнутость зубных полей. Исходя из этого, выделение морфотипов рисунка жевательной поверхности M^3 проводилось в соответствии со степенью складчатости и характером замкнутости зубных полей.

Поскольку было показано, что складчатость является непрерывно варьирующим признаком (см. главу 1), выделялись лишь классы складчатости с той или иной степенью дробности в зависимости от пределов варьирования этого признака у каждой из изученных форм. Варианты замкнутости зубных полей выделялись по числу замкнутых пространств с учетом порядка их слияния. Во всех случаях изучалось качественное разнообразие сочетаний выделенных составляющих - набор морфотипов M^3, а также частоты встречаемости выделенных классов складчатости и вариантов числа замкнутых пространств на жевательной поверхности. Выделенные морфотипы обычно группировались в двухмерную схему. По горизонтали морфотипы располагались в соответствии со степенью складчатости, по вертикали - в зависимости от числа замкнутых пространств.

Важнейшим принципом нашей работы было сравнение форм полевок разной степени дивергенции. Анализ подвидового уровня дивер-

генции проведен на примере двух подвидов полевки-экономки, обитающих в резко различающихся условиях среды: тундрового – Microtus oeconomus chahlovi Scalon и лесостепного – M. oe. oeconomus Pallas. Материал по формам, достигшим видового уровня дивергенции, представлен парой близких форм полевок из группы Microtus arvalis: Microtus subarvalis Meyer, Orlov et Scholl и M. ilaeus Thomas (обе формы 54-хромосомные).

Уровень резко дифференцированных подвидов, до недавнего времени рассматривавшихся в качестве самостоятельных видов, изучен при сравнении двух относительно мало изученных северных представителей рода: M. middendorffi typhaeus Heptner и M. m. hyperboreus Vinogradov.

Если в первых трех случаях мы имели дело с формами, таксономический ранг которых не представляет сомнения, то в дальнейшем проводилось сравнение форм неясного таксономического статуса. Так, были изучены черепа зверьков из лабораторных колоний полевок группы M. juldaschi, ведущих начало от природных популяций из пяти районов Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

И, наконец, последняя группа сравнения – слабо изученные представители рода азиатских горных полевок, близкие в таксономическом отношении: Alticola vinogradovi Rasorenova (алтайская), A. macrotis Radde (забайкальская, или саянская) и A. lemminus Miller (лемминговидная).

Глава 1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИСУНКА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПРИРОДНЫХ И ВИВАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ

Полевка-экономка (Microtus oeconomus Pallas, 1778) – один из самых широко распространенных видов серых полевок. Ареал этого вида охватывает несколько ландшафтных зон: тундровую, лесотундровую, лесную и лесостепную. Разными авторами только на территории СССР описано 15 [Млекопитающие фауны СССР, 1963] – 16 [Огнев, 1950] подвидов.

Исследованиями последних лет показано, что выделение столь большого числа географических форм у некоторых видов подсемейства Microtinae неправомерно [Россолимо, 1962; Башенина, 1966; Большаков, 1967а; Пястолова, 1967]. Согласно концепции С.С. Шварца [1959а, 1966, 1969а], в основу выделения подвидов должны быть положены не формальные (правило 75%, нумерическая таксономия), а естественные критерии: специфическая реакция на изменение условий среды, обусловливающая самостоятельность эволюционной судьбы данной формы, а также необратимость её микроэволюционных преобразований. Следовательно, выделения в самостоятельные подвиды заслуживают лишь те популяции или груп-

пы популяций, которые характеризуются специфическими эволюционными тенденциями, приобретенными ими в процессе освоения специфической среды обитания.

Примером такого неформального (с эволюционной точки зрения) подхода к выделению подвидов служит доказательство биологического своеобразия субарктических популяций M.oeconomus, проведенное О.А. Пястоловой [1967, 1971]. Детальное изучение автором популяций северных экономок на п-ове Ямал выявило их морфологическое и экологическое единство и позволило обосновать естественность выделения подвида M.oe.chahlovi Scalon.

Дальнейшее исследование этой формы в условиях вивария [Овчинникова, 1966, 1970] подтвердило выводы, сделанные на основании изучения природного материала.

В виварии Института экологии при сравнении биологических особенностей северного и номинального (M.oe.oeconomus Pallas) подвидов концепция С.С. Шварца о специфической реакции разных внутривидовых форм на изменение условий среды нашла экспериментальное подтверждение. Так, например, широко известно, что при возрастании температуры среды у мелких млекопитающих наблюдается увеличение длины хвоста (правило Аллена). Выражение этой реакции у северных и южных экономок оказалось различным. Более короткохвостые северные полевки в виварии приобрели еще большую длину хвоста, чем южные. Специфическая реакция данного признака у северных зверьков на изменение условий проявилась в том, что в одинаковых условиях они реализовали еще более "южный" фенотип, чем представители номинального подвида [Шварц, 1966, 1968; Овчинникова, 1970].

В экспериментах по скрещиванию северных и южных экономок в виварии была установлена полная плодовитость помесных пар и гибридных животных во всех вариантах [Овчинникова, 1970], что говорит лишь о подвидовом уровне различий форм сравнения. В свою очередь, специфическая реакция на условия вивария четко указывает на их биологическое своеобразие, отражающее определенную степень дивергенции северных и южных экономок.

Имеющийся в нашем распоряжении природный и виварный материал по этим формам позволил провести сравнительное изучение изменчивости строения коренных зубов – важнейшего таксономического признака у полевок. Таким образом, мы имели возможность сравнить характер изменчивости моляров двух "хороших" подвидов, обитающих в резко различающихся экологических условиях. В связи с этим нами были поставлены следующие задачи:

1) изучить изменчивость рисунка жевательной поверхности третьего верхнего моляра (M^3) в природных популяциях северных и южных экономок;

2) сравнить характер изменчивости этого зуба лабораторных колоний обоих подвидов с исходными популяциями, из которых были привезены зверьки-основатели, и оценить при этом влияние экспериментальных условий на характер изменчивости M^3 каждого подвида;

в) изучить характер изменчивости M^3 у гибридов от скрещивания северных и южных экономок.

Для решения поставленных задач были изучены коллекции черепов chahlovi с п-ова Ямал: пойма р. Хадыты, 1959 г.; нижнее течение р. Полуя, 1960 г.; один из безымянных островов в нижнем течении р. Оби (сборы О.А. Пястоловой). Природный материал по номинальной форме представлен выборками из окрестностей оз. Сасыкуль Челябинской обл. 1960, 1961, 1963 гг. (сборы В.Г. Ищенко). Использованы также собственные сборы из Кувандыкского района Оренбургской обл., 1972, 1974 гг. Кроме того, изучена выборка из Шалинского района Свердловской обл., 1968 г. Для сравнения были привлечены черепа зверьков обоих подвидов, которые разводились в виварии Института экологии, а также черепа гибридов, полученных при скрещивании подвидов.

У полевки-экономки, как и у других представителей подсемейства, рисунок жевательной поверхности последнего верхнего коренного зуба (M^3) проявляет значительную изменчивость. Во-первых, изменчива форма последней петли зуба (талонуса), так как число выступающих углов на внешней и внутренней сторонах зуба может варьировать. Наиболее простое строение характеризуется наличием трех выступающих и двух-трех входящих углов на внешней стороне, на внутренней стороне при этом имеются четыре выступающих угла, разделенных тремя входящими (рис. 1). Однако встречаются также M^3 усложненного строения, когда на внешней стороне имеется четвертый выступающий угол, а на внутренней намечается выраженный в той или иной степени пятый выступающий угол. Усложнение (увеличение числа выступающих углов) может быть выражено только на одной из сторон зуба. Необходимо отметить, что между названными вариантами строения M^3 имеются всевозможные переходы, так что выделить эти качественные варианты можно лишь условно. (В дальнейшем мы вернемся к рассмотрению этого вопроса более детально, см. с. 19).

Мы считаем более правомерным говорить о классах складчатости. Были выделены следующие три класса складчатости (по внутренней стороне):

I. На внутренней стороне M^3 четыре выступающих угла, разделенных тремя входящими (соответствует f. typica у обыкновенной полевки):

II. Количество выступающих углов такое же, как в предыдущем случае, но имеется четвертый входящий угол (переходное строение от typica к variabilis);

III. На внутренней стороне пять выступающих углов, разделенных четырьмя входящими (f. variabilis).

Складчатость наружной стороны характеризовалась двумя вариантами: наличием или отсутствием четвертого выступающего угла (f. duplicata).

Известно также, что на жевательной поверхности M^3 у серых полевок варьирует число замкнутых пространств. У полевки-эконом-

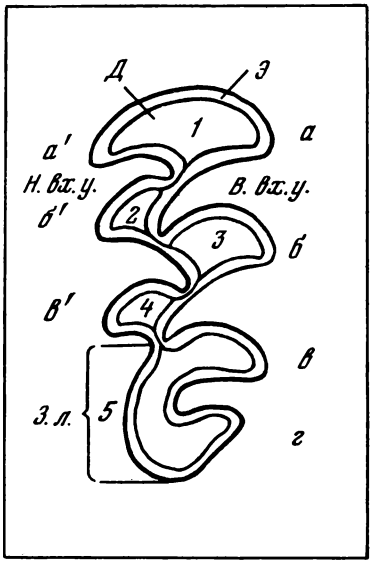
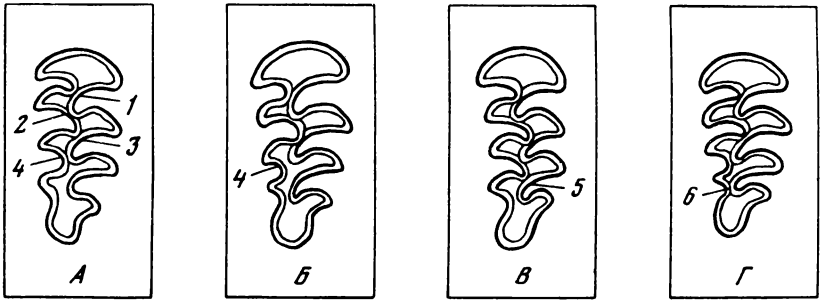


Рис. 1. Элементы рисунка жевательной поверхности M^3

Э – эмаль, *Д* – дентин; *а, б, в, г* – внутренние выступающие углы; $а^1$, $б^1$, $в^1$ – наружные выступающие углы; *В. вх. у.* – внутренние входящие углы; *Н. вх. у.* – наружные входящие углы; *1–5* – замкнутые пространства; *з. л.* – задняя лопасть (талонус)

Рис. 2. Порядок нумерации разделений (*1–6*) зубных полей M^3 у полевки-экономки

А – обычное строение зуба; *Б* – отсутствие четвертого разделения (четвертое слияние); *В* – наличие пятого разделения; *Г* – присутствие шестого разделения



ки их обычно пять, при этом зуб имеет четыре точки разделения дентиновых полей (рис. 2, *А*). Однако довольно часто встречаются случаи, когда поле талонуса сливается с полем прилежащего треугольника (этот вариант был обозначен как четвертое слияние дентиновых полей -4^+) (рис. 2, *Б*). Наблюдается также противоположная тенденция разделения поля талонуса на две части в двух разных точках – пятое (5^+) и шестое (6^+) разделения (рис. 2, *В, Г*).

Во всех выборках подсчитывались частоты встречаемости выделенных классов складчатости и описанных вариантов слияний и разделений дентиновых полей. Частоты рассчитывались к общему числу изученных зубов (правый и левый моляры).

Для полевки-экономки неоднократно отмечалась географическая изменчивость морфологических признаков, в том числе для северного подвида указывается более сложное строение третьего верхнего коренного зуба [Огнев, 1950; Млекопитающие фауны СССР, 1963]. Результаты, полученные нами при сравнении изменчивости рисунка

жевательной поверхности M^3 природных популяций северных и южных экономок, вполне согласуются с литературными сведениями по этому вопросу. Действительно, все изученные популяции северного подвида с п-ова Ямал, несмотря на имеющиеся межпопуляционные различия, характеризуются большей складчатостью внутренней стороны M^3 (табл. 1). В этих выборках с относительно меньшей частотой встречаются M^3 I класса складчатости, а более обильны зубы переходного строения с удлиненной последней лопастью, а также наиболее складчатые. В целом распределение частот классов складчатости внутренней стороны M^3 в природных популяциях полевки-экономки показывает постепенное усиление складчатости зуба с юга на север. Относительное обилие переходных форм M^3 сохраняется примерно одинаковым от Ямала до Челябинской обл., однако изменяется соотношение крайних вариантов (I и III классы); доля I класса к северу постепенно снижается, тогда как процент III, напротив, возрастает. В самой южной из изученных популяций (Оренбургская обл.) нами отмечена наибольшая частота встречаемости f. typica, которая здесь значительно превосходит (по частоте) также и переходную форму. Соответственно в этой популяции реже всего встречается f. variabilis. Таким образом, наши данные подтверждают наличие географической изменчивости в распространении вариантов складчатости внутренней стороны M^3 с юга на север. Основным направлением этой изменчивости является постепенное увеличение частоты наиболее сложных вариантов к северу.

Частота встречаемости четвертого добавочного зубца на внешней стороне M^3 (f. duplicata) в изученных выборках из природных популяций полевки-экономки колеблется незначительно (см. табл. 1). Во всех выборках F. duplicata встречается довольно часто (свыше 50%). В некоторых случаях различия по этому признаку достигают уровня достоверных, однако такой четкой направленности географической изменчивости, как по складчатости внутренней стороны зуба, отметить нельзя.

Определенный интерес представляет рассмотрение встречаемости различных вариантов слияний и разделений дентиновых полей. Оказалось, что слияние поля талонуса с полем прилежащего треугольника (вариант 4^+) чаще встречается у более молодых зверьков, чем у особей более старших возрастов. По этой причине вариант 4^+ не мог быть использован для оценки межпопуляционных различий. Что касается вариантов разделений поля талонуса – 5^+, 6^+, то их связь с возрастом зверьков не установлена. Как видно из табл. 2, варианты 5^+ и 6^+ в изученных популяциях встречаются с различной частотой, в некоторых популяциях они не обнаружены совсем. Частоты вариантов разделений могут резко колебаться в одной и той же популяции от года к году. Например, в исходной популяции номинального подвида, наблюдения за которой разделены годом, частота разделения 5^+ уменьшается от 17,9 до 7,1% (соответственно в 1961 и 1963 гг.).

Таблица 1

Изменчивость складчатости $M3$ в природных популяциях полевки-экономки

Место сбора	Число зубов	Частоты классов складчатости, %			Наличие 4-го внешнего выступающего угла
		I	II	III	
Пойма р. Хадыта (п-ов Ямал)	207	19,3±2,74	41,1±3,42	39,7±3,40	69,6±3,20
Острова в нижнем течении р. Оби (п-ов Ямал)	60	15,0±4,68	45,0±6,42	40,0±6,32	70,0±5,92
Окрестности г. Салехарда	158	14,6±2,81	38,6±3,87	46,8±3,97	78,5±3,27
Свердловская обл.	98	25,5±4,4	45,9±5,0	28,6±4,6	58,2±5,0
Челябинская обл.	210	28,6±3,12	41,0±3,39	30,4±3,17	69,5±3,18
Оренбургская обл.	329	62,2±2,70	21,1±2,27	16,7±2,08	73,4±2,46

Таблица 2

Частоты встречаемости вариантов разделений зубных полей в природных и экспериментальных популяциях полевки-экономки

Место сбора	Число зубов	Из них имели разделение, %	
		5^+	6^+
Пойма р. Хадыты (п-ов Ямал)	207	8,2±1,91	3,9±1,35
Острова в нижнем течении р. Оби (п-ов Ямал)	60	1,7±1,67	-
Окрестности г. Салехарда	158	15,8±2,90	1,9±1,09
Свердловская обл.	98	8,2±2,8	2,0±1,4
Челябинская обл.			
1961 г.	34	17,9±4,18	-
1963 г.	126	7,1±2,29	3,1±1,54
Оренбургская обл.			
1972 г.	212	0,94±0,60	-
1974 г.	111	0,90±0,89	-
Северный подвид (виварий)	481	10,3±1,38	6,8±1,14
Номинальный подвид (виварий)	1129	3,1±0,52	4,3±0,60

В целом для природных популяций можно отметить сравнительно невысокую частоту встречаемости указанных вариантов разделений. Особенно это характерно для разделения 6^+. В дикой популяции номинального подвида, от которой берет начало лабораторная, среди 45 зверьков, отловленных в 1961 г., 6^+ разделение не было найдено (см. табл. 2), а в 1963 г. из 65 пойманных особей только две имели 6^+ (3,1%). Такая редкая встречаемость (4,3% в лабораторной колонии номинальной формы) привела нас к мысли о возможном менделировании данного признака. Для проверки этого предположения был проведен анализ рисунков зубов в виварной колонии южного подвида с учетом родословных. Особи, имеющие шестое разделение только на одном зубе, описывались индивидуальной формулой $6^+/6^-$, где знак "минус" означает отсутствие разделения (в числителе дроби стоит символ левого зуба).

Большинство особей, имеющих разделение 6^+ (51% из всех имеющих данный признак), происходило от скрещивания самца 8 и самки 7 (одна из пар основателей лабораторной колонии). Самец 8 имел индивидуальную формулу $6^+/6^+$, а самка 7 – $6^-/6^-$. В их потомстве из 16 особей две были с 6^+ (их формулы – 6^+ (аном. зуб $6^-/6^+$). Нормальный самец 31 от этой пары скрещивался с нормальной самкой 42 (ее родители оба $6^-/6^-$). В их потомстве из девяти особей две имели 6^+, причем каждая только на одном из зубов ($6^-/6^+$ и $6^+/6^-$). После гибели самки 42 самец 31 был посажен к самке 104 (его дочери), у которой 6^+ не проявился. От этой пары родилась самка, имеющая индивидуальную формулу самца 8 (6^+6^+).

От другой пары основателей колонии (самка 1 и самец 3, оба нормальные) произошло 39% зверьков с 6^+. У потомков этой пары было два случая близкородственного скрещивания. В потомстве от полных сибсов: самка 39 × самец 18 (черепа утеряны) – из пяти потомков одна самка имела $6^+/6^-$; от полных сибсов: самка 40 × × самец 17 (черепа утеряны) – из семи потомков один самец имел $6^-/6^+$.

Скрещивались между собой потомки обеих пар основателей. Например, от самки 38 (от пары: самка 1 × самец 3) с самцом 25 (от пары: самка 7 × самец 8) из двух потомков один самец имел индивидуальную формулу $6^+/6^+$.

Редкая встречаемость 6^+, а также отсутствие отдельных черепов дают возможность проводить только качественный анализ с учетом родословных связей. Однако уже из всего сказанного можно предполагать, что разделение 6^+ является просто наследующимся признаком, возможно, имеющим моногибридный характер наследования.

Опираясь на это, можно объяснить колебания частот вариантов разделений в природных популяциях генетико-автоматическими процессами [Дубинин, Глембоцкий, 1967], а изменение их частот в виварной колонии по тем же причинам – принципом основателя [Майр, 1968]. В то же время отсутствие строгого количественно-

Таблица 3

Изменчивость складчатости M^3 полевки-экономки северного и номинального подвидов и их гибридов (виварий)

Форма	Число зубов	Частоты классов складчатости, %			Наличие 4-го внешнего выступающего угла
		I	II	III	
Северный подвид	481	49,5±2,30	32,6±2,10	17,9±1,80	75,8±2,0
Номинальный подвид	1129	26,7±1,32	37,2±1,44	36,0±1,43	58,1±1,47
Гибриды первого поколения	180	19,4±2,95	35,0±3,56	45,6±3,71	63,3±3,59
Гибриды второго поколения	98	26,5±4,46	28,6±4,56	44,9±5,02	62,2±4,90

го доказательства характера наследования этих вариантов не позволяет нам исключить возможность другого объяснения.

Согласно одной из поставленных нами в начале главы задач особую важность представляет сравнение по признаку складчатости лабораторных колоний обоих подвидов с исходными популяциями, а также оценка влияния экспериментальных условий на характер изменчивости этого признака у обеих форм. Как уже говорилось, зверьки – основатели лабораторной колонии номинального подвида были привезены с побережья оз. Сасыкуль Челябинской обл. в 1962 г. К сожалению, мы не располагаем выборкой из природной популяции непосредственно этого же года, однако имеются выборки из этого района в год, предшествующий завозу, – 1961 и следующий после него – 1962. Изучение выборок этих двух лет по частотам классов складчатости дало близкие результаты, поэтому мы сочли возможным объединить их в единую совокупность и использовать для сравнения с лабораторной колонией, ведущей начало от этой популяции. Распределение частот классов складчатости в лабораторной колонии номинального подвида принципиально не отличается от их распределения в исходной популяции (см. табл. 1,3). Оба распределения имеют более или менее "нормальный" вид с преобладанием M^3 II класса складчатости (переходная форма).

Совсем другая картина наблюдается при сравнении с исходной популяцией северного подвида (см. табл. 1,3). Если во всех тундровых популяциях преобладающим являются M^3 усложненной формы – II и III классы складчатости, а частота I класса невелика, то в лабораторной колонии мы имеем до некоторой степени противоположный случай: здесь преобладают зубы I класса складчатости, причем распределение частот асимметрично и более всего совпада-

ет с распределением в самой южной из числа изученных популяций номинального подвида из Оренбургской обл.

Такое изменение распределения частот классов складчатости зуба в лабораторной колонии по сравнению с исходной популяцией несколько неожиданно. Объяснить это явление, на наш взгляд, можно было бы с двух принципиально противоположных позиций. Во-первых, можно предположить, что этот эффект также является следствием "принципа основателя", так как лабораторная колония основана сравнительно небольшим числом животных – пять пар. К сожалению, черепа северных зверьков-основателей в коллекциях не сохранились, поэтому полностью отвергнуть влияние "принципа основателя" не представляется возможным. Однако все же мы считаем статистически маловероятным, чтобы из популяции, в которой численно преобладают зверьки, имеющие M^3 f. variabilis и переходного строения, были отловлены десять животных, имеющих в абсолютном большинстве зубы f. typica – наиболее редкого варианта в этой популяции.

Второе предположение о возможных причинах такого "сдвига" распределения частот классов складчатости M^3 в "южную" сторону, которому мы отдаем предпочтение, заключается в следующем. Как мы уже отмечали, аналогичное явление приобретения "южного фенотипа" в виварии северным подвидом на других признаках отмечалось С.С. Шварцем [1966, 1968] и Н.А. Овчинниковой [1970]. Наиболее ярко этот эффект был продемонстрирован при сравнении относительной длины хвоста у северных экономок из природных и экспериментальной популяций. Было установлено, что у более коротко-хвостой северной формы (признак имеет таксономическое значение!) при разведении в виварии развивается еще более длинный хвост, чем у южной. В то же время у зверьков номинального подвида при выращивании в виварии заметных изменений относительной длины хвоста не происходит. На основании проведенных исследований авторами был сделан вывод о том, что у северной формы признак "короткий хвост" не стабилизировался и сохранилась фенотипическая реакция на изменение температуры среды. По мнению С.С. Шварца [1968], "короткий хвост" северных экономок является не стабилизированной, охраняемой отбором "нормой" в понимании И.И. Шмальгаузена [1946, 1969], а лишь "оптимальным" (т.е. наиболее энергетически выгодным) фенотипом. Если допустить, что изменение строения жевательной поверхности коренных зубов в виварии также имеет модификационную природу, то более складчатые зубы северных экономок в природных популяциях также можно рассматривать как проявление оптимального "северного" фенотипа, хотя вопрос об адаптивном значении разных форм зубов далеко не так ясен, как в предыдущем случае.

На наш взгляд, допущение возможности модифицирующего влияния условий содержания зверьков на строение их моляров не противоречит общепринятому представлению о строгой генетической обусловленности этих признаков.

Наряду с обоснованием моногибридного характера наследования "простых" и "сложных" форм зубов [Steven, 1953; Zimmerman, 1953, 1959] наличие вариантов переходного строения авторы объясняют неполным доминированием "сложных" и указывают на возможно большую роль в их проявлении генов-модификаторов. Тот факт, что эти варианты в действительности не четко альтернативны, а связаны многочисленными переходами в непрерывный ряд, отмечался в литературе неоднократно [Огнев, 1950; Мартынова, 1963; Guthrie, 1965, 1971; Ангерманн, 1973].

При изучении достаточно больших серий рисунков зубов мы также имели возможность убедиться в непрерывности варьирования признака складчатости. Визуальная классификация позволяет ранжировать этот признак таким образом, что соседние варианты в ряду плавно переходят один в другой, а крайними членами ряда являются наиболее отчетливо выраженные f. typica, с одной стороны, и f. variabilis – с другой (рис. 3). Мы попытались выразить степень складчатости количественным показателем. Складчатость, как показано на рисунке, усиливается по мере "формирования" пятого выступающего угла на внутренней стороне зуба, поэтому естественно было измерять степень складчатости в угловых величинах. Схема измерений приведена на рис. 4. Проводилась ось зуба (OO^1) через две фиксированные точки: вершины первого внешнего и второго внутреннего входящих углов наружного контура эмали. В качестве меры складчатости был принят угол, образованный касательной, проведенной к передней грани контура пятого выступающего угла, и перпендикуляром, восстановленным к оси зуба (с внешней стороны) из точки пересечения касательной с осью (РМК на рис. 4). По величине этого угла был построен вариационный ряд (рис. 5). Как видно на рисунке, распределение признака близко к нормальному. Таким образом, угловая изменчивость складчатости проявляется аналогично варьированию любого количественного признака. Обычно считается, что количественные признаки контролируются большим числом генов, т.е. имеют полигенную природу [Mather, 1941; Ригер, Михаэлис, 1967; и др.], и сильно варьируют под влиянием условий среды. По Дарлингтону и Мазеру [Darlington, Mather, 1949], полигены могут выступать в качестве модификаторов "главных генов (олигогенов). Непрерывность ряда складчатости в нашем случае свидетельствует о сложной наследственной природе этого признака. В свете всего сказанного выше нам представляется принципиально возможным объяснить изменение складчатости M^3 у северных зверьков в виварии модифицирующим влиянием условий содержания.

В то же время вопрос о возможной модификационной природе этих изменений не следует смешивать с явлением обратимости различий между сравниваемыми подвидами. Как уже было нами показано ранее, распределения частот классов складчатости M^3 в лабораторных колониях северных и южных экономок не тождественны. В колонии северного подвида, в отличие от номинального, преобла-

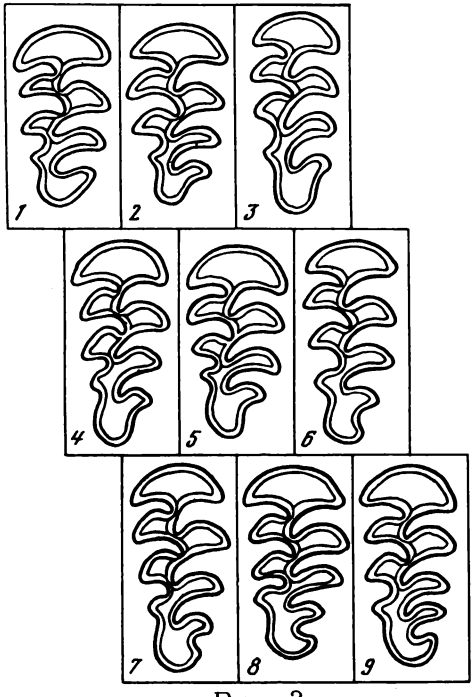


Рис. 3.

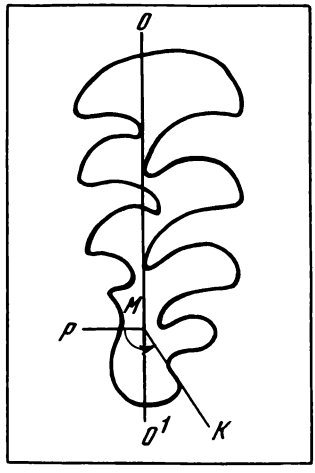


Рис. 4.

Рис. 3. Ранжирование складчатости внутренней стороны M^3 у полевки-экономки (северный подвид)

1–9 – ранги складчатости

Рис. 4. Схема измерений углового показателя складчатости M^3 у полевки-экономки

00^1 – ось зуба; *MK* – касательная к передней грани пятого внутреннего выступающего угла; *MP* – перпендикуляр, принятый за начало отсчета

дают зверьки, имеющие M^3 наиболее простого строения, что типично для южных популяций номинальной формы. Таким образом, необратимость различий между северными и южными экономками заключается в неодинаковой реакции этих форм по признаку складчатости M^3 на одни и те же условия вивария. Это, в свою очередь, указывает на определенную степень дивергенции обоих подвидов. В этом смысле наши данные по изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 природных и экспериментальных популяций полевки-экономки совпадают с выводами авторов, изучавших эти формы по комплексу других признаков [Пястолова, 1967, 1971; Шварц, 1968; Ищенко, 1969; Овчинникова, 1970].

Мы имели возможность также изучить характер изменчивости коренных зубов у гибридов, полученных в виварии в результате скрещивания северного и южного подвидов полевки-экономки. Распределение частот классов складчатости внутренней стороны M^3 у гибридных зверьков достоверно отличается от их распределения у

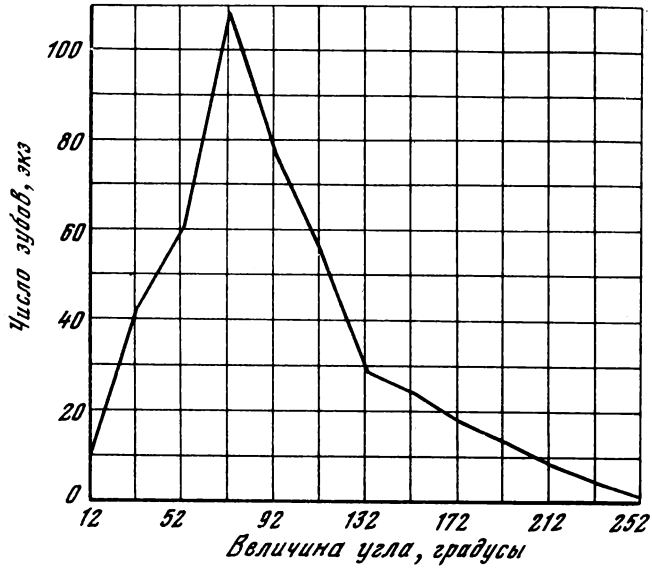


Рис. 5. Распределение углового показателя складчатости внутренней стороны M^3 в лабораторной колонии северного подвида полевки-экономки

обеих родительских форм. Как мы уже отмечали, в лабораторной колонии номинального подвида распределение этого признака было более или менее "нормальным", где максимум частот приходился на II класс (см. табл. 3). У северных экономок в виварии наиболее обильным классом оказался I. Напротив, у гибридного потомства и в первом и во втором поколении преобладают M^3 III класса складчатости. Распределение частот классов складчатости у гибридных зверьков ближе к таковому в природных популяциях северного подвида с п-ова Ямал, где также повышены частоты III класса. Наряду с увеличением частоты f. variabilis у гибридных особей можно отметить также усиление степени ее выраженности. Именно среди гибридов встречаются M^3, имеющие крайне усложненное строение внутренней стороны: пятый выступающий угол достигает величины первых четырех и загибается вперед (на рисунке – вверх). Такой характер изменчивости складчатости M^3 у гибридов, на наш взгляд, может говорить о следующем. Известно, что при скрещивании наблюдаются явления генного дисбаланса, разрушение системы функционирования генотипа как целого, утрата шлейфа модификаторов [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973]. Показано также, что в чуждой генотипической среде может усиливаться экспрессивность и пенетрантность мутаций [Тимофеев-Ресовский, 1930; Timofeeff-Ressovsky, 1934]. Опираясь на эти факты, Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавторами считают, что степень изменения

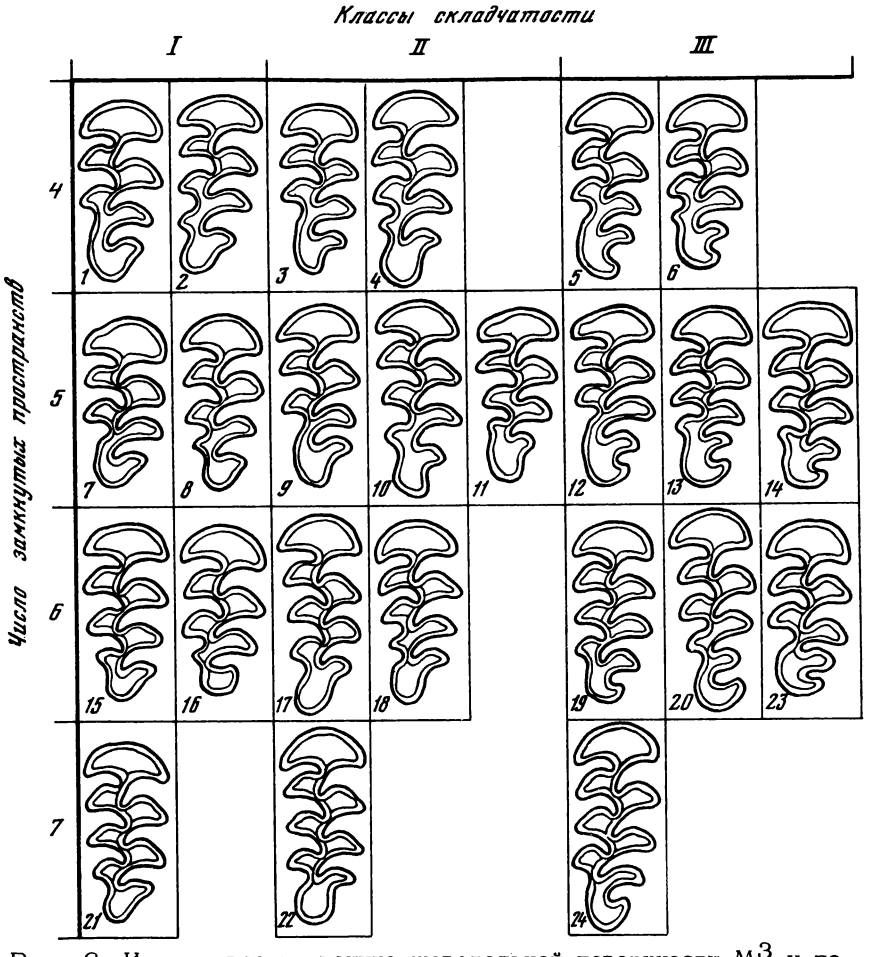


Рис. 6. Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 у полевки-экономки северного и номинального подвидов и их гибридов.
1–24 – номера морфотипов

экспрессивности и пенетрантности признаков при скрещивании может использоваться "в качестве теста для установления различий между генотипами, имеющими разное эколого-географическое происхождение, т.е. для характеристики системы генотипа как целого" [1973, с. 102]. На основании сказанного можно предположить, что в нашем случае увеличение частоты III класса складчатости M^3 у гибридов и одновременное усиление степени выраженности признака "variabilis" вызвано анологичными механизмами и указывает на наметившуюся генетическую дивергенцию исходных форм, являясь показателем суммарного генетического расстояния между ними.

Изучение рисунка жевательной поверхности зубов по отдельным признакам, как мы уже смогли убедиться, представляет несомненное удобство для исследователя. Такой подход дает возможность проанализировать сложную структуру зуба по отдельным составляющим изменчивости. Однако не следует забывать, что рисунок зуба представляет собой некое целое, характеризуется сочетанием признаков. За счет этого и проявляется дискретность каждого отдельного рисунка. В свою очередь, такая дискретность сочетаний позволяет вполне обоснованно проводить многомерную классификацию отдельных зубов по определенным морфотипам. Дискретные сочетания двух указанных выше составляющих изменчивости зуба – морфотипы, встреченные у зверьков лабораторных колоний обоих подвидов и их гибридов, приведены на общей схеме (рис. 6). По вертикали морфотипы расположены в соответствии с числом замкнутых пространств, а по горизонтали сгруппированы в классы по сочетанию складчатости внутренней и внешней сторон.

Всего на виварном материале выделено 24 морфотипа M^3. У зверьков номинального подвида обнаружено 20 морфотипов (рис. 6, *1–20*). В выборке северной формы найдено тоже 20 сочетаний (рис. 6, *1–10, 12, 13, 15–22*). Только два морфотипа (*11* и *14*), являющиеся единичными у южных экономок, не обнаружены у северных полевок. В свою очередь, северная форма также имеет два специфических морфотипа (*21* и *22*), не встреченных у южной. Эти сочетания тоже оказались единичными. У гибридов первого поколения встречено 17 морфотипов (рис. 6, *1–3, 6–10, 12, 13, 15, 17–20, 23, 26*). Большинство из них идентично морфотипам родительских форм. Имеющиеся два новых сочетания (*23* и *24*) также представлены единичными экземплярами. Как у исходных форм, так и у гибридного потомства наиболее многочислен морфотип *10* (по 20% встречаемости), представляющий собой сочетание II класса складчатости внутренней стороны и наличия четвертого выступающего угла на внешней стороне с пятью замкнутыми пространствами на жевательной поверхности. Наряду с этим у северной формы довольно обычен морфотип *6* (I класс складчатости внутренней стороны, наличие дополнительного угла на внешней стороне при пяти замкнутых пространствах). Напротив, у гибридов, как и у южных экономок, вторым наиболее обильным сочетанием является морфотип *13* (III класс складчатости внутренней стороны, дополнительный зубец на внешней стороне, пять замкнутых пространств). Именно у гибридов обнаружен самый сложный морфотип M^3 (*24*) – сочетание f. variabilis с семью замкнутыми пространствами (пятое и шестое разделение вместе). Таким образом, сравнение качественного разнообразия морфотипов M^3 наглядно показывает практически полное совпадение их набора у изученных форм.

Подводя итог всему изложенному в данной главе, необходимо отметить следующие основные моменты.

Рисунок жевательной поверхности M^3 характеризуется сложным сочетанием признаков. Признаки складчатости, проявляющие непре-

рывную изменчивость, ведут себя как количественные, а не альтернативные и имеют, очевидно, сложную наследственную природу. Установлена географическая изменчивость рисунка жевательной поверхности этого моляра, проявляющаяся в усилении складчатости зуба в более северных популяциях. В виварной колонии северного подвида отмечено изменение характера распределения складчатости в сторону упрощения по сравнению с исходными природными популяциями. Это явление мы склонны отнести за счет модификационной изменчивости. Другой признак – число замкнутых пространств – относится скорее к категории меристических и, вероятно, имеет простой характер наследования.

Сравнение изменчивости M^3 разных экологических форм экономки выявило специфическую реакцию северных полевок в одинаковых с южными условиях вивария, что указывает на определенную степень дивергенции изученных подвидов. В свою очередь, анализ изменчивости рисунков зубов гибридного потомства этих форм косвенно подтвердил, что различия между ними определяются спецификой генотипической среды каждого подвида. Тем не менее сравнение качественного набора сочетаний признаков – морфотипов M^3 – показало практически полное совпадение их у обеих форм. Таким образом, различия между ними носят лишь количественный характер и не превышают уровня внутривидовых.

Глава 2

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗУБОВ ИЛИЙСКОЙ И ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВОК И ИХ ГИБРИДОВ

Современное состояние систематики подсемейства полевок (Microtinae) не может быть признано удовлетворительным, несмотря на то, что возможности зоологов в методическом отношении неизмеримо возросли. До настоящего времени остается в силе замечание И.С. Полякова [1881, цит. по Огневу, 1950], назвавшего систематику полевок "камнем преткновения" для исследователей. До сих пор нет единого мнения о числе видов, входящих в один из центральных родов подсемейства, – род Microtus sehrank. По мнению одних авторов [Млекопитающие фауны СССР, 1963], на территории СССР обитает 23 вида серых полевок, другие авторы сокращают это число до 16 [Бобринский и др., 1965]. В последние годы в систематике рода произошли существенные изменения: с одной стороны, обоснована видовая самостоятельность ряда форм, ранее считавшихся подвидами, с другой – имеются противоположные случаи лишения некоторых форм видового ранга. Так, например, доказана видовая самостоятельность ряда форм группы M. arvalis: M. subarvalis sp. nova, Meyer, Orlov, Scholl [Орлов, 1969; Орлов, Малыгин, 1969б; Мейер и др., 1972а,б; Малыгин, Орлов, 1974]; M. mongolicus Radde [Meyer et al., 1967; Мейер, 1968]; M. transcaspicus Satunin

[Ляпунова, Мироханов, 1969; Мейер, Орлов, 1969; Овчинникова, 1970, 1971, 1973; Мейер, 1971; Большаков и др., 1973; Малыгин, 1973]. Последняя, в свою очередь, разделена на два самостоятельных вида: закаспийскую – M. transcaspicus Satunin и илийскую – M. ilacus Thomas [Ляпунова, Мироханов, 1969; Мейер и др., 1972б; Малыгин, 1973].

Систематическое положение закаспийской полевки было дискуссионным с момента описания. Радде и Вальтер, впервые добывшие экземпляр этой формы в Чулийском ущелье (Туркмения) в 1890 г., отнесли его к виду M. arvalis Pallas. В 1905 г. К.А. Сатунин описал по этому экземпляру отдельный вид M. transcaspicus [по Огневу, 1950]. Позднее С.И. Огнев и В.Г. Гептнер [1929] включили закаспийскую полевку в число подвидов обыкновенной. В 1936 г. Б.С. Виноградов восстановил видовой статус закаспийской полевки и выделил два ее подвида: номинальный (M. t. transcaspicus Satunin), встречающийся в окрестностях Ашхабада и в долинах рек Амударьи и Мургаба, и илийский (M. t. ilaeus Thomas), более мелкий и более темной окраски, найденный у городов Панфилова, Самарканда и в окрестностях станции Велико-Алексеевской. Илийская полевка, в свою очередь, ранее была описана в качестве особого вида [Thomas, 1912]. На протяжении последующих лет одни авторы рассматривали закаспийскую полевку как самостоятельный вид с двумя указанными выше подвидами [Ellermann, 1941; Ellermann, Morrison-Scott, 1951; Виноградов, Громов, 1952; Давыдов, 1962; Башенина, 1966], другие считали закаспийскую и илийскую полевок лишь подвидами обыкновенной полевки [Огнев, 1950; Кузякин, 1963; Петров, 1963; Бобринский и др., 1965].

Однако исследованиями последних лет установлено, что надвид M. arvalis включает в себя несколько видов-двойников, различающихся характеристиками хромосомных наборов: M. arvalis Pallas – 2n = =46; M. subarvalis sp. n. Meyer, Orlov et Scholl, 1972 – 2n = 54; M. mongolicus Radde – 2n = 50; M. transcaspicus Satunin – 2n = 52 и M. ilaeus Thomas – 2n = 54 [Орлов, 1969; Малыгин, 1969б; Мейер, Орлов, 1969; Ляпунова, Мироханов, 1969; Мейер и др., 1972а, б]. Видовая самостоятельность илийской полевки была подтверждена в экспериментах по скрещиванию ее с M. subarvalis [Овчинникова, 1971, 1973]. Пониженная интенсивность размножения и низкая плодовитость помесных пар, являющаяся следствием резорбции эмбрионов на различных стадиях развития, а также бесплодие гибридных животных, обнаруженные в этих экспериментах, указывают на существование полной репродуктивной изоляции этих форм. Между исходными формами вскрыты глубокие различия в особенностях онтогенетического развития, которые прежде всего выражаются в различных темпах роста молодняка. У илийской полевки молодняк развивается более быстрыми темпами.

Что касается морфологических особенностей, то отличительными признаками закаспийской и илийской полевок обычно считаются более крупные размеры тела и черепа, бо́льшая длина хвоста и более

светлая окраска, хотя у илийской формы эти отличия выражены менее резко. Б.С. Виноградов и другие [1936] и С.И. Огнев [1950] отмечают, что по строению коренных зубов закаспийская полевка почти не отличается от обыкновенной, хотя иногда для нее характерно некоторое усложнение третьего верхнего коренного зуба. Для илийской полевки сведения об изменчивости краниологических признаков ограничиваются работами С.П. Варшавского с соавторами [1957], Г.С. Давыдова [1962], В.М. Малыгина [1978], а строение коренных зубов изучалось лишь последним автором, В.М. Малыгин [1978] приходит к выводу, что строение коренных зубов непригодно для диагностики видов-двойников обыкновенной полевки. У четырех видов обыкновенных полевок сходны форма и число эмалевых петель M_1, а форма M^3 варьирует. Для большинства 54-хромосомных полевок, по его данным, характерен вариант "typica", реже других встречается вариант "symlex".

Сравнение по краниологическим признакам [Большаков, Васильев, Васильева, 1973] показало, что илийская и обыкновенная полевки различаются между собой не только общими размерами черепа и отдельных его признаков, но также и динамикой изменения пропорций черепа в процессе онтогенеза. Это еще раз подтверждает, что обнаруженные различия между сравниваемыми формами имеют наследственную природу.

Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3

Анализ рисунков жевательной поверхности третьего верхнего моляра показал, что у обеих форм рисунок M^3 проявляет значительную изменчивость. Во-первых, варьирует форма последней петли за счет появления дополнительных выступов и складок на внешней и внутренней поверхностях зуба. Это направление изменчивости, так же как и у полевки-экономки, мы обозначили как "складчатость". По степени складчатости у этих форм мы выделили пять классов.

I – на внешней и внутренней сторонах зуба по три выступающих угла, разделенных двумя входящими (соответствует f. simplex, по Ригу и Бернеру);

II – строение наружной стороны зуба подобно предыдущему, но на внутренней поверхности имеются четыре выступающих угла и три входящих (f. typica, по Ригу и Бернеру);

III – на внешней стороне зуба имеется дополнительный (четвертый) выступающий угол, соответственно число входящих углов увеличено до трех; у некоторых на внутренней стороне намечается четвертый входящий угол (соответствует f. duplicata, по Ригу и Бернеру);

IV – наружная поверхность имеет строение, подобное предыдущему (иногда четвертый зубец не выражен), но на внутренней стороне появляется пятый выступающий угол (промежуточная форма между f. duplicata и f. variabilis);

V – на внешней стороне зуба четыре выступающих угла и три входящих, на внутренней – пять хорошо выраженных выступающих углов, разделенных четырьмя входящими (f. variabilis, по Ригу и Бернеру).

Однако, как мы уже отмечали, моляры, имеющие одинаковую степень складчатости и отнесенные нами к одному классу, могут различаться числом замкнутых пространств. Отмечены случаи слияния двух или нескольких дентиновых полей в одно общее, а, с другой стороны, поле последней петли может подразделяться на два замкнутых пространства.

При выделении морфотипов зубов учитывалось число входящих и выступающих углов на внешней и внутренней сторонах зуба, а также число и порядок слияния замкнутых пространств на жевательной поверхности.

У илийской и обыкновенной полевок и их гибридов было выделено 16 морфотипов M^3, представленных на рис. 7. Как и в предыдущей главе, выделенные морфотипы были расположены в двухмерную схему с учетом двух составляющих изменчивости: складчатости внутренней и внешней сторон зуба и числа замкнутых пространств на его жевательной поверхности. Как и в предыдущем случае, на схеме по вертикали обозначено число замкнутых пространств в порядке убывания от шести до двух. По горизонтали морфотипы расположены в порядке изменения структуры зуба по степени нарастания складчатости. Морфотипы одного класса складчатости с одинаковым числом замкнутых пространств по различным вариантам их слияния помещены в одну клетку схемы. Номера морфотипов соответствуют порядку расположения на гистограмме (рис. 8), отражающей частоты встречаемости их у исследованных групп полевок.

При таком подходе к анализу изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 у обеих исходных форм было выделено по восемь морфотипов M^3. Оказалось, что общим у них является только один (на схеме – 8). Он представляет собой сочетание II класса складчатости с пятью замкнутыми пространствами. По классификации Рерига и Бернера [Rörig, Börner, 1905], этот вариант соответствует f. typica M. arvalis. На имеющемся материале на его долю приходится у обыкновенной полевки 11,2%, у илийской – 29,3% от числа изученных зубов.

В целом у M. subarvalis рисунок жевательной поверхности отличается меньшей сложностью. На изученном материале по этой форме число замкнутых пространств варьирует от двух по пяти, причем чаще встречаются три–четыре замкнутых пространства (см. рис. 7). У обыкновенной полевки, в отличие от илийской, отмечается большее разнообразие вариантов слияния зубных полей. У отдельных экземпляров сливаются второе и третье поля (см. рис. 7, *9, 14*); третье и четвертое (*10, 15*), четвертое и пятое (*12, 14*); третье, четвертое и пятое (*12*); второе, третье и четвертое (*11*); второе и третье, четвертое и пятое (*14*); и, наконец, все четыре

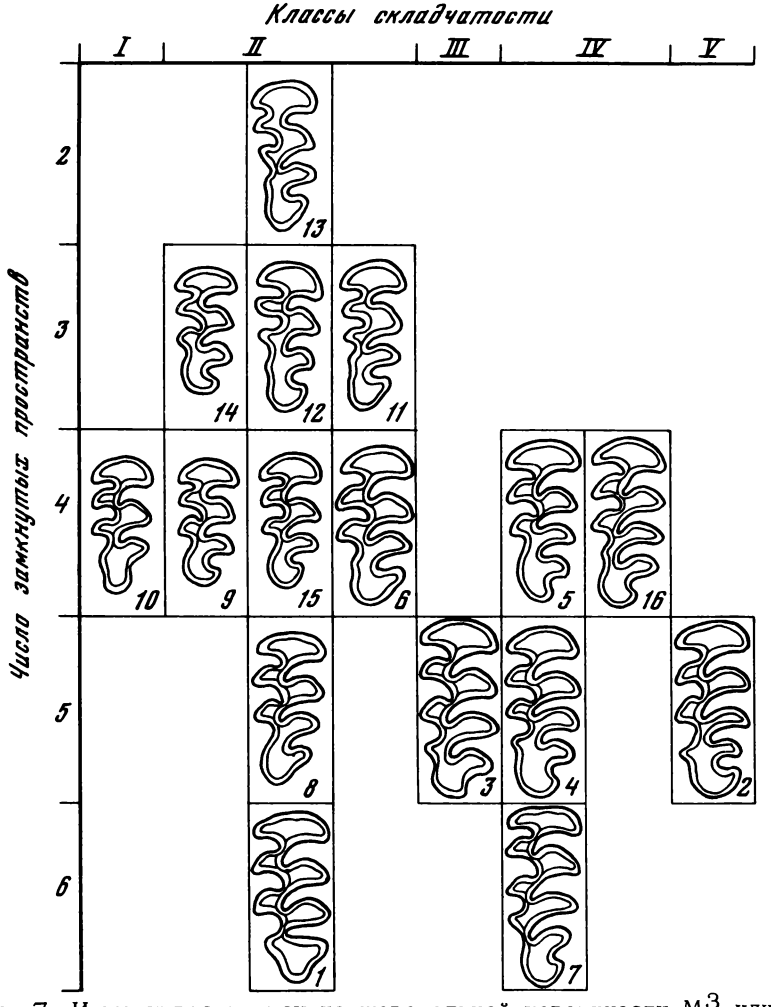


Рис. 7. Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 илийской и обыкновенной полевок и их гибридов

1–16 – номера морфотипов

первых зубных поля сливаются в одно общее, а число замкнутых пространств сокращается до двух (*13*). При большой вариабельности числа замкнутых пространств складчатость зуба изменчива в меньшей степени, чем у илийской полевки. Этот признак у M. subarvalis представлен только двумя классами. Однако у этой формы был встречен морфотип, относящийся по степени складчатости к f. simplex (рис. 7, *10*). Таким образом, для обыкновенной полевки характерна тенденция к упрощению структуры M^3 – слияние замкнутых пространств, наличие формы simplex (на схеме морфоти-

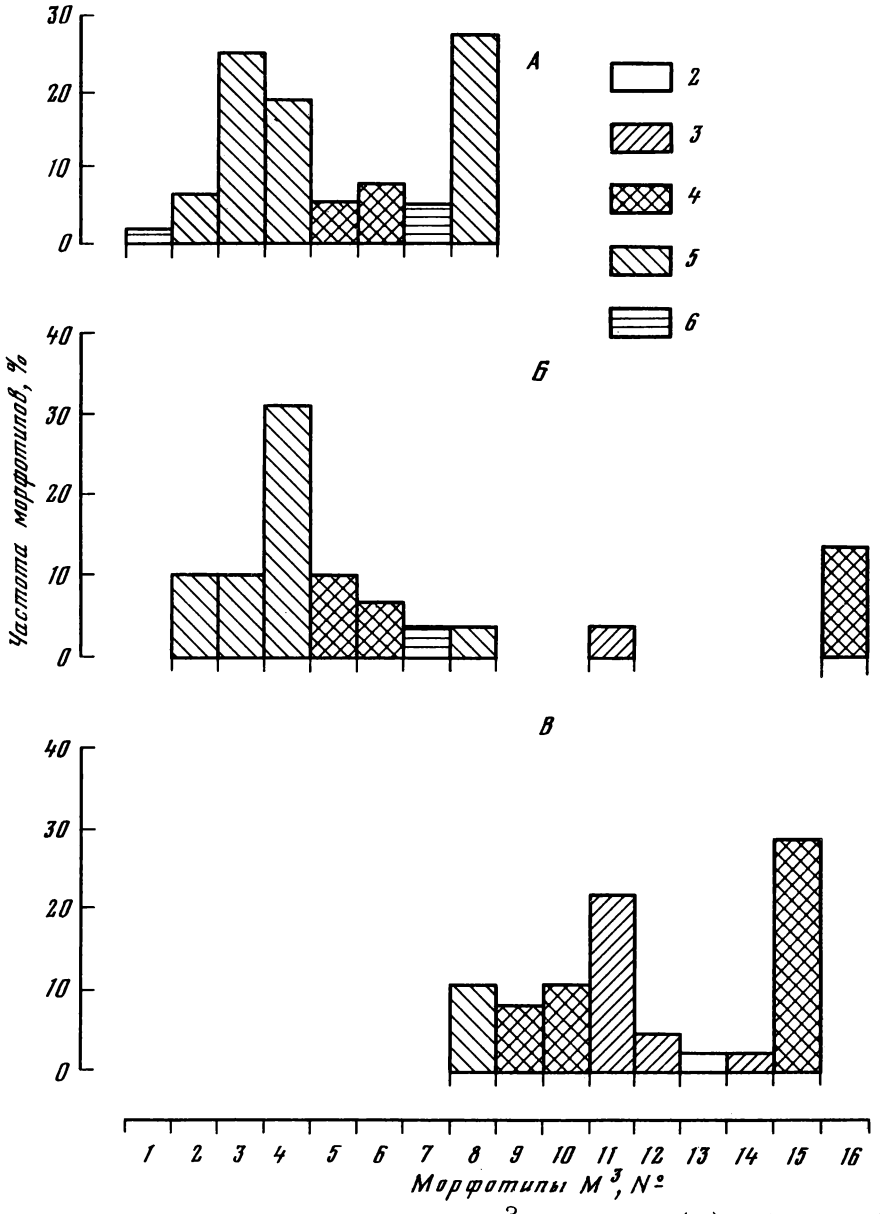


Рис. 8. Встречаемость морфотипов M^3 у илийской (*А*), обыкновенной (*В*) полевок и их гибридов (*Б*)

2–6 – число замкнутых пространств

пы, принадлежащие обыкновенной полевке, сосредоточены преимущественно в левой верхней части).

Для илийской полевки, напротив, можно отметить тенденцию к усложнению структуры третьего моляра верхней челюсти, что достигается, с одной стороны, усилением складчатости зуба, с другой – увеличением числа замкнутых пространств. У илийской полевки число замкнутых пространств на M^3 варьирует от четырех до шести, причем наиболее обычны морфотипы с пятью замкнутыми пространствами. Если у обыкновенной полевки часто встречаются слияния дентиновых полей, то у некоторых экземпляров илийской поле талонуса разделено на два замкнутых пространства, а их общее число увеличено до шести. Признак складчатости у илийской полевки варьирует в большем диапазоне – у нее встречены M^3 II, III, IV и V классов складчатости. Усложнение рисунка зуба M.ilaeus на схеме отражается расположением ее морфотипов в правой нижней части.

Межвидовые гибриды по характеру изменчивости третьего верхнего коренного зуба обнаруживают значительное сходство с илийской полевкой. У них число замкнутых пространств варьирует от трех до шести и так же, как и у илийской полевки, проявляется тенденция к усилению складчатости. Гибриды имеют семь общих морфотипов с илийской полевкой (2–8) и всего два с обыкновенной (8,11). Важно отметить, что у гибридов появляется новый морфотип (16), не встреченный ни у одной из родительских форм. Этот вариант имеет четыре замкнутых пространства и сочетает в себе слияние третьего и четвертого зубных полей (признак обыкновенной полевки) со сложной структурой зуба, соответствующей IV классу складчатости (признак илийской полевки).

Видовая самостоятельность M.subarvalis и M.ilaeus, как уже указывалось, вполне очевидна [Мейер, Орлов, 1969; Овчинникова, 1971, 1973; и др.], В этом плане существенные морфологические различия, обнаруженные нами на виварном материале, говорят о том, что репродуктивная изоляция и кариотипические различия этих форм сопровождаются морфологической дифференциацией.

В нашу задачу входило оценить направления морфологической дивергенции сравниваемых форм полевок. В однородных условиях вивария оказалось возможным установить специфические тенденции в изменчивости краниологических признаков. Наряду с бо́льшими размерами черепа M.ibaeus по сравнению с M.subarvalis нами обнаружено различие в динамике изменения пропорций черепа в онтогенезе между этими видами. Наиболее отчетливо морфологическая дифференциация этих форм проявляется в характере изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3. При анализе морфотипической изменчивости этого зуба установлены принципиальные различия между илийской и обыкновенной полевками. Если в предыдущей главе у подвидов полевки-экономки было обнаружено практически полное совпадение качественного многообразия сочетаний признаков рисунка M^3, то в этом случае мы видим до некоторой степени противоположную картину. Качественный набор морфотипов M^3 илийской

полевки существенно отличен от набора их у обыкновенной. Единственный общий для них вариант встречается почти у всех представителей рода [Ангерманн, 1973].

Таким образом, морфологическая дивергенция изученных форм затрагивает общие размеры, проявляется в своеобразии аллометрического роста его отделов и в специфических тенденциях морфотипической изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3. Уровень обнаруженных различий в сочетании с репродуктивной изоляцией илийской и обыкновенной полевок подтверждает их видовую самостоятельность.

Глава 3

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ СЕВЕРОСИБИРСКОЙ ПОЛЕВКИ, ПОЛЕВКИ МИДДЕНДОРФА И ИХ ГИБРИДОВ

Нами рассматривались два близких вида серых полевок, ранее считавшихся подвидами.

В этой главе мы попытаемся проанализировать изменчивость морфотипических признаков другой пары близких форм, которые до самого последнего времени большинством зоологов рассматривались в качестве двух самостоятельных видов: полевки Миддендорфа - Microtus middendorffi Poljakov, 1881, и северосибирской полевки M. hyperboreus Vinogradov, 1933. В свое время многие авторы отмечали их близость в систематическом отношении [Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965; и др.]. Наряду с этим указанные авторы различали два подвида полевки Миддендорфа: таймырский - M.m.middendorffi Poljakov, 1881, и уральский - M. m. typhaeus Heptner,1948. Морфологические различия между полевкой Миддендорфа и северосибирской полевкой невелики. Одним из наиболее существенных считается различие в окраске. Так, для северосибирской полевки характерна более темная окраска меха [Огнев, 1950]. Помимо этого, С.И.Огнев указывает на более крупные размеры полевки Миддендорфа. Из особенностей краниологии он отличает относительно более широкую расстановку скул, но меньшую величину барабанных камер у полевки Миддендорфа по сравнению с их величиной у северосибирской. Более детальное сравнение морфологии полевок Миддендорфа и северосибирской приведено В.Г.Кривошеевым [1963], который подтверждает перечисленные выше различия и обращает внимание на сильную трансгрессию морфологических признаков, а следовательно, на трудность их использования для диагностики форм. Вслед за С.И. Огневым В.Г.Кривошеев указал на сходство между сравниваемыми формами по строению третьего верхнего коренного зуба. Обе формы имеют по сравнению с обыкновенной полевкой усложненную структуру этого зуба.

В целом обе формы изучены довольно слабо. Их распространение до сих пор точно не выяснено. Сведения о распространении и экологии полевки Миддендорфа приводятся в работах ряда авторов [Тугаринов, 1927; Флеров, 1933; Колюшев, 1935; Дунаева, Кучерук, 1941; Корзинкина, 1946; Шварц, 1959б; Шварц, Пястолова, 1971]. Материалы по северосибирской полевке наиболее подробно представлены в работах В.Г.Кривошеева [Кривошеев, 1963; Юдин, Кривошеев, Беляев, 1976], хотя имеются и более ранние наблюдения [Скалон, 1935]. Согласно указанным авторам, ареалы северосибирской и полевки Миддендорфа частично перекрываются на Южном Таймыре. Однако Кривошеев отмечает, что в этом случае они все-таки разобщены экологически, так как предпочитают различные местообитания. Полевка Миддендорфа – обитатель материковых тундр. Она встречается в осоково-сфагновых болотах, приречных тальниках, избегает каменистые грунты. Северосибирская полевка населяет открытые местообитания по долинам рек в предгорных и горных районах в подзоне северной лиственничной тайги. По наблюдениям Кривошеева, полевка Миддендорфа питается более грубыми вегетативными частями тундровых осок. Именно с этими особенностями питания автор связывает бóльшую массивность черепа, более сильное развитие гребней, а также относительно бóльшую широкоскулость полевки Миддендорфа.

Таким образом, полевка Миддендорфа и северосибирская полевка различаются по ряду морфологических и экологических признаков, а также имеют семисимпатрические ареалы. Большинство авторов придают этим различиям видовое значение.

Однако в последнее время появились данные, которые ставят под сомнение видовую самостоятельность рассматриваемых форм полевок. Прежде всего это опыты по гибридизации в экспериментальных условиях [Покровский и др., 1970, 1975; Покровский, 1971]. Результаты этих опытов показали полное отсутствие какой бы то ни было репродуктивной изоляции между северосибирской полевкой и полевкой Миддендорфа. Не было зафиксировано никаких нарушений половой аттракции ни в одном из вариантов скрещиваний. Гибридные животные первого поколения оказались полностью плодовитыми, так что были получены гибриды второго и даже третьего поколений: при этом никакого заметного снижения плодовитости в последующих поколениях не наблюдалось. Проводились также и кариологические исследования, в результате которых было выяснено сходство кариотипов полевок Миддендорфа и северосибирской. У обеих форм $2n = 50$ [Ляпунова, Кривошеев, 1969; Гилева, 1972].

Таким образом, несмотря на то что в течение многих лет полевки Миддендорфа и северосибирская рассматривались самостоятельными видами, данные последних лет заставляют пересмотреть их систематическое положение и требуют признания их видового единства.

В этой связи было проведено [Покровский, Васильева, Лобанова, 1975] сравнение изменчивости краниологических признаков и рисун-

ка жевательной поверхности третьего моляра верхней челюсти полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов. Результаты сравнения абсолютных размеров черепа и пропорций сводятся к следующим основным положениям. Статистически достоверные различия краниологических характеристик исследуемых форм невелики в абсолютном выражении и могут быть обнаружены лишь при сравнении значительных выборок; кроме того, лимиты всех признаков настолько трансгрессируют, что ни один из них не может иметь диагностического значения. Различия такого уровня обычны для подвидов. Гибриды по большинству признаков занимают промежуточное положение между исходными формами и лишь по двум выходят за их пределы (до и то отклонения эти в значительной степени сглаживаются с возрастом). Сказанное относится и к индексам краниологических показателей: вследствие значительной трансгрессии ни один из них не может быть использован в качестве диагностического.

Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3

При анализе рисунков M^3 у полевок Миддендорфа и северосибирской обращает на себя внимание очень сильная изменчивость его жевательной поверхности. Число замкнутых пространств на всем просмотренном материале варьирует от одного до шести. В исходном случае зуб имеет, по-видимому, пять замкнутых пространств [Огнев, 1950]. При уменьшении их числа два или несколько замкнутых пространств объединены в одно. Можно отметить противоположную тенденцию к появлению шестого замкнутого пространства. При одинаковом числе замкнутых пространств, так же как и у предыдущих форм сравнения, обнаружены различные варианты их слияния.

По степени складчатости также наблюдается очень большое разнообразие. Если выделять самостоятельными классами все представленные на рисунке варианты (рис. 9), то в сочетании с различным числом замкнутых пространств на изученном материале можно выделить 41 морфотип M^3. Такое количество морфотипов затрудняет анализ, поэтому все переходные по степени складчатости формы были разделены на четыре класса, соответствующие четырем типам строения M^3 у Microtus arvalis, по Реригу и Бернеру [1905]: simplex, typica, duplicata и variabilis. При этом на всем изученном материале было выделено 24 морфотипа рисунка жевательной поверхности M^3. Выделенные морфотипы также были расположены в двухмерную схему в соответствии с отмеченными выше составляющими изменчивости (рис. 10).

У северосибирской полевки было выделено 17 морфотипов M^3 (рис. 10, *1–17*), у полевки Миддендорфа – 13 (рис. 10, *7–19*). Следовательно, общими для обеих форм являются 11 морфотипов (*7–17*). Важно отметить, что на долю этих общих морфотипов приходится довольно большой процент каждой из этих форм, так что 94,2% северосибирских полевок и 91,2% полевок Миддендорфа обладают общими морфотипами. Специфические морфотипы хотя и имеются (*1–6* –

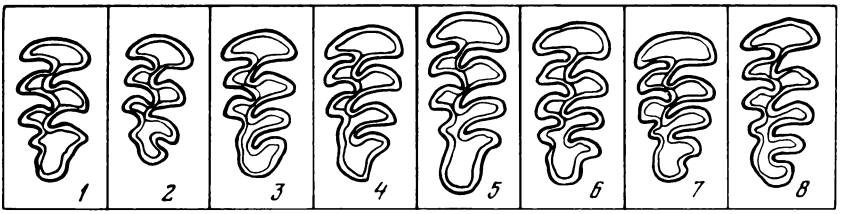


Рис. 9. Изменчивость складчатости M^3 у полевки Миддендорфа
1–2 – simplex; *3–4* – typica; *5–6* – duplicata; *7–8* – variabilis

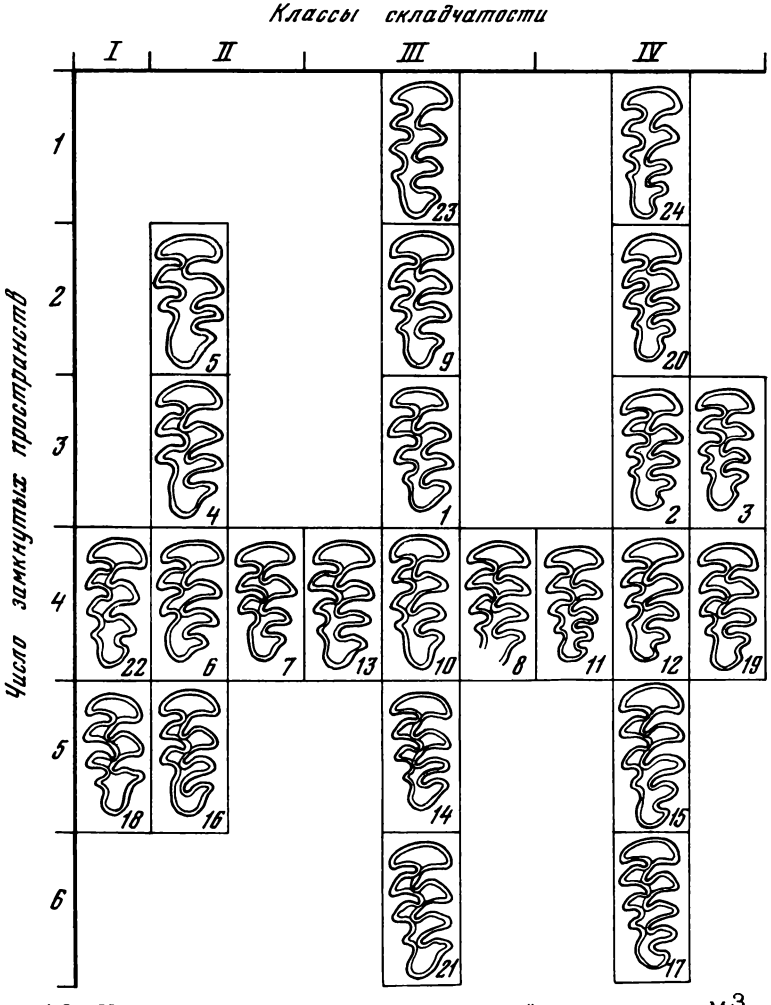


Рис. 10. Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 у северо сибирской полевки, полевки Миддендорфа и их гибридов.
1–24 – номера морфотипов

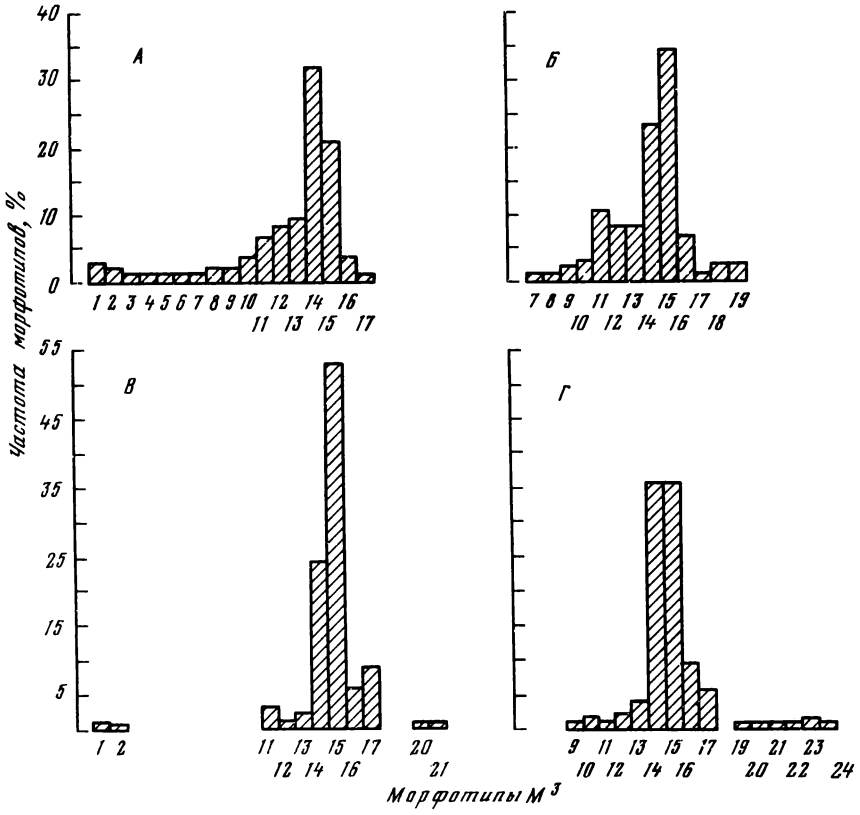


Рис. 11. Относительные частоты типов M^3, M^2 у северосибирской полевки (*А*), полевки Миддендорфа (*Б*), гибридов первого (*В*) и второго (*Г*) поколений

для северосибирской и *18, 19* – для полевки Миддендорфа), но встречаются довольно редко (рис. 11).

У гибридов первого поколения встречено 11 морфотипов M^3 (рис. 10, *1, 2, 11–17, 20, 21*). Из них 9 морфотипов являются общими с морфотипами северосибирской полевки, 7 – морфотипами полевки Миддендорфа. Заслуживает внимания то, что у гибридов первого поколения отмечены 2 морфотипа, которых не было ни у одной из родительских форм (*20, 21*). Морфотип 20 представляет собой сочетание f. variabilis с двумя замкнутыми пространствами, а морфотип 21 – сочетание f. duplicata с шестью замкнутыми пространствами. Оба эти морфотипа сохраняются во втором поколении.

У гибридов второго поколения общее число морфотипов увеличивается до 15. Обнаружено три новых морфотипа, которых не было ни у исходных форм полевок, ни у гибридов первого поколения (см.

Таблица 4

Изменчивость складчатости M^3 у северосибирской полевки, полевки Миддендорфа и их гибридов

Форма	Число зубов	Классы складчатости, %			
		I	II	III	IV
Северосибирская полевка	107		7,6±2,56	51,9±4,83	40,5±4,75
Полевка Миддендорфа	97	3,0±1,70	9,7±3,0	35,8±4,87	50,5±5,1
Гибриды первого поколения	232	-	5,3±1,5	28,7±3,00	66,0±3,1
Гибриды второго поколения	170	0,6±0,5	9,3±2,20	44,1±3,80	46,0±3,8

Таблица 5

Изменчивость числа замкнутых пространств у северосибирской полевки, полевки Миддендорфа и их гибридов

Форма	Число зубов	Из них имеют замкнутых пространств, %					
		1	2	3	4	5	6
Северосибирская полевка	107	-	2,9	6,6	32,1	57,5	0,9
Полевка Миддендорфа	97	-	2,0	-	28,1	69,0	1,0
Гибриды первого поколения	232	-	0,8	1,2	5,7	82,9	9,4
Гибриды второго поколения	170	1,8	1,2	-	8,8	82,3	5,9

рис. 10, *22–24*). Морфотип 22 также является результатом перекомбинации признаков, имевшихся у родительских форм, - сочетание f. simplex с четырьмя замкнутыми пространствами. Что касается морфотипов *23* и *24*, то они имеют жевательную поверхность, образованную сплошным замкнутым пространством, не подразделенным на отдельные участки, соответствующие выступающим углам.

Более детальное сравнение характера изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 у полевок Миддендорфа и северосибирской удобно провести по каждой составляющей (складчатости и числу замкнутых пространств) в отдельности. Частота встречаемости морфотипов с различной степенью складчатости представлена в табл. 4.

Из таблицы видно, что для обеих исходных форм полевок характерно преобладание морфотипов с усложненной структурой, что отмечалось и другими авторами [Огнев, 1950; Кривошеев, 1963]. Однако при таком сходстве имеются и отличия. Во-первых, полевка Миддендорфа характеризуется более широкими пределами изменчивости складчатости. Как показано на рис. 9 и в табл. 4, у нее представлены все классы от simplex до variabilis, причем наиболее многочислен последний. У северосибирской полевки форму simplex на нашем материале обнаружить не удалось. Имеется некоторое различие и в распределении частот: у северосибирской полевки наиболее широко представлен III класс (f. duplicata), частота IV класса (f. variabilis), напротив, несколько меньше.

В первом поколении гибридов f. simplex не проявилась. Характер количественного распределения морфотипов по степени складчатости больше напоминает таковой у полевки Миддендорфа: v. variabilis также встречается чаще остальных, но ее доминирование выражено более явно. Для второго поколения гибридов вновь характерно некоторое расширение изменчивости по степени складчатости: обнаружена (в единственном экземпляре) f. simplex. Преобладание f. variabilis во втором поколении становится менее явным. Частоты f. duplicata и f. variabilis практически уравновешивают друг друга.

Распределение морфотипов по числу замкнутых пространств у сравниваемых групп полевок также проявляет как сходные моменты, так и некоторое своеобразие (табл. 5). У обеих исходных форм число замкнутых пространств варьирует от двух до шести, по частоте встречаемости преобладают зубы с пятью и четырьмя замкнутыми пространствами. Однако у полевки Миддендорфа не было обнаружено морфотипов с тремя замкнутыми пространствами. В первом поколении гибридов несколько уменьшается общая доля морфотипов с объединенными пространствами, более отчетливо выражено преобладание морфотипов "нормального" строения с пятью замкнутыми пространствами (82,9%). Эта тенденция сохраняется и во втором поколении (соответственно 82,3%). Гибриды второго поколения, как и полевка Миддендорфа, не имеют морфотипов с тремя замкнутыми пространствами. С другой стороны, у гибридов второго поколения отмечены морфотипы с одним сплошным замкнутым пространством.

Как уже говорилось, в первом гибридном поколении по частоте встречаемости доминирует f. variabilis (см. табл. 4), которая характеризуется наибольшей степенью складчатости. Это явление преобладания наиболее сложного варианта складчатости у гибридов первого поколения имеет, по-видимому, ту же природу, что и у гибридов от скрещивания двух подвидов полевки-экономки.

Необходимо сопоставить результаты изучения морфотипической изменчивости у форм, которые анализировались в первой и второй главах, с материалами данной главы. Для того чтобы иллюстрировать разную степень сходства характера морфотипической изменчивости, в приведенных попарных сравнениях были применены коэффи-

Таблица 6

Сравнение наборов морфотипов M^3 у форм полевок разной степени дивергенции

Форма сравнения	Коэффициенты сходства, %	
	K_1	K_2
M. oe. oeconomus – M. oe. chahlovi	66,7	99,3
M. m. middendorffi – M. m. hyperboreus	57,9	92,8
M. subarvalis – M. ilaeus	6,7	20,9

циенты морфотипического сходства. Сходство качественного набора морфотипов оценивали по формуле Жаккара:

$$K_1 = \frac{c}{a + b - c} \cdot 100,$$

которая обычно используется в геоботанике при сравнении видового состава растительных ассоциаций [см., например, Василевич, 1969]. Применительно к нашему случаю эта формула отражает сходство набора морфотипов и их разнообразия при попарном сравнении форм, где c – число морфотипов, общих для двух форм, a – число морфотипов у первой, b – у второй формы.

Но поскольку в этом случае не учитываются частоты морфотипов, а выборки могут различаться не только набором, но и количественным соотношением морфотипов в наборе, были рассчитаны также коэффициенты сходства по следующей формуле:

$$K_2 = \sum_{i=1}^{k} \frac{c_{i1} + c_{i2}}{n_1 + n_2} \cdot 100,$$

где k – число морфотипов, общих для обеих выборок; i – номер морфотипа из числа общих, $i = 1,2,\ldots, k$; k; c_{i1}, c_{i2} – количество экземпляров зубов i-го морфотипа в первой и второй выборках; n_1, n_2 – объемы сравниваемых выборок (число исследованных M^3).

Результаты попарного сравнения всех форм, рассмотренных в главах 1–3 по коэффициентам сходства k_1 и k_2, даны в табл. 6.

Как видно из таблицы, два подвида полевки-экономки выделяются наибольшим сходством как при качественном, так и количественном сопоставлении наборов морфотипов. Илийская и обыкновенная полевки представляют собой противоположный случай, проявляя наименьшее сходство по обоим коэффициентам. Что касается форм, разбираемых в этой главе, их сравнение дает коэффициенты сходства, приближающиеся к таковым у "хороших" подвидов.

Таким образом, полученные данные о сходном характере морфотипической изменчивости полевок Миддендорфа и северосибирской в сочетании с сильной трансгрессией краниометрических показателей и результатами экспериментального скрещивания свидетельствуют о подвидовом уровне дивергенции этих форм.

Глава 4

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И РИСУНКА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ РЯДА ФОРМ ПАМИРСКИХ И АРЧЕВЫХ ПОЛЕВОК

Мелкие млекопитающие горных областей представляют особый интерес для микроэволюционных исследований. Изолированность отдельных популяций, обитающих на различных хребтах, создает предпосылки для их эволюционной дивергенции. В последние годы получены данные о кариологической дифференциации популяций горных Microtinae. Наиболее известны в этом отношении исследования группы кустарниковых полевок Кавказа [Иванов, Темботов, 1972; Темботов, Хатухов, Иванов, Григорьева, 1976; Хатухов, 1977], которые показали, что эта группа находится в состоянии интенсивного формообразования, причем некоторые из обнаруженных кариотипических форм, по-видимому, достигли видовой самостоятельности и должны быть выделены в ранг видов. Другим не менее интересным объектом для изучения начальных этапов дивергенции форм являются памиро-алайские полевки группы Microtus juldaschi. Таксономические взаимоотношения между этими формами до настоящего времени остаются неясными. Большинство систематиков выделяют два самостоятельных вида: Microtus (Phaiomys) juldaschi Severtzov, 1879 – памирская полевка и Microtus (Phaiomys) carruthersi Thomas, 1902 – арчевая [Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952; Млекопитающие фауны СССР, 1963; Соколов, 1977], отмечая при этом их морфологическое сходство. В то же время другие авторы склоняются к необходимости объединения их в один вид с двумя подвидами [Кузякин, 1963; Бобринский и др., 1965].

В Институте экологии растений и животных с 1967 г. ведется экспериментальное изучение этих форм в виварии. Первоначально исследовались формы из мест описания видов: памирская с Восточного Памира из окрестностей пос. Чечекты, арчевая из Майхуринского ущелья Гиссарского хребта [Большаков, Покровский, 1969; Большаков, Россолимо, Покровский, 1969]. Несмотря на различия хромосомных наборов, которые могли бы служить основанием для сохранения за сравниваемыми формами статуса видов, гибридологические эксперименты показали отсутствие репродуктивной изоляции между ними [Гилева, Покровский, 1970; Покровский, Гилева, Ищенко, Михалев, 1973]. Была установлена полная плодовитость помесных пар в любых комбинациях и абсолютная фертильность гибридных

животных. Сравнение исходных форм по комплексу морфологических признаков (окраска, характер аллометрического роста отделов черепа и внутренних органов), а также электрофоретическое изучение сывороточных белков крови показало, что обнаруженные между ними различия по этим показателям не выходят за пределы подвидовых. На основании комплексного изучения памирской и арчевой полевок из мест описания видов был сделан вывод о необходимости их объединения в один вид Microtus (Phaiomys) juldaschi Severtzov, 1879, с двумя подвидами: M. (Ph.) juldaschi juldaschi Severtzov, 1879, и M. (Ph.) juldaschi carruthersi Thomas, 1902. Обнаруженные различия хромосомных наборов, генетическая закрепленность особенностей окраски, а также анализ асимметрии распределения некоторых краниологических признаков у этих форм позволили предположить, что они дивергируют в сторону видового обособления [Покровский и др., 1973].

Однако дальнейшее изучение арчевых и памирских полевок из других участков ареала показало невозможность однозначного решения вопроса о таксономическом статусе этих форм.

В 1972–1974 гг. в виварий Института экологии были привезены памирские полевки из окрестностей оз. Каракуль (Восточный Памир), а также арчевые полевки из двух районов: из заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау) и с Шахристанского перевала Туркестанского хребта (рис. 12). С 1974 г. проводилось скрещивание названных форм полевок в различных сочетаниях с целью выяснения степени репродуктивной изоляции между ними. Выяснилось, что при скрещивании самцов памирской полевки с самками арчевой из заповедника Аксу-Джабаглы гибридные животные полностью плодовиты. Однако гибридные самцы от самки памирской полевки оказались стерильными. В то же время установлено отсутствие репродуктивной изоляции между памирской полевкой и арчевой полевкой с Туркестанского хребта (гибридные зверьки плодовиты во всех комбинациях). Заслуживает внимания, что наибольшая степень репродуктивной изоляции наблюдается между двумя формами арчевой полевки. В этом варианте скрещивания обнаружена стерильность гибридных самцов от обеих реципрокных комбинаций.

Анализ хромосомных наборов, выполненный на виварном материале кариологической группой лаборатории под руководством Э.А.Гилевой, показал, что вновь привезенные зверьки с побережья оз. Каракуль идентичны по кариотипу памирским полевкам из окрестностей пос. Чечекты: 2n = 54, NF = 62. В то же время все три формы арчевой полевки оказались различными в кариологическом отношении. Диплоидное число хромосом, так же как и у памирской полевки, у них равно 54. Полевки из Майжуринского ущелья и из заповедника Аксу-Джабаглы имеют также одинаковое число хромосомных плеч: NF = 56, но различаются по морфологии одной пары малых двуплечих хромосом: в гиссарской популяции они метацентрические, а в таласской – субтелоцентрические. Арчевая полевка с Шахристанского перевала по кариотипу более сходна с памирскими полевками,

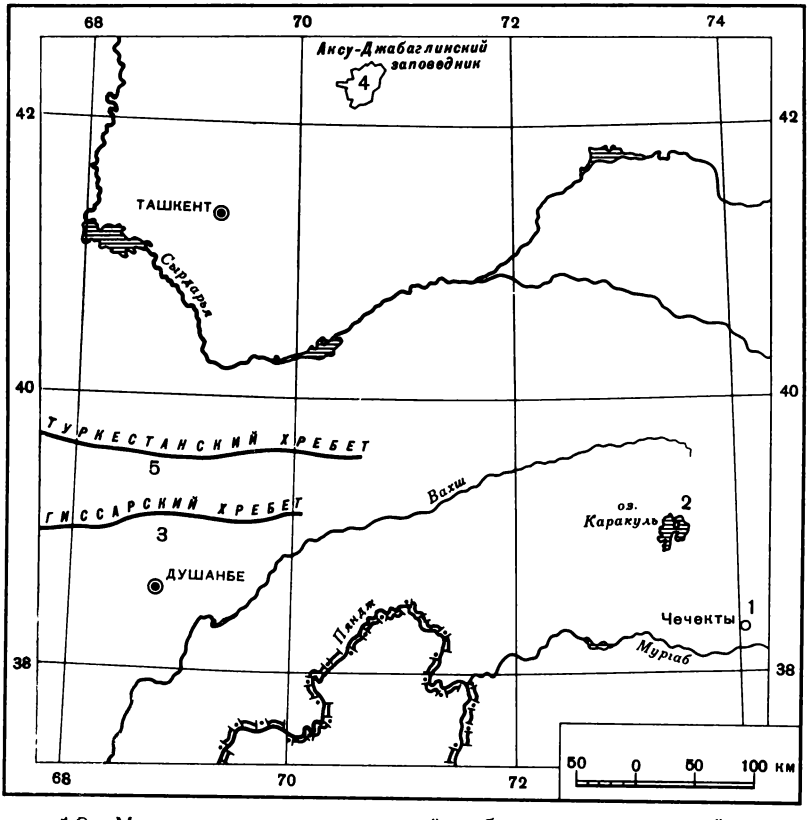


Рис. 12. Места отлова основателей лабораторных колоний памирской и арчевой полевок

1 – окрестности пос. Чечекты; *2* – окрестности оз. Каракуль; *3* – Гиссарский хребет; *4* – заповедник Аксу-Джабаглы; *5* – Туркестанский хребет

чем с арчевыми (NF = 62), хотя и от первых отличается морфологией одной пары хромосом [Гилева и др., 1977].

Таким образом, гибридизация арчевых полевок из трех различных популяций с памирскими полевками дала противоречивые результаты С одной стороны, несмотря на существенные различия хромосомных наборов, мы наблюдаем отсутствие репродуктивной изоляции (Памирская, Чечекты – арчевая, Гиссарский хребет). С другой стороны, при незначительных кариологических отличиях от гиссарской арчевой полевки таласская форма практически не скрещивается с памирской полевкой. Шахристанская форма арчевой полевки и по кариотипу, и по результатам скрещивания стоит ближе к памирским полевкам, хотя географически она находится внутри ареала арчевых. Существование такого мозаичного распространения близких форм неизбежно

ведет к путанице при практической работе с ними. Имеющиеся в настоящее время описания и диагнозы по понятным причинам составлены на смешанном материале в отношении хромосомных форм. Поэтому, используя преимущества виварного материала, который был в этом отношении "чистым", мы решили дать характеристику изменчивости рисунка жевательной поверхности коренных зубов у названных форм памирской и арчевой полевок и изучить характер изменчивости этих признаков у гибридов в различных вариантах скрещивания форм между собой.

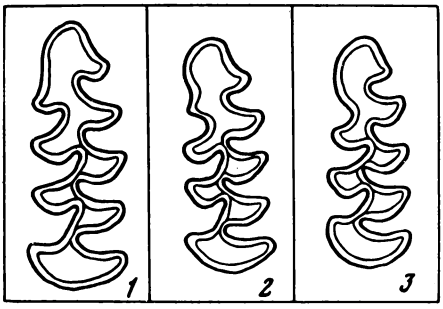
Изучение размеров и пропорций черепа [Васильева, 1977] у ряда форм памирских и арчевых полевок показало, следующее: 1) арчевая и памирская полевки из мест описания видов по изученным признакам, а также по их комплексу различаются незначительно, 2) арчевая полевка из заповедника Аксу-Джабаглы отличается наиболее мелкими размерами черепа. Ближе всего к данной форме примыкает арчевая полевка с Гиссарского хребта; 3) шахристанская форма арчевой полевки как по общим размерам черепа, так и по комплексу признаков стоит ближе к памирским полевкам, чем к арчевым; 4) гибриды во всех вариантах скрещивания, как правило, приближаются к памирским полевкам, а в ряде случаев проявляют гетерозис.

Большинство авторов, в той или иной степени касавшихся таксономических взаимоотношений между памирской и арчевой полевками, указывают на сходство в строении их зубной системы [Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952; Млекопитающие фауны СССР, 1963; Бобринский и др., 1965]. Единственным отличительным признаком считается более слабое развитие или полное отсутствие четвертого наружного выступающего угла в основании передней непарной петли M_1. Поэтому при изучении характера изменчивости M_1 у исходных и гибридных форм мы обращали внимание именно на этот признак. Исходя из этого, были выделены два варианта строения параконидного отдела M_1.

1. На наружной стороне M_1 в основании передней непарной петли имеется четвертый (считая снизу) выступающий угол, выраженный в той или иной степени (рис. 13, *1, 2*).

2. Наружная сторона передней непарной петли гладкая, без заметного выступа. Общее число выступающих углов на наружной стороне M_1 равно трем (рис. 13, *3*).

Абсолютное большинство особей у всех исходных форм, кроме таласской арчевой полевки, имеют дополнительный (четвертый) внешний выступающий угол в основании передней непарной петли M_1. Этот выступающий угол выражен слабо лишь у единичных экземпляров. У арчевой полевки из заповедника Аксу-Джабаглы, в отличие от всех остальных, высокой частоты (42%) достигает второй вариант строения параконидного отдела M_1. Кроме этого, было замечено, что и в тех случаях, когда этот зубец присутствует, степень выраженности его у таласских полевок меньше. Мы попытались оценить степень выраженности этого зубца количественным показате-



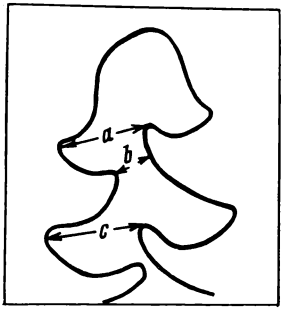


Рис. 13. Варианты строения параконидного отдела M_1 памирских и арчевых полевок

Рис. 14. Схема измерений параконидного отдела M_1 для оценки выраженности внешнего выступа в основании передней непарной петли. Объяснение (*a, b, c*) в тексте.

лем. На рисунках зубов, выполненных при постоянном увеличении, были сделаны измерения, как показано на схеме (рис. 14). Индекс выраженности внешнего зубца в основании передней непарной петли рассчитывали по формуле

$$\text{Инд.} = \frac{a - b}{c},$$

где a – расстояние от вершины четвертого внешнего выступающего угла (считая снизу) до вершины четвертого внутреннего входящего; b – наименьшее расстояние от вершины третьего внешнего входящего угла до передней грани четвертого внутреннего выступающего (ширина шейки) угла; c – расстояние между вершинами третьего внешнего выступающего и третьего внутреннего входящего углов. Таким образом, вычисленное отношение характеризует выраженность добавочного выступа по сравнению с остальными выступающими углами внешней стороны зуба. Средние значения этого индекса в изученных выборках приведены в табл. 7,8. Оказалось, что по величине этого показателя таласская популяция арчевой полевки резко отличается от других: его значение у этой формы почти вдвое меньше, чем у остальных, очень близких по индексу между собой. У гибридов I варианта скрещивания (памирская, Чечекты – арчевая, Гиссарский хребет) наблюдается некоторое увеличение индекса выраженности добавочного выступа M_1.

При скрещивании резко различающихся по данному показателю форм (памирская, Каракуль – арчевая, Аксу-Джабаглы) его значение у гибридов занимает промежуточное положение между показателями родительских форм, но более близкое к показателю памирской полевки.

Явление некоторого увеличения индекса выраженности этого признака у гибридов наблюдается также при скрещивании памирской по-

Таблица 7

Изменчивость внешней стороны M_1 у памирских и арчевых полевок

Форма	Число измеренных M_1	Индекс выраженности 4-го зубца	c, %
Памирская, Чечекты	45	0,404±0,015	24,3
Памирская, Каракуль	40	0,430±0,015	22,0
Арчевая, Гиссарский хребет	40	0,401±0,018	28,4
Арчевая, Аксу-Джабаглы	38	0,198±0,010	30,7
Арчевая, Туркестанский хребет	39	0,399±0,017	25,8

Таблица 8

Изменчивость внешней стороны M_1 у гибридов различных вариантов скрещивания памирской и арчевой полевок

Вариант скрещивания	Число измерений M_1	Индекс выраженности 4-го зубца	c, %
I	26	0,456±0,020	21,7
II	62	0,349±0,022	33,6
III	31	0,449±0,019	23,7
IV	21	0,388±0,028	32,4

левки из окрестностей оз. Каракуль с арчевой полевкой с Туркестанского хребта. У гибридов второго поколения значение индекса возвращается на уровень родительских форм.

Скрещивание двух форм арчевой полевки (Аксу-Джабаглы - Туркестанский хребет) дает результат, аналогичный скрещиванию первой формы с памирской полевкой из окрестностей оз. Каракуль (промежуточное значение).

Таким образом, по строению M_1 и характеру его изменчивости также проявляется специфика таласской популяции арчевой полевки. Это проявляется не только в том, что в таласской популяции встречаются с довольно большой частотой экземпляры с гладкой наружной стороной передней непарной петли M_1, но также и в том, что даже в случаях наличия добавочного выступающего зубца степень его выраженности намного меньше по сравнению с выраженностью у других форм полевок этой группы. Этот признак, по-видимому, мо-

жет служить диагностическим для названной формы (в том случае, если будет доказана ее видовая самостоятельность).

Большинство систематиков отрицают существование каких-либо различий между памирской и арчевой полевками по строению третьего верхнего коренного зуба. Однако обычно для характеристики использовались сборные выборки, включающие различные кариотипические формы. Поэтому мы попытались на имеющемся материале выяснить этот вопрос более детально.

При изучении изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 у этих форм было выяснено, что составляющие изменчивости в принципе совпадают с таковыми для ранее исследованных представителей рода: варьирует число входящих и выступающих углов на внешней и внутренней сторонах зуба (складчатость), а также общее число и форма расположения замкнутых пространств на его жевательной поверхности. На изученном материале было отмечено, что складчатость внутренней стороны зуба варьирует в больших пределах, поэтому вариации в большей степени отражаются на изменении общей длины режущего края эмали. На этом основании при выделении классов складчатости большее значение придавалось складчатости внутренней стороны зуба. Наличие четвертого выступающего угла на внешней стороне, выраженного в виде небольшого выступа, рассматривалось в качестве самостоятельного признака.

На изученных сериях памирских и арчевых полевок были выделены следующие классы складчатости M^3.

I. На внутренней и внешней сторонах зуба по три выступающих угла, разделенных двумя входящими; последняя петля (талонус) укорочена.

II. На внутренней стороне имеется третий входящий угол в виде небольшой выемки; последняя петля удлиненная - соответствует f. simplex по Ригу и Бёрнеру.

III. На внутренней стороне M^3 намечен четвертый выступающий угол, входящих углов три - переходная форма от simplex к typica.

IV. На внутренней стороне зуба четыре хорошо выраженных выступающих угла, разделенных тремя входящими, - соответствует f. typica, по Ригу и Бёрнеру.

Число замкнутых пространств на жевательной поверхности M^3 у памирских и арчевых полевок варьирует от одного до четырех, причем встречаются различные варианты слияния зубных полей. В сочетании с перечисленными выше классами складчатости всего на изученном материале был выделен 21 морфотип M^3. Все морфотипы представлены на общей схеме (рис. 15). Общими для всех исходных форм являются шесть морфотипов (рис. 15, *4-9*). На их долю приходится 75,8% изученных зубов у памирской полевки из окрестностей пос. Чечекты; у памирской полевки из окрестностей оз. Каракуль - 73,6%; у арчевой полевки с Гиссарского хребта - 80,3%; в выборке арчевой полевки из заповедника Аксу-Джабаглы - 37,4%; у зверьков с Туркестанского хребта - 93,3%.

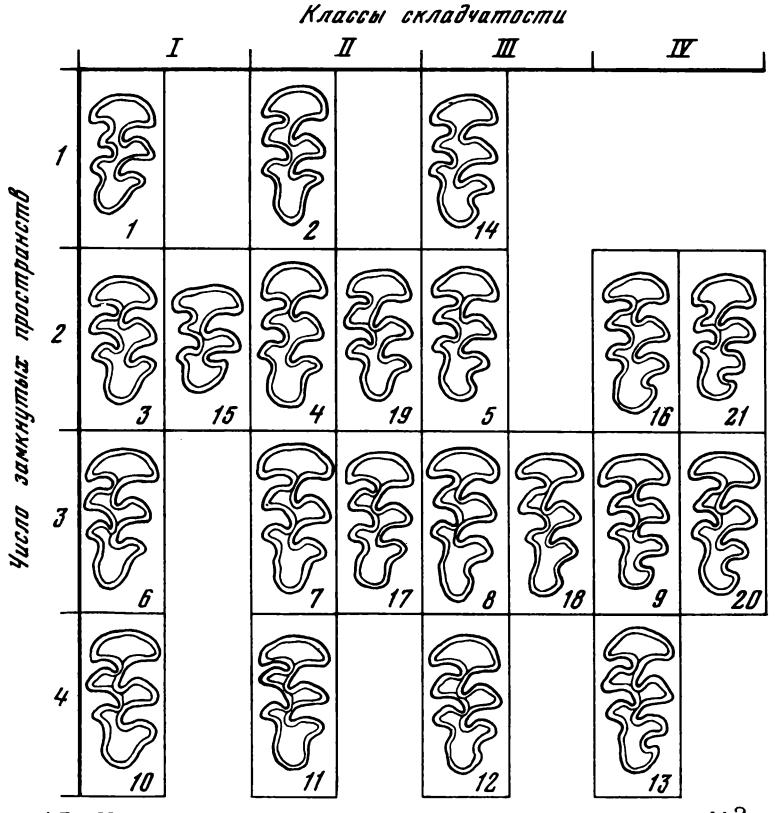


Рис. 15. Изменчивость рисунка жевательной поверхности M_3 у памирских и арчевых полевок и их гибридов

1–21 – номера морфотипов

Из приведенного сопоставления видно, что арчевая полевка из Аксу-Джабаглы отклоняется от общего ряда форм.

Частоты выделенных морфотипов показаны в табл. 9. У памирской полевки из окрестностей пос. Чечекты выделено 13 морфотипов (рис. 15, *1–13*). Среди них доминируют по частоте морфотипы *6, 7, 8, 11*. В выборке памирской полевки из окрестностей оз. Каракуль обнаружено 20 сочетаний (рис. 15, *1–20*). В этой серии численно преобладают морфотипы *4, 7, 8, 9*. Арчевым полевкам с Гиссарского хребта принадлежат морфотипы *1–12, 14–18* (всего 17 сочетаний, из которых наиболее часто встречаются *7, 8, 9*). У арчевых полевок из заповедника Аксу-Джабаглы встречено 18 вариантов сочетаний (*4–21*). В этой выборке, в отличие от предыдущих, доминирующими являются морфотипы *11, 12, 13*, однако высокой частоты достигает, так же как и в ранее рассмотренных сериях, морфотип *8*. Наиболее интересный случай представляет набор морфотипов у арчевых поле-

Таблица 9

Встречаемость морфотипов M^3 у памирских и арчевых полевок (исход

Форма	Число зубов	Число экземпляров морфотипа, №								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Памирская, Чечекты	248	2	10	11	15	3	25	79	53	13
Памирская, Каракуль	784	4	9	12	73	43	16	141	211	93
Арчевая, Гиссарский хребет	234	5	3	4	16	10	7	72	55	28
Арчевая, Аксу-Джабаглы	198	-	-	-	2	4	6	16	33	13
Арчевая, Туркестанский хребет	179	1	-	2	13	17	5	52	51	29

вок с Туркестанского хребта. Эта серия сопоставима по объему с таласской выборкой арчевой полевки, тем не менее у шахристанской формы набор морфотипов почти вдвое беднее (*1, 3–9, 14, 16* – всего 10 вариантов). Это в основном определяется тем, что у шахристанских зверьков не встречены зубы, имеющие на жевательной поверхности четыре замкнутых пространства.

Для оценки сходства набора и количественного соотношения морфотипов у трех пар форм разной степени дивергенции нами ранее использовались коэффициенты k_1 и k_2. При сравнении пяти исходных форм памирских и арчевых полевок также проведен расчет коэффициентов (табл. 10). В этой таблице над главной диагональю помещены значения коэффициента k_1, отражающие сходство набора морфотипов (качественная оценка) при попарном сравнении форм. Под диагональю приведены значения коэффициента k_2, учитывающего сходство количественного соотношения морфотипов. Сравнение двух полей этой таблицы показывает, что, несмотря на некоторое своеобразие набора морфотипов, у каждой формы (см. верхнюю часть таблицы) доминирующие по частоте морфотипы являются, как правило, общими для всех форм (см. значения k_2). Это выражается в том, что k_2 принимает довольно высокие значения. Единствен-

ные формы)

Число экземпляров морфотипа, N											
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
2	20	13	2	-	-	-	-	-	-	-	-
7	46	49	19	10	3	13	15	9	8	3	-
3	13	2	-	5	1	1	5	4	-	-	-
7	22	39	19	2	4	3	5	5	6	8	4
-	-	-	-	5	-	4	-	-	-	-	-

ное исключение представляет таласская и шахристанская формы арчевой полевки, наименее сходные по набору морфотипов и их количественному соотношению.

Сопоставление коэффициентов морфотипического сходства, полученных при сравнении форм памирских и арчевых полевок со значениями их у форм известной степени дивергенции (см. табл. 6), дает основание считать, что уровень морфологических различий между ними не превышает подвидового.

Перейдем к рассмотрению картины распределения морфотипов рисунка жевательной поверхности M^3 у гибридов от различных вариантов скрещивания исходных форм (табл. 11). Гибридное потомство от скрещивания памирской (Чечекты) и арчевой (Гиссарский хребет) полевок характеризуется набором морфотипов, близким к родительским формам. Всего у них встречено 14 сочетаний (см. рис. 15, *1–12, 14, 17*), причем, как и у родительских форм, доминируют седьмой и восьмой варианты.

При скрещивании памирской полевки (Каракуль) с арчевой полевкой (Аксу-Джабаглы) у гибридного потомства обнаружено всего 12 морфотипов M^3: *5, 7–13, 16–19*. Преобладающими по частоте среди этого набора являются *12* и *13*, отличающиеся наибольшей

Таблица 10

Сходство наборов морфотипов исходных форм памирских и арчевых полевок (k_1, k_2, %)

Сравниваемая форма	1*	2	3	4	5
1	-	65,1	66,7	47,6	53,3
2	94,0	-	85,0	80,9	50,0
3	96,3	97,0	-	66,7	58,8
4	86,3	97,0	88,7	-	40,0
5	86,9	82,6	92,5	67,6	-

* Обозначения те же, что на рис. 12.

сложностью как по признаку складчатости, так и по числу замкнутых пространств.

Гибриды первого поколения от третьего варианта скрещивания (памирская, Каракуль – арчевая, Туркестанский хребет) имеют всего шесть сочетаний (рис. 15): *5, 7–9, 12, 16*. Во втором поколении разнообразие увеличивается до 10: *4–9, 11–13, 16*. Как в первом, так и во втором гибридном поколении численно преобладают те же, что и у родительских форм, варианты: *7, 8, 9*.

В четвертом варианте скрещивания (арчевая, Аксу-Джабаглы – арчевая, Туркестанский хребет) у гибридов выделено 10 морфотипов: *5, 7–9, 11–14, 16, 18*. В этом случае, как и во втором варианте скрещивания, часто встречаются сочетания *12, 13*, являющиеся наиболее сложными, а также вариант *9* (IV класс складчатости).

В целом для гибридов всех вариантов скрещиваний характерно сохранение качественного спектра морфотипической изменчивости, присущей родительским формам. Этого нельзя сказать о количественном соотношении морфотипов в наборе. Так, в некоторых случаях (второй и четвертый варианты) происходит смена преобладающих по частоте сочетаний в сторону усложнения, которое выражается в усилении складчатости и увеличении числа замкнутых пространств.

Сравнительное изучение рисунков M^3 по отдельным составляющим изменчивости (складчатости и числу замкнутых пространств) позволило более детально проанализировать изменения, наблюдающиеся при скрещивании форм в различных сочетаниях. В табл. 12–14 показано распределение частот M^3 по классам складчатости и числу замкнутых пространств в выборках исходных форм памирской и арчевых полевок. Как видно из таблиц, у таласских зверь-

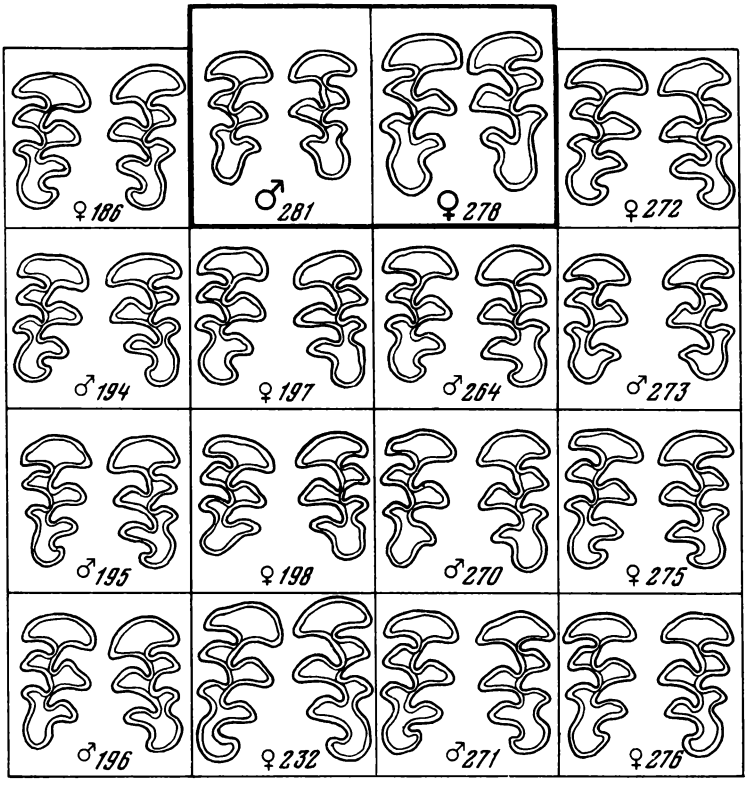


Рис. 16. Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 у гибридного потомства от помесной пары полевок. Родители: самец 281-арчевая, Аксу-Джабаглы; самка 278-памирская, Каракуль

ков IV класс складчатости достигает наибольшей частоты встречаемости, а также довольно обычны зубы, имеющие на жевательной поверхности четыре замкнутых пространства. По-видимому, сочетание этих двух тенденций в изменчивости M^3 и приводит к тому, что полевки из заповедника Аксу-Джабаглы больше уклоняются от других по количественному соотношению морфотипов в наборе.

В целом распределение частот классов складчатости у всех исходных форм памирских и арчевых полевок имеет сходный характер. Во всех выборках численно преобладают II и III классы, а наблюдающиеся различия в частотах крайних не превышают уровня межпопуляционных различий, известных для других видов серых полевок [Мартынова, 1963; Ангерманн, 1973; Еремина, 1974а]. Однако у полевок с Туркестанского хребта не было встречено ни одного экземпляра с четырьмя замкнутыми пространствами на жевательной поверхности: все зверьки имеют слитые второе и третье зубные поля.

Таблица 11

Встречаемость морфотипов M^3 у гибридов от различных вариантов

Вариант скрещивания	Число зубов	Число экземпляров морфотипа, №								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Памирская, Чечекты × арчевая, Гиссарский хребет	110	4	2	2	6	5	4	41	33	3
Памирская, Каракуль × ×арчевая, Аксу-Джабаглы	172	-	-	-	-	4	-	1	5	8
Памирская, Каракуль × ×арчевая, Туркестанский хребет	73	-	-	-	-	4	-	10	28	26
второе поколение	54	-	-	-	2	2	1	18	9	10
Арчевая: Аксу-Джабаглы× ×Туркестанский хребет	56	-	-	-	-	1	-	2	4	15

Интересные данные получены при сравнении распределений частот классов складчатости M^3 у гибридных животных в различных вариантах скрещивания. Исходные формы первого варианта (памирская, Чечекты – арчевая, Гиссарский хребет) имели сходный характер распределения частот классов складчатости (табл. 12). У гибридов от их скрещивания картина распределения существенно не

скрещивания памирских и арчевых полевок

Число экземпляров морфотипа, №											
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
3	2	3	-	1	-	-	1	-	-	-	-
5	9	25	98	-	-	1	3	4	9	-	-
-	-	2	-	-	-	3	-	-	-	-	-
-	7	3	1	-	-	1	-	-	-	-	-
-	5	10	15	1	-	2	-	1	-	-	-

изменилась (табл. 13). Распределение числа замкнутых пространств на жевательной поверхности у гибридных зверьков также совпадает с таковым у исходных форм (табл. 14, 15).

Несмотря на то, что исходные формы второго варианта скрещивания (памирская, Каракуль – арчевая, Аксу-Джабаглы) также характеризуются сходным распределением частот классов складчатос-

Таблица 12

Изменчивость складчатости M^3 у памирских и арчевых полевок (исходные формы)

Форма	Число изученных M^3	Частоты классов складчатости, %				Наличие 4-го внешнего выступающего угла
		I	II	III	IV	
Памирская, Чечекты	248	16,1±2,33	50,0±3,18	27,8±2,85	6,1±1,52	6,9±1,61
Памирская, Каракуль	784	5,4±0,81	37,3±1,73	41,1±1,76	16,3±1,32	8,4±0,99
Арчевая, Гиссарский хребет	234	8,5±1,82	46,6±3,26	32,5±3,06	12,4±2,15	0,9±0,62
Арчевая, Аксу-Джабаглы	198	8,6±1,99	25,8±3,11	41,9±3,51	23,7±3,02	11,1±2,23
Арчевая, Туркестанский хребет	179	4,5±1,55	36,3±3,59	4,8±3,67	18,4±2,89	1,7±0,97

ти M^3, при гибридизации наблюдается резкое изменение характера этого распределения. Если у родительских форм наибольшую частоту встречаемости имеют M^3 II и III классов, то у гибридов первого поколения доминирующим классом является IV (67,4% от общего числа зубов). Кроме того, большинство гибридных животных имеет на жевательной поверхности M^3 четыре замкнутых пространства (79,7%).

Аналогичная картина возрастания доли M^3 IV класса у гибридов отмечена нами и в четвертом варианте скрещивания (арчевая, Аксу-Джабаглы – арчевая, Туркестанский хребет): 57,1%. Это явление также сопровождается повышенной встречаемостью варианта "четыре замкнутых пространства" (53,6%). Напротив, при скрещивании памирской полевки (Каракуль) с арчевой с Туркестанского хребта такого резкого изменения частот классов у гибридов не происходит, хотя также наблюдается тенденция к возрастанию частоты IV класса (39,7%). У гибридов второго поколения распределение частот классов складчатости приобретает вид, характерный для исходных форм.

Как мы уже отмечали, у шахристанских полевок не было обнаружено морфотипов M^3 с четырьмя замкнутыми пространствами. При скрещивании этой формы с памирской полевкой (Каракуль) в первом поколении лишь у 2 экз. (причем только на правых M^3) зуб

Таблица 13

Изменчивость складчатости M^3 у гибридов памирских и арчевых полевок различных вариантов скрещивания

Вариант скрещивания	Число изученных M^3	Частоты классов складчатости, %				Наличие 4-го внешнего выступающего угла
		I	II	III	IV	
Памирская, Чечекты × ×арчевая, Гиссарский хребет	110	11,8±3,08	47,3±4,76	38,2±4,63	2,7±1,55	10,0±2,86
Памирская, Каракуль × ×арчевая, Аксу-Джабаглы	172	2,9±1,28	7,6±2,02	22,1±3,16	67,4±3,57	2,9±1,28
Памирская, Каракуль × ×арчевая, Туркестанский хребет	73	-	13,7±4,02	46,6±5,84	39,7±5,73	-
второе поколение	54	1,9±1,86	51,8±6,79	25,9±5,96	20,4±5,48	12,9±4,56
Арчевая, Аксу-Джабаглы × Туркестанский хребет	56	-	12,5±4,42	30,4±6,15	57,1±6,61	22,2±5,56

несет четыре замкнутых пространства. Мы уже упоминали, что у гибридов от скрещивания этой формы с таласской арчевой полевкой, наоборот, почти у половины особей имеется четыре замкнутых пространства на M^3.

Таким образом, при сходном характере распределений частот классов складчатости и вариантов числа замкнутых пространств у исходных форм в некоторых вариантах скрещивания их друг с другом происходит изменение частот в пользу классов наибольшей сложности.

Самое резкое увеличение частоты IV класса (наибольшей складчатости) у гибридов отмечено во втором варианте скрещивания (па-

Таблица 14

Изменчивость числа замкнутых пространств на жевательной поверхности M^3 у памирских и арчевых полевок (исходные формы)

Форма	Число изученных M^3	Из них имеют замкнутых пространств, %			
		1	2	3	4
Памирская, Чечекты	248	4,8±1,36	11,7±2,04	68,6±2,95	14,9±2,26
Памирская, Каракуль	784	3,0±0,61	19,4±1,41	62,2±1,73	15,4±1,29
Арчевая, Гиссарский хребет	234	5,6±1,50	13,7±2,25	73,0±2,90	7,7±1,74
Арчевая, Аксу-Джабаглы	198	1,0±0,71	11,6±2,28	43,4±3,52	44,0±3,53
Арчевая, Туркестанский хребет	179	3,4±1,35	20,1±2,99	76,5±3,17	-

мирская, Каракуль – арчевая, Аксу-Джабаглы). Следует отметить, что у обеих исходных форм также имелись M^3 IV класса складчатости, однако они не были преобладающими по частоте.

Возникает вопрос, насколько представительными выборками из общей совокупности исходных форм явились зверьки основатели этой гибридной колонии? Прежде всего нужно сказать, что гибридная колония возникла от девяти пар первой реципрокной комбинации (самки памирской – самцы арчевой) и шести пар второй (самки арчевой – самцы памирской). Следовательно, количество основателей было достаточно велико. Нам известны рисунки жевательной поверхности M^3 лишь у 13 зверьков-основателей (восемь – памирской, пять – арчевой). Распределение частот классов складчатости у них было следующим: I класс – 23,1%; II класс – 46,2%; III класс – 19,2%; IV класс – 11,5%. Таким образом, предположение о том, что увеличение частоты f. typica у гибридов вызвано случайным подбором основателей гибридной колонии, несправедливо. Желая убедиться в этом окончательно, мы проанализировали характер распределения вариантов складчатости M^3 на внутрисемейном уровне в потомстве смешанных пар. Приведем для примера картину передачи этих признаков от родителей к потомству в двух гибридных парах (рис. 16). Рисунки правых и левых моляров родителей и прямых потомков оригинальны. Как видно, при скрещивании самца арчевой полевки № 281, имеющего на обеих сторонах зуба II класс складчатости, с самкой памирской полевки № 278, у которой оба зуба отнесены нами к III классу складчатости (переходная от simp-

Таблица 15

Изменчивость числа замкнутых пространств у гибридов памирских и арчевых полевок различных вариантов скрещивания

Вариант скрещивания	Число изученных M^3	Из них имеют замкнутых пространств, %			
		1	2	3	4
Памирская, Чечекты × × арчевая, Гиссарский хребет	110	6,4±2,33	11,8±3,08	74,5±4,16	7,3±2,48
Памирская, Каракуль × × арчевая, Аксу-Джабаглы	172	-	2,9±1,28	17,4±2,89	79,7±3,07
Памирская, Каракуль × × арчевая, Туркестанский хребет	73	-	9,6±3,45	87,7±3,84	2,7±1,89
второе поколение	54	-	7,4±3,56	72,2±6,10	20,4±5,48
Арчевая, Аксу-Джабаглы × Туркестанский хребет	56	1,8±1,78	5,4±3,02	39,3±6,53	53,6±6,66

lex к typica), у 14 их потомков наблюдается следующее соотношение классов складчатости (к общему количеству моляров): I класс – 10,7%; II класс – 14,3%; III класс – 10,7%; IV класс – 64,3%.

В другой семье самец арчевой полевки № 264, имеющий справа simplex, слева typica, скрещивался с самкой памирской полевки № 264, имеющей на обеих сторонах зубы переходного строения (III класс складчатости). В их потомстве из 15 зверьков распределение по классам складчатости было следующим: I класс – 0; II класс – 3,3%; III класс – 3,3%; IV класс – 93,4%. Таким образом, общее изменение частот зубных вариантов в пользу наиболее складчатого подтверждается и на внутрисемейном уровне.

Необходимо добавить, что, помимо возрастания частоты встречаемости моляров IV класса, у гибридного потомства можно отметить также усиление степени выраженности четвертого выступающего угла на внутренней стороне. В предыдущих главах аналогичное явление увеличения частоты и степени выраженности наиболее сложных вариантов складчатости M^3 отмечено нами для гибридов от скре-

щивания северного и южного подвидов полевки-экономки и подвидов полевки Миддендорфа. Однако у этих форм речь шла о доминировании f. variabilis по отношению к форме typica. У памирской и арчевой полевок, как было показано, вариации складчатости происходят при более простом строении зуба в целом. В данном случае более "сложной" формой является typica.

Мы полагаем, что увеличение частоты и степени выраженности f. typica у гибридов от скрещивания некоторых комбинаций форм памирских и арчевых полевок также определяется сходными механизмами, а именно благодаря усилению экспрессивности и пенетрантности признака "наибольшей складчатости" в чуждой генотипической среде. Действительно, К. Циммерманом [Zimmermann,1953] было показано, что при скрещивании подвидов Microtus arvalis признаки simplex и typica проявляют моногибридный характер наследования.

Мы уже отмечали, что, по мнению Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами [1973], сам факт увеличения экспрессивности и пенетрантности мутаций (в широком смысле слова) может использоваться в качестве теста для оценки суммарного генетического расстояния между исходными формами. Опираясь на все сказанное выше, можно предполагать, что возрастание частоты зубов IV класса складчатости у гибридов может служить своеобразным показателем генетической дивергенции исходных форм. Действительно, резкое возрастание частоты формы typica у гибридов от скрещивания арчевой полевки из Аксу-Джабаглы с двумя формами (памирская, Каракуль и арчевая, Туркестанский хребет) и отсутствие такого преобладания моляров наибольшей сложности у гибридов от скрещивания этих форм между собой хорошо согласуется с результатами гибридизации и данными многомерной статистики.

Как уже упоминалось выше, таласская арчевая полевка, скрещивание которой с каракульской и шахристанской формами затруднено, наиболее удалена от них и по комплексу краниометрических признаков (мера математической дивергенции при попарном сравнении ее с этими формами в три-четыре раза больше, чем между ними). Следовательно, сочетание результатов, полученных разными методами, указывает на наибольшую генетическую удаленность таласской популяции от каракульской и шахристанской, более близких между собой.

С другой стороны, две изолированные (в течение нескольких десятков тысяч лет) популяции арчевой полевки (таласская и гиссарская), проявляя большое морфологическое сходство по всем изученным нами признакам, а также по кариологическим и популяционно-экологическим характеристикам [Большаков, Обидина, Гилева, 1975], неодинаково реагируют на гибридизацию с памирскими полевками. Если у гибридов первого варианта скрещивания не отмечено изменений в распределении частот классов складчатости M^3 по сравнению с родительскими формами, то гибриды, полученные во втором варианте (Аксу-Джабаглы - Каракуль), отличаются усложнением моляров. Такая различная реакция двух форм арчевой

полевки на гибридизацию с памирской может свидетельствовать о том, что сходство их базируется на разной генетической основе и обусловлено развитием в сходных условиях среды. По С.С. Шварцу [1968, 1973], подобные явления лежат в основе видообразования двойников.

Все изложенное в данной главе позволяет считать, что изученные популяции памирских и арчевых полевок образуют единую систему, характеризующуюся интенсивным протеканием микроэволюционных процессов, поэтому, несмотря на то что в настоящий момент провести четкую границу между памирскими и арчевыми полевками нельзя, несомненно, что большинство изученных форм дивергирует в сторону видового обособления. Об этом говорят данные гибридизационных опытов, а также характер изменчивости изученных краниологических признаков гибридного потомства в различных вариантах скрещиваний.

Глава 5

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОЛЕВОК ГРУППЫ ALTICOLA MACROTIS RADDE

В систематике рода Alticola Blanford. также немало неясных моментов. Для территории СССР наименее изучены таксономические отношения между формами группы Alticola macrotis Radde. Обычно считается, что в альпийском поясе гор Южной Сибири на Алтае обитает A. vinogradovi Rasorenova, а в Прибайкалье и Саянах – A. macrotis Radde. Обе формы живут в труднодоступных местах, поэтому сведения об их распространении, экологии и изменчивости основных таксономических признаков отрывочны и противоречивы. В связи с этим таксономический статус названных форм разными исследователями трактуется далеко не одинаково. Большинство авторов вслед за А.П. Разореновой, описавшей A. vinogradovi в качестве нового вида, считают алтайскую и саянскую высокогорных полевок самостоятельными видами [Разоренова, 1933, 1939; Виноградов, 1933; Виноградов, Аргиропуло, 1941; Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952]. Многие исследователи обращают внимание на то, что алтайская форма отличается особенностями строения третьего верхнего коренного зуба. Разоренова при описании вида указала, что A. vinogradovi характеризуется отсутствием слияния первого наружного треугольника с первой поперечной петлей. Однако в ее распоряжении был очень небольшой материал (2 экз. с Теректинского хребта и 3 экз. с Ивановских белков, собранных Б.С. Виноградовым). С.И. Огнев обращает внимание на другую черту, отличающую алтайскую и саянскую полевок. Для первого вида он указывает от четырех до пяти замкнутых пространств на M^3, для второго – "обычно только одно замкнутое пространство, иногда почти отделенное второе" (Огнев, 1950, с. 530). В то же

время еще А.С. Фетисов [1936] отмечал изменчивость числа замкнутых пространств на M^3 у A. macrotis с хребта Большой Хамар-Дабан. Он исследовал экземпляр этой полевки с тремя пространствами на M^3 и предположил, что малое число замкнутых пространств свойственно молодым зверькам. Это предположение нашло подтверждение в работе Н.В. Тупиковой и А.П. Шведова [1961], показавших для алтайской полевки увеличение числа замкнутых пространств с возрастом. На основании проведенного анализа изменчивости M^3 и некоторых других признаков авторы считают возможным объединение алтайской и саянской полевок в один вид из-за нечеткости диагностических признаков. Однако в данной работе, так же как и в более позднем обобщении [Гептнер, Россолимо, 1968], исследователи не располагали материалом по саянской полевке, поэтому высказанное в обеих работах мнение о видовой общности алтайской и саянской форм не может считаться обоснованным и тем более окончательным. Еще более противоречивы литературные сведения о систематическом положении лемминговидной полевки A. lemminus Miller и ее отношении к другим представителям рода. Лемминговидная полевка впервые была описана Миллером [Miller, 1898, цит. по Огневу, 1950] по экземпляру с побережья залива Креста и была выделена им в отдельный род Aschizomys. Этой же точки зрения придерживались Хинтон [Hinton, 1926] и Эллерман [Ellermann, 1941]. В более поздних работах Aschizomys включается в качестве подрода в род Alticola [Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952]. В последнее время все чаще лемминговидная полевка рассматривается лишь как подвид в системе широко распространенного вида сибирской высокогорной полевки A. macrotis вместе с алтайской и саянской (забайкальской) полевками [Млекопитающие фауны СССР, 1963; Бобринский и др., 1965; Гептнер, Россолимо, 1968; Кищинский, 1972; Юдин и др., 1976; Громов, Поляков, 1977]. Наряду с этим некоторыми исследователями отмечается дифференциация популяций внутри ареала самих лемминговидных полевок. Так, преимущественно по особенностям окраски, группа якутско-колымских популяций была описана в качестве особого подвида (A. macrotis vicina Portenko), а за чукотско-корякской формой было предложено оставить название, данное при описании вида, – A. m. lemminus Miller, 1898 [Портенко, Кищинский, Чернявский, 1963]. Таким образом, число географических форм сибирской высокогорной полевки возросло до четырех. Все изложенное послужило основанием для проведения экспериментального изучения названных форм полевок группы A. macrotis в виварии Института экологии растений и животных. Основатели лабораторных колоний A. vinogradovi были доставлены в 1972 г. из урочища Чебуре Терректинского хребта. A. macrotis привезены в 1975 г. из Байкальского государственного заповедника (хребет Малый Хамар-Дабан). Лемминговидные полевки отлавливались в 1974 и 1976 гг. на арктическом побережье Чукотки в окрестностях г. Певек.

Алтайская и забайкальская полевки хорошо размножаются в условиях вивария и дают плодовитое потомство при скрещивании. Получены плодовитые гибриды первого и второго поколений во всех вариантах подбора родительских пар. Анализ хромосомных наборов, проведенный З.А. Гилевой и Г.В. Быковой (неопубликованные данные), показал сходство их по кариологическим характеристикам: 2n = 56, NF = 58.

Что касается лемминговидной полевки, то обе попытки (1974, 1976 гг.) создать лабораторную колонию этой формы не достигли своей цели. Удалось получить лишь один помет в условиях вивария, поэтому материал по данной форме весьма ограничен (17 экз.). Однако в нашем распоряжении были полевые сборы лемминговидной полевки Б.Н. Большакова (1963–1964 гг.) и Н.Г. Евдокимова (1973 г.) из окрестностей г. Тикси (Якутия).

Выяснилось, что чукотская и якутская популяции лемминговидной полевки отличаются по характеристикам хромосомных наборов [Гилева и др., 1977]. Кариотип якутской формы типичен для представителей рода: 2n = 56, NF = 58. У чукотской формы диплоидное число хромосом тоже равно 56, но NF= 66.

В Институте экологии растений и животных было проведено изучение характера изменчивости важнейших таксономических признаков (строение черепа и зубов) у виварных колоний алтайской и забайкальской полевок и их гибридов, а также сравнение двух популяций лемминговидной полевки. Особое внимание уделялось изучению изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба.

Проведенное сравнение [Васильева, 1977] всех четырех форм по особенностям строения черепа, его размерам и пропорциям показывает, что наиболее близки между собой алтайская, забайкальская и якутская, имеющие сходный кариотип. Чукотская форма, имеющая иной кариотип, отличается от других более мелким размером черепа и некоторыми пропорциями.

Изменчивость рисунка M^3

Мы уже отмечали выше, что основным диагностическим признаком, отличающим алтайскую полевку от большинства других родственных форм, и в частности от забайкальской, считается особенность строения третьего верхнего коренного зуба, а именно наличие нескольких замкнутых пространств на его жевательной поверхности Разоренова, 1933; Виноградов, 1933; Виноградов, Аргиропуло, 1941; Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952]. По мнению А.П. Разореновой [1933], этот признак сближает алтайскую высокогорную полевку с лемминговидной. Тем не менее ряд авторов, указывая на значительную внутривидовую изменчивость этого признака, оспаривают его диагностическое значение [Фетисов, 1936; Тупикова, Шведов, 1961; Гептнер, Россолимо, 1968].

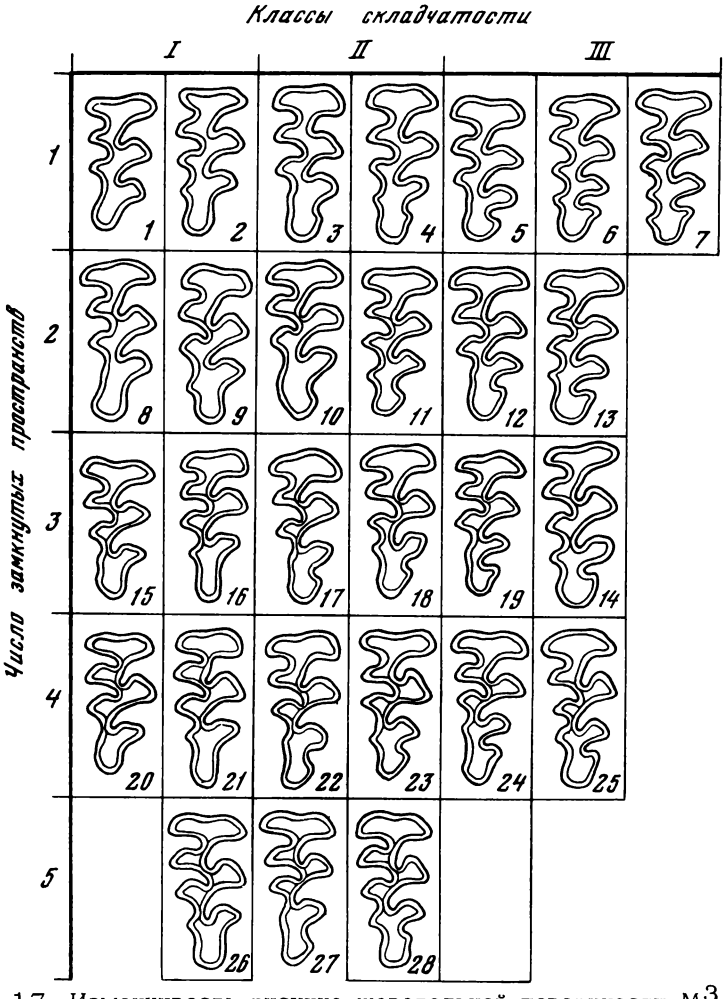


Рис. 17. Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 алтайской и забайкальской высокогорных полевок и их гибридов

1–28 – номера морфотипов

Изменчивость строения M^3, как правило, описывалась по немногочисленным сериям [Разоренова, 1933; Огнев, 1950]. Кроме того, выборки обычно включали сборы с различных хребтов, часто удаленных друг от друга, что существенно снижает вероятность принадлежности их к одной популяции. Поэтому наши данные по изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 сравнительно больших серий алтайской и забайкальской полевок в одинаковых условиях вивария, несомненно, могут быть более успешно использованы для решения вопроса о его таксономическом значении. Име-

ющийся в нашем распоряжении материал по лемминговидной полевке менее представителен по объему выборок, но ввиду его несомненной принадлежности к двум различающимся в кариологическом отношении популяциям он также вполне репрезентивен.

Рисунки жевательной поверхности M^3 были классифицированы по обычным составляющим изменчивости: складчатости боковых сторон и числу замкнутых пространств. Выделяли следующие классы складчатости по внутренней стороне M^3.

I. На внутренней стороне зуба имеются три выступающих угла, разделенных двумя входящими. У некоторых экземпляров последняя петля удлиненная и слегка отогнута наружу; часто намечен третий входящий угол в виде небольшой выемки.

II. Отличается от предыдущего тем, что на внутренней стороне намечается четвертый выступающий угол; входящих углов три.

III. На внутренней стороне четыре хорошо выраженных выступающих угла, разделенных тремя входящими.

При выделении морфотипов M^3 учитывалась также складчатость внешней стороны по наличию или отсутствию четвертого выступающего угла (у некоторых экземпляров забайкальской полевки был выражен пятый добавочный выступ на внешней стороне). Все выделенные морфотипы у алтайской и забайкальской высокогорных полевок представлены на схеме (рис. 17), а их частоты встречаемости приведены в табл. 16.

У алтайских зверьков были встречены все возможные варианты – от одного сплошного дентинового поля до пяти замкнутых пространств. Довольно часто при этом поле передней поперечной петли слито с полем первого внешнего треугольника, хотя А.П. Разоренова [1933] при описании вида A. vinogradovi в качестве основного диагностического признака указывала на отсутствие этого слияния. Обычны слияния полей второго и третьего треугольников с полем талонуса. В этой выборке встречены почти все возможные варианты складчатости внутренней и внешней сторон. Соответственно у нее обнаружен наиболее полный набор морфотипов (рис. 17, *1–4, 8–28*) – всего 25 сочетаний.

Третий верхний коренной зуб забайкальских полевок несет обычно одно-два дентиновых пространства, но иногда встречаются экземпляры с тремя замкнутыми пространствами на M^3. В сочетании со складчатостью внутренней и внешней сторон у этой формы выделено 14 морфотипов M^3 (рис. 17, *1–14*). Общими для обеих исходных форм являются 12 морфотипов (рис. 17, *1–4, 8–14*). На их долю приходится 35% исследованных зубов у алтайской формы и 53,4% у забайкальской. Коэффициент морфотипического сходства качественного набора k_1 = 39,3%, а с учетом частот общих и специфических морфотипов k_2 = 43,2%.

Морфотипы M^3, выделенные у гибридов первого поколения (рис. 17 *2–4, 6, 8, 10–14, 17–19*, всего 13 сочетаний), в основном являются общими для обеих форм. Среди гибридов второго поколения также

Таблица 16

Встречаемость морфотипов M^3 у алтайской и забайкальской

Форма	Число зубов	Число экземпляров морфотипа, №				
		1	2	3	4	5
Алтайская полевка	254	3	1	1	2	-
Забайкальская полевка	206	7	4	5	27	10
Гибриды первого поколения	38	-	1	1	1	-
Гибриды второго поколения	60	3	-	-	3	-

Таблица 16 (окончание)

Форма	Число зубов	Число экземпляров морфотипа, №				
		15	16	17	18	19
Алтайская полевка	254	28	9	17	30	3
Забайкальская полевка	206	-	-	-	-	-
Гибриды первого поколения	38	-	-	1	2	1
Гибриды второго поколения	60	-	-	-	2	2

не отмечено появление новых сочетаний (рис. 17, *1, 4, 6, 7, 9, 11–14, 18, 19,* всего 12). У алтайской формы в количественном отношении преобладают *8, 10, 11, 15* и *23* морфотипы, напротив, у забайкальской – *4, 6* и *13* (см. табл. 16).

Распределение числа замкнутых пространств на M^3 у алтайской и забайкальской полевок и их гибридов представлено в табл. 17. Как видно из таблицы, у алтайских зверьков наиболее часто встречаются морфотипы, имеющие три замкнутых пространства (в среднем – 3,05). Напротив, для забайкальских полевок наиболее типично одно сплошное дентиновое пространство на M^3 (в среднем – 1,35). Но привлечение природного материала показало, что для алтайской полевки характерна сильная межпопуляционная изменчи-

полевок и их гибридов

Число экземпляров морфотипа, №								
6	7	8	9	10	11	12	13	14
-	-	24	6	16	16	1	6	13
76	10	4	5	2	10	7	33	6
2	-	1	-	1	8	6	6	7
10	3	-	3	-	9	3	19	2

Число экземпляров морфотипа, №								
20	21	22	23	24	25	26	27	28
15	8	5	19	4	10	4	9	4
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	1	-	-	-	-

вость этого признака (табл. 18). Как видно из этой таблицы, в выборке алтайской полевки с хребта Чихачева преобладающим является вариант с одним замкнутым пространством, что более характерно для забайкальской. В небольшой пробе с побережья Телецкого озера у всех зверьков обнаружен только этот вариант. Напротив, в сборах Н.В. Тупиковой и А.Н. Шведова [1961] наиболее многочислен вариант 3, как и в нашей виварной колонии алтайской формы. Все это говорит о том, что размах межпопуляционной изменчивости данного признака у алтайской формы в ряде случаев может превышать различие между сравниваемыми формами.

Таким образом, мы видим, что этот признак может использоваться лишь при учете межпопуляционной изменчивости.

Таблица 17

Изменчивость числа замкнутых пространств на жевательной поверхности M^3 у алтайских и забайкальских высокогорных полевок и их гибридов

Форма	Число изученных M^3	Из них имеют замкнутых пространств, %		
		1	2	3
Алтайская полевка	254	2,8±1,04	27,2±2,79	39,4±3,07
Забайкальская полевка	206	67,5±3,26	29,6±3,18	2,9±1,17
Гибриды первого поколения	38	13,2±5,49	57,9±8,01	28,9±7,35
Гибриды второго поколения	60	31,7±6,01	56,7±6,40	10,0±3,87

Таблица 17 (окончание)

Форма	Число изученных M^3	Из них имеют замкнутых пространств, %		
		4	5	среднее
Алтайская полевка	254	23,6±2,66	7,0±1,60	3,05
Забайкальская полевка	206	-	-	1,35
Гибриды первого поколения	38	-	-	2,16
Гибриды второго поколения	60	1,6±1,62	-	1,82

У гибридов первого поколения число замкнутых пространств варьирует от одного до трех, как у забайкальской полевки, но с наибольшей частотой встречаются M^3, имеющие два замкнутых пространства (среднее - 2,16). Во втором поколении обнаружен 1 экз. с четырьмя замкнутыми пространствами, но среднее число пространств несколько меньше по сравнению с их числом у первого поколения гибридов (1,82).

Изменчивость складчатости внутренней и внешней сторон M^3 представлена в табл. 19. Для алтайской полевки наиболее типично такое строение зуба, когда на внутренней стороне имеются три выступающих угла или намечается четвертый, но он, как правило, не

Таблица 18

Изменчивость числа замкнутых пространств M^3 в природных популяциях A. vinogradovi и A. macrotis

Место отбора	Число зубов	Из них имеют замкнутых пространств, %					
		1	2	3	4	5	среднее
Байкальский госзаповедник n = 7	14	64,3	28,6	7,1	-	-	1,43
Хребет Чихачева n = 19	38	65,8	10,5	21,1	2,6	-	1,62
Оз. Телецкое n = 5	10	100	-	-	-	-	1,00
Алтай 1957-1958 гг., Тупикова, Шведов, 1961 n = 7	14	7,1	21,4	43,0	21,4	7,1	3,0

достигает величины первых трех выступающих углов. Соответственно в этой выборке преобладают M^3, отнесенные нами ко II классу складчатости. Лишь у некоторых зверьков на внутренней стороне имеются четыре хорошо выраженных выступающих угла и три входящих. Напротив, у забайкальской полевки обычно на внутренней стороне присутствуют четыре хорошо выраженных выступающих угла. У этой формы наиболее часто встречаются M^3 III класса складчатости. Сравниваемые формы также имеют несколько различный характер изменчивости складчатости внешней стороны M^3. И у алтайской, и у забайкальской полевок на внешней стороне имеются три хорошо выраженных выступающих угла, а также часто намечен четвертый. Однако у забайкальской полевки складчатость внешней стороны усилена по сравнению со складчатостью алтайской формы, так как встречаются зубы, имеющие пять выступающих углов на внешней стороне.

Гибриды первого и второго поколений по складчатости внутренней и внешней сторон M^3 ближе к забайкальским полевкам. У гибридных зверьков, как у забайкальских, и на внутренней и на внеш-

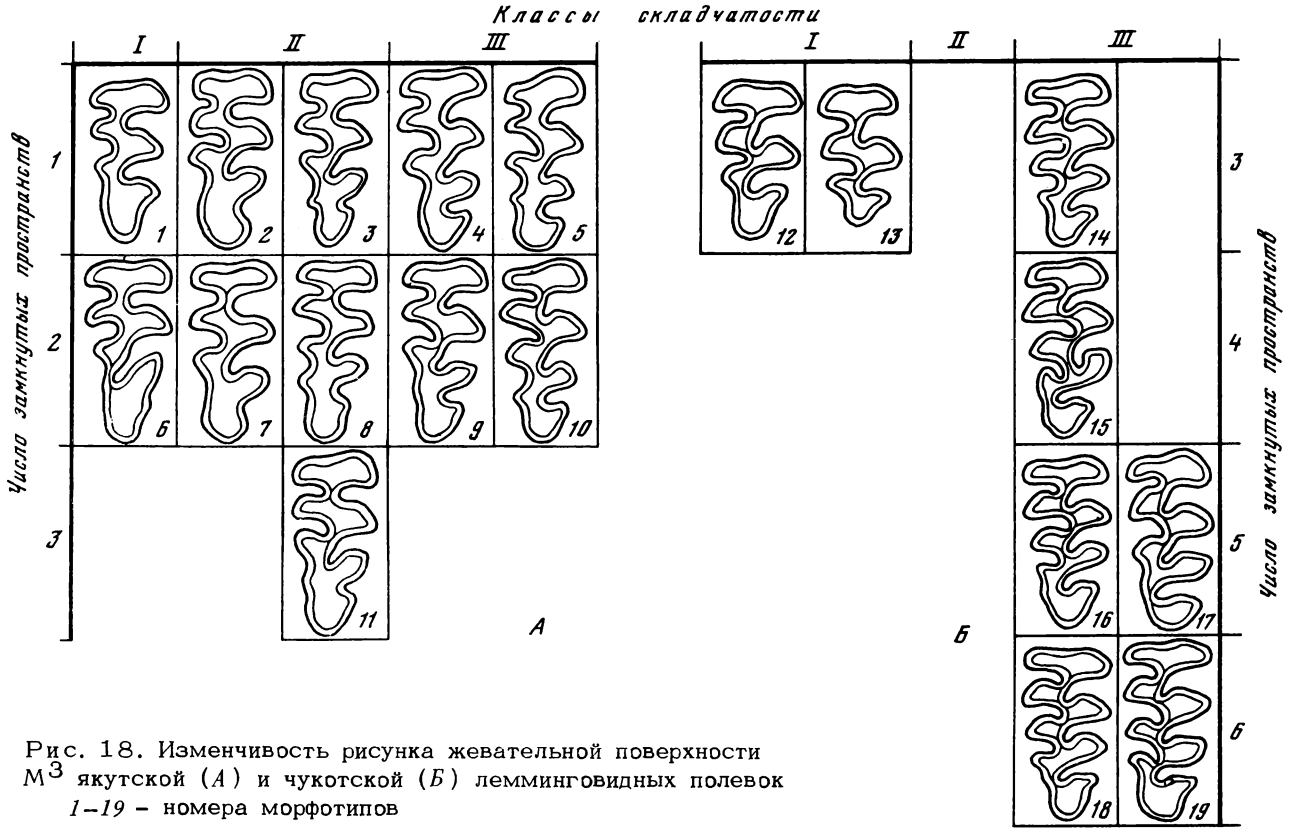


Рис. 18. Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 якутской (*А*) и чукотской (*Б*) лемминговидных полевок
1–19 – номера морфотипов

Таблица 19

Изменчивость складчатости M^3 алтайской и забайкальской высокогорных полевок и их гибридов

Форма	Число изученных M^3	Частоты классов складчатости, %			Наличие 4-го внешнего выступающего угла
		I	II	III	
Алтайская полевка	254	38,2±3,05	46,9±3,12	14,9±2,23	52,0±3,13
Забайкальская полевка	206	9,7±2,06	21,4±2,86	68,9±3,23	78,2±2,88 (4,8±1,49)*
Гибриды первого поколения	38	5,3±3,63	36,8±7,82	57,9±8,01	68,4±7,54
Гибриды второго поколения	60	10,0±3,87	23,3±5,46	66,7±6,08	78,3±5,32 (6,7±3,23)*

*Наличие 5-го внешнего выступающего угла.

ней сторонах зуба обычно имеется по четыре выступающих угла, а также иногда выражен пятый внешний выступающий угол.

Две формы лемминговидной полевки по рисунку жевательной поверхности M^3 различаются довольно резко. У якутской формы мы выделили 11 морфотипов (рис. 18, *А*). Как и для забайкальской полевок, для якутских типично наличие одного-, двух дентиновых пространств на M^3, причем в количественном отношении преобладают морфотипы со сплошным зубным полем. Необходимо отметить, что эти морфотипы качественно сходны с морфотипами алтайской и забайкальской полевок. Однако морфотипы с двумя пространствами у якутских зверьков отличаются местом разделения дентиновых полей: если у забайкальской и алтайской форм при образовании второго пространства происходит разделение полей первого и второго треугольников, то у якутской это достигается за счет обособления передней петли и утраты сообщения ее с полем первого внешнего треугольника. По распределению числа замкнутых пространств (табл. 20) и среднему значению якутская полевка очень сходна с забайкальской (соответственно 1,31 и 1,35). По складчатости внутренней и внешней сторон зуба якутская форма занимает промежуточное положение между алтайской и забайкальской, но значительно ближе к забайкальской, так как зубы якутских зверьков обычно имеют в той или иной степени выраженный четвертый внутренний выступающий угол. Однако на внешней стороне зуба у якутских полевок, как правило, только три выступающих угла, а четвертый выражен лишь у отдельных экземпляров. В целом последняя

Таблица 20

Изменчивость числа замкнутых пространств на жевательной

Место сбора	Число изученных M^3	Из них имеют замкнутых пространств, %	
		1	2
Окрестности г. Тикси (Якутия)	45	71,1±6,76	26,7±6,59
Окрестности г. Певек (Чукотка)	33	-	-

петля M^3 у них имеет удлиненную форму, а дополнительные выступающие углы на обеих сторонах талонуса не достигают по величине размеров первых трех выступающих углов.

В выборке из чукотской популяции лемминговидной полевки нами выделено восемь морфотипов M^3 (рис. 18, *Б*). Все они качественно отличаются как от морфотипов алтайской и забайкальской форм, так и от якутской популяции лемминговидной.

У чукотских зверьков число замкнутых пространств варьирует от трех до шести (среднее 4,61, см. табл. 20). Кроме того, чукотские полевки отличаются наибольшей складчатостью внутренней и внешней сторон зуба. Большинство зверьков в этой популяции имеют по четыре хорошо выраженных выступающих угла на обеих сторонах M^3. При этом четвертый внешний выступающий угол по величине сравним с первыми тремя, а последняя лопасть зуба укорочена. Можно также добавить, что именно для чукотских зверьков характерна особенность общей конфигурации M^3, отмеченная В.Г. Гептнером и О.Л. Россолимо для всей северо-восточной популяции лемминговидных полевок: "Зуб кажется как бы сдавленным в переднем и заднем направлениях, выступающие углы расположены плотнее друг к другу за счет более узких входящих углов" [1968, с. 87].

Таким образом, изучение изменчивости краниологических показателей и особенностей строения третьего коренного зуба – важнейшего таксономического признака в рассматриваемой группе – показало следующее.

Между алтайской и забайкальской полевками нами практически не выявлено каких-либо различий, которые могли бы служить диагностическими, однако нам удалось показать некоторую дифференциацию их по особенностям строения зубов. Так, алтайская форма характеризуется таким строением M^3, что его жевательная поверхность несет несколько замкнутых пространств, а также по три хорошо выраженных выступающих угла на обеих сторонах. Напротив,

поверхности M^3 у лемминговидных полевок

Из них имеют замкнутых пространств, %				
3	4	5	6	среднее
2,2±2,19	-	-	-	1,31
9,1±5,00	30,3±8,70	51,5±8,70	9,1±5,0	4,61

для забайкальской полевки характерно меньшее число замкнутых пространств, но более складчатые боковые стенки: как правило, по четыре выступающих угла с обеих сторон. Однако при наличии сильной межпопуляционной изменчивости этих признаков, показанной нами для алтайских высокогорных полевок, использование их в диагностических целях очень ограничивается. Успешная гибридизация в виварии, указывающая на отсутствие репродуктивной изоляции между ними, и перекрывание пределов изменчивости таксономических признаков, по-видимому, свидетельствуют лишь о подвидовом уровне дивергенции между этими формами.

В то же время наиболее резкие различия в строении третьего верхнего коренного зуба нами обнаружены между двумя формами лемминговидной полевки. Чукотская популяция характеризуется наибольшим числом замкнутых пространств на жевательной поверхности и наибольшей складчатостью внутренней и внешней сторон зуба. Якутская популяция лемминговидной полевки по строению M^3 имеет больше сходства с забайкальской полевкой, чем с чукотской лемминговидной. Мы уже отмечали, что именно чукотские зверьки обладают самым мелким по размерам черепом. Обнаруженные нами морфологические различия сочетаются с кариологической дифференциацией исследованных популяций [Гилева и др., 1977]. Различия хромосомных наборов этих форм позволяют предполагать существование репродуктивной изоляции между чукотской и якутской формами, но поскольку мы не располагаем экспериментальными данными по гибридизации этих форм, окончательный вывод о видовом уровне этих различий был бы преждевременным. Аналогичным образом экспериментального подтверждения требует и предположение о возможности объединения якутской формы в один вид с забайкальской и алтайской высокогорными полевками. Несомненно, по-видимому, лишь то, что к группе Alticola macrotis относятся, по крайней мере, четыре географические формы. Три из них: алтайская – A. vinogradovi Rasorenova, забайкальская – A. macrotis Radde и якутская (пред-

ставляется удобным сохранить за ней название, данное Л.А. Портенко – A. vicina Portenko), дифференцированы друг от друга меньше, чем четвертая – чукотская – A. lemminus Miller. Именно этим, на наш взгляд, объясняются столь противоречивые толкования систематического положения лемминговидной полевки. Те систематики, которые вслед за Миллером имели дело с одной из чукотских популяций лемминговидной полевки, не могли не отметить ее специфичности и соответственно выделяли в самостоятельный вид, подрод и даже род [Miller, 1898; Hinton, 1926; Ellermann, 1941; Огнев, 1950]. Напротив, исследователи, в распоряжении которых была якутская форма или же сборный материал со всего северо-востока Сибири, вынуждены были признать ее сходство с алтайской и саянской высокогорными полевками.

* *
*

Таким образом, полученные нами данные убедительно свидетельствуют о том, что при изучении начальных этапов микроэволюции на основе сравнения внутривидовых форм разной степени дивергенции, а также близких видов перспективен подход, основанный на сочетании детального морфологического анализа с экспериментами по скрещиванию форм, кариотипы которых точно установлены. У полевок при этом особенно важную роль играет изучение морфотипической изменчивости коренных зубов.

Применение морфологических методов в комплексе с данными гибридологического анализа, с одной стороны, подтверждает степень эволюционного расхождения форм известного таксономического ранга, с другой – позволяет определить характер взаимной дивергенции ряда внутривидовых форм у некоторых представителей подсемейства Microtinae (со спорным или неясным таксономическим рангом).

Наши данные об изменении частот зубных форм у гибридов первого поколения в пользу класса наибольшей сложности позволяют считать, что это явление может быть использовано в качестве теста для оценки суммарного генетического расстояния между исходными формами полевок.

Часть II

ИЗУЧЕНИЕ МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЗУБОВ ПОЛЕВОК ПРИ СРАВНИТЕЛЬНОМ ИССЛЕДОВАНИИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО И СОВРЕМЕННОГО МАТЕРИАЛА

Глава 6

ЗАМЕЧАНИЯ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЛЕВОК ВО ВРЕМЕНИ

Представители подсемейства полевок (Microtinae) известны с позднего миоцена, а уже с начала антропогена во всех типах местонахождений по числу видов и относительному обилию ископаемых остатков преобладают их некорнезубые формы из триб Lagurini и Microtini. История большинства современных видов микротин начинается в позднем плейстоцене, когда появились вероятные предковые формы современных подвидов, происходили изменения в численности видов, их распространении и, вероятно, экологии, приводившие в голоцене к становлению современных границ видовых ареалов и развитию современных биогеоценозов.

Для изучения путей формирования и будущего развития современной фауны мелких млекопитающих, в том числе полевок и других видов грызунов, исключительный интерес представляют во многом мало изученные так называемые смешанные фауны[1], широко распространенные на приледниковых территориях Палеарктики в позднем плейстоцене.

На территории Среднего и Южного Зауралья на протяжении ряда лет экспедициями кафедры зоологии Уральского госуниверситета собран значительный ископаемый материал и накоплен опыт по изучению мелких млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) антропогена. В процессе сравнительного изучения ископаемых остатков и видов современной фауны определились три основных направления: палеофаунистическое, микроэволюционное и биостратиграфическое. Некоторые из имеющихся публикаций отражают обобщение части результатов проведенных исследований по названным пробле-

[1] "Смешанными фаунами" мы называем фауны грызунов позднеплейстоценового времени, связанные в своем распространении с перигляциальной зоной (или гиперзоной. – А.А. Величко, 1973), где в составе видов имелись представители пространственно разобщенных современных ландшафтных зон: преобладали виды современной степной фауны и обитал такой пустынный вид, как желтая пеструшка, наряду с зональным видом современной тундры – копытным леммингом. Последний вид в южных зональных вариантах позднеплейстоценовой фауны может отсутствовать [Громов, 1966].

мам [Малеева, 1970, 1971б, 1972а,б; 1974б, 1975, 1976; Стефановский, Малеева, 1976; и др.].

В настоящей работе обобщаются некоторые результаты изучения палеонтологического материала в его совокупности с современным в целях выявления закономерностей эволюционного процесса на внутривидовом и надвидовом (дородовом) уровнях. В основу положен опыт морфометрического изучения более 5 тыс. ископаемых и современных коренных зубов девяти видов полевок, обитавших на территории Зауралья в составе "смешанных фаун": виды рода Clethrionomys, степная пеструшка, желтая пеструшка, копытный лемминг; виды рода Lemmus, водяная полевка, узкочерепная полевка, полевка-экономка, обыкновенная слепушонка[1] [Малеева, 1970, 1974б]. Более подробно здесь даются материалы для степной пеструшки, водяной полевки, узкочерепной полевки и полевки-экономки.

Наиболее характерным видом полевок "смешанных фаун" Зауралья являлась степная пеструшка. В позднем плейстоцене периферия ареала этого вида располагалась значительно севернее 57° с.ш. В двух местонахождениях Среднего Зауралья - Мальково (район Тюмени, 57° с.ш.) и Ница (Слободо-Туринский район Свердловской обл., несколько севернее 57° с.ш.) - остатки этого вида численно преобладают. В настоящее время северная граница ареала степной пеструшки не достигает здесь 55° с.ш. [Павлинин, Шварц, 1957; "Млекопитающие фауны СССР", 1963; Марвин, 1969].

На территории Среднего Зауралья в позднем плейстоцене содоминантом степной пеструшки являлась узкочерепная полевка. В этих же местонахождениях по числу остатков она занимает второе место после степной пеструшки, но разница в их относительном обилии невелика. Очевидно, северные границы позднеплейстоценовых ареалов этих двух видов в Зауралье совпадали. В настоящее время на этой территории обитает номинальный, степной подвид узкочерепной полевки Microtus (Stenocranius) gregalis gregalis Pall. Северная граница его распространения совпадает с широтой Свердловска [Марвин, 1969], т.е. находится южнее границы ареала M. (S.) gregalis времени позднего плейстоцена. Тундровый подвид M. (S.) g. major Ognev, населяющий Ямал и Северный Урал, распространен к югу до 65° с.ш.; южнее - до северной границы степного подвида - узкочерепная полевка в Зауралье отсутствует [Марвин, 1969].

На территории Южного Зауралья доминирующим видом в позднем плейстоцене также была степная пеструшка, но ее содоминант здесь уже другой вид - желтая пеструшка. Периферия ареала желтой пеструшки в Зауралье находилась в это время в районе 57° с.ш., где она являлась одним из самых малочисленных видов полевок [Малеева, 1972б]. В то же время узкочерепная полевка в Южном За-

---

[1] В недавней сводке по вымершим и современным формам Microtinae фауны СССР [Громов, Поляков, 1977, с. 63] слепушонки (Ellobius) рассматриваются как полевкозубые хомяки, перешедшие к подземному образу жизни.

уралье не занимала доминирующего положения, хотя и относилась здесь к обычным видам. Так, к югу от широты г. Кургана (местонахождение Верхняя Алабуга) преобладают остатки степной пеструшки, второе место принадлежит желтой пеструшке, а узкочерепная полевка находится на третьем месте. В настоящее время желтая пеструшка на территории СССР встречается только на востоке Зайсанской котловины [Громов, Поляков, 1977].

Два других вида из состава "смешанных фаун" Зауралья – водяная полевка и полевка-экономка – доминирующими видами не являлись, хотя и были обычными. При этом полевка-экономка была более многочисленна в Среднем Зауралье, тогда как в Южном – более обычна была водяная полевка. Оба вида в настоящее время обитают в Зауралье и широко здесь распространены [Марвин, 1969].

Рассмотренные данные показывают, что из трех видов – доминантов "смешанных фаун" Зауралья наибольшее изменение границ ареала со времени позднего плейстоцена произошло у желтой пеструшки. Значительно сократилась северная часть ареала степной пеструшки, в меньшей степени отступили в южном направлении популяции узкочерепной полевки.

Среди остатков мелких млекопитающих остатки полевок в изученных местонахождениях Зауралья составляют обычно более 80%, т.е. представлены серийными материалами, которые благодаря сходной тафономии местонахождений могут рассматриваться как условные выборки из естественных популяций, существовавших здесь в позднем плейстоцене. При морфометрическом изучении этих серий и сравнении с остатками из местонахождений с территории европейской части СССР (Новгород-Северский) и с выборками из популяций современных подвидов выявляются специфические особенности становления некоторых из современных видов, так же как и истории их ареалов.

Степная пеструшка из состава "смешанных фаун" Зауралья характеризовалась значительным процентом особей с архаичным строением M_1, напоминающим строение этого зуба у ранне-, среднеплейстоценового вида Lagurus transiens Janossy [Малеева, 1971б; Малеева, Нордстрем, 1974]. То же самое отмечается и для позднеплейстоценовой степной пеструшки из местонахождения Новгород-Северский [Рековец, 1978]. Как и эта последняя, степная пеструшка из состава "смешанных фаун" Зауралья была крупнее своих потомков из популяций современных подвидов [Малеева, Воробьева, 1973].

Узкочерепная полевка, так же как и степная пеструшка, по сравнению с современными популяциями характеризовалась значительной частотой особей с примитивным строением M_1 [Черных, Малеева, 1971], проявляя в этом отношении некоторое сходство с вымершим в Центральной и Восточной Европе позднеплейстоценовым подвидом M. (S.) g. anglicus Hinton [Hinton, 1926], являвшимся, возможно, самостоятельным видом [Громов, Поляков, 1977]. По величине обитавшая в Зауралье позднеплейстоценовая узкочерепная

полевка являлась формой, промежуточной между более мелкими современными южными и более крупными современными северными и ее представителями. Изучение ископаемого материала по группам сохранности различной древности [Черных, Малеева, 1977] показало, что, по крайней мере, на территории Среднего Зауралья в позднем плейстоцене существовали две формы этого вида – крупная и мелкая. Крупная форма, очевидно, мигрировала отсюда в северном направлении, эволюционировала в сторону дальнейшего увеличения размеров и явилась вероятной предковой формой M. (S.) g. major. Оставшаяся в степных районах более мелкая форма этой полевки, несколько отступая в южном направлении, эволюционировала в более мелкую южную современную форму – M. (S.) g. gregalis, отличия которой от современной северной достигли к настоящему времени уровня подвидовых. Этому процессу, несомненно, способствовал образовавшийся здесь разрыв их ареала.

Желтая пеструшка позднего плейстоцена Зауралья, так же как и оба рассмотренных выше вида, отличается довольно примитивным строением коренных зубов. У значительной части ее особей наблюдается широкое (более чем на двойную толщину эмали) слияние параконидных треугольников M_1 (17,5%) и задней непарной петли M^3 с треугольником при ее основании (33,3%). Такое строение данных зубов свойственно лишь отдельным особям современного вида [Громов, Поляков, 1977]. Таким образом, позднеплейстоценовая желтая пеструшка из Зауралья еще сохраняет архаичные признаки предкового вида Eolagurus simplicidents Joung и представляет собой форму, по-видимому, завершающую переход от этого последнего к E. luteus Eversm. Аналогичные стадии развития M_1 на территории европейской части СССР были свойственны E. l. gromovi Topačevski [Топачевский, 1963], E. l. praeluteus Schevtschenko [Шевченко, 1965] и E. l. volgensis Alexandrova [Александрова, 1976]. Изменчивость во времени величины зверьков на исследованных материалах выражена слабо, и говорить об ее определенном направлении не представляется возможным.

Полевка-экономка из состава "смешанной фауны" Зауралья отличалась от современных степных и тундровых форм западной части современного ареала преобладанием особей с примитивным строением M_1 и значительно более мелкими размерами зверьков [Малеева, 1971а]. Частота встречаемости прогрессивных морфотипов M_1 по направлению к современности возрастает, а размеры зверьков резко увеличиваются как при формировании современных степных, так и тундровых популяций вида. У степной экономки этот процесс начинается при изменении условий существования в сторону похолодания, а затем продолжается, вероятно, и при потеплении климата, когда этот вид начинает предпочитать здесь увлажненные местообитания в соответствии с правилом гидробионтности [Пантелеев, 1968, 1974]. Формирование тундровых популяций вида началось, вероятно, еще на территории Среднего Зауралья, а более крупные размеры зверьков в них могли установиться как в резуль-

тате приспособления к условиям существования на Севере (правило Бергмана), так и освоения влажных биотопов [Малеева, 1974а, 1977).

Водяная полевка, обитавшая в составе "смешанных фаун" Зауралья, как и полевка-экономка, характеризуется мелкими размерами зверьков. По направлению к современности размеры ее, вероятно, увеличиваются, что, однако, четко на наших материалах не прослеживается [Малеева, Попова, 1975]. Имеются также данные о более мелких размерах зверьков этого вида в позднем голоцене [Смирнов, 1976]. Прогрессивные изменения в особенностях строения M_1 и M^3 выражаются не только в уменьшении относительного обилия особей с примитивным строением этих зубов (что отмечалось для всех описанных здесь видов), но и в появлении более сложных, новых их морфотипов, которыми обладает значительная часть особей не только в популяциях современных зверьков Зауралья, но также в западных и восточных частях современного ареала вида [Малеева, Попова, 1975; Малеева, 1975].

При сопоставлении описанных особенностей хронологической изменчивости у этих четырех видов обращает на себя внимание следующее.

Уменьшение размеров зверьков к современности происходило у степных форм. Узкочерепная полевка и степная пеструшка, хотя они и отступают в своем распространении в южном направлении, продолжают, однако, существовать в пределах оптимального для них открытого степного ландшафта. При этом, вероятно, их позднеплейстоценовые популяции характеризовались значительной, не улавливаемой на нашем материале биотопической изменчивостью. У этих видов происходит эволюционный сдвиг размеров в сторону уменьшения.

Увеличение размеров зверьков к современности происходило у северной формы узкочерепной полевки и у форм, связанных в современный период с околоводными местообитаниями: у степных и тундровых полевок-экономок и, очевидно, у водяной полевки. Значительное увеличение размеров полевки-экономки и мигрирующей с территории Среднего Зауралья на север узкочерепной полевки и появление новых морфотипов зубов у современной водяной полевки в разных частях ареала показывают, что в истории этих видов происходили, по-видимому, очень существенные эволюционные сдвиги. Это выглядит вполне закономерным, так как, очевидно, названные формы в этот период приспосабливаются к новым для них условиям существования. У узкочерепной полевки это выражается в приспособлении к условиям севера, куда с территории Среднего Зауралья в голоцене мигрирует ее крупная форма, прошедшая уже процесс преадаптации к тундровым биотопам в условиях приледникового ландшафта. В голоцене происходит формирование ее новой, северной географической популяции и на ее основе - современного северного подвида M. g. major. У полевки-экономки и водяной полевки, вероятнее всего, в течение этого периода происходит изменение

связей с биотопами: оба вида либо приспосабливаются к более водному образу жизни, либо к существованию в новых для них околоводных местообитаниях. Процесс их адаптации к полуводному образу жизни был связан с формированием новых биотопических и ландшафтных популяций.

Таким образом, по сравнению со степными полевками у этих трех форм в период от позднего плейстоцена к современности происходили более глубокие внутривидовые преобразования как результат их изменившегося положения в биогеоценозах.

Наряду с изложенными выше специфическими особенностями размерной изменчивости во времени выявляются и некоторые другие общие ее черты. Укажем из них на две следующие.

1. В популяциях из состава "смешанных фаун" значительный процент составляли особи с архаичными признаками строения зубов, свойственными их предковым среднеплейстоценовым формам. В связи с этим позднеплейстоценовые полевки Зауралья могут быть описаны как формы, у которых переход от предковых видов к современным еще не был завершен, т.е. они характеризуют процесс внутривидового формообразования на различных стадиях предвидов современных видов.

2. У рассмотренных видов полевок по направлению к современности отмечается уменьшение общего числа морфотипов зубов, а также некоторое уменьшение изменчивости ряда других морфологических признаков. Эти факты, отмеченные в упомянутых выше работах, указывают на более жесткий отбор в современных популяциях и более благоприятные в целом условия существования данных видов в начале позднеплейстоценовой истории их развития.

Ниже излагаются некоторые материалы по изучению морфотипической изменчивости строения коренных зубов (M_1, M^3) на примере тех же четырех видов полевок – степной пеструшки, узкочерепной полевки, полевки-экономки и водяной полевки.

Количество исследованного материала приводится в тексте и таблицах. Ископаемый материал происходит из местонахождений аллювиального типа. Он представлен отдельными нижнечелюстными ветвями и изолированными зубами. В отличие от первичных местонахождений (например, некоторые пещерные), где число особей принято определять по наибольшему числу остатков одной стороны, в захоронениях вторичного типа (в том числе и в аллювиальных), где остатки могут быть неоднократно переотложенными [Верещагин, Громов, 1952, 1953; Громов, 1957а, 1966], элементы скелета левой и правой сторон, вероятнее всего, принадлежат разным особям. Учитывая это обстоятельство, а также явление асимметрии в строении коренных зубов полевок [Ангерманн, 1973; Еремина, 1972, 1974б; Голикова, Еремина, 1974; Бойкова, 1976], при подборе выборок из современного материала для сравнения с ископаемым мы отбирали по возможности равное количество правых и левых зубов от разных особей. Иначе, при одинаковом количестве

зубов выборки из ископаемых остатков, по-видимому, всегда отличались бы от современных большим числом особей.

В некоторых из местонахождений (Мальково, Верхняя Алабуга) ископаемые остатки оказались неоднородными по внешним признакам фоссилизации, что позволило изучать их по группам сохранности, объединяющим, очевидно, остатки сходной относительной древности [Верещагин, Громов, 1953; Громов, 1957в; Топачевский, 1965; Малеева, Воробьева, 1970]. Абсолютная древность остатков уменьшается от первой к третьей группе сохранности.

В исследованном материале мы пытались показать главным образом методическую сторону процесса изучения морфотипической изменчивости строения жевательной поверхности переднего нижнего (M_1) и заднего верхнего (M^3) коренных зубов. На основании изучения изменчивости их строения у разных по экологии и родственным связям видов полевок рассматриваются вопросы выбора и оценки признаков, выделения морфотипов и классификация этих последних. Построенная на ее основе схема трансформации морфотипов (здесь она подробно обсуждается на примере пеструшек рода Lagurus) – в применении к конкретным видам – позволяет исследовать различные аспекты процесса формообразования, недоступные, на наш взгляд, для наблюдения обычно применяемыми методами изучения изменчивости морфологических признаков строения коренных зубов полевок.

В работе используется терминология, приведенная в "Основах палеонтологии" [1962] и в новой сводке "Полевки (Microtinae)" И.М. Громова, И.Я. Полякова [1977].

Глава 7

ВЫБОР И ОЦЕНКА ПРИЗНАКОВ, ВЫДЕЛЕНИЕ МОРФОТИПОВ

При выделении морфотипов коренных зубов у разных видов полевок следует учитывать естественные сочетания признаков строения внутренней и внешней сторон зуба, в особенности тех, которые формируют жевательную поверхность передней непарной петли M_1 и задней непарной петли M^3. Степень усложнения строения этих зубов у некорнезубых полевок может достигать "полного двойного усложнения параконидного отдела M_1 и заднего отдела M^3 [Громов, Поляков, 1977, с. 56]. У такого вида, как степная пеструшка [Зажигин, 1969; Малеева, Воробьева, 1970, 1973; Малеева, 1971б; Малеева, Нордстрем, 1974; Агаджанян, 1974], изменчивость строения жевательной поверхности M_1 выражается в различной форме головки передней непарной петли, которая создается отличиями в пропорциях и в величине входящих углов, расположенных над треугольными выступами (зубцами) с обеих сторон при основании ее. Варьируют размеры и форма этих выступов, ха-

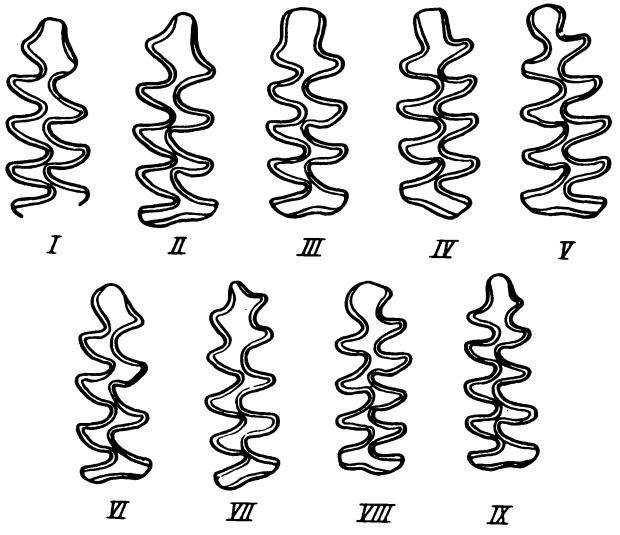


Рис. 19. Морфотипы M_1 позднеплейстоценовой и современной степной пеструшки

I – транзиенсный; II – "послетранзиенсный" III–V – основные; VI – лагуродонтный; VII–IX – морфотипы – "отклонения".

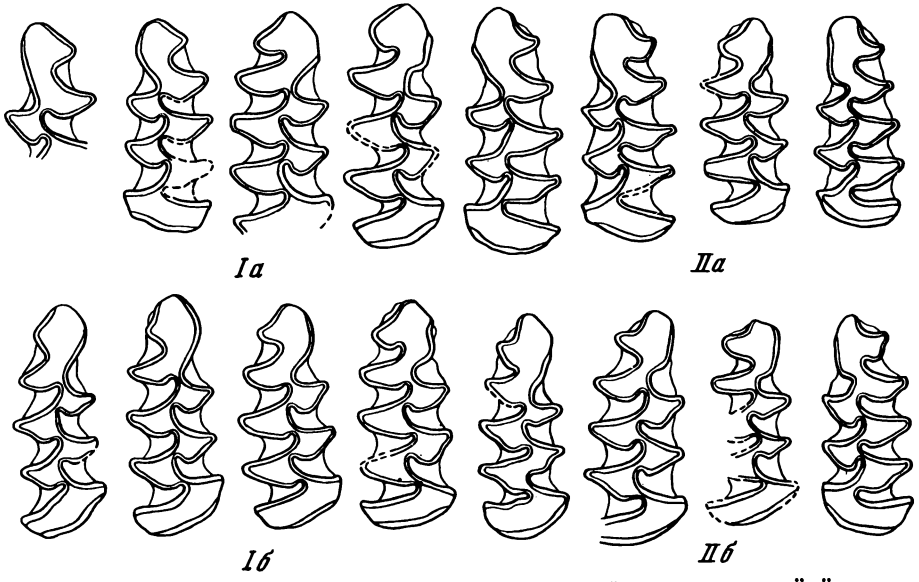


Рис. 20. Изменчивость строения жевательной поверхности "*а*" и "*б*" вариаций основных морфотипов M_1 (*I*, *II*) позднеплейстоценовой и современной полевки-экономки

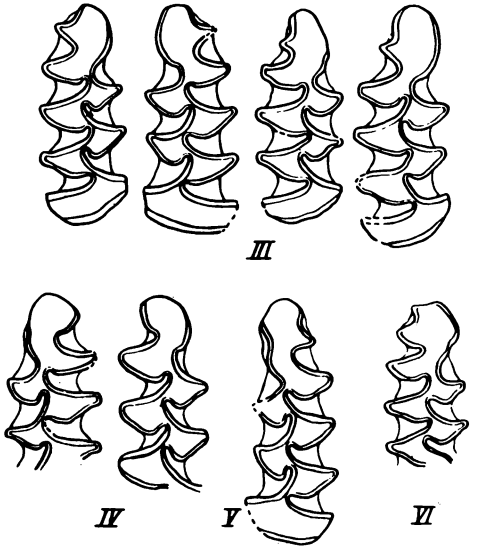


Рис. 21. Резервные морфотипы M_1 позднеплейстоценовой полевки-экономки

III – изменчивость строения архаичного морфотипа; *IV–VI* – морфотипы-"отклонения"

рактер их расположения друг относительно друга, а также степень слияния эмалевых петель параконида (рис. 19).

Аналогичные признаки характеризуют у этого вида строение жевательной поверхности заднего отдела M^3. У других видов – полевки-экономки [Малеева, 1971а; Рековец, 1978], водяной полевки [Малеева, Попова, 1975], узкочерепной полевки [Черных, Малеева, 1971; Рековец, 1978] – изменчивость в строении жевательной поверхности этих зубов проявляется, кроме того, в числе выступов и входящих углов с боковых сторон зуба (рис. 20–25).

К проявлениям изменчивости относится также характер дифференциации эмали, степень развития цемента, форма марки и некоторые другие особенности [Огнев, 1950; Громов, 1957а–д, 1961 и др.; Агаджанян, 1976; Sutcliffe, Kowalski, 1976; и др.].

Таким образом, для зубов каждого из этих четырех видов могут быть выявлены свои специфические признаки, а также комплексы признаков, по степени развития которых может быть проведено разделение их на группы.

В то же время с морфофункциональной точки зрения для всех Microtinae главными в строении переднего отдела M_1 и заднего отдела M^3 следует считать те признаки, которые ведут к удлинению режущего края зуба: перетирающие движения – при прочих равных условиях – будут тем эффективнее, чем глубже входящие углы и длиннее непарные петли. Изменения данных признаков во време-

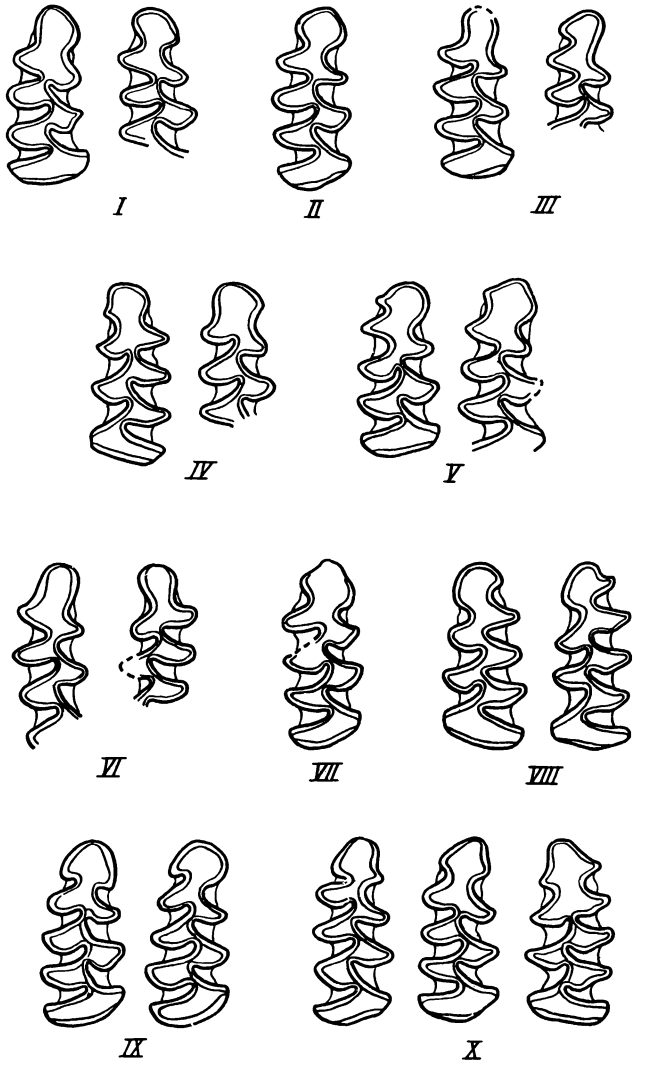


Рис. 22. Морфотипы M_1 позднеплейстоценовой и современной водяной полевки [по Малеевой, Поповой, 1975]

ни происходят именно в этом направлении [Hinton, 1926; Огнев, 1950; Громов, 1957а-д и др.; Воронцов, 1967].

Покажем на примере узкочерепной полевки, как происходит процесс выбора и оценки признаков при выделении морфотипов для изучения морфотипической изменчивости M_1. Исследованный материал представлен восьмью выборками из пяти местонахождений ископаемых остатков (n = 711) и девятью выборками шести современ-

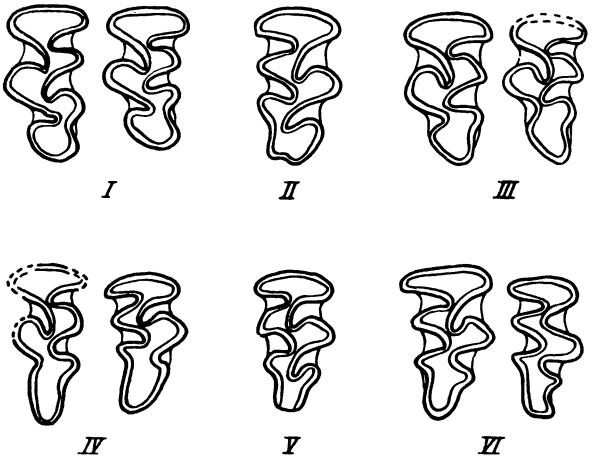


Рис. 23. Морфотипы M^3 позднеплейстоценовой и современной водяной полевки [по Малеевой, Поповой, 1975]

ных подвидов (n = 551)[1]. На основании изучения этого материала и литературных данных было установлено, что наблюдаемая изменчивость рисунка жевательной поверхности M_1 как с внутренней, так и с наружной стороны зуба выражается у этого вида главным образом в количестве выступов и входящих углов, а также в форме и некоторых других деталях рисунка передней непарной петли (см. рис. 24, 25).

Число внутренних входящих углов не варьирует – всегда пять, число внутренних выступов – пять или шесть.

Таким образом, изменчивость внутренней стороны M_1 характеризуют два варианта строения: 1) пять внутренних выступов и пять входящих углов; 2) шесть внутренних выступов и пять входящих углов.

Число наружных входящих углов – три или четыре, а число наружных выступов – три, четыре или пять. По сочетанию числа наружных выступов и разделяющих их входящих углов эта сторона зуба имеет четыре варианта строения: 1) три выступа и три вхо-

[1] Везде далее, в тексте и таблицах, исследованные выборки приводятся под номерами. Выборки ископаемых остатков: № 1 – Новгород-Северский; № 2^{1-3} – Мальково, Среднее Зауралье (№ 2^1, 2^2, 2^3 соответствуют 1, 2 и 3-й группам сохранности); № 3 – Ница, Среднее Зауралье; № 4 – Верхняя Алабуга, Южное Зауралье; № 5 – Камень-Дыроватый; выборки современных подвидов: № 6 – Камышлов, Свердловская обл.; № 7 – Ямало-Ненецкий национальный округ; № 8, 9 – Тянь-Шань; № 10 – Монголия; № 11 – Забайкалье, Соктуй; № 12 – Центральная Якутия, Вилюй; № 13 – Северное Забайкалье, Сергелях; № 14 – Северная Якутия, Индигирка.

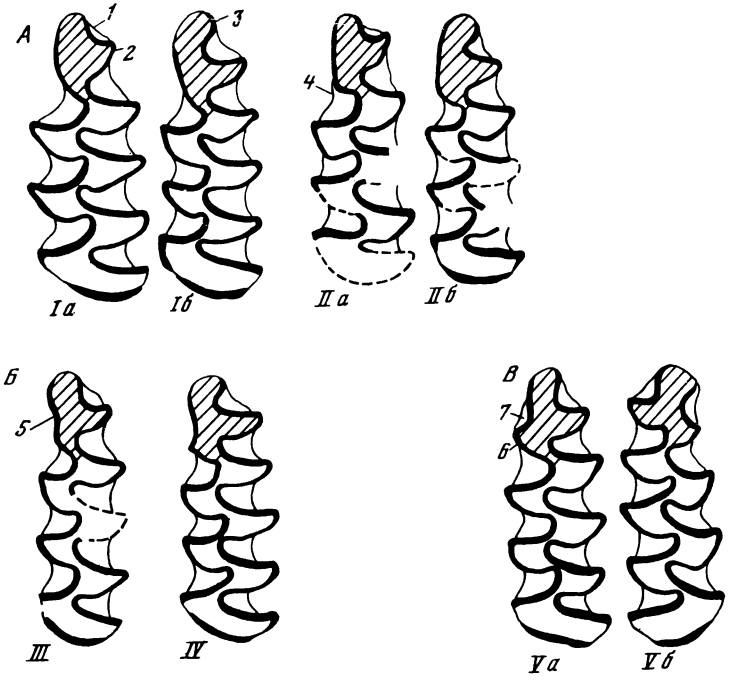


Рис. 24. Основные морфотипы M_1 позднеплейстоценовой и современной узкочерепной полевки

Категории морфотипов: *А* – грегалоидные (I, II), *Б* – грегало–микротоидные (III, IV), *В* – микротоидные (V–VII). Заштрихованная часть зуба во всех морфотипах – передняя непарная петля.

1 – "лобик"; *2* – внутренний выступ основания передней непарной петли; *3* – передний внутренний выступ, или выступ "лобика"; *4* – "плечико"; *5* – выемка; *6* – наружный выступ основания передней непарной петли; *7* – входящий угол; *8* – наружный выступ головки передней непарной петли.

Стрелки характеризуют тенденцию к разделению эмалевых полей для усложненных вариаций VI и VII морфотипов

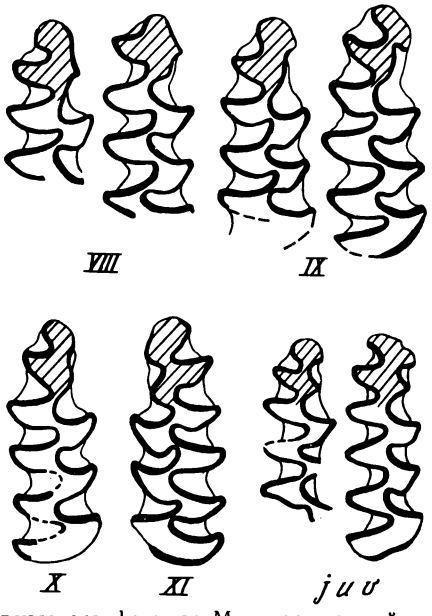


Рис. 25. Резервные морфотипы M_1 позднеплейстоценовой и современной узкочерепной полевки

дящих угла; 2) четыре выступа и три входящих угла:) четыре выступа и четыре входящих угла; 4) пять выступов и четыре входящих угла. Для удобства описания выявленных таким путем вариантов строения M_1 вводятся условные цифровые обозначения в виде дроби ("формулы" строения морфотипов), числитель которой характеризует наружную сторону зуба, а знаменатель – внутреннюю. При этом первая цифра указывает число выступов, а вторая – входящих углов. Преобладающее большинство M_1 в изученной нами серии (суммарно более 1200 экз.), включающей как ископаемые остатки, так и современные материалы, по сочетанию числа выступов и входящих углов с обеих сторон зуба может быть отнесено к одному из следующих восьми вариантов строения: $\frac{33}{55}$, $\frac{33}{65}$, $\frac{43}{55}$, $\frac{43}{65}$, $\frac{44}{55}$, $\frac{44}{65}$, $\frac{54}{55}$ и $\frac{54}{65}$. Последние могут быть объединены в четыре варианта по наружной стороне ($\frac{33}{55;\ 65}$, $\frac{43}{55;\ 65}$, $\frac{44}{55;65}$ и $\frac{54}{55;65}$) и в два варианта по внутренней стороне ($\frac{33;43;44;54}{55}$ и $\frac{33;43;44;54}{65}$).

Некоторые экземпляры M_1 характеризуются признаками, несущими дополнительную информацию (например, признаки древних, предковых форм или родственных видов), и, как это будет показано ниже, не могут быть описаны только данными формулами. Однако доля таких

экземпляров незначительна, и в большинстве случаев именно формула являлась тем основным критерием, который использовался при распределении M_1 по морфотипам, описание которых дается ниже.

Описание морфотипов M_1 узкочерепной полевки

Морфотип I (рис. 24, Iа, Iб)

Формула строения $\frac{33}{55;65}$.

С наружной стороны зуба имеются три выступа и три входящих угла. Наружная сторона передней непарной петли равномерно выпуклая или почти ровная, а форма ее внутренней стороны зависит от наличия или отсутствия здесь второго (переднего) выступа, что позволяет выделить две вариации данного морфотипа.

Iа – передняя непарная петля имеет один внутренний выступ, ограниченный спереди в различной степени развитым входящим углом. От степени развития этого последнего зависит высота "лобика" передней непарной петли, который, однако, всегда заметен и составляет характерную черту вариации. Внутренний выступ передней непарной петли может быть небольших размеров или достигать одинаковой величины с параконидным и основными треугольными выступами этой стороны. Головка передней непарной петли почти не обособлена. С внутренней стороны зуба – пять выступов и пять входящих углов ($\frac{33}{55}$).

Iб – передняя непарная петля имеет два внутренних выступа, из которых передний представляет собой выпуклость "лобика", описанного для вариации 1а. Этот выступ у отдельных экземпляров развит в разной степени, но всегда в меньшей, чем следующий за ним выступ, который, как и в случае вариации 1а, может достигать размеров параконидной и основных треугольных петель внутренней стороны зуба. Головка передней непарной петли обособлена с внутренней стороны. Зуб имеет шесть внутренних выступов и пять разделяющих их углов ($\frac{33}{65}$).

Строение, сходное с вариацией Iа, приводится для вымершей формы конца среднего плейстоцена Франции – M. (S.) martelensis Chaline [Chaline, 1972, рис. 37,*3*], для позднеплейстоценовой M. (S.) anglicus Hinton [Hinton, 1926, рис. 68,*2, 28*], распространенной в составе степных и "смешанных фаун" Центральной и Восточной Европы, и для позднеплейстоценовой M. gregalis Венгрии [Kordos, 1977, рис. 2, *2*]. Для территории СССР подобное строение M_1 описывается у среднеплейстоценовой M. ex gr. gregalis Pall. из "черноярских" песков [Александрова, 1976, рис. 48,*22, 16*] , у позднеплейстоценовой M. gregalis с территории Татарской АССР [Громов, 1957 г., рис. 7, *6*, правый] и Зауралья [Черных, Малеева, 1971, рис. 1, *а*], а также у современной M. g. gregalis [Черных,

Малеева, 1971, табл. 2] и у M. gregalis [Агаджанян, 1972б, рис. 10, крайний слева].

Строение, подобное вариации I б, приводится для M. (S.) g. martelensis [Chaline, 1972, рис. 37,*1*], для M. (S.) anglicus [Hinton, 1926, рис. 68,*7, 15, 17, 29*; Chaline, 1972, рис. 37, *12, 16, 25, 26*], для вымершей M. gregalis (конец среднего плейстоцена – голоцен) Молдавии [Лозан, 1971, рис. 27, *а, б*] и для позднеплейстоценовой M. gregalis Венгрии [Kordos, 1977, рис. 2, *1*].

По материалам, исследованным нами, обе вариации I морфотипа отмечаются у позднеплейстоценовой и современной M. gregalis. Максимальный процент M_1 I морфотипа у позднеплейстоценовой 28,3, у современной – 5,9.

Морфотип II (рис. 24, IIа, IIб)

Формула строения $\frac{3^{+}3}{55;65}$.

С наружной стороны зуба имеются три выступа и три входящих угла, как и у I морфотипа. Но в отличие от него у II морфотипа наружная сторона передней непарной петли не равномерно выпуклая или ровная, а имеет в основании намечающийся выступ, иногда выраженный в форме "плечика", нависающего в той или иной степени над передней стороной наружного параконидного треугольника. Этот намечающийся выступ не отделяется спереди выемкой, т.е. еще не может быть в полной мере назван выступом (поэтому в формуле мы обозначим его знаком плюс). Внутренняя сторона передней непарной петли характеризуется теми же особенностями, которые были описаны для I морфотипа. Таким образом, II морфотип представлен двумя вариациями, подробно описанными у I морфотипа.

II а – головка передней непарной петли почти не обособлена, имеется "лобик", с внутренней стороны – пять выступов и пять входящих углов ($\frac{3^{+}3}{55}$).

II б – головка передней непарной петли обособлена с внутренней стороны, где "лобик" имеет развитый выступ; с внутренней стороны – шесть выступов и пять входящих углов ($\frac{3^{+}3}{65}$).

Строение, сходное с вариацией II а, приводится для M. (S.) g. martelensis, конец среднего плейстоцена [Chaline, 1972, рис. 37,*2*], для позднеплейстоценовой M. (S.) anglicus [Hinton, 1926, рис. 68,*3*], для позднеплейстоценовой M. (S.) g. anglicus Hinton [Chaline, 1972, рис. 37,*11*], для M. g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 38, *2*] и для M. g. kriogenicus Rekovets, конец среднего – поздний плейстоцен Украины [Раковец, 1978, рис. 2,*1*].

Вариация II б довольно обильна у M. (S.) anglicus [Hinton, 1926, рис. 68, *1, 4, 6, 11, 12, 16*], приводится для M. (S.) g. martelensis [Chaline, 1972, рис. 37,*8*], M. (S.) g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 37, *10, 13*] и для M. (S.) g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 38, *1, 3*]. И.М. Громов [1961, рис. 25,*1*] приводит рисунок M_1, сходный с вариацией II б для крымской позднеплейстоценовой M. gregalis из мад-

ленских слоев пещеры Аджи-Коба. У молдавской M. gregalis (конец среднего плейстоцена – голоцен) также имеется вариация IIб [Лозан, 1971, рис. 27,*г, д*].

По нашим данным, обе вариации II морфотипа встречаются у позднеплейстоценовой и современной M. gregalis. Максимальный процент M_1 II морфотипа у первой 25,4, у второй – 7,2.

Морфотип III (рис. 24, III)

Формула строения $\frac{43^+}{55}$.

С наружной стороны зуба имеются четыре выступа и три входящих угла. Наружный выступ, лежащий в основании передней непарной петли, очень небольшой (сходен по величине с "плечиком" у II морфотипа), но спереди (в отличие от II морфотипа) отделяется от головки передней непарной петли заметной выемкой, развитой в различной степени у разных экземпляров, но не достигающей величины входящего угла (поэтому в формуле мы обозначим выемку знаком плюс). Форма выступа в основании передней петли и степень его нависания над передней стороной наружного параконидного треугольника варьируют у разных экземпляров. Внутренняя сторона зуба имеет пять выступов и пять входящих углов. Таким образом, данный морфотип представляет собой как бы усложненный вариант вариации "а" II морфотипа (IIа). Внутренний выступ передней непарной петли крупных размеров, лобик чаще более высокий, чем в вариациях "а" I и II морфотипов (Iа, IIа). Обособление головки передней непарной петли намечается с обеих сторон.

Строение M_1, свойственное зубам III морфотипа, мы видим у M. (S.) g. martelensis [Chaline, 1972, рис. 37, *4*], M (S.) anglicus [Hinton, 1926, рис. 68, *5, 20, 30*)], M. (S.) g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 37,*15*],, позднеплейстоценовой M. gregalis Венгрии [Kordos, 1977, рис. 2,*3*], M. g. kriogenicus, конец среднего – поздний плейстоцен Украины [Раковец, 1978, рис. 2,*II*], а также у позднеплейстоценовой M. aff. gregalis Pall с территории Татарской АССР [Громов, 1957 г, рис. 7, левый *б, а, а*], M. conf. gregalis, поздний плейстоцен – голоцен из долины нижнего Урала [Громов, 1957а, рис. 16,*б*, третий слева], у молдавской M. gregalis, конец среднего плейстоцена–голоцен [Лозан, 1971, рис. 27,*в*] и у позднеплейстоценовой M. gregalis с территории Среднего Зауралья [Черных, Малеева, 1971, рис. 1,*б*].

Кроме того, это строение приводится для современных форм: M. (S.) tianshanicus Büchner [Hinton, 1926, рис. 68,*8*], M. (S.) g. gregalis из окрестностей Мариинска [Огнев, 1950, рис. 214,*1*], M. gregalis Pall. из Троицкого района Актюбинской обл. [Громов, 1957а, рис. 16,*а*, второй слева], у M. g. gregalis и M. g. major [Черных, Малеева, 1971, рис. 1, табл. 3].

Исследованные нами материалы показывают, что III морфотип встречается как у позднеплейстоценовой (до 24,8%), так и у современной M. gregalis (до 12,5%).

Морфотип IV (рис. 24,IV)

Формула строения $\frac{43^{+}}{65}$.

Сочетает в себе признаки строения наружной стороны III морфотипа (43^{+}) и внутренней стороны вариации "б" I, II морфотипов (65). Головка передней непарной петли хорошо обособлена с внутренней стороны, с внешней же ее обособление лишь намечается.

Данный морфотип имеется у зубов M. (S.) g. martelensis, конец среднего плейстоцена [Chaline, 1972, рис. 37, *5*], позднеплейстоценовой M. (S.) anglicus [Hinton, 1926, рис. 68, *9, 10, 13, 14*], M. (S.) g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 37, *14, 17–19*] и позднеплейстоценовой M. gregalis Венгрии [Kordos, 1977, рис. 2, *4*]. Сходное строение M_1 приводится для позднеплейстоценовой M. gregalis Крыма, мадленские слои пещеры Аджи-Коба [Громов, 1961, рис. 25, *2*], для M. conf. gregalis Pall. из долины нижнего Урала, поздний плейстоцен – голоцен [Громов, 1957а, рис. 16, *б* крайний слева], для молдавской M. gregalis, конец среднего плейстоцена – голоцен [Лозан, 1971, рис. 27, *ж*], для Stenocranius gregalis – из отложений начала верхнего плейстоцена террасы Алдана на территории Центральной Якутии [Агаджанян, 1972б, рис. 11, *3*], у M. gregalis – из среднеантропогеновых отложений на территории Белоруссии [Мотузко, Калиновский, 1976, рис. 6] и у M. g. kriogenicus, конец среднего плейстоцена – поздний плейстоцен Украины [Рековец, 1978, рис. 2, *III*]. Для современной узкочерепной полевки IV морфотип приводит М. Хинтон для M. (S.) tianshanicus [Hinton, 1926, рис. 68, *24*], С.И. Огнев [1950] – для M. g. raddei (рис. 214, *4*) и M. (S.) g. major (рис. 22), И.М. Громов [1957а] – для M. gregalis из Троицкого района Актюбинской обл. (рис. 16, *а*, крайний слева).

Во всех исследованных нами выборках IV морфотип составляет значительный процент как у позднеплейстоценовой (16,0–34,8), так и у современной M. gregalis (максимальный – 31,3).

Морфотип V (рис. 24, Va, Vб)

Формула строения $\frac{44;54}{55}$.

Внутренняя сторона зуба имеет строение, характерное для III морфотипа (пять выступов и пять входящих углов), а наружная сторона по сравнению с последним усложнена: наружный выступ основания передней непарной петли здесь крупных размеров (в отличие от такового III и IV морфотипов), достигающих у большинства экземпляров величины наружных параконидного и основных треугольных выступов зуба. Спереди названный выступ передней петли отделяется хорошо выраженным входящим углом, и, таким образом, наружная сторона характеризуется наличием четырех выступов и четырех входящих углов – вариация Va ($\frac{44}{55}$). У некоторых экземпляров головка передней непарной петли с наружной стороны почти обособлена в небольшой выступ. В этом случае наружная сторона

зуба имеет пять выступов и четыре входящих угла – вариация Vб ($\frac{54}{55}$). У той и другой вариации оба выступа в основании передней непарной петли – наружный и внутренний – крупных размеров и почти противолежат; передняя часть петли несколько вытянута по продольной оси зуба, четко обособлена с двух сторон в виде головки, отчего вся передняя непарная петля приобретает форму слабоасимметричного трилистника.

Строение M_1, сходное с характерным для вариации Va, мы видим у позднеплейстоценовой M. (S.) anglicus [Hinton, 1926, рис. 68, *26*], молдавской M. gregalis, конец среднего плейстоцена – голоцен [Лозан, 1971, рис. 27,*е*], позднеплейстоценовой M. gregalis Среднего Зауралья [Черных, Малеева, 1971], у Stenocranius gregalis из отложений начала верхнего плейстоцена террасы Алдана на территории Центральной Якутии [Агаджанян, 1972б, рис. 11,*2*] и у позднеплейстоценовой M. gregalis Венгрии [Kordos, 1977, рис. 2,*5*]. Подобное строение приводится для современной узкочерепной полевки M. (Stenocranius) sp., Монголия [Hinton, 1926, рис. 68,*23*], M. (S.) g. raddei [Огнев, 1950, рис. 214,*5*], M. gregalis, Троицкий район Актюбинской обл. [Громов, 1957а, рис. 16,*а*, третий слева], M. g. gregalis и M. g. major [Черных, Малеева, 1971, табл. 2], S. gregalis [Громов, Поляков, 1977, рис. 46]. Кроме того, аналогичное строение M_1 встречается у современной M. arvalis Pall. [Еремина, 1974а, рис. 2, *А, Б*].

Для вариации Vб отмечается сходное строение M_1 у позднеплейстоценовой M. (S.) anglicus [Hinton, рис. 68, *19, 22*], M. (S.) g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 38,*4*] и у современной M. gregalis из Актюбинской обл. [Громов, 1957*б*, рис. 16, *а*, крайний справа], а также у M. middendorffii Poljakov [Громов, Поляков, 1977, рис. 53].

В исследованном нами материале вариация Va встречается обычно у позднеплейстоценовой M. gregalis (максимальный процент 14,6), но более характерна для современной (до 48,7%); вариация Vб отмечается только в двух выборках из девяти изученных у современной полевки.

Морфотип VI (рис. 24, VI–П, VI–Р, VI–ПР)

Формула строения $\frac{44}{65}$.

Наружная сторона зуба имеет строение, характерное для зубов V морфотипа, а внутренняя сходна со строением вариаций "б" I, II и IV морфотипов. Если V морфотип представляет собой усложненный вариант III морфотипа, то VI морфотип – усложненный морфотип IV. С наружной стороны зуба – четыре выступа и четыре входящих угла, с внутренней – шесть выступов и пять входящих углов. Форма передней непарной петли – асимметричный трилистник, характеризующийся внутренним боковым выступом на ее головке, который в значительной степени нависает над следующим за ним выступом, расположенным в основании передней петли. Величина треугольников при основании передней петли и глубина формирующих ее входящих уг-

лов неодинакова у разных экземпляров, что создает вариации усложнения передней петли по питимисному (П), раттицепоидному (Р) и смешанному (ПР) типам: VI–П, VI–Р, VI–ПР. Крайняя степ усложнения передней петли по типу П или Р приводит к образованию восьми, а по типу ПР – девяти эмалевых полей M_1. В первом случае (П) головка передней непарной петли полностью отшнуровывается от широко слитых между собой треугольных выступов ее основания.

Во втором случае (Р) отшнуровывается наружный треугольный выступ в основании передней петли от ее головки, сохраняющей широкое слияние с внутренним треугольным выступом основания передней петли. В третьем случае (ПР) весь трилистник дифференцируется на три замкнутых эмалевых пространства, образованных головкой передней непарной петли и треугольными выступами ее основания (девять эмалевых петель).

Строение M_1, сходное с описанным для VI морфотипа, приводится для M. (S.) g. anglicus, где имеется вариация VI–ПР [Chaline, 1972, рис. 37, *23*], M. g. anglicus – вариация VI–Р [Chaline, 1972, рис. 38,*7*], M. conf. gregalis из долины Нижнего Урала, поздний плейстоцен–голоцен, вариация VI–Р [Громов, 1957а, рис. 16,*б* крайний справа], M. g. kriogenicus, конец среднего – поздний плейстоцен Украины, – обычная вариация VI морфотипа и VI –П [Рековец, 1978, рис. 2, IV] . У современной узкочерепной полевки VI морфотип приводит М. Хинтон [1926, рис. 2, *в*, *27*] для M. (S.) anglicus Thomas. Для современных полевок Якутии рисунок такого зуба приводит А.К. Агаджян [1972б, рис. 11, *5*]. Кроме того, подобное строение M_1 отмечается у M. hyperboreus Vinogradov [Громов, Поляков, 1977, рис. 52] , у древнеголоценовой M. arvalis [Громов, 1961, рис. 25,*5*] и у вымерших и современных M. arvalis и socialis Pall. [Громов, 1957е, рис. 14, крайний слева; 1961, рис. 22,*3г*, *4а*]. М.Н. Лозан [1971, рис. 22, *а*, *б*, *о*] приводит сходное с вариацией VI-П строение M_1 у M. arvalis (средний плейстоцен, древний голоцен, современность). Усложненный вариант строения VI морфотипа по раттицепоидному типу отмечается как редкое явление для современной M. gregalis из Архангельской обл. [Огнев, 1950, рис. 132, *2*, VI–Р, восемь эмалевых петель], а также указывается для плейстоценовой M. agrestis jansoni Chaline [Chaline, 1972, рис. 32, *22*, VI–Р, восемь эмалевых петель], позднеплейстоценовой M. arvalis santenayensis Chaline [Chaline, 1972, рис. 31, 8, VI–Р, восемь эмалевых петель]. Наши материалы показывают, что VI морфотип представлен как обычной вариацией (VI-*0б*), так и усложненными вариациями (VI–П, VI–Р, VI–ПР) во всех исследованных выборках позднеплейстоценовой (максимальный процент последних 12,5) и современной (45,7%) M. gregalis. Крайний вариант усложнения по типу Р с образованием восьми эмалевых петель отмечен у современной узкочерепной полевки из Якутии (Сергелях).

Морфотип VII (рис. 24, VII–П, VII–Р, VII–ПР)

Формула строения $\frac{54}{65}$.

Характеризуется наиболее сложным сочетанием признаков наружной и внутренней сторон параконидного отдела. С наружной стороны зуба имеются пять выступов и четыре входящих угла (подобно вариации Vб), с внутренней стороны – шесть выступов и пять входящих углов (как у вариаций "б" I, II морфотипов и у IV, VI морфотипов). По сравнению с VI морфотипом головка передней непарной петли усложнена здесь двумя боковыми выступами с каждой стороны, отделяющимися хорошо развитыми входящими углами. Глубина этих углов, их расположение друг относительно друга и форма выступов создают симметричный или асимметричный трилистник передней непарной петли M_1, имеющий усложнения по типу тех же трех вариаций, которые были описаны выше для VI морфотипа. Таким образом, VII морфотип представлен кроме обычной тремя усложненными вариациями: VII–П, VII–Р, VII–ПР. При этом, как и в случае VI морфотипа, крайняя степень усложнения передней петли по типу вариаций ПР приводит к образованию девяти, а усложнение по типу П или Р – восьми эмалевых полей M_1.

Для позднеплейстоценовой узкочерепной полевки строение, подобное строению, характеризующему VII морфотип, приводится у M. (S.) g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 37, *20*–VII–Р; *21*–VII–ПР; *22*–VII–П; *24*–VII–Р], у M. gregalis из пещеры Аджи-Коба, Крым [Громов, 1961, рис. 25,*3*] и у M. g. kriogenicus, конец среднего – поздний плейстоцен Украины – вариации VII-П, VII-ПР [Рековец, 1978, рис. 2,V]. Для современной M. gregalis это строение приводит С.И. Огнев [1950] у M. (S.) g. raddei (рис. 214,*3*), M. (S.) g. gregalis (рис. 214,*2*, VII–П), M. (S.) g. dukelskiae (рис. 214,*6*, VII–П). Кроме того, подобное строение M_1 приводится для вымершей и современной M. arvalis [Лозан, 1971, рис. 22, *з*; VII–П; Еремина, 1974б, рис. 2, *В–Д*, VII–П, VII–Р], для вымершей и современной M. arvalis и M. socialis [Громов, 1957а, рис. 14, *а* крайний справа, VII–П; Громов, 1961, рис. 22, *1*, *б–г*, *2а*, *4а*, *б* – VII–Р, VII–П, VII-ПР, VII–П, VII–ПР], а также для американской M. longicaudatus Merriam [Громов, Поляков, 1977, рис. 54, VII–Р]. Крайний вариант усложнения VII морфотипа по питимисному типу для современной S. gregalis (VII–П, восемь эмалевых полей) приводит А.К. Агаджанян [1972б, рис. 10, правый экземпляр], но чаще этот тип строения указывается для современной и вымершей M. agrestis [Огнев, 1950, рис. 132,*3*, VII–П, восемь эмалевых полей; Лозан, 1971, рис. 26, *г*, VII–П, восемь эмалевых полей; Chaline, 1972, рис. 32,*14*, VII–П, восемь эмалевых полей] и для M. transcaspicus Satunin [Громов, Поляков, 1977]. Кроме того, VII морфотип приводит М.Н. Лозан [1971, рис. 22, *и*, *к*, VII–П, восемь эмалевых полей] для современной M. arvalis Молдавии (8,0%) и отмечает отсутствие этой вариации в других регионах европейской части СССР. Ж. Шалин [Chaline, 1972, рис. 31,*13*, VII–П, восемь эмалевых петель] дает рисунок

такого строения M_1 у M. arvalis dommensis Chaline. И.М. Громов [1957г, рис. 7, нижний слева, VII-П, восемь эмалевых петель] указывает аналогичное строение для вымерших и современных M. arvalis и M. socialis. Усложненный вариант этого морфотипа (VII-ПР) имеется у позднеплейстоценовой M. arvalis lasaretiensis [Chaline, 1972, рис. 31, *1*, VII-ПР, восемь эмалевых петель].

По исследованным нами материалам все вариации VII морфотипа присутствуют у позднеплейстоценовой (максимальный процент – 20,0) и современной (максимальный процент – 28,2) M. gregalis.

Морфотипы VIII–XI (рис. 25)

Четыре морфотипа, которые будут описаны под этими номерами, имеют сходство с охарактеризованными выше, но в то же время не могут быть описаны как их вариации, так как имеют специфические черты строения, не укладывающиеся в объем изменчивости, характеризуемой приведенными формулами строения I–VII морфотипов и их вариациями.

Морфотип VIII (рис. 25, VIII)

Рисунок передней непарной петли наибольшее сходство имеет с I и II морфотипами, но отличается от них наличием на наружной стороне передней непарной петли заостренного маленького выступа, расположенного несколько ближе к ее основанию, но выше выступа-плечика, который может и отсутствовать. С боковой стороны коронки видно, что этот заостренный маленький выступ образуется небольшой притупленной гранью, идущей по всей ее высоте – нечто вроде мимомисной складки. Внутренняя сторона зуба имеет пять или шесть выступов и пять входящих углов.

Сходное строение приводит М. Хинтон [1926, рис. 68, *18*] для 1 экз. M. (S.) anglicus, поздний плейстоцен.

В исследованном нами материале данный морфотип в небольшом числе случаев встречается у позднеплейстоценовой узкочерепной полевки (от 0,7 до 2,2%) и отмечается у M. g. major (0,6%).

Морфотип IX (рис. 25, IX)

Внутренняя сторона зуба имеет шесть выступов и пять входящих углов. С наружной стороны передняя непарная петля имеет равномерно выпуклые очертания в области ее основания (как у зубов морфотипа 1), но в передней ее части находится выступ (как у морфотипа VII). Этот выступ в сочетании с противолежащим ему внутренним передним выступом передней петли образует своеобразное расширение ее головки, которое у некоторых экземпляров приобретает очертания шляпки гриба, особенно выраженной у 1 экз. из местонахождения в Южном Зауралье (Ница). Таким образом, данный морфотип представляет собой сложную комбинацию признаков и I и VII морфотипов. Ж. Шалин [Chaline, 1972, рис. 37, *6*, *7*] приводит подобное строение у 2 экз. M_1 M. (S.) g. martelensis.

По нашим данным, этот морфотип встречается у позднеплейстоценовой M. gregalis (0,8–2,2%). У современной узкочерепной полевки на исследованных материалах это строение M_1 не обнаружено; не указывается оно и другими авторами.

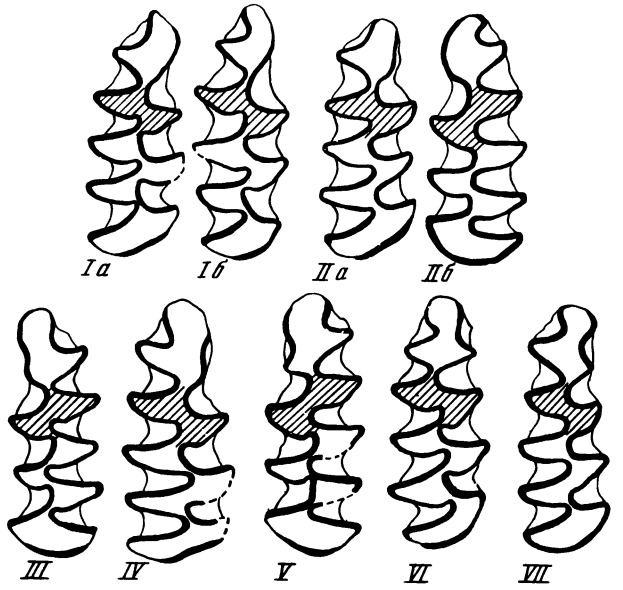


Рис. 26. Питимисные вариации основных морфотипов M_1 позднеплейстоценовой и современной узкочерепной полевки

Заштриховано слияние полей параконидных треугольников

Морфотип X (рис. 25, X)

Напоминает строение, характерное для предыдущего морфотипа, от которого отличается небольшим выступом с наружной стороны основания передней непарной петли. Этот последний признак указывает на сходство с III и IV морфотипами. Таким образом, X морфотип сочетает в себе признаки III, IV, VII и IX морфотипов.

Сходное строение имеет экземпляр M_1 M. (S.) g. martelensis [Chaline, 1972, рис. 37,9] и экземпляр M_1 M. ex gr. gregalis из черноярских песков, средний плейстоцен [Александрова, 1976, рис. 48, № 2215].

По нашим данным, X морфотип обнаружен у позднеплейстоценовой (0,8–2,1%) и у современной M. gregalis (2,1–5,9%).

Морфотип XI (рис. 25, XI)

Может быть описан формулой VII морфотипа – $\frac{54}{65}$, однако характеризуется необычно слабо развитым (укороченным) наружным выступом при основании передней непарной петли, в то время как расположенный над ним наружный выступ головки этой петли развит сильно, а глубина и расположение входящих углов здесь таковы, что форма передней петли близка к наиболее сложной вариации VII морфотипа – ПР, у которой обособление головки передней петли достигает крайней степени (зуб имеет восемь замкнутых эмалевых петель). По-видимому, описанные особенности XI морфотипа

есть результат сохранения у него ювенильных признаков, о чем может свидетельствовать строение жевательной поверхности у 2 экз. M_1 M. gregalis, принадлежащих молодым особям.

Строение, подобное XI морфотипу, приводится у M. (S.) g. anglicus [Chaline, 1972, рис. 37, *22*] и у современной M. gregalis [Агаджанян, 1972б, рис. 10]. Кроме того, сходное строение M_1 приведено М.Н. Лозаном (1971, рис. 22, *м*) для M. arvalis.

По нашим материалам это строение M_1 встречается как у позднеплейстоценовой (0,5–0,8%), так и у современной M. gregalis (0,6–2,9%).

Замечания к описанию морфотипов M_1 узкочерепной полевки

Среди M_1 изученной серии встречаются экземпляры с широким – "питимисным" – слиянием параконидных треугольников – питимисные вариации. Их можно найти во всех описанных по формулам морфотипах (рис. 26). Процент зубов с этим архаичным признаком в среднем по выборкам у позднеплейстоценовой узкочерепной полевки составляет для отдельных морфотипов от 2,7 до 7,9, у современной – от 1,7 до 7,1 (табл. 21).

2 экз. из "питимисной серии", относящиеся по описанию к вариации IIб и морфотипу VI, обнаруживают сходство по рисунку жевательной поверхности M_1 с раннеплейстоценовыми видами Центральной и Восточной Европы – Pitimys gregaloides Hinton и P. arvaloides Hinton, рассматриваемых в настоящее время в качестве вероятных предковых форм для M. gregalis и M. arvalis [Громов, Поляков, 1977]. Экземпляр морфотипа III напоминает строение M_1 у P. cf. lusitanicus et pyrenaicus [Chaline, 1972, рис. 46, *14*], а некоторые питимисные вариации морфотипа VI подобны строению M_1 у P. multiplex Miller [Chaline, 1972, рис. 47, *13*]. Однако, учитывая что у всех зубов с питимисным слиянием параконидных треугольников строение передней непарной петли имеет признаки определенных морфотипов, а также встречаемость питимисных вариаций во всех морфотипах изученной серии, мы не видим необходимости описания питимисных вариаций в качестве самостоятельных морфотипов или выделения их в особую группу. Но встречаемость питимисных вариаций по морфотипам в пространстве и времени представляет интерес в связи с общей характеристикой последних.

Питимисные вариации не обнаружены в одной выборке ископаемых остатков из восьми изученных и в трех выборках из девяти изученных у современной полевки. Процент питимисных вариаций в суммарной выборке по ископаемым остаткам выше, чем у современных подвидов (5,1 и 4,1 соответственно). У позднеплейстоценовой полевки – по тем же выборкам – питимисные вариации более характерны для морфотипов I–II (7,9%) и III (5,9%), а у современной – для морфотипа III (6,3%) и V (7,1%), тогда как морфотипы I–II питимисных вариаций здесь не имеют. Морфотип VI со-

Таблица 21

Встречаемость питимисных вариаций M_1 по морфотипам I–VII этого зуба в суммарных выборках ископаемых остатков и современных подвидов узкочерепной полевки

Морфотип	Ископаемые остатки			Современные подвиды			Всего	Из них питимисных	
	Всего	Из них питимисных		Всего	Из них питимисных			экз.	%
		экз.	%		экз.	%			
I–II	253	20	7,9	15	–	–	268	20	7,5
III	102	4	5,9	32	2	6,3	134	6	4,5
IV	150	5	3,3	79	3	3,8	229	8	3,5
V	61	2	3,3	127	9	7,1	188	11	5,9
VI	34	1	2,9	92	3	3,3	126	4	3,2
VII	73	2	2,7	116	2	1,7	189	4	2,1
I–VII	673	34	5,1	461	19	4,1	1134	53	4,7

держит больше питимисных вариаций по сравнению с морфотипом VII (как для ископаемых остатков, так и у современной полевки). Наименьший процент питимисных зубов имеет морфотип VII как у позднеплейстоценовой, так и у современной полевки, но у первой он несколько выше. От позднего плейстоцена к современности возрастает процент питимисных вариаций у M_1 морфотипов III, IV, V, VI (морфотипы, промежуточные по степени сложности строения параконидного отдела) и уменьшается у M_1 морфотипов I–II и VII (крайние варианты в ряду морфотипической изменчивости этого зуба у узкочерепной полевки).

Все изложенное создает впечатление, что параконид M_1 у узкочерепной полевки совершенствуется (усложняется) в области передней непарной петли и отстает в области основания параконидного отдела. Примитивные (простого строения) морфотипы I–II у современной полевки сохраняют не питимисное, а прогрессивное строение (параконидные треугольники разделены). Отмечаемый значительный процент питимисных зубов среди сложных, прогрессивных морфотипов может свидетельствовать о еще недостигнутом совершенстве их строения.

Полиморфизм признаков и его оценка

Как показывает приведенное описание морфотипов M_1 узкочерепной полевки, при их выделении изучались сочетания особенностей строения внутренней и внешней сторон зуба, где главным образом обращалось внимание на форму его передней непарной петли. Признаки, которые учитывались при разделении морфотипов, безусловно, не дают возможностей абсолютно четкого их разграничения, что отмечается и для других видов полевок, например при описании ва-

риаций строения M_1 и M^3 у вымершего вида M. paroperarius Hibbard и современного вида M. pennsylvanicus Ord [Guthrie, 1965]. Таким образом, при изучении изменчивости в строении коренных зубов полевок мы имели дело с полиморфизмом, не свободным от переходных, промежуточных стадий, как, вероятно, и вообще во всех случаях морфотипической изменчивости.

Так, аналогичное явление отмечается и при изучении полиморфных видов насекомых из разных семейств по таким признакам, как окраска и форма рисунка на надкрыльях жуков, количество глазков на крыльях у бабочек [Новоженов, 1977]. Поскольку у узкочерепной полевки изменчивость внутренней стороны M_1 представлена лишь альтернативными вариантами строения (внутренних выступов пять или шесть), а внешняя сторона зуба изменчива в большей степени, выделенные морфотипы (по крайней мере I–VII) можно расположить в непрерывный ряд по степени усложнения этой последней (порядок расположения морфотипов в этом ряду соответствует данным им номерам). Крайними вариантами ряда (см. рис. 24) являются морфотип I (наружная сторона передней непарной петли равномерно выпуклая) и морфотип VII (с наружной стороны передней петли имеются входящий угол и два зубца). Однако даже на малых выборках между этими крайними вариантами обнаруживается ряд переходных, промежуточных, на которых удается наблюдать как бы постепенное усложнение наружной стороны передней непарной петли, описанное выше. Здесь появляются плечико (морфотип II), выемка и выпуклый зачаточный (редуцированный ?) зубец (морфотипы III, IV), входящий угол и крупный зубец в основании петли (морфотипы V, VI). При этом степень выраженности перечисленных образований в рамках каждого случая различна, что особенно заметно на больших сериях, и, по существу, мы не видим границы, разделяющей такие элементы строения, как, например, "выемка" и "входящий угол". Выемка может не только присутствовать или отсутствовать, но может быть "едва выраженной", "хорошо выраженной" и, наконец, представлять собой переходное состояние к другому признаку – "входящий угол". Тем не менее преобладающее большинство M_1 узкочерепной полевки без колебаний может быть отнесено к тому или иному из описанных морфотипов, что и позволяет работать с этими признаками как с полиморфными и выделить по ним совокупности сходных особей.

Более четкое разделение особей на группы достигается при объединении морфотипов: при меньшей дробности полиморфный характер признаков усиливается. Так, на основании сходства с вымершими и современными формами узкочерепной полевки – по особенностям наружной стороны M_1 и форме параконида – морфотипы, характеризующиеся формулами строения (I–VII), можно объединить в следующие три категории (см. рис. 24).

1. Грегалоидные (или грегало–нивалоидные) – I–II (наружная сторона передней непарной петли равномерно выпуклая, с плечиком или без него, выемки не имеет; формула строения $\frac{33;\ 3^{+}3}{55;\ 65}$.

2. Грегало–микротоидные – III, IV (та же сторона петли имеет выемку и небольшой округлый выступ на месте плечика; формула строения $\frac{43^{+}}{55;65}$.

3. Микротоидные – V, VI, VII (на месте выемки входящий угол, а на месте округлого выпуклого выступа развит зубец); формула строения $\frac{44;\ 54}{55;\ 65}$.

Как было отмечено выше, грегалоидные морфотипы представлены на наших материалах в основном экземплярами M_1, имеющими сходство с зубами M. (S.) g. martelensis, M. (S.) anglicus и позднеплейстоценовой M. (S.) gregalis. Только единичные экземпляры из обширной серии просмотренных нами зубов характеризуются признаками некоторого сходства с M_1 полевок из группы nivalis, что свидетельствует о вероятном присутствии этого типа строения у позднеплейстоценовой и современной узкочерепной полевки. Среди морфотипов данной категории он отмечается у Iа, Iб, IIа и IIб вариаций. Поэтому представляется возможным предложить и второе название для этой категории морфотипов – грегало–нивалоидные.

Грегало–микротоидные морфотипы, как и грегалоидные, сходны с морфотипами зубов M. (S.) g. martelensis, M. (S.) anglicus и позднеплейстоценовой M. (S.) gregalis, но, кроме того, еще и с зубами современной M. gregalis и M. (S.) tiashanicus. Некоторые экземпляры морфотипов III и IV имеют признаки сходства с M. (M.) malei Hinton, однако последние не выражены явно на изученном материале.

Микротоидные морфотипы характеризуются сходным строением с экземплярами M_1 M. (S.) anglicus, M. (S.) gregalis (позднеплейстоценовая, современная), M. (S.) angustus (современная), M. (M.) agrestis, M. (M.) arvalis, M. (M.) transcaspicus, M. (M.) hyperboreus, M. (M.) middenforfii, M. (M.) longicaudatus. Среди экземпляров морфотипа V встречаются сходные с M. (M.) malei, однако явных типов "malei" изученная серия не содержит.

Признаки, характеризующие три рассмотренные категории морфотипов, работают более четко, чем описанные для отдельных морфотипов. Но и при таком варианте их объединения четкая граница разделяет только первую категорию от второй и третьей, а между последними наблюдаются переходные варианты, так как трудно разграничить такие пары признаков, как "выемка" и "входящий угол", "небольшой выпуклый выступ" и "зубец", когда степень их выраженности различна. В связи с этим, очевидно, было бы логично объединить вторую и третью категории морфотипов (грегало–микротоидные и микротоидные), чем было бы достигнуто объединение последних по альтернативным признакам:

1) наружная сторона передней непарной петли не имеет выемки или входящего угла; формула строения $\frac{33;\ 3^{+}3}{55;\ 65}$ – грегалоидные (морфотипы I, II);

2) наружная сторона передней непарной петли имеет выемку или входящий угол; формула строения $\frac{43^{+};\ 44;\ 54}{55;\ 65}$ – грегало-микротоидные и микротоидные (морфотипы III–VII). Однако такой вариант объединения едва ли целесообразен: вторая категория получается слишком разнородной, в том числе и с позиции таксономии.

В качестве альтернативных признаков можно взять и другие. Например:

1) наружная сторона передней непарной петли равномерно выпуклая, не имеет плечика и зубца; формула строения $\frac{33}{55}$ (морфотип I);

2) наружная сторона передней непарной петли имеет плечико (морфотип II) или зубец (морфотипы III–VII); формула строения $\frac{3^{+}3;\ 43^{+};\ 44;\ 54}{55;\ 65}$.

Однако в этом случае вторая категория окажется еще более разнородной в систематическом плане.

При выборе следующих альтернативных признаков более разнородной в систематическом отношении становится первая категория:

1) наружная сторона передней непарной петли равномерно выпуклая или имеет плечико, или один зубец (морфотипы I–VI); формула строения $\frac{33;\ 3^{+}3;\ 43^{+};\ 44}{55;\ 65}$;

2) наружная сторона передней непарной петли имеет два зубца (морфотип VII); формула строения $\frac{54}{65}$.

Наконец, в качестве альтернативных признаков можно использовать особенности строения внутренней стороны передней непарной петли:

1) лобик без выступа (вариации "а" морфотипов I, II и морфотипы III, V); формула строения $\frac{33;\ 3^{+}3;\ 43^{+};\ 44}{55}$;

2) лобик с выступом (вариации "б" морфотипов I, II и морфотипы IV, V, VII); формула строения $\frac{33;\ 3^{+}3;\ 43^{+};\ 44;\ 54}{65}$.

Однако при этом в систематическом плане становятся разнородными, по-видимому, обе категории.

Проведенный таким путем анализ возможных признаков является предварительным этапом работы. При дальнейшем изучении материала происходит проверка их информативной ценности: рассматривается в пространстве и времени поведение отдельных признаков, морфотипов (комплексов признаков) и возможных вариантов их объединения. Окончательный же выбор признака определялся, таким образом, не только его морфофункциональной значимостью, но и особенностями его поведения во времени и пространстве, отражающими одну из стадий процесса формообразования и выявляющими степень его ценности для разграничения внутривидового и надвидового полиморфизма. Необходимость (важность) такого подхода к проблеме выбора

признака при изучении закономерностей эволюционного процесса в особенности подчеркивается К.Л. Паавером [1965, 1976]. Однако в каждом отдельном случае, при изучении каждого нового вида, безусловно, возможны отклонения от приведенной схемы исследования, так как прежде всего необходимо выяснение специфичных видовых признаков. Критерии выделения морфотипов и их связь с диагностическими признаками, используемыми в систематике, у разных видов полевок должны быть, естественно, различны, так как связаны не только с признаками древних, предковых и родственных форм, но, очевидно, и с темпами изменчивости во времени. В немалой степени, и это тоже необходимо отметить, выбор признака определяется также интуицией исследователя и целью исследования. Последнее особенно проявляется при изучении характера изменчивости на дородовом уровне.

Глава 8
КЛАССИФИКАЦИЯ МОРФОТИПОВ

При изучении морфотипической изменчивости коренных зубов у позднеплейстоценовых и современных форм разных видов полевок (узкочерепная, экономка, водяная, степная пеструшка, желтая пеструшка) нами было замечено, что у всех видов начиная с позднего плейстоцена небольшое число морфотипов (обычно два или три, иногда один) преобладает в выборках, составляя у них более 70% [Малеева, 1971а, 1972б, 1975, 1976, 1978; Малеева, Воробьева, 1970, 1973; Черных, Малеева, 1971; Малеева, Нордстрем, 1974; Малеева, Попова, 1975]. Эти доминирующие морфотипы в последних из указанных работ мы называем *основными*. Остальные морфотипы, часто имеющие признаки вымерших видов, встречаются с небольшой частотой, мало меняющейся в разных частях ареала на протяжении рассматриваемого отрезка времени. Среди них выделялись архаичные морфотипы и морфотипы="отклонения" (единичные экземпляры без признаков древних форм). Изменчивость во времени – от позднего плейстоцена к современности – обычно проявляется в изменении соотношений между основными (доминирующими) морфотипами и в составе остальных морфотипов. Тот же характер носит и современная географическая изменчивость. Очевидно, что оптимальная приспособленность популяции тесно связана с основными морфотипами зубов, проявляющимися с определенным постоянством во времени и пространстве. В связи со сказанным представляется, что все морфотипы, кроме основных, следует рассматривать в качестве *резервных* (в прошлом они могли быть основными, и это теоретически не исключается в будущем). По-видимому, в популяциях чаще всего имеется достаточное количество особей с резервными морфотипами строения зубов. Численность таких особей может возрастать, или отбор их устраняет при определенных изме-

нениях условий существования, т.е. они представляют известный подвижный резерв популяции, запас ее внутривидовой изменчивости. Понятно, что повышенное число резервных морфотипов в популяции, свидетельствующее о ее высокой генетической разнородности, увеличивает ее жизнеспособность и экологическую пластичность. Очевидно, что давление отбора в этом случае ослаблено, условия существования оптимальны.

Таким образом, при анализе морфотипической изменчивости коренных зубов у полевок кроме принятого многими исследователями объединения морфотипов в классы целесообразно объединение последних в две группы – основные и резервные. Выделение этих групп позволяет более отчетливо установить направление отбора и его изменение в различных частях ареала, а также во времени [Малеева, 1971а, 1975, 1976; Черных, Малеева, 1971; Малеева, Воробьева, 1973; Малеева, Нордстрем, 1974]. К выводу о существовании двух групп морфотипов у корнезубых и некорнезубых полевок приходит также И.В. Еремина [1974б]. Выделение основных (доминирующих) морфотипов используется в стратиграфии [Топачевский, 1973 и др.; Агаджанян, 1973; Маркова, 1974] и находит применение в систематике [Васильева, 1978; Мейер, 1978]. Все это делает необходимым определить понятия "основные" и "резервные" морфотипы и дать их более подробную характеристику.

Группа основных морфотипов включает морфотипы, доминирующие у вида в течение достаточно длительного промежутка времени, когда они встречаются во всех частях ареала, как правило, с наибольшей частотой. Этим требованиям удовлетворяют: морфотип I M_1 и морфотип III M^3 водяной полевки (рис. 27, 28), морфотипы I, II, M_1 полевки-экономки (рис. 29) и морфотипы IV, V M_1 степной пеструшки (рис. 30). Понятие "основные морфотипы" сходно с названиями "нормальные формы", "обычные" или "фоновые" вариации и некоторыми другими, однако оно более объемно, так как учитывает судьбу морфотипов во времени [Малеева, 1976]. Очевидно, все это морфотипы, которые достаточно долго сосуществуют в популяции и характеризуют морфологический облик той или иной формы существования вида, хотя сами находятся в состоянии динамического равновесия под влиянием меняющегося давления отбора.

Значительные изменения в соотношении основных морфотипов указывают на серьезный эволюционный сдвиг, свидетельствуя о протекающих процессах внутривидового формообразования.

Если морфотип встречается с небольшой частотой, но во всех частях ареала и стабилен во времени на всем ареале, можно считать его еще основным, хотя он характеризуется не всеми признаками морфотипов этой группы и находится, очевидно, на стадии перехода в группу резервных. Таким морфотипом на рис. 30 является морфотип III M_1 L. lagurus: это уходящий с "жизненной арены" основной морфотип с широкой головкой передней непарной петли, имеющей расширенное основание, и с плавно отходящим от него небольшим выступом внутренней стороны (см. рис. 19, III). Этот морфо-

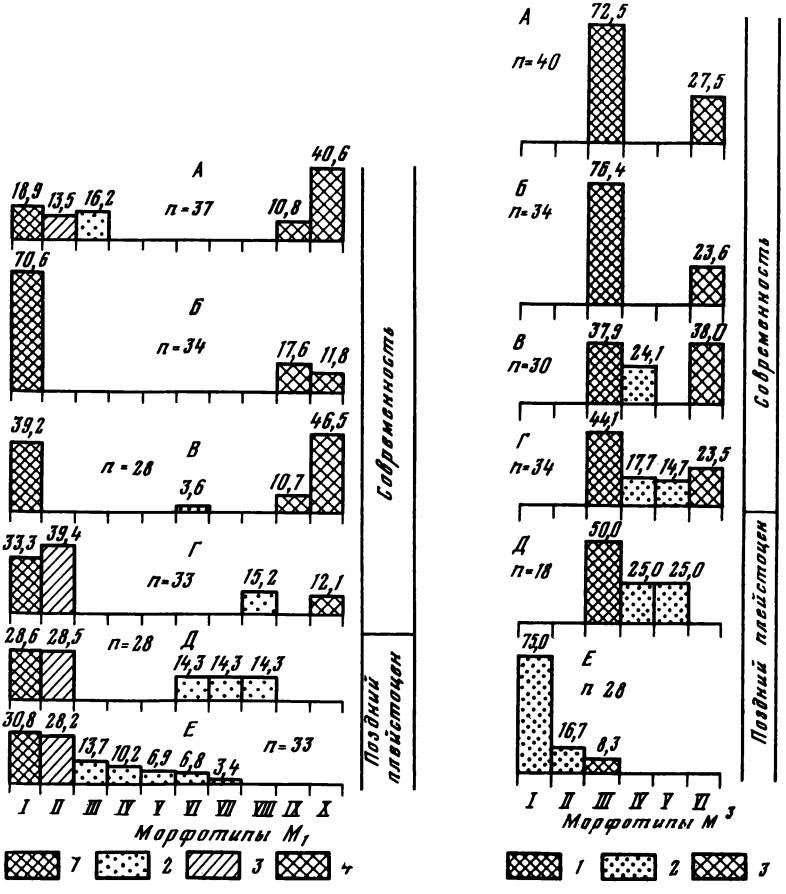


Рис. 27. Частота основных и резервных морфотипов M_1 (в %) у позднеплейстоценовой и современной водяной полевки

1 – основной морфотип (*I*); *2* – резервные морфотипы (III–VIII); *3* – потенциально-резервный в группе основных (II); *4* – новые морфотипы (IX, X) – потенциально-основные среди резервных; *А* – Ямало-Ненецкий авт. округ; *Б* – Тюменская обл.; *В* – Башкирия; *Г* – Курганская обл.; *Д* – Южное Зауралье, Верхняя Алабуга; *Е* – Среднее Зауралье, Мальково.

Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 22

Рис. 28. Частота основных и резервных морфотипов M^3 (в %) у позднеплейстоценовой и современной водяной полевки

1 – основной морфотип (III); *2* – резервные морфотипы (I, II, IV, V); *3* – новый морфотип (VI) – основной у современной водяной полевки. *А–Е* – см. на рис. 27

Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 23

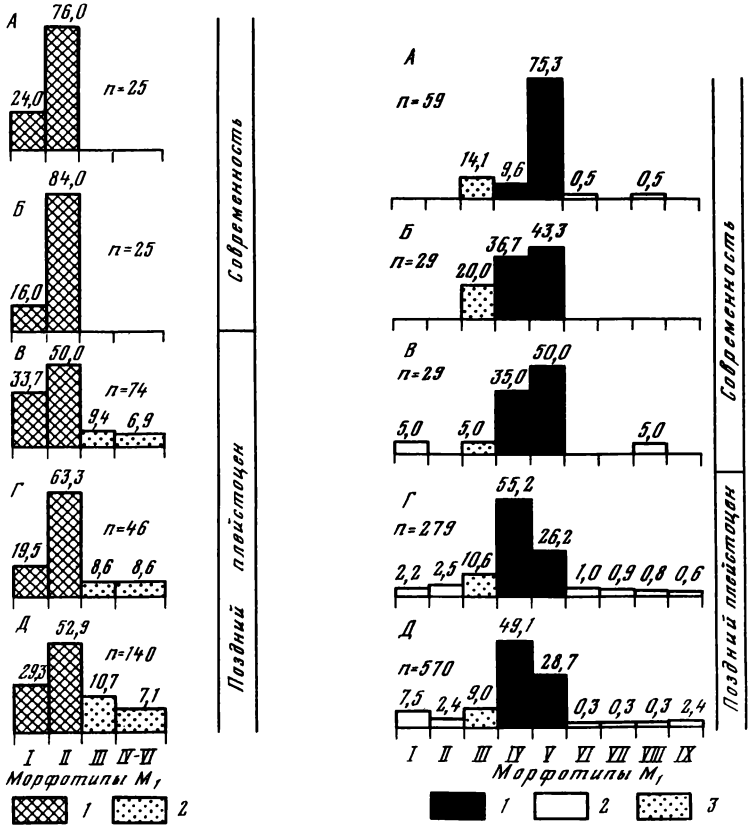


Рис. 29. Частота основных и резервных морфотипов M_1 (в %) у позднеплейстоценовой и современной полевки-экономки

1 – основные морфотипы (I, II); *2* – резервные морфотипы; III – архаичный морфотип; IV–VI – морфотипы-"отклонения"; *А* – Ямало-Ненецкий, авт. округ; *Б* – Курганская обл.; *В* – Среднее Зауралье, Мальково – 1-я группа сохранности; *Г* – Среднее Зауралье, Мальково – 2-я группа сохранности; *Д* – Среднее Зауралье, Мальково – 3-я группа сохранности

Номера морфотипов соответствует номерам рис. 20 и 21

Рис. 30. Частота основных и резервных морфотипов M_1 (в %) у позднеплейстоценовой и современной степной пеструшки

1 – основные морфотипы (IV–V); *2* – резервные морфотипы (I – транзиенсный; II – "послетранзиенсный"; VI – лагуродонтный; VII–IX – морфотипы-"отклонения"); *3* – потенциально-резервный морфотип из группы основных (III). *А* – Красноярский край; *Б* – Поволжье; *В* – Южное Зауралье, Кург. обл.; *Г* – Южное Зауралье, Верхняя Алабуга; *Д* – Среднее Зауралье, Мальково

Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 19 и 37.

тип еще поддерживается отбором на большей части ареала вида, так как имеет и прогрессивные черты (четкая дифференциация эмали, хорошо выраженный, резко отходящий выступ с наружной стороны передней петли, узкий промежуток между передней петлей и треугольником при ее основании). Он еще сосуществует с более прогрессивными основными морфотипами (см. рис. 19, IV, V), но уже нигде не встречается с высокой частотой (см. рис. 30, III). Возможно, морфотип III был основным, когда прогрессивные морфотипы IV и V были еще резервными, а один из транзиенсных морфотипов (вероятнее, морфотип II) либо играл роль основного, либо уже переходил в стадию резервного. По-видимому, описанный морфотип III M_1 L. lagurus следует назвать потенциально-резервным в группе основных, так как он занимает промежуточное положение между основными и резервными морфотипами [Малеева, 1976].

Группа резервных морфотипов включает морфотипы, не доминирующие у вида в течение достаточно длительного промежутка времени; они встречаются лишь в некоторых частях ареала, где составляют небольшой процент. Примером являются: морфотипы III, IV–VI M_1 полевки-экономки (см. рис. 29), морфотипы III–VIII M_1 и морфотипы I, II, IV, V M^3 водяной полевки (см. рис. 27, 28) и морфотипы I, II, VI–IX M_1 степной пеструшки (см. рис. 30).

Резервные морфотипы можно подразделить на три категории: архаичные, прогрессивные и "нейтральные". Такое подразделение позволяет дать более детальную оценку эволюционной стадии вида, судить о степени архаичности данной популяции и о направлении ее развития в будущем.

Архаичные морфотипы несут черты древних, предковых форм, являясь их бывшими основными морфотипами. Таковы, например, транзиенсные морфотипы M_1 L. lagurus (см. рис. 19, I, II).

Прогрессивные морфотипы выделяются по признакам усложнения в строении переднего отдела M_1 и заднего отдела M^3, свидетельствующим о более совершенном приспособлении к перетиранию корма. В этом случае следует учитывать также характер дифференциации эмали и степень развития цемента.

Появление прогрессивных морфотипов имеет, по-видимому, два главных источника: 1) случайное появление вновь возникших вариаций (в основе лежит мутационный процесс); 2) появление вариаций с закрепленными наследственно ювенильными признаками. Последние служат материалом для изменчивости во времени и указывают на протекание этого процесса в прошлом [Громов, 1967].

Прогрессивные морфотипы, находящиеся на стадии резервных, могут быть названы морфотипами будущего, т.е. потенциально-основными.

"Нейтральные" морфотипы не имеют выраженных признаков известных древних или прогрессивных форм. Они чаще представлены единичными экземплярами и описываются как морфотипы "отклонения", "уклоняющиеся типы" и т.п., хотя и могут составлять в популяции несколько процентов. Характеризуются признаками, о приспо-

собительном значении которых трудно судить. О появлении "нейтральных" морфотипов можно предположить следующее: 1) либо у них проявляются признаки родственных форм (параллельная изменчивость); 2) либо их признаки являются результатом гибридизации; 3) либо это проявление особенностей строения неизвестных древних форм вида, своеобразно специализированных; 4) либо это морфотипы с наследственно закрепленными ювенильными признаками, которые характерны для индивидуальных стадий развития древних или современных форм; 5) либо это вновь возникшие вариации, не перешедшие в гомозиготное состояние, поддержанные слабым отбором; 6) либо, наконец, это "нейтральные" вариации, эволюционный смысл которых не ясен; их присутствие в популяциях возможно.

Часть резервных морфотипов (из категории архаичных и "нейтральных") может исчезнуть во времени на всем ареале ("вымершие" морфотипы IV, V, VII M_1 и I, II M^3 водяной полевки на рис. 27, 28, морфотипы II, VII, IX M_1 степной пеструшки на рис. 30) или в некоторых его частях (морфотипы III, VI, VIII M_1 и IV, V M^3 водяной полевки на рис. 27, 28, морфотипы VI, VIII M_1 степной пеструшки на рис. 30), сохраняясь у небольшого числа особей. Прогрессивные резервные морфотипы в меньшей степени подвержены этому процессу, зато более вероятно, что они перейдут в группу основных, так как имеют приспособительные признаки, свидетельствующие о совершенствовании строения. Архаичные резервные морфотипы также могут стать основными, но при исключительно редком сочетании факторов, например при случайном выживании особей с такими морфотипами после резкого снижения общей численности популяции, когда восстановление последней будет происходить путем преимущественного размножения именно таких особей.

До сих пор речь шла об основных и резервных морфотипах, свойственных позднеплейстоценовым и современным представителям вида. Однако иногда приходится наблюдать появление у современных форм н о в ы х морфотипов, не обнаруженных у их позднеплейстоценовых предков. Их можно отнести к группе основных, если они встречаются во всех частях ареала со значительной частотой, как, например, морфотип VI M^3 водяной полевки (см. рис. 28). Очевидно, он формируется в качестве одного из основных морфотипов или уже таковым является у современной водяной полевки на большей части ареала, хотя мы не знаем его будущего (в прошлом – где-то в голоцене – это был, вероятно, резервный морфотип с прогрессивными особенностями строения). Если же новый морфотип встречается с небольшой частотой, хотя бы и во всех частях ареала (а это всегда означает лишь исследованные части ареала), его следует относить к группе резервных морфотипов, так как мы не можем проследить его судьбу во времени. Но если этот морфотип имеет прогрессивные черты, то его можно назвать потенциально-основным, оставив пока в группе резервных (например, морфотип X и, возможно, морфотип IX M_1 водяной полевки на рис. 27). Так или

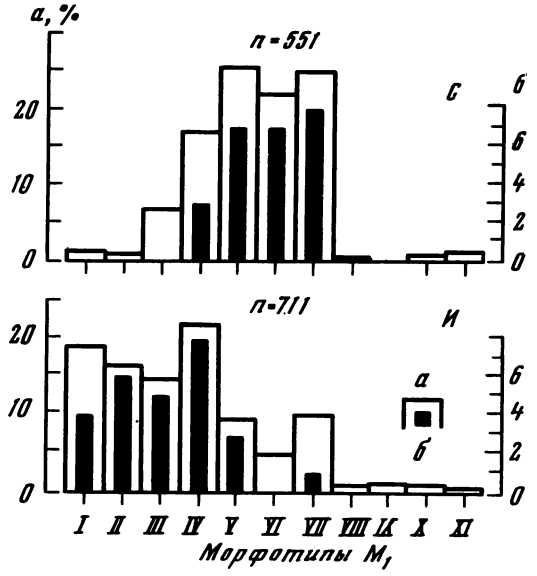


Рис. 31. Частота морфотипов M_1 (в %) и число случаев их доминирования в суммарных выборках по ископаемым остаткам и современным подвидам узкочерепной полевки

И – суммарная выборка, составленная из данных по ископаемым остаткам пяти местонахождений; *С* – то же, для девяти выборок современной узкочерепной полевки из различных частей ареала. Названия местонахождений и частей ареала приведены в главе 7

а – частота морфотипов; *б* – количество выборок, в которых данный морфотип относится к доминирующим. I–VII – основные морфотипы (выступают в роли доминантов в тот или иной отрезок времени за период с позднего плейстоцена до современности включительно); VIII–XI – морфотипы, выступающие за тот же период времени только в роли резервных. Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 24 и 25

иначе, с появлением нового морфотипа вид приобретает новые, более широкие возможности существования, и мы можем предполагать, что особи с таким морфотипом могут оказаться более приспособленными при будущих изменениях условий среды и станут предковыми для тех поколений, у которых новый морфотип будет способствовать увеличению численности вида (или поддержанию ее) в новой среде обитания, т.е. будет подхвачен отбором и из резервных перейдет в основные.

Все основные морфотипы, безусловно, когда-то опробывались отбором как резервные, но не все резервные морфотипы были основными или становятся таковыми в будущем. Возможно, есть относительно более стабильные во времени или в пространстве ре-

Таблица 22

Величина χ^2 и достоверность отличий (p) для данных в частоте основных морфотипов при сравнении суммарных выборок ископаемых остатков и современных подвидов узкочерепной полевки

Морфотип	χ^2	p	Морфотип	χ^2	p
I	93,5	<0,01	V	41,7	<0,01
II	79,1	<0,01	VI	79,9	<0,01
III	19,3	<0,01	VII	42,6	<0,01
IV	4,0	<0,05 и >0,025			

зервные морфотипы (некоторое их число), большинство из которых было накоплено в течение исторической жизни вида и, когда мы не знаем истории вида, могут восприниматься как случаи атавизма и рецессивных геновариаций. Но когда представляется возможность на серийном палеонтологическом материале наблюдать предшествующие этапы эволюции вида, то обнаруживается, что каждый резервный морфотип потенциален как основной, хотя, возможность его перехода из группы резервных в группу основных в известной мере слишком случайна, так как ограничена в действительности влиянием сложного комплекса меняющихся условий среды обитания.

Поясним сказанное на примере некоторых результатов изучения морфотипической изменчивости M_1 узкочерепной полевки.

Сравнение частот морфотипов M_1 и числа случаев их преобладания в суммарных выборках ископаемых остатков и современных подвидов узкочерепной полевки позволяет наблюдать две группы морфотипов (рис. 31).

1. Морфотипы, занимающие положение только резервных за период с позднего плейстоцена до современности включительно.

2. Морфотипы, выступающие и в роли доминирующих (основных) типов строения M_1, и в роли резервных – на какой-либо из стадий эволюции вида – за тот же период времени.

К первой группе относятся четыре морфотипа – VIII–XI, вторую группу составляют I–VII морфотипы. Существование данных групп во времени подтверждается отсутствием существенных изменений в их соотношениях по данным суммарных выборок ископаемых остатков и современных подвидов (значение $\chi^2 = 2,1$ имеет вероятность, среднюю между 0,25 и 0,10).

Оценка степени различий частоты отдельных основных морфотипов при сравнении тех же суммарных выборок по критерию "χ-квадрат" (табл. 22) подтверждает обнаруженные отличия в изменении их частоты во времени (рис. 31). Наименьшее значение

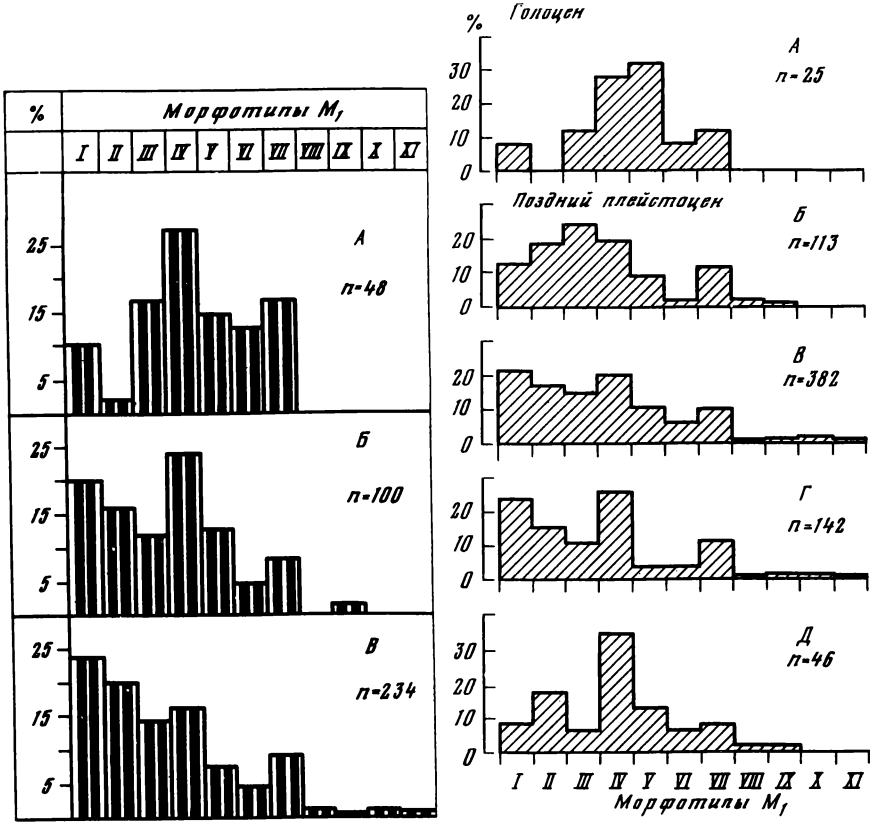


Рис. 32. Частота морфотипов M_1 (в %) у узкочерепной полевки в выборках ископаемых остатков разных группы сохранности. Местонахождение Мальково (Среднее Зауралье). Древность остатков уменьшается в неправлении от 1-й к 3-й группе сохранности. Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 24 и 25

А – выборка № 2^3 – 3-я группа сохранности; *Б* – выборка № 2^2 – 2-я группа сохранности; *В* – выборка № 2^1 – 1-я группа сохранности

Рис. 33. Частота морфотипов M_1 (в %) у узкочерепной полевки в выборках ископаемых остатков

А – Средний Урал, р. Чусовая, Камень Дыроватый; *Б* – Новгород-Северский; *В* – Среднее Зауралье, Мальково – 1-3-я группы сохранности; *Г* – Среднее Зауралье, Ница; *Д* – Южное Зауралье, Верхняя Алабума

Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 24 и 25

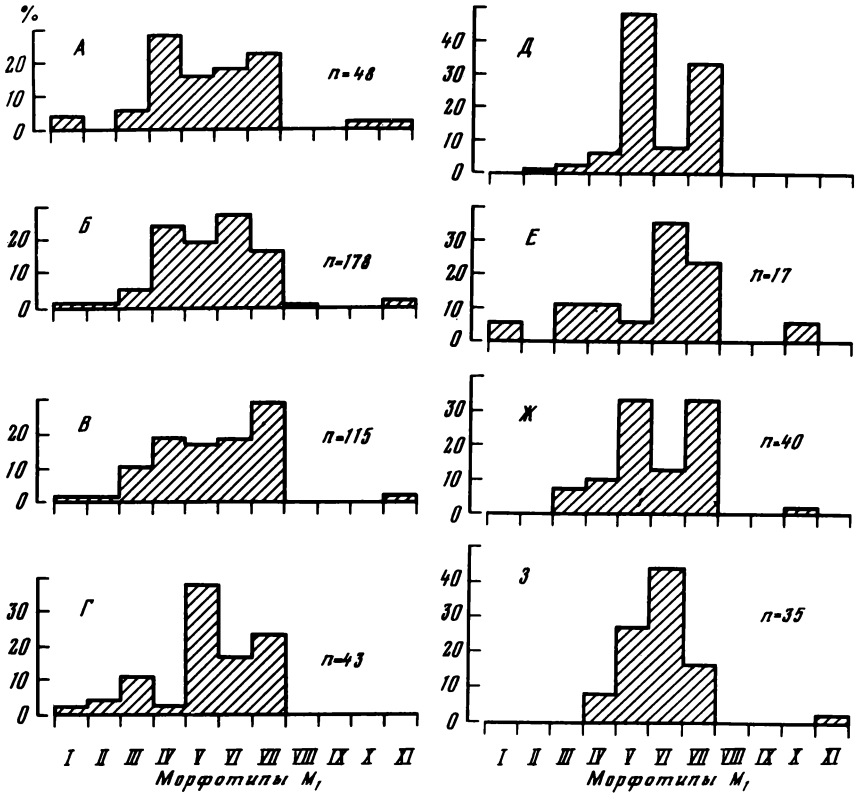


Рис. 34. Частота морфотипов M_1 (в %) у современной узкочерепной полевки в различных частях ареала

А – Свердловская обл., Камышлов; *Б* – Ямало-Ненецкий авт. округ; *В* – Тянь-Шань; *Г* – Монголия, *Д* – Забайкалье, Соктуй; *Е* – Северо-Байкальское нагорье, Сергелях; *Ж* – Центральная Якутия, Вилюй; *З* – Северная Якутия, Индигирка

Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 24 и 25

χ^2 имеет IV морфотип ($p < 0{,}05$). Четкое различие во времени наблюдается по частотам всех других морфотипов ($p < 0{,}01$).

При этом большая степень отличий (насколько об этом можно судить по величине χ^2) характерна, с одной стороны, для морфотипов I, II (93,5; 79,1), переходящих во времени из группы основных в группу резервных, и, с другой стороны, для морфотипов V, VI, VII (41,7; 79,9; 42,6), которые из резервных типов строения в позднем плейстоцене переходят в положение основных у современной узкочерепной полевки; морфотип III имеет меньшую степень отличий (19,3) во времени.

Таким образом, изложенные данные показывают: 1) стабильность обилия во времени VIII–XI морфотипов как резервных типов строе-

ния M_1 у позднеплейстоценовой и современной узкочерепной полевок (при этом не исключается их роль как вероятных основных типов строения у предковых форм и на начальных стадиях эволюции вида); 2) переход во времени от позднего плейстоцена к современности из группы основных в группу резервных I–III морфотипов, и наоборот; 3) переход из группы резервных в группу основных – морфотипов V–VII. Вероятно, в такой последовательности и проходила смена во времени основных типов строения M_1 у узкочерепной полевки.

Следовательно, выделяя две группы морфотипов – основные и резервные, – следует представлять непрерывность перехода между ними за счет наличия в каждой из групп потенциальных морфотипов другой группы: среди основных – потенциально-резервных, среди резервных – потенциально-основных.

Переход резервных морфотипов в основные, и наоборот, происходит во времени постепенно, и материалы иногда позволяют это наблюдать. Покажем это на примере: 1) узкочерепной полевки и 2) степной пеструшки.

1. У узкочерепной полевки, обитавшей с позднего плейстоцена в Зауралье, происходит во времени постепенное уменьшение частоты морфотипов I и II, являвшихся доминантами в позднем плейстоцене, что прослеживается по группам сохранности в местонахождении Мальково (рис. 32), при сравнении выборок ископаемых остатков с современными подвидами (рис. 33, 34) и наиболее ярко подтверждается динамикой частотных соотношений трех категорий морфотипов – грегалоидных (I, II), грегало-микротоидных (III, IV) и микротоидных (V, VI, VII). По всем выборкам ископаемых остатков и современных подвидов четко прослеживается резкое уменьшение во времени частоты грегалоидных морфотипов и возрастание частоты более сложных морфотипов – микротоидных (рис. 35), что подтверждается также данными по групповым (суммарным) выборкам, соответствующим позднеплейстоценовой, голоценовой и современной стадиям формообразования (рис. 36).

Данные рис. 36 показывают, что у позднеплейстоценовой узкочерепной полевки доминантами являются грегалоидные и грегало-микротоидные морфотипы (39,4 и 36,0%), а в современный период начиная с голоцена в составе доминантов появляются микротоидные морфотипы (голоцен – 46,5%, современность – 72,8%), продолжают доминировать грегало-микротоидные, но уже не доминируют грегалоидные (голоцен – 11,0%, современность – 3,1%). Отличия по частоте грегалоидных и микротоидных морфотипов между тремя названными стадиями эволюции узкочерепной полевки достоверны ($p < 0,01$), а значения χ^2 значительно превышают эти значения для современных подвидов *M. gregalis* (табл. 23, 24). Таким образом, очевидно, что приведенные данные позволяют проследить постепенный во времени процесс формообразования по стадиям эволюции, достигавший, вероятно, более высокого уровня, чем подвидовой. Последнее представляется вероятным, по крайней

Таблица 23

Величина χ^2 и достоверность различий (p) между стадиями формообразования узкочерепной полевки по частоте O и P типов строения M_1

№ п/п	Сравниваемые стадии (выборки)	df	χ^2	p
1	Позднеплейстоценовая (2^1, 3,4,2^2, 2^{1-3}) Современная (9, 10, 11, 12, 14)	6	390,5	<0,01
2	Позднеплейстоценовая (2^1, 3, 4, 2^2, 2^{1-3}) Голоценовая (2^3)	6	32,4	<0,01
3	Голоценовая (2^3) Современная (9, 10, 11, 12, 14)	5	42,3	<0,01

Таблица 24

Величина χ^2 и достоверность различий (p) по частоте O и P типов строения M_1 у современных подвидов узкочерепной полевки

№ п/п	Сравниваемые подвиды (номера выборок)	df	χ^2	P
1	M. g. gregalis (6) M. g. major (7)	4	2,5	<0,75 и >0,50
2	M. g. major (7) M. g. buturlini (14)	2	4,6	=0,10
3	M. g. buturlini (14) M. g. brevicauda (12)	3	11,1	<0,01
4	M. g. montosus (8) M. g. castaneus (9)	2	4,3	<0,25 и >0,10
5	M. g. raddei (10) M. g. castaneus (9)	3	4,7	<0,25 и >0,10

мере, в отношении позднеплейстоценовой и современной форм узкочерепной полевки.

2. У степной пеструшки, обитавшей с позднего плейстоцена в Среднем Зауралье, относительное обилие транзиенсного морфотипа M_1 уменьшалось с 17,9 до 3,4% у современных зверьков (Малеева, 1971б). 17,9 – это довольно высокий процент для резервного

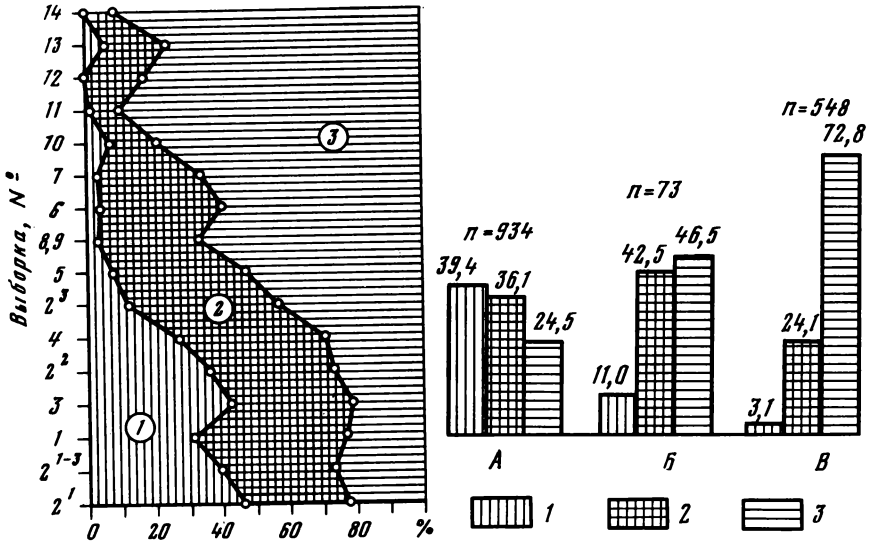


Рис. 35. Диаграмма частотного соотношения трех категорий морфотипов M_1 в выборках ископаемых остатков и современных подвидов узкочерепной полевки

Категория морфотипов: *1* – грегалоидные (I, II); *2* – грегало-микротоидные (III, IV); – микротоидные (V–VII). Номера морфотипов соответствуют номерам рис. 24. Выборки: № 2^1 – 5 – ископаемые остатки; № 6–14 – современные подвиды

Рис. 36. Динамика частотных соотношений (в %) трех категорий морфотипов M_1 узкочерепной полевки по данным суммарных выборок ископаемых остатков и современных подвидов. Категории морфотипов соответствуют данным рис. 35

А – поздний плейстоцен; *Б* – голоцен; *В* – современность

морфотипа. Скорее всего, транзиенсный морфотип в этом случае находится как раз на стадии его перехода из основного (преобладающего у L. transiens) в резервный (у современных он никогда не составляет более 5,0%). Транзиенсный морфотип M_1 имеет диагностическое значение, что позволило нам наблюдающееся во времени уменьшение его частоты и происходящее параллельно возрастание частот морфотипов, доминирующих (основных) у современных пеструшек, оценить как показатель перехода среднеплейстоценового вида L. transiens в современный вид L. lagurus (Малеева, 1971б). Более наглядно это показано на рис. 37, который иллюстрирует применение предлагаемой общей классификации основных и резервных морфотипов зубов – как методического подхода – к изучению вопросов микроэволюции, что будет рассмотрено подробно в последней главе.

Глава 9

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЫБОРОК ПО КЛАССАМ ЧАСТОТЫ МОРФОТИПОВ

Согласно предлагаемой классификации морфотипов, сравнение изучаемых отдельных и суммарных выборок ископаемых остатков (И) и современных подвидов (С) необходимо проводить по частотам групп основных (О) и резервных (Р) морфотипов, а также описанных выше их категорий. Как показал опыт предыдущих исследований [Малеева, 1976], обычно имеются два или три преобладающих морфотипа, составляющих в сумме около 70%, что и может служить критерием для их включения как доминантов в группу О. Однако в некоторых случаях при определении О–Р морфотипов возникают затруднения, так как при этом получается, что относительное обилие самого морфотипа в выборке не всегда играет главную роль, так как включение его в ту или другую группу зависит от обилия содоминантов. Так, один и тот же морфотип, встречающийся в двух выборках с одинаковой частотой, попадает в разные группы. С другой стороны, морфотип, характеризующийся меньшей частотой в одной выборке, попадает в группу О, а в другой – морфотип, встречающийся с большей частотой, попадает в группу Р. Покажем это на конкретном примере данных четырех выборок (табл. 25).

Из табл. 25 видно, что в выборках № 7 и 14 морфотип УП, хотя он и составляет здесь 16,7 и 16,3%, должен, очевидно, считаться резервным, так как в выборке № 7 доминируют три морфотипа (IV–VI), а в выборке № 14 – два морфотипа (V, VI), которые уже и образуют группы основных морфотипов (их суммарный процент в выборке – 71,3 и 72,3 соответственно). В двух других выборках морфотипы менее обильные, чем морфотип VII в рассмотренных выборках, должны включаться в группу основных – морфотип III в выборках № 2^{1-3} (14,2%) и морфотип V в выборке № 4 (13,0), так как их содоминанты характеризуются меньшей частотой, чем содоминанты морфотипа VII в выборках № 7 и 14.

С целью преодоления описанных затруднений вводятся показатели степени доминантности – классы частоты:

Классы частоты	Относительное обилие, %	Классы частоты	Относительное обилие, %
А	>36,0	Д	17,9–12,0
Б	35,9–30,0	е	11,9–6,0
В	29,9–24,0	ж	5,9–0,1
Г	23,9–18,0	з	0,0

Группировка вариант в классы проведена с учетом максимальных и минимальных значений относительного обилия морфотипов, занимающих как доминанты первое, второе и третье места в выборках ископаемых остатков и современных подвидов узкочерепной полев-

Таблица 25

Частота (в %) и классы частоты морфотипов M_1 в выборках ископаемых остатков (2^{1-3}, 4) и современных подвидов (7, 14) узкочерепной полевки

№ выборок	Морфотипы, класс частоты				
	I	II	III	IV	V
2^{1-3}	21,2* Г	16,8* Д	14,2* Д	19,4* Г	10,0 е
4	8,6 е	17,5* Д	6,5 е	34,8* Б	13,0* Д
7	1,7 ж	1,7 ж	6,3 е	24,2* В	19,6* Д
14	0,0 з	0,0 з	0,0 з	8,5 е	27,5* В

Таблица 25 (окончание)

№ выборок	Морфотипы, класс частоты					
	VI	VII	VIII	IX	X	XI
2^{1-3}	6,0 е	10,0 е	0,3 ж	0,8 ж	0,8 ж	0,5 ж
4	6,5 е	8,7 е	2,2 ж	2,2 ж	0,0 з	0,0 з
7	27,5* В	16,7 Д	0,6 ж	0,0 з	0,0 з	1,7 ж
14	44,8* А	16,3 Д	0,0 э	0,0 з	0,0 з	2,9 ж

Примечание. Отмечены преобладающие морфотипы, включаемые в группу О (они составляют в выборке № 2^{1-3} – 71,6%; в выборке № 4 – 65,3%, в выборке № 7 – 71,3% и в выборке № 14 – 72,3%); номера выборок соответствуют приведенным в тексте главы 7.

Буквы обозначают классы частоты. Пояснения см. ниже.

Таблица 26

Смена классов частоты у морфотипов M_1 узкочерепной полевки в выборках ископаемых остатков (И) и современных подвидов (С)

Выборка	Морфотипы*	Выборка	Морфотипы*
Современные подвиды			Ископаемые остатки
14	ззззззеВДА	5	зззезДВБДе
13	зжзжзеежГА	2^3	зззежДВДДД
12	зжзззееББД	4	жзжеДеБДее
11	ззззжжеАБе	2^2	жззГДДВДеж
10	ззззжжежАГД	3	жжжВДеВжеж
8, 9	ззззжжеГДГВ	1	жзжДГВГееж
7	ззжжжеВДДВ	2^{1-3}	жжж ГДДГеее
6	зжзжзеВДГГ	2^1	жжжВГДДееж

*Буквенные индексы классов частоты соответствуют номерам морфотипов (слева направо): IX, X, VIII, I, II, III, IV, V, VII, VI.

ки[1]. Классы объединяются в два надкласса частоты, соответствующие двум группам:

А–Д – группа О

е–з – группа Р

Внутри группы О различаются:

А – сверхдоминанты

Б–Г – доминанты

Д – субдоминанты

В группе Р:

е – высший класс (резервный морфотип, проявляющийся на всем ареале)

ж – средний класс (резервный морфотип, проявляющийся на части ареала)

з – низший класс ("вымершие" морфотипы, скрыты в генофонде популяций).

С введением классов частоты в разобранных примерах все морфотипы, которые здесь перечислялись, относятся к классу Д (см. табл. 25), включая и морфотип VII в выборке № 14, т.е. все

[1]Приведенные классы частоты установлены на основании изученных выборок позднеплейстоценовых и современных форм узкочерепной полевки, на примере которой рассматриваются все вопросы в данной главе. При исследовании других материалов число классов и группировки вариант, а также и величина классового промежутка должны устанавливаться особо в соответствии с приемами биологической статистики [например, Рокицкий, 1967].

Таблица 27

Смена класса частоты и формулы частоты у морфотипов M_1 в выборках ископаемых остатков узкочерепной полевки

Морфотип	Выборки*	Формулы полные		Формулы сокращенные	
		по классам частоты	по группам О–Р	по классам частоты	по группам О–Р
I	ДВГеГВее	$В_2Г_2Д_1е_3$	$О_5Р_3$	ВГДе	ОР
II	ГГДжДДДз	$Г_2Д_4$- $ж_1з_1$	$О_6Р_2$	ГД- жз	ОР
III	ВДДДДеед	$В_1$- $Д_5е_2$	$О_6Р_2$	В–Де	ОР
IV	ГДВВГВББ	$Б_1В_4Г_2Д_1$	$О_8$	ББВГД	О
V	ееДДежДБ	$Б_1$- - $Д_3е_3ж_1$	$О_4Р_4$	Б –Деж	ОР
VI	жжжДежее	$Д_1е_3ж_4$	$О_1Р_7$	Деж	ОР
VII	ееееДееед	$Д_2е_6$	$О_2Р_6$	Де	ОР
VIII	жжзжжжз	$ж_5з_3$	$Р_8$	жз	Р
IX	жжжзжжжз	$ж_6з_2$	$Р_8$	жз	Р
X	зжзжжзз	$ж_3з_5$	$Р_8$	жз	Р
XI	зжзжжзз	$ж_3з_5$	$Р_8$	жз	Р

* Буквенные индексы классов частоты соответствуют (слева направо) номерам выборок 1, 2^1, 2^2, 2^{1-3}, 3, 4, 5.

они оцениваются как субдоминанты. Из них морфотипы II и III, имеющие архаичные черты (см. рис. 24), могут быть определены как потенциально-резервные среди основных, а морфотипы V и VII, имеющие прогрессивные признаки, определяются как потенциально-основные.

Таким образом, класс частоты характеризует степень относительного обилия (доминантности) каждого морфотипа в отдельных выборках, помогает распределить морфотипы по группам О–Р, а также оценить категорию морфотипов внутри этих групп. При этом оценка степени доминантности дается по единому (общему) критерию (уровню) для всех выборок и зависимость попадания морфотипа в группу О от обилия содоминантов почти снимается, что, в свою очередь, более точно определяет и положение морфотипов в группе Р.

При сравнении выборок по частотам О и Р морфотипов, характеризующихся классами частоты (табл. 26), легко наблюдать смещение О типов строения M_1 по сдвигам классов А–Д, что позво-

Таблица 28

Смена класса частоты и формулы классов частоты у морфотипов M_1 в выборках современных подвидов узкочерепной полевки

Морфотип	Выборки*	Формулы полные		Формулы сокращенные	
		по классам частоты	по группам О–Р	по классам частоты	по группам О–Р
I	жжзжжззжз	$ж_5з_4$	$Р_9$	жз	Р
II	зжжжжззз	$ж_5з_4$	$Р_9$	жз	Р
III	ееДеежеез	$Д_1е_6ж_1з_1$	$О_1Р_8$	Дежз	ОР
IV	ВВБДжеееe	$Б_1В_2$- $Д_1е_4ж_1$	$О_4Р_5$	ББ–Деж	ОР
V	ДДеГААБжВ	$А_2Б_1В_1Г_1Д_2е_1ж_1$	$О_7Р_2$	АБВГДеж	ОР
VI	ГВДГДеДАА	$А_2$- $В_1Г_2Д_3е_1$	$О_8Р_1$	А–ВГДе	ОР
VII	ГДВБГББГД	$Б_3В_1Г_3Д_2$	$О_9$	ББВГД	
VIII	зжзззззз	$ж_1з_8$	$Р_9$	жз	Р
IX	ззззззззз	$з_9$	$Р_9$	з	Р
X	жзззззжз	$ж_3з_6$	$Р_9$	жз	Р
XI	жжзжзззж	$ж_4з_5$	$Р_9$	жз	Р

* Буквенные индексы классов частоты соответствуют (слева направо) номерам выборок 6–14.

ляет по сходству спектров основных морфотипов выделить группы выборок, отражающие, очевидно, стадии формообразовательного процесса – стадии дивергенции во времени (6–14 – современность, 2^3, 5 – голоцен, 2^1–4 – поздний плейстоцен) и пространстве (10–14 – восточные части современного ареала, 8, 9 – горные формы, 6, 7 – западные части современного ареала).

Данные такой таблицы дают основу для построения схемы трансформации морфотипов в двух измерениях.

Кроме классов частоты удобно использовать сводные индексы, которые условно можно назвать "формулами доминантности" или "формулами классов частоты" (табл. 27, 28).

Формулы классов частоты составляются для каждого морфотипа по данным, объединяющим выборки И, С, и применяются в двух вариантах.

Полная формула включает данные о числе случаев встречаемости (цифровой индекс) морфотипа в классах частоты (буквенный индекс) по выборкам И или С; количество исследованных выборок отражает сумма цифрового индекса.

Таблица 29

Формула классов частоты у морфотипов M_1 узкочерепной полевки в суммарных выборках ископаемых остатков и современных подвидов

Морфотип	Полные формулы		Сокращенные формулы	
	Ископаемые остатки	Современные подвиды	Ископаемые остатки	Современные подвиды
I	$В_2Г_2Д_1е_3$	$ж_5з_4$	ВГДе	жз
II	$Г_2Д_4$- $ж_1з_1$	$ж_5з_4$	ГД-жз	жз
III	$В_1$- $Д_5е_2$	$Д_1е_6ж_1з_1$	В-Де	Дежз
IV	$Б_1В_4Г_2Д_1$	$Б_1В_2$- $Д_1е_4ж_1$	ББВГД	ББ-Деж
V	$Б_1$- - $Д_3е_3ж_1$	$А_2Б_1В_1Г_1Д_2е_1ж_1$	Б--Деж	АБВГДеж
VI	$Д_1е_3ж_4$	$А_2$- $В_1Г_2Д_3е_1$	Деж	А-ВГДе
VII	$Д_2е_6$	$Б_3В_1Г_3Д_2$	Де	ББВГД
VIII	$ж_5з_3$	$ж_1з_8$	жз	жз
IX	$ж_6з_2$	$з_9$	жз	з
X	$ж_3з_5$	$ж_3з_6$	жз	жз
XI	$ж_3з_5$	$ж_4з_5$	жз	жз

Например, формула класса частоты для морфотипа I:

$В_2Г_2Д_1е_3$ – по восьми выборкам И (см. табл. 27);

$ж_5з_4$ – по девяти выборкам С (см. табл. 28).

Сравнение этих формул позволяет установить изменение во времени положения морфотипа I, а именно переход его из группы О в группу Р (сдвиг произошел на четыре класса).

Формулы дают возможность также сравнить разные морфотипы по степени их доминантности внутри выборок И, С.

Например, в выборке С (см. табл. 28):

V морфотип – $А_2Б_1В_1Г_1Д_2е_1ж_1$ – доминант

III морфотип – $Д_1е_6ж_1з_1$ – уходящий субдоминант

II морфотип – $ж_5з_4$ – резервный

IX морфотип – $з_9$ – скрыт в генофонде

Сокращенная формула состоит из буквенных индексов и несет информацию только о классах частоты, которыми данный морфотип характеризуется в выборках, а о числе последних информация здесь отсутствует (см. табл. 27, 28).

Таблица 30

Сравнение морфотипов M_1 узкочерепной полевки во времени и между собой по формулам групп О–Р в выборках ископаемых остатков и современных подвидов

Морфотип	Полные формулы		Сокращенные формулы	
	Ископаемые остатки	Современные подвиды	Ископаемые остатки	Современные подвиды
I	O_5P_3	P_9	OP	P
II	O_6P_2	P_9	OP	P
III	O_6P_2	O_1P_8	OP	OP
IV	O_8	O_4P_5	O	OP
V	O_4P_4	O_7P_2	OP	OP
VI	O_1P_7	O_8P_1	OP	OP
VII	O_2P_6	O_9	OP	O
VIII	P_8	P_9	P	P
IX	P_8	P_9	P	P
X	P_8	P_9	P	P
XI	P_8	P_9	P	P

Те же формулы в последнем примере:

АБВГДежжзз

Понятно, что полная формула несет больше информации, показывая более тонкие различия в положении морфотипов во времени или между морфотипами, а сокращенная дает возможность оценить различия только в случае смены классы частоты. Если же таковой нет, то сокращенные формулы при разных полных формулах совпадают:

$Г_2Д_2е_3ж_2$ – ГДеж

$Г_1Д_1е_6ж_1$ – ГДеж.

Таким образом, сравнение по сокращенным формулам показывает, есть ли у морфотипа смена класса частоты, а полная формула показывает, кроме того, есть ли различия в степени доминантности при тех же классах частоты, что выражается изменением числа случаев встречаемости морфотипа в классах частоты; одновременно полная формула классов частоты показывает число исследованных

Таблица 31

Смена классов частоты у О–Р морфотипов M_1 узкочерепной полевки в суммарных выборках ископаемых остатков и современных подвидов

Выборка	О					Р		
	Доминанты				Субдоминанты	е	ж	з
	А	Б	В	Г	Д			
Ископаемые остатки				I, IV	II, III	V, VII	VI, VIII, IX, X, XI	
Современные подвиды			V, VII	VI	IV	III	I, II, VIII, X, XI	IX

выборок ископаемых остатков и современных подвидов. Сравнение морфотипов во времени и между собой (внутри выборок И и С) видно из данных табл. 29.

Из формул классов частоты можно легко вывести сводные индексы, характеризующие положение морфотипов по группам О–Р: "групповые индексы частоты" или "формулы групп О–Р" (см. табл. 27, 28).

Для примера выведем формулы групп О–Р из рассмотренных выше формул классов частоты морфотипа I:

$В_2Г_2Д_1е_3$ – $О_5Р_3$ – по восьми выборкам И (см. табл. 27).

$ж_5з_4$ – $Р_9$ – по девяти выборкам С (см. табл. 28).

Как и формулы классов частоты, формулы групп О–Р также могут быть полными и содержать информацию о числе исследованных выборок и сокращенными (см. табл. 27, 28). При этом сокращенная формула групп О–Р может быть выведена: 1) сразу из полной формулы классов частоты ($В_2Г_2Д_1е_3$ – ОР); 2) из сокращенной формулы классов частоты (ВГДе – ОР); 3) из полной формулы групп О–Р ($О_5Р_3$ – ОР). Сравнение морфотипов во времени и между собой (внутри выборок И и С) по полным и сокращенным формулам групп О–Р показывает табл. 30.

Из сказанного можно сделать следующие выводы.

1. Изменение во времени или пространстве спектра морфотипов в классах А–Д и е–з и, таким образом, в группах О–Р свидетельствует о полной смене основных и резервных морфотипов, что отражает – при достоверности различий по распределению О морфотипов – серьезный эволюционный сдвиг, возможно, на видовом уровне. Это положение наглядно иллюстрирует табл. 31, соответствующая ранее приведенному рис. 31.

2. Смена классов частоты у морфотипов внутри групп О–Р свидетельствует о формообразовательном процессе, очевидно, на внутривидовом уровне.

В том и другом случае различия могут быть обнаружены по сокращенным формулам классов частоты и по полным формулам и сокращенным формулам групп О–Р.

3. Наблюдающиеся изменения в полной формуле классов частоты (без изменения сокращенной) свидетельствуют о незначительных различиях в положении морфотипов (по степени доминантности), что у основных морфотипов во времени или пространстве может отмечаться при небольших эволюционных сдвигах у вида, вероятно, популяционного уровня.

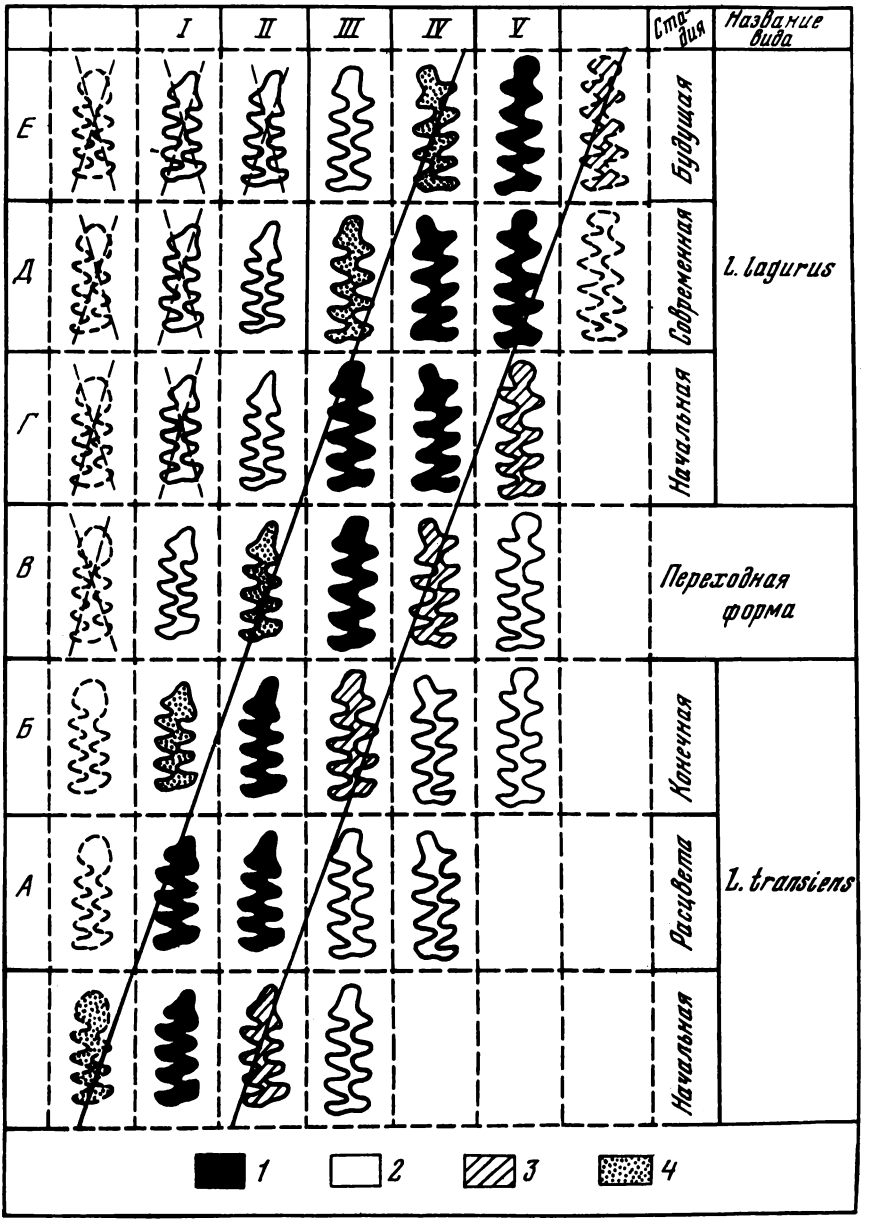
Таким образом, применение классов частоты, формул классов частоты и формул групп О–Р, при изучении морфотипической изменчивости зубов, в качестве методического подхода к определению основных и резервных типов их строения представляется по сравнению с обычно применяемым анализом частотных соотношений наиболее рациональным путем исследования, который, не исключая и первого, позволяет построить схему трансформации морфотипов, фиксирующую последовательные стадии формообразования у изучаемых форм в двух измерениях – в пространстве и во времени.

Глава 10

СХЕМА ФИЛЕТИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ НА ПРИМЕРЕ ПЕСТРУШЕК РОДА LAGURUS ПО ДАННЫМ ИЗМЕНЕНИЯ ВО ВРЕМЕНИ МОРФОТИПОВ M_1

Результаты изучения морфотипической изменчивости M_1 позднеплейстоценовой и современной степной пеструшки (Малеева, Воробьева, 1970, 1973; Малеева, 1971б, 1975; Малеева, Нордстрем, 1974], с учетом разработанной классификации морфотипов зубов, позволили изобразить схематично (рис. 37) вероятный процесс видообразования по принципу филетической эволюции, выраженный в определенных условно фиксированных стадиях (формах). Все морфотипы схемы реальны[1], за исключением не имеющих номеров (гипотетичные морфотипы прошлого и будущего). Положение и переход некоторых морфотипов из одной группы в другую даны условно. Следующие друг за другом во времени группировки основных и резервных морфотипов (ряды А–Е) позволяют наблюдать близкую к реальной плавную последовательность стадий превращения форм. Постепенность перехода между ними создается параллельным по-

[1] Морфотипы I–V и их вариации описаны А.Г. Малеевой, Т.Д. Воробьевой [1970, 1973], А.Г. Малеевой, Е.А. Нордстрем [1974], а также приводятся: I–III – А.К. Марковой [1973] по А.К. Агаджаняну [1971], IV – И.М. Громовым и др. [Млекопитающие фауны СССР, 1963], V – В.С. Зажигиным [1969].


I
II
III
IV
V
Стадия
Название вида
Е
Д
Г
В
Б
А
Будущая
Современная
Начальная
Переходная форма
Конечная
Расцвета
Начальная
L. lagurus
L. transiens
1
2
3
4

явлением потенциально-резервных и потенциально-основных морфотипов.

Начальные стадии сдвига у вида (L. transiens) к переходу в другой вид (L. lagurus) фиксируются переходом одного из основных морфотипов в состояние потенциально-резервного и одного из резервных – в потенциально-основной (ряды А, Б, морфотипы I, III). Более резкий сдвиг в эволюционных преобразованиях происходит при полной смене основных морфотипов (морфотипы I, II ряда А и морфотипы III, IV ряда Г). При этом основные морфотипы предковой формы достигают стадии резервных (морфотипы I, II в рядах А и Г), а один из новых прогрессивных резервных морфотипов достигает стадии потенциально-основного (V морфотип в рядах Б и Г).

Таким образом, происходящая перегруппировка соотношений морфотипов приводит к появлению и преобладанию их более выгодного в новых условиях сочетания, которое поддерживается отбором и превращается в видовой признак новой формы (начало новой формы L. lagurus показывает ряд Г). Дальнейшие изменения последней характеризуются признаками небольших эволюционных преобразований, приводящих к современному сочетанию основных и резервных морфотипов, реально представленному формой ряда Д. Следующий за ним во времени ряд Е демонстрирует вероятный эволюционный сдвиг, по-видимому, в сторону новой, гипотетичной формы, у которой должна, очевидно, произойти снова полная смена основных морфотипов (в следующий за рядом Е форме) по сравнению с начальной стадией L. lagurus (ряды Г и Е). Таким образом, современное состояние L. lagurus является переходным к новой гипотетичной форме.

Приведенная принципиальная схема подчеркивает значение сохранения видами полиморфности во времени для процесса формообразования. Она возрастает с длительностью существования формы при

Рис. 37. Схема динамики состава и соотношений морфотипов M_1 в процессе постепенного перехода *L. transiens* в *L. lagurus*.

1 – основные морфотипы; *2* – резервные морфотипы; *3* – потенциально-основные морфотипы среди резервных; *4* – потенциально-резервные морфотипы среди основных.

Номера морфотипов (I–V) соответствуют номерам рис. 19 и 30

Ряды *А–Е* – группировки (состав и соотношение) морфотипов сменяющихся во времени форм. Свободные клетки и пунктирные линии между рядами морфотипов по вертикали и горизонтали означают возможность их изменения и продолжения. Контуры реальных морфотипов даны сплошной линией, гипотетичных – пунктиром; "скрытые" резервные ("вымершие") морфотипы зачеркнуты. Три части схемы (левая верхняя, правая нижняя и средняя) показывают расположение соответственно архаичных резервных, прогрессивных резервных и основных морфотипов [по Малеевой, 1976].

появлении новых резервных морфотипов с прогрессивными особенностями, а также за счет увеличения числа "скрытых" резервных морфотипов (зачеркнутые морфотипы рядов В–Е), которые не поддерживаются отбором в данных условиях, но представляют резерв изменчивости, скрытой в генофонде [Малеева, 1976].

Между двумя видами на схеме выделена переходная форма – стадия замещения одного вида другим. Она характеризует начало приспособленности (преадаптацию) к несколько отличным от прежних условиям внешней среды. Переходную форму можно было бы представить, кроме морфотипа III, вторым основным морфотипом, сходным с описанными для L. pleistocaenicus Alexandrova (1976). В этом случае мы назвали бы промежуточную форму видом, так как по сравнению с L. transiens у нее произошла бы полная смена основных морфотипов. Морфотип L. pleistocaenicus следовало бы поместить между морфотипами II и III или III и IV нашей схемы: в том и другом случае основными морфотипами были бы два – III морфотип и морфотип L. pleistocaenicus. Однако отсутствие сходных с L. pleistocaenicus морфотипов в нашей обширной серии M_1 с территории Среднего и Южного Зауралья, наряду с наличием более примитивных транзиенсных морфотипов, заставляет полагать, что морфотипы L. pleistocaenicus – это, вероятно, специфика более южных форм, т.е. выражение географической или, возможно, даже биотопической изменчивости L. transiens.

Предложенная схема не представляет замкнутой системы трансформации морфотипов. Она составлена таким образом, что ряды морфотипов могут быть продолжены по вертикали и по горизонтали за счет географических и иных вариантов изменчивости данных форм.

Число резервных морфотипов с примитивными признаками (левая верхняя часть схемы) в процессе формообразования увеличивается за счет перехода в эту группу основных морфотипов древних форм. Количество резервных морфотипов с прогрессивными особенностями (правая нижняя часть схемы) может увеличиваться только путем появления вновь возникших вариаций. Эти морфотипы постепенно начинают преобладать в популяции, обновляя состав ее основных морфотипов. При таком расположении архаичных и прогрессивных резервных морфотипов преобразования в составе основных морфотипов на данной схеме выражаются их ступенчатым смещением вправо по диагонали, которая также может быть продолжена в обе стороны при последующем описании морфотипов предковых форм и воссозданием гипотетичных морфотипов прошлого и будущего.

Свободные клетки схемы могут быть заполнены известными морфотипами из группы резервных (например, разновидностями "нейтральных" резервных морфотипов) или новыми резервными морфотипами любой из трех их категорий, которые будут когда-нибудь описаны. Однако при этом основа построенной схемы не нарушится. Между морфотипами каждого ряда в процессе дальнейших исследо-

ваний изменчивости данных видов могут встать какие-то новые морфотипы (их место будет определяться соотношением архаичных и прогрессивных признаков).

Общее число выделенных морфотипов в каждом случае в какой-то мере зависит от дробности деления, принятой исследователем, но в популяции оно, по-видимому, не ограничено и может быть самым различным. Соотношение в числе основных и резервных морфотипов представляется крайне изменчивым. В наших примерах оно колеблется в следующих пределах:

	Основные	Резервные
M_1 M. oeconomus	2	4
	2	-
M_1 A. terrestris	2	5
	1	2
M^3 A. terrestris	2	2
	2	-
M_1 L. lagurus	1	2
	3	6
	3	-

М.Н. Лозан [1974] для M_1 позднеплейстоценовой и современной M. arvalis Pall. описывает 19 морфотипов, из которых 5-6 являются фоновыми, т.е. здесь, вероятно, 5-6 основных с 13-14 резервными. Но так как число основных морфотипов, выделяемых по совокупности признаков, по-видимому, всегда невелико (в наших примерах не превышает 3, даже в случаях отсутствия резервных), то колебания между числом основных и резервных морфотипов зависят главным образом от числа резервных. Последнее, вероятно, очень изменчиво (в приведенных примерах оно колеблется от 6 до 0) и может, очевидно, достигать такого числа, когда по строению имеющихся морфотипов популяция будет настолько разнородна, что преобладающие не будут выражены и распределение морфотипов на основные и резервные окажется невозможным. Такое положение, когда в популяции выживает множество вариантов, затрудняет выделение тех из них, которые характеризует ее приспособленность к данным условиям. В этом случае последняя, очевидно, слабо выражена или соответствующий признак не является решающим в жизни вида. Отсутствие же резервных морфотипов свидетельствует о том, что популяция состоит из наиболее "жестко" приспособленных особей и внутривидовой запас ее изменчивости невелик, т.е. маловероятно, что она будет способна успешно противостоять неблагоприятным факторам среды. Смена основных (доминирующих) морфотипов во времени свидетельствует о серьезных морфофизиологических преобразованиях предковой популяции и может, вероятно, рассматриваться как показатель прогрессирующих приспособлений,

в результате которых возможно возникновение генетической изоляции потомков исходной формы.

Таким образом, у большинства видов полевок по составу и соотношению основных и резервных морфотипов представляется возможным четкое установление направленного сдвига во времени и пространстве преобладающего типа жевательной поверхности коренных, а предлагаемая на примере пеструшек рода Lagurus схема динамики состава и соотношений морфотипов может рассматриваться в качестве основы логической модели трансформации морфотипов в процессе видообразования, происходящего по принципу филетической эволюции.

* *
*

В этой части работы мы коснулись лишь некоторых моментов методического характера, над которыми приходилось размышлять в процессе изучения морфотипической изменчивости строения коренных зубов разных видов полевок при одновременном исследовании ископаемого и современного материала. Конкретные результаты этих исследований полевок антропогена Зауралья приводятся здесь главным образом в качестве иллюстраций при характеристике предлагаемых методических подходов. Последние, как и любые другие из существующих методов изучения морфологических признаков, безусловно, не являются окончательно завершенными и нуждаются в дальнейшей разработке.

Тем не менее важно подчеркнуть их общее значение, перечислив некоторые из вопросов, для решения которых они могут найти применение.

1. Предлагается кроме обычного объединения морфотипов в классы подразделять их на группы "основных" и "резервных". Для определения принадлежности морфотипов к этим группам и к категориям внутри них (доминанты, субдоминанты и т.д.) вводится шкала доминирования в виде буквенных индексов, которые используются и для составления формул классов частоты, облегчающих сравнение выборок по частоте морфотипов и поведения этих последних в пространстве и времени.

2. У большинства видов полевок по составу и соотношению основных и резервных морфотипов возможно четкое установление направленного сдвига во времени и пространстве преобладающего типа строения жевательной поверхности коренных. Это позволяет сравнивать близкие виды при таксономических и филогенетических построениях, проводить выделение подвидов (при соответствующей достоверности различий) и их разграничение в двух измерениях – в пространстве и во времени, а также определять границы популяций на сплошном ареале вида.

3. По наличию у вида определенных прогрессивных резервных морфотипов возможно описать вероятное направление его развития

в будущём, а по архаичным резервным морфотипам можно составить представление об основных морфотипах его предковой формы. Основываясь на различиях в составе прогрессивных резервных морфотипов у двух предполагаемых предковых форм какого-либо вида, одну из них можно определить и описать как наиболее вероятную.

4. На примере пеструшек рода Lagurus рассматривается динамика состава и соотношений частот морфотипов M_1 в виде схемы, которая имеет общий характер и как логическая модель может быть использована для попыток прогнозирования эволюции как в будущее, так и в прошлое (поиски предков). Построение схем, подобных описанной, применительно к отдельным видам и регионам позволит охарактеризовать длительность существования видов и форм и использовать эти данные в так называемой тонкой стратиграфии позднечетвертичных отложений.

В свете таких исследований вид особенно отчетливо выступает как динамичная эволюирущая система, имеющая свое прошлое, настоящее и будущее.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А.К. Грызуны плейстоцена центра и юга Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1971. 23 с.

Агаджанян А.К. Изменчивость и эволюция бесцементных полевок в плейстоцене. – В кн.: Современные проблемы и методы систематики животных. М.: Изд-во МГУ, 1972а, с. 5–9.

Агаджанян А.К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы. – В кн.: Териофауна плейстоцена. М.: Изд-во МГУ, 1972б, с. 24–69.

Агаджанян А.К. Копытные лемминги плейстоцена. – В кн.: Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек. М.: Изд-во МГУ, 1973, сб. 5, с. 320–355.

Агаджанян А.К. Изменчивость и эволюция бесцементных полевок (Rodentia). – В кн.: I Междунар. конгр. по млекопитающим: Реф. докл., 1974, т. 1, с. 10–11.

Агаджанян А.К. Полевки (Microtinae, Rodentia) плиоценового местонахождения Урыв I, Средний Дон. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1976, т. 66, с. 58–97.

Александрова Л.П. Грызуны антропогена европейской части СССР. М.: Наука, 1976. 98 с.

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae). – В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973, т. 3, с. 104–110.

Баранов А.С. Особенности окраски прыткой ящерицы европейской части СССР и Закавказья. – В кн.: Вопросы герпетологии: III Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука, 1973.

Башенина Н.В. Внутривидовая дифференциация Microtus arvalis Pallas, 1778 и ее связь с историей ареала. – В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 173–188.

Берри Р. Изменчивость у млекопитающих, основные концепции и проблемы. – В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 5–25.

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965.

Бойкова Ф.И. Биологические особенности темной полевки (Microtus agrestis L.) в Субарктике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1976. 22 с.

Большаков В.Н. О некоторых биологических особенностях лемминговидной полевки. – Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 1.

Большаков В.Н. Изучение внутривидовой изменчивости красной полевки методом колориметрической окраски меха: Экологические основы адаптации животных. – Тр. МОИП, 1967а, вып. 25, с. 49–55.

Большаков В.Н. Биология размножения, возрастная структура и динамика численности лемминговидной полевки. – В кн.: Проблемы Севера, 1967б, вып. 11, с. 114–117.

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. Характер изменчивости краниологических признаков закаспийской и обыкновенной полевок и их гибридов. – Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1973, № 11, с. 17–20.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Обидина В.А. Изменчивость строения M^3 памирской и арчевой полевки и их гибридов (Rodentia, Microtinae). – Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 12, с. 1900–1903.

Большаков В.Н., Обидина В.А., Гилева Э.А. О сходстве изолированных популяций арчевой полевки (Rodentia, Microtinae). – Докл. АН СССР, 1975, т. 221, № 6, с. 1451–1453.

Большаков В.Н., Покровский А.В. О степени репродуктивной изоляции между памирской (Microtis juldaschi Severtzov) и арчевой (M. carruthersi Thomas) полевками. – Докл. АН СССР, 1969, т. 188, № 4, с. 940–941.

Большаков В.Н., Россолимо О.А., Покровский А.В. Систематический статус памиро-алайских горных полевок группы Microtus juldaschi (Mammalia, Cricetidae). – Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 7, с. 1079–1089.

Варшавский С.П., Кондрашкин Г.А., Солдаткин И.С. Заметки о стациальном размещении и экологии закаспийской полевки в Казахстане и Средней Азии. – В кн.: Грызуны и борьба с ними. Саратов: Кн. изд-во, 1957, вып. 5, с. 5–12.

Василевич И.В. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.

Васильева И.А. Сравнительное изучение краниологических признаков полевок (Microtinae) при гибридизации форм разной степени дивергенции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. 24 с.

Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 255 с.

Верещагин Н.К., Громов И.М. К истории фауны позвоночных районного нижнего течения р. Урал. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952, т. 9, вып. 4, с. 1226–1269.

Верещагин Н.К., Громов И.М. Сбор остатков высших позвоночных четвертичного периода. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 1–37. (В помощь работающим на полезащитных лесных полосах и великих стройках коммунизма; № 20).

Виноградов Б.С. Млекопитающие СССР: Грызуны. – В кн.: Определители по фауне СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933, вып. 40. 87 с.

Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И. Определитель грызунов. – В кн.: Фауна СССР: Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 241 с.

Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И., Гептнер В.Г. Грызуны Средней Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 228 с.

Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 296 с.

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. 234 с.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Строение хромосом Citellus undulatus и история становления ареала C. undulatus и C. parryi – Докл. АН СССР. Сер. биол., 1969, т. 187, № 1, с. 207–210.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Хромосомные числа и видообразование у наземных беличьих Голарктики (Sciuridae, Xerinae et Marmotinae). – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970, т. 75, вып. 3, с. 112–126.

Гептнер В.Г., Россолимо О.Л. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полевок рода Alticola Blanford 1881. –

В кн.: Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие), 1968, с. 53–93. (Тр. Зоол. музея; Т. 10).

Гилева Э.А. Хромосомный полиморфизм у двух близких форм субарктических полевок (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа). – Докл. АН СССР, 1972, т. 203, № 3, с. 689–692.

Гилева Э.А., Быкова Г.В., Леонова Т.П. Применение кариологического метода для изучения межпопуляционной дифференциации горных грызунов. – В кн.: Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск, 1977, с. 12–17.

Гилева Э.А., Покровский А.В. Особенности кариотипов и хромосомный полиморфизм у памиро-алайских горных полевок группы Microtus juldaschi (Cricetidae). – Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 8, с. 1229–1239.

Гладкина Т.С., Мейер М.Н., Мокеева Т.М. Особенности размножения и развития трех подвидов степной пеструшки (Lagurus lagurus) и их гибридизация. – В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 199–209.

Голикова В.Л., Еремина И.В. Изменчивость строения черепных отверстий и жевательной поверхности коренных зубов у рыжей полевки. – В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1974, вып. 2(4), с. 50–58.

Громов И.М. Верхнечетвертичные грызуны Самарской луки и условия захоронения и накопления их остатков. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1957а, т. 22, с. 112–150.

Громов И.М. Материалы по истории фауны грызунов нижнего Урала и северного Прикаспия. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1957б, т. 22, с. 192–245.

Громов И.М. Верхнеплейстоценовые грызуны Камско-Куйбышевского Поволжья. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1957в, т. 22, с. 151–191.

Громов И.М. Ископаемые четвертичные грызуны северной части нижнего Дона и прилегающего участка Волго-Донского водораздела. – Тр. ЗИН АН СССР, 1957г, т. 22, с. 246–318.

Громов И.М. Некоторые итоги и перспективы изучения ископаемых четвертичных грызунов СССР. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1957д, т. 22, с. 90–99.

Громов И.М. Некоторые вопросы подвидовой систематики ископаемых позднечетвертичных грызунов. – Зоол. журн., 1959, т. 33, вып. 10, с. 1583–1597.

Громов И.М. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма. – Тр. Комис. по изучению четвертичного периода, 1961, т. 17, с. 1–190.

Громов И.М. Грызуны антропогена европейской части СССР (Итоги изучения ископаемых остатков): Докл. на соиск. учен. степени д-ра биол. наук по совокупности опубл. работ. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1966. 52 с.

Громов И.М. Антропогеновая история современной фауны грызунов СССР. – Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 10, с. 1566–1584.

Громов И.М. Надвидовые систематические категории в подсемействе полевок (Microtinae) и их вероятные родственные связи. – В кн.: Исследования по фауне Советского Союза: Млекопитающие. 1972, с. 8–34. (Сб. трудов Зоол. музея МГУ; Т. 13).

Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР: Млекопитающие. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977, т. 3, вып. 8. 504 с.

Давыдов Г.С. К экологии закаспийской полевки Microtus transcaspicus Satunin, 1905 в Таджикистане. – В кн.: Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных животных Таджикистана, 1962, с. 49–51. (Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТаджССР; Вып. 22).

Дарвин Ч. Сочинения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 4. 236 с.

Денисов В.П. О гибридизации видов рода Citellus Oken. – Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 12, с. 1887–1889.

Дубинин Н.Н., Глембоцкий Н.Д. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 592 с.

Дунаева Т.В., Кучерук В.В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. – В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР, Нов. сер., Отд. зоол., 1941, вып. 4.

Ербаева М.А. История антропогеновой фауны зайцеобразных и грызунов Селенгинского среднегорья. М.: Наука, 1970. 132 с.

Еремина М.В. Изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов рыжей полевки (Clethrionomys glareolus Schreb.) в некоторых частях ее ареала. – В кн.: Вопросы физиологической и популяционной экологии. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1972, вып. 2, с. 57–63.

Еремина И.В. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки. – В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1974а, вып. 2(4), с. 77–91.

Еремина И.В. География и эволюция фенов рисунка жевательной поверхности коренных зубов некоторых представителей подсемейства Microtinae (Rodentia, Cricetidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1974б.

Жуков В.В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм полевок рода Microtus. – В кн.: Материалы отчет. сессии. Лаб. популяц. экологии животных Ин-та ЭРиЖ УФАН СССР. Свердловск, 1967, вып. 1.

Жуков В.В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм подсемейства Microtinae. – В кн.: Териология. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1972, т. 1, с. 26–37.

Жуков В.В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм в подсемействе Microtinae. – В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск, 1973, с. 74–94. (Тр. Ин-та ЭРиЖ УНЦ АН СССР; Вып. 86).

Завадский К.Н. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

Зажигин В.С. К истории развития пеструшек в антропогене Евразии. – Докл. АН СССР, 1969, т. 188, № 3, с. 722–725.

Иванов В.Г., Темботов А.К. Хромосомные наборы и таксономический статус кустарниковых полевок Кавказа. – В кн.: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик, 1972, вып. 1.

Ищенко В.Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных. – В кн.: Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969, с. 8–15. (Тр. Ин-та ЭРиЖ; Вып. 71).

Капитонов В.И. Новые данные по биологии лемминговидной полевки Alticola (Aschizomys) lemmius Miller. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963, т. 68, вып. 6, с. 14–26.

Капитонов В.И. Новые данные по биологии лемминговидной полевки в Хараулахских горах Якутии. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, вып. 2, с. 17–31.

Кишинский А.А. Новые данные о распространении и биологии млекопитающих Колымского нагорья. – В кн.: Териология. Новосибирск, 1972, т. 1, с. 192–203.

Колюшев И.Е. Млекопитающие северо-востока Западной и Средней Сибири. – Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та, Томск, 1935, т. 2, с. 37-50.
Корэинкина Е.Н. Экология и динамика численности мышевидных грызунов Южного Ямала. – Тр. Аркт. ин-та, 1946, вып. 194, с. 77-112.
Кривошеев В.Г. Морфологические особенности северосибирской полевки (Microtus hyperboreus Vinogr.). – Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 5, с. 752-762.
Кузякин А.П. К систематике грызунов фауны СССР. – Тр. МОИП, 1963, вып. 10, с. 105-115.
Лапшов В.А. Функциональная структура и фенетика Microtus subarvalis Meyer, Orlov, Scholl sp. n., 1972 и Microtus arvalis Pallas, 1778 отдельных поселений в Поволжье, Башкирской АССР и Крымской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1976. 24 с.
Ларина Н.И., Денисова И.А. Применение серологических методов в исследованиях по систематике позвоночных животных. – В кн.: Вопросы иннервации и регуляции функций организма. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1966, с. 54-75.
Лозан М.Н. Грызуны Молдавии. Кишинев, 1971. Т. 1. 186 с.
Лозан М.Н. Изменчивость параконидного комплекса M_1 у Microtus arvalis Pall. (Rodentia). – В кн.: Первый Междунар. конгр. по млекопитающим: Реф. докл., 1974, т. 1, с. 380-382.
Ляпунова Е.А., Кривошеев В.Г. Гетероморфизм хромосом Microtus middendorfii и Microtus hyperboreus и систематическое положение этих видов. – В кн.: Млекопитающие: Эволюция, кариология, фаунистика. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969, с. 146-149.
Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.В. Хромосомный набор и видовая самостоятельность Microtus transcaspicus Satunin. – В кн.: Млекопитающие: Эволюция, кариология, фаунистика. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1969, с. 141-142.
Магомедмирзаев М.М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии (Проблемы фенетики растений): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1977.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
Малеева А.Г. К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири. – Экология, 1970, № 1, с. 96-97.
Малеева А.Г. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (Microtus oeconomus Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области: Фауна Урала и пути ее реконструкции. – Учен. зап. Урал. ун-та. Сер. биол., Свердловск, 1971а, т. 115, вып. 9, с. 25-35.
Малеева А.Г. К истории степной пеструшки в Тюменском Зауралье. – Экология, 1971б, № 6, с. 84-85.
Малеева А.Г. О характере внутривидовой изменчивости во времени Microtus oeconomus Pall. и Microtus gregalis Pall. – В кн.: Современные проблемы и методы систематики животных. М.: Изд-во МГУ, 1972а, с. 32-34. (Материалы к совещ. 18-19 февраля 1972 г.).
Малеева А.Г. Новые данные о былом распространении и численности желтой пеструшки (Eolagurus luteus Eversm.) в Среднем и Южном Зауралье. – В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Сиб. отд-ние, Наука. 1972б, с. 421-422.
Малеева А.Г. К истории полевки-экономки в Тюменском Зауралье. – В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Урал. ун-т, 1974а, вып. 2, с. 100-106.

Малеева А.Г. Некоторые особенности путей формирования современной фауны мелких млекопитающих (насекомоядные, зайцеобразные, грызуны) Среднего и Южного Зауралья из "смешанной фауны" позднего плейстоцена. – В кн.: Реф. докл. I Междунар. териол. конгр. М., 1974б, ч. 2, с. 6–7.

Малеева А.Г. Сравнение морфотипической изменчивости зубов водяной полевки и степной пеструшки. – В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Урал. ун-т, 1975, вып. 4, с. 42–49.

Малеева А.Г. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae). – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1976, т. 60, с. 48–57.

Малеева А.Г. Об особенностях изменения во времени некоторых признаков Microtus (Stenocranius) gregalis Pall. и Microtus oeconomus Pall. – В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Урал. ун-т, 1977, вып. 4, с. 25–38.

Малеева А.Г. К истории вида Microtus (Stenocranius) gregalis Pall. (Rodentia, Microtinae). On the evolution of the species Microtus (Stenocranius) gregalis Pall. (Rodentia, Microtinae). – In: II Congressus Theriologicus internationalis. Brno, 1978, p. 346.

Малеева А.Г., Воробьева Т.Д. Предварительное сообщение о позднеплейстоценовой степной пеструшке (Lagurus lagurus Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области. – Учен. зап. Урал. ун-та. Сер. биол., 1970, т. 108, вып. 7, с. 35–43.

Малеева А.Г., Воробьева Т.Д. Степная пеструшка (Lagurus lagurus Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области. – В кн.: Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск: Урал. ун-т, 1973, вып. 4, с. 49–66.

Малеева А.Г., Нордстрем А.Е. О морфотипической изменчивости зубов степной пеструшки. – В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Урал. ун-т, 1974, вып. 2, с. 107–116.

Малеева А.Г., Попова В.Н. Позднеплейстоценовая водяная полевка из состава "смешанной фауны" Среднего и Южного Зауралья и Европейского Севера. Свердловск: Урал. ун-т, 1975, вып. 3, с. 80–102.

Малыгин В.М. Кариотипы Microtus transcaspicus и роль кариологического метода в оценке видовой самостоятельности полевок из группы Microtus arvalis (Rodentia, Cricetidae). – Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 5, с. 791–794.

Малыгин В.М. Сравнительно-морфологический анализ видов полевок из группы Microtus arvalis (Rodentia, Microtinae). – Зоол. журн., 1978, т. 7, вып. 7, с. 1062–1073.

Малыгин В.М., Орлов В.В Родственные связи в группе полевок Microtus arvalis (Cricetidae) по кариологическим данным. – Бюл. МОИП, отд. биол., 1974, т. 72, вып. 2, с. 160–165.

Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала: Млекопитающие. Свердловск: Урал. ун-т, 1969, вып. 1. 154 с.

Маркова А.К. Данные по морфологии зубов ископаемых пеструшек (Rodentia, Microtinae) на примере находок из Приднепровья. – Бюл. Комис. по изучению четвертич. периода, 1974, № 41, с. 107–120.

Мартынова М.Д. О вариациях строения зубов обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) – Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1963, № 2, с. 85–87.

Матвеев Б.С. О происхождении гетеродонтной зубной системы млекопитающих по данным онтогенеза. – Тр. МОИП, 1963, вып. 10, с. 137–141.

Мейер М.Н. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевок (род Microtus) – Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 850–859

Мейер М.Н. Особенности размножения и постэмбрионального развития закаспийской полевки (Microtus transcaspicus Satunin) в связи с ее таксономическим положением. – Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 6, с. 916–923.

Мейер М.Н. Комплексное применение морфометрического, кариологического и гибридологического метода в систематике на примере изучения рода Microtus Schrank. – В кн.: Первый Междунар. конгр. по млекопитающим, 1974а, т. 2, с. 26–27.

Мейер М.Н. Использование метода гибридизации в систематике рода Microtus – Там же, 1974б, с. 27–28.

Мейер М.Н. Систематика серых полевок Дальнего Востока. – В кн.: Проблемы зоологии. Л.: Наука, 1976, с. 65–67.

Мейер М.Н. Систематика и внутривидовая изменчивость серых полевок Дальнего Востока. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1978, т. 75, с. 3–62.

Мейер М.Н., Орлов В.Н. Хромосомный набор и систематическое положение закаспийской полевки (Microtus transcaspicus Satunin. – В кн.: Млекопитающие: Эволюция, кариология, фаунистика. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969, с. 144–145.

Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. О номенклатуре 46 и 54-хромосомных полевок типа Microtus arvalis Pall. (Rodentia, Cricetidae). – Зоол. журн., 1972а, т. 51, вып. 1, с. 157–161.

Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. Виды-двойники в группе Microtus arvalis Pallas (Rodentia, Cricetidae). – Зоол. журн., 1972б, т. 51, вып. 5, с. 724–738.

Михалев М.В. Различия в подвижности белковых фракций у близких форм грызунов. – В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных, 1966, с. 117–123. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР; Вып. 51).

Млекопитающие фауны СССР/ И.М. Громов, А.А. Гуреев, Г.А. Новиков, И.И. Соколов, П.П. Стрелков, К.К. Чапский. М.; Л.: ЗИН АН СССР, 1963. Ч. 1.

Мотузко А.Н., Калиновский П.Ф. Новые находки антропогеновых грызунов в Белоруссии. – Докл. АН БССР, 1976, т. 20, № 10, с. 928–930.

Новоженов Ю.И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых. – В кн.: Проблемы генетики и селекции на Урале: Информационные материалы. Свердловск, 1977, с. 25–27.

Овчинникова Н.А. Биологические особенности северного и номинального подвидов полевки-экономки и их примесей. – В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: Изд-во АН СССР (Урал. фил.), 1966, с. 189–198.

Овчинникова Н.А. Экспериментальные исследования биологических особенностей некоторых видов серых полевок и их гибридов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1970.

Овчинникова Н.А. Экспериментальное изучение биологических особенностей и репродуктивной изоляции обыкновенной и закаспийской полевок. – Докл. АН СССР, 1971, т. 200, № 3, с. 712–715.

Овчинникова Н.А. Биологические особенности и гибридизация обыкновенной и закаспийской полевок. – В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973, с. 107–115. (Тр. Ин-та экологии растений и животных; Вып. 86).

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. Грызуны. 706 с.

Огнев С.И., Гептнер В.Г. Млекопитающие Среднего Копет-Дага. – Тр. Науч.-исслед. ин-та зоологии, 1929, т. 3, вып. 1.

Орлов В.Н. Становление изолирующих механизмов у полевок рода Clethrionomys. – В кн.: Проблемы эволюции, 1968, т. 1, с. 184–194.
Орлов В.Н. О возможной гомологии кариотипов 46– и 54–хромосомных обыкновенных полевок. – В кн.: Млекопитающие: Эволюция, кариология, фаунистика. Новосибирск: Наука, 1969, с. 139–140.
Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1974. 207 с.
Орлов В.Н., Малыгин В.Н. Структурные перестройки хромосом в эволюции надвида обыкновенной полевки. – В кн.: Тез. докл. II симпоз. по структуре и функционированию хромосом. Новосибирск: Наука. Сиб. отд–ние, 1969а.
Орлов В.Н., Малыгин В.Н. Две формы 46–хромосомной обыкновенной полевки Microtus arvalis Pallas. – В кн.: Материалы ко II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Новосибирск: Наука. Сиб. отд–ние, 1969б, с. 139–140.
Основы палеонтологии: Млекопитающие. М.: Изд–во АН СССР, 1962. 421 с.
Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд–во АН ЭССР, 1965. 494 с.
Паавер К.Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус, 1976. 256 с.
Павлинин В.Н. Гибридизация белок разных географических рас в экспериментальных условиях. – В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: Наука (Урал. фил.), 1966а, с. 259–262.
Павлинин В.Н. Экспериментальное изучение генетики подвидов белки обыкновенной. – Тр. Ин–та биологии УФАН СССР, 1966б, вып. 51, с. 11–28.
Павлинин В.Н., Шварц С.С. К вопросу о границах распространения некоторых видов грызунов на Урале. – Тр. Ин–та биологии УФАН СССР, 1957, вып. 8, с. 71–73.
Пантелеев П.А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука, 1968. 253 с.
Пантелеев П.А. Правило гидробионтности применительно к размерам тела мелких млекопитающих. – В кн.: I Междунар. териол. конгр. Реф. докл. М.: ВИНИТИ, 1974, т. 2, с. 101.
Петров Б.М. Распределение по стадиям серых полевок в западной части Чаткальского хребта и экологические условия, определяющие его. – В кн.: Зоогеография суши: Тез. к III Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, 1963.
Покровский А.В. Размножение и гибридизация полевки Миддендорфа и северосибирской полевки. – В кн.: Материалы отчет. сессии Лаб. популяц. экологии позвоночных животных. Свердловск, 1971, вып. 4.
Покровский А.В., Васильева И.А., Лобанова Н.А. Сравнительное изучение полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов. – В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: Наука (Урал. фил.), 1975, с. 39–62. (Тр. Ин–та ЭРиЖ; Вып. 96).
Покровский А.В., Гилева Э.А., Ищенко В.Г., Михалев М.В. Экспериментальное исследование памирской и арчевой полевок и их гибридов. – В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973, с. 19–40. (Тр. Ин–та ЭРиЖ; Вып. 86).
Покровский А.В., Кривошеев В.Г., Гилева Э.А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевок (Microtus middendroffi Poljakov, 1881 и M. hyperboreus Vinogradov, 1933). – Экология, 1970, № 1, с. 103–105.

Поляков И.С. Систематический обзор полевок, водящихся в Сибири. – Зап. Акад. наук, 1881, т. 39, кн. 1. Прилож. 2, с. 1–92.

Портенко Л.А., Кищинский А.А., Чернявский Ф.Б. Млекопитающие Корякского нагорья: Материалы по распространению, численности, биологии и экономическому значению. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1963, с. 130.

Пястолова О.А. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-экономки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: 1967. 20 с.

Пястолова О.А. Полевка-экономка. – В кн.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск, 1971, т. 1, с. 127–149. (Тр. Ин-та ЭРиЖ; Вып. 80).

Разоренова А.П. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая. – Бюл. МОИП, Отд. биол., 1933, т. 42, вып. 1, с. 78–80.

Разоренова А.П. Некоторые данные о распространении млекопитающих на Алтае. – Сб. Зоол. музея МГУ, 1939, т. 5, с. 7–8.

Рековец Л.И. Грызуны деснянского позднего палеолита, их значение для стратиграфии и палеогеографии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии АН УССР, 1978. 25 с.

Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с.

Роббинс К.Б. Обзор систематики африканских песчанок. – В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 178–194.

Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая школа, 1967. 326 с.

Россолимо О.Л. О внутривидовой изменчивости красной полевки (Clethrionomys rutilus Pallas).– Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 3, с. 443–452.

Сарычева Т.Г., Яблоков А.В. Палеонтология и микроэволюция. – Журн. общ. биологии, 1973, т. 34, № 3, с. 348–359.

Скалон В.Н. Новые данные о фауне млекопитающих и птиц Сибири и Дальневосточного края. – Изв. Гос. противочум. ин-та Сибири и ДВК, 1935, т. 11(2). 45 с.

Смирнов Н.Г. Динамика териофауны и изменчивость некоторых млекопитающих Среднего и Южного Урала и Зауралья в голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1976. 20 с.

Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высшая школа, 1977. 494 с.

Стефановский В.В., Малеева А.Г. Палеогеографическая обстановка ранней половины позднеплейстоценового времени на территории Южного Зауралья. – В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Урал. ун-т, 1976, сб. 5, с. 31–34.

Сюзюмова Л.М. К изучению антигенных особенностей сывороточных белков двух подвидов полевки-экономки методом реакции преципитации в агаре.– В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных, 1966, с. 73–78. (Труды Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 51).

Сюзюмова Л.М. О применении метода гомотрансплантации кожи и реакции гемагглютинации для определения внутривидовой антигенной дифференциации у млекопитающих. – В кн.: Экологические основы адаптации животных. 1967, с. 98–101. (Тр. МОИП; Т. 25).

Сюзюмова Л.М. Внутривидовые особенности реакции тканевой несовместимости у полевок. – В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск, 1973, вып. 86, с. 41–73.

Темботов А.К., Хатухов А.М., Иванов В.Г., Григорьева Г.И. Эколого-географический аспект эволюции кустарниковых полевок Кавка-

за. – В кн.: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик, 1976, вып. 3, с. 3–35.
Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд. – Вестн. ЛГУ, 1959, № 9, с. 179–182.
Тимофеев-Рессовский Н.В. О фонотипическом проявлении генотипа. – Журн. эксперим. биол. Сер. А, 1930, т. 1, с. 65–72.
Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
Тимофеев-Рессовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
Топачевский В.О. Нові види полівок з верхньопліоценових нижньоантропогенових відклад в півдня Україні да Криму. – Доповід. АН УССР. Сер. Б, 1963, № 1, с. 100–103.
Топачевский В.А. Насекомоядные и грызуны ногайской позднеплиоценовой фауны. Киев: Наук. думка, 1965. 163 с.
Топачевский В.А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев: Наук. думка, 1973. 236 с.
Тугаринов А.Н. Общий обзор фауны Якутии: Якутия, 1927. 26 с.
Тупикова Н.В., Шведов А.Н. К вопросу о систематическом положении, распространении и экологии алтайской высокогорной полевки. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1961, т. 66, вып. 6, с. 5–14.
Фетисов А.С. Материалы по систематике и географическому распространению млекопитающих Западного Забайкалья. – Изв. Гос. противочум. ин-та Сибири и ДВ, 1936, т. 3. 107 с.
Флеров К.К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири. – Изв. АН СССР, 1933, № 3, с. 446–470.
Хатухов А.М. О закономерностях географической изменчивости кустарниковых полевок Кавказа. – В кн.: Экология, методы изучения и организации охраны млекопитающих горных областей. Свердловск: Наука (Урал. фил.), 1977, с. 68–69.
Черных И.И., Малеева А.Г. Узкочерепная полевка [Microtus (Stenocranius) gregalis Pall.] из состава позднеплейстоценовой "смешанной фауны" юга Тюменской области. – Учен. зап. Урал. ун-та. Сер. биол., 1971, № 115, вып. 9, с. 15–25.
Шварц С.С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. – Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1959а, вып. 11, с. 1–132.
Шварц С.С. К экологии полевки Миддендорфа. – В кн.: Материалы по фауне Приобского Севера и ее использование. Тюмень, 1959б.
Шварц С.С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса. – В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюции. Свердловск: Наука (Урал. фил.), 1966, с. 21–32.
Шварц С.С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора). – Журн. общ. биол., 1969а, т. 29, № 1, с. 12–24.
Шварц С.С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора). – Журн. общ. биол., 1969а, т. 29, № 1, с. 12–24.
Шварц С.С. Эволюционная экология животных. – В кн.: Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969б, с. 199. (Тр. Ин-та ЭРиЖ УФАН СССР; Вып. 65).
Шварц С.С. Проблема вида и новые методы систематики. – В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск: 1973, с. 3–18. (Тр. Ин-та ЭРиЖ; Вып. 86).
Шварц С.С., Копеин К.И., Покровский А.В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей Microtus gregalis gregalis и

M. g. major и их помесей. – Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 6, с. 912–925.
Шварц С.С., Покровский А.В. О метизации двух подвидов узкочерепной полевки. – В кн.: Междунар. конф. по экспериментальной генетике: Тез. докл. М.: Изд-во ЛГУ, 1961, т. 1.
Шварц С.С., Пястолова О.А. Полевка Миддендорфа. – В кн.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1971, т. 1, с. 108–126.
Шевченко А.И. Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины. – В кн.: Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. М.: Наука, 1965, с. 7–59.
Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976, с. 1–269.
Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
Яблоков А.В., Баранов А.С. Некоторые итоги и перспективы изучения прыткой ящерицы в пределах ареала. – В кн.: Материалы заседаний межсекционной группы по проблеме "Исследования продуктивности вида в пределах ареала". Вильнюс, 1971, т. 2, с. 7–9.
Autosomal polymorphism due to pericentric inversions in the deer mouse (Peromyscus maniculatus) and some evidence of somatic segregation/S. Ohno, C. Weller, J. Poole, L. Christian, C. Stenius – Chromosoma, 1966, vol. 18, N 2, p. 177–187.
Bradshaw W.M. Species discrimination in the Peromyscus leucopus group of mice. – Tex. J. Sci., 1965, vol. 17, N 3.
Chaline J. Les Rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France. Paris, 1972, p. 1–410.
Contantinesku P. A method of elaster analysis. – Brit. J. Math. and Statist. Psychol., 1967, vol. 20, N 1, p. 93–106.
Darlington C.D., Mather K. The elements of genetics. London: Allen and Unwin, 1949.
Dawson W.D. Fertility and size inheritance in a Peromyscus species cross. – Evolution, 1965, vol. 19, N 1.
Dawson W.D. Postnatal development in Peromyscus maniculatus polionotus hybrids. 1. Developmental landmarks and litter mortality. – Ohio J. Sci., 1966, vol. 66, N 5.
Ellermann J.R. The families and genera of living rodents. – Trust. Brit. Mus., London, 1941, p. 1–690.
Ellermann J.R., Morrison-Scott T.C.S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals. London, 1951, p. 1–810.
Gustavsson I. Chromosome abnormality in cattle. – Nature, 1966, vol. 211, p. 865–866.
Gustavsson I. Cytogenetics, distribution and Phenotypic effects of a translocation in Swedish cattle. – Hereditas, 1969, vol. 63, N 1/2, p. 68–169.
Guthrie R.D. Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of Microtus Molars. – Evolution, 1965, vol. 19, N 2, p. 214–233.
Guthrie R.D. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity. – Z. Saugetierk., 1971, Bd. 36, N 1, S. 37–54.
Heller F. Eine neue altquatöre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb.). – Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Abh., 1958, Bd. 107, H. 1, S. 1–102.

Heller F. Eine Kleinsäugerfauna aus den Mitteleren Mosbacher Sanden bei Biebrich. Wiesbaden: Mainz. wiss. Arch., 1969, Bd. 8, S. 25–55.
Hinton M.A.C. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Publ., 1926, p. 1–488.
Jewell P.A., Fullagar P.J. Fertility among races of the field mouse (Apodemus sylvaticus) and their failure to form hybrids with the yellow-necked mouse (Apodemus Flavicollis). – Evolution, 1965, vol. 19, N 2, p. 175–181.
Kordos L. Microtus (Stenocranius) gregalis es felsopleisztocen fauna Gencsapatibol. – Fragm. min. et paleontol., 1977, vol. 8, p. 73–87.
Kowalski K. Variation and speciation in fossil voles. – Symp. Zool. Soc. London, 1970, N 26, p. 149–161.
Mainardi D. Immunological data on the philogenetic relationships and taxonomic position of flamingos (Phoenicopteridae). – Ibis, 1962, vol. 104, N 3, p. 426–429.
Manwell C., Kerts K. Possibilities of biochemical taxonomy of bats using hemoglobin, lactate dehydrogenase, esterases and other proteins. – Comp. Biochem. and Physiol., 1966, vol. 17, N 3, p. 741–754.
Mather K. Variation and selection of polygenic characters. – J. Genet., 1941, vol. 41, p. 159.
Matthey R. Un cas nouveau de polymorphisme chromosomique intraspecifique chez un Mammifere (Leggade minutoides Smith, Rodentia, Muridae). – Experientia, 1963a, vol. 19, N 3.
Matthey R. Polymorphisme chromosomique intraspecifique chez un Mammifere Leggada minutoides Smith (Rodentia-Muridae). – Rev. suisse zool., 1963b, vol. 70, N 1, p. 173–193.
Matthey R. Polymorphisme chromosomique intraspecifique et intraindividuel chez Acomys minous Bate (Mammalia – Rodentia – Muridae). Etude cytologique des hybrides Acomys minous × Acomys cahirimus. Le mechanisme des fusions centriques. – Chromosoma, 1963c, Bd. 14, N 5, S. 468–497.
Matthey R. La formule chromosomique et la position systematique de Pitymys tatricus Kratochvil (Rodentia-Microtinae). – Z. Säugetierk., 1964, Bd. 29, H. 4, S. 235–242.
Matthey R. Cytogenetique et taxonomie des rats appartenant au sous-genre Mastomys Thomas (Rodentia – Muridae). – Mammalia, 1966, vol. 30, N 1, p. 105–119.
Matthey R., Zimmermann K. Le position systematique de Microtus middendorffi Poljakov. – Rev. suisse zool., 1961, vol. 68, fasc., N 3, p. 63–72.
McFee A.P., Banner M.W., Rary J.M. Variation in chromosome number among European wild pigs. – Cytogenetics, 1966, vol. 5, N 1/2, p. 75–81.
Meyer M., Jordan M., Walknowska J. A karyosystematic study of some Microtus species. – Folia biol. (PRL), 1967, vol. 15, N 3, p. 251–264.
Miller D.S. Description of new genus and species of microtinae rodents from Siberia. – Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 1898.
Nadler C.F. Chromosome studies in certain subgenera of Spermophilus. – Proc. Soc. Biol. Med., 1962, vol. 110, N 3, p. 71–84.
Nadler C.F. Chromosomes and evolution of the ground squirrels, Spermophilus richardsonii. – Chromosoma, 1964, vol. 15, N 3, p. 289–299.
Oppenheimer J.R. Molar cuep pattern variations and their interrelationships in the meadow vole, Microtus pensilvanicus (Ord.). – Amer. Midl. Natur., 1965, vol. 74, N 1, p. 39–49.
Rörig G., Börner C. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer rezenter Mäuse. – Arb. Kais. biol. Inst. Hand. und Forstwirtsch., 1905, Bd. 5, H. 2, S. 37–89.
Selander R.K., Hung W.G., Yang S.Y. Protein polymorphism and genic heterozygoity in two european subspecies of the house mouse. – Evolution, 1969, vol. 23, N 3, p. 379–390.

Semeonoff R., Robertson F.W. A biochemical and ecological study of plasma esterase polymorphism in natural populations of the field vole, Microtus agrestis L. – Biochem. Genet., 1968, N 2, p. 205–227.
Sibley C.H. The electrophoretic patterns of avish egg-white proteins as taxonomic characters. – Ibis, 1960, vol. 102, N 2, p. 215–284.
Simpson G.G. The principles of classification and classification of mammals.– Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1945, vol. 85, p. 350.
Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical taxonomy. – 1962, vol. 193, N 4818, p. 855–860.
Sparkes R.S., Arakaki D.T. Intersubspecific and intersubspecific chromosomal polymorphism in Peromyscus maniculatus (deer mouse). – Cytogenetics, 1966, vol. 5, N 6.
Stein G. Beitrage zur Kenntnis einiger mitteleuropäcker Säger. – Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1931, Bd. 17, N 2.
Stein G. Über den Selektionswart der sinpol Jahnform der Feldmaus Microtus arvalis (Pallas). – Zool. Jahrb. Syst., 1958, Bd. 86, N 1/2, S. 27–34.
Steven D.M. Recent evolution in the genus Clehtrionomys. – Symp. Soc. Exp. Biol., 1953, N 7. Evolution, p: 310–319.
Sumner F.B. Genetic and distributional studies of three subspecies of Peromyscus. – J. Genet., 1930, vol. 23, N 2.
Sutcliffe A.J., Kowalski K. Pleistocene rodents of the British Isles. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geology, 1976, vol. 27, N 2. London, p. 31–147.
Thomas O. Two new Asiatic Voles. – Ann. Mag. Natur. Hist., Ser. 8, 1912, vol. 9.
Timofeeff-Ressovsky N.W. [Тимофеев-Рессовский Н.В.]. Über die Vitalitat einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei Drosophila funebris und ihre Abhangigkeit. – Abstammungs- und Vererbungslehre, 1934, Bd. 66, N 3/4, S. 319–344.
Zeida J. The influence of age on the formation of the third upper molar in the bank vole, Clehtrionomys glareolus (Schreber, 1780) (Mamm., Rodentia). – Zool. listy, 1960, vol. 9 (23), N 2, p. 159–166.
Zimmermann K. Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmaus. – Arch. Naturgesch. N.F., 1935, 4, vol. 8.
Zimmermann K. Die simplex-Jahnform der Feldmaus Microtus arvalis (Pallas.)– Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, 1953, S. 492–498.
Zimmermann K. Zur Evolution der Molarenstructur der Erdmaus, Microtus agrestis (L.). – Zool. Jahrb., Syst., 1956, Bd. 84, S. 269–274.
Zimmermann K. Selektionswart der simplex-Jahnform bei der Feldmaus (Eine Engegnung). – Zool. Jahrb. Syst., 1958, Bd. 86, S. 35–40.
Zimmermann K. Über eine Krezung von Unterarten der Feldmaus Microtus arvalis. – Zool. Jahrb. Syst., 1959, Bd. 87, S. 1–12.
Zimmermann K. Art-Hybriden bei Rotelmausen. – Z. Saugetierk., 1965, Bd. 30, N 5, S. 315–319.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

Часть I
МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ФОРМ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ ДИВЕРГЕНЦИИ . . 7

Глава 1
Изменчивость рисунка жевательной поверхности коренных зубов природных и виварных популяций полевки-экономки 9

Глава 2
Морфотипическая изменчивость зубов илийской и обыкновенной полевок и их гибридов 23

Глава 3
Сравнительное изучение изменчивости коренных зубов северосибирской полевки, полевки Миддендорфа и их гибридов 30

Глава 4
Анализ изменчивости краниометрических показателей и рисунка жевательной поверхности коренных зубов при гибридизации ряда форм памирских и арчевых полевок 38

Глава 5
Изменчивость краниологических признаков полевок группы Alticola macrotis Radde 57

Часть II
ИЗУЧЕНИЕ МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЗУБОВ ПОЛЕВОК ПРИ СРАВНИТЕЛЬНОМ ИССЛЕДОВАНИИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО И СОВРЕМЕННОГО МАТЕРИАЛА 71

Глава 6
Замечания об изменчивости полевок во времени . . . . . -

Глава 7
Выбор и оценка признаков, выделение морфотипов 77

Глава 8
Классификация морфотипов 98

Глава 9
Сравнительный анализ выборок по классам частоты морфотипов . . . 111

Глава 10
Схема филетической эволюции на примере пеструшек рода Lagurus по данным изменения во времени морфотипов M_1 119

ЛИТЕРАТУРА 126

Владимир Николаевич Большаков,
Ирина Антоновна Васильева,
Анна Георгиевна Малеева

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗУБОВ ПОЛЕВОК

Утверждено к печати
Институтом экологии растений и животных
Уральского научного центра АН СССР

Редактор издательства *В.Х. Марусич*

Художник *С.Б. Генкина*

Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*

Технический редактор *Н.А. Посканная*

ИБ № 17409

Подписано к печати 23.06.80. Т-07391
Формат 60 x 90 1/16. Бумага офсетная № 1
Печать офсетная. Усл.печ.л. 8,8. Уч.-изд.л. 10,0
Тираж 750 экз. Тип. зак. 1376
Цена 1р. 50к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12