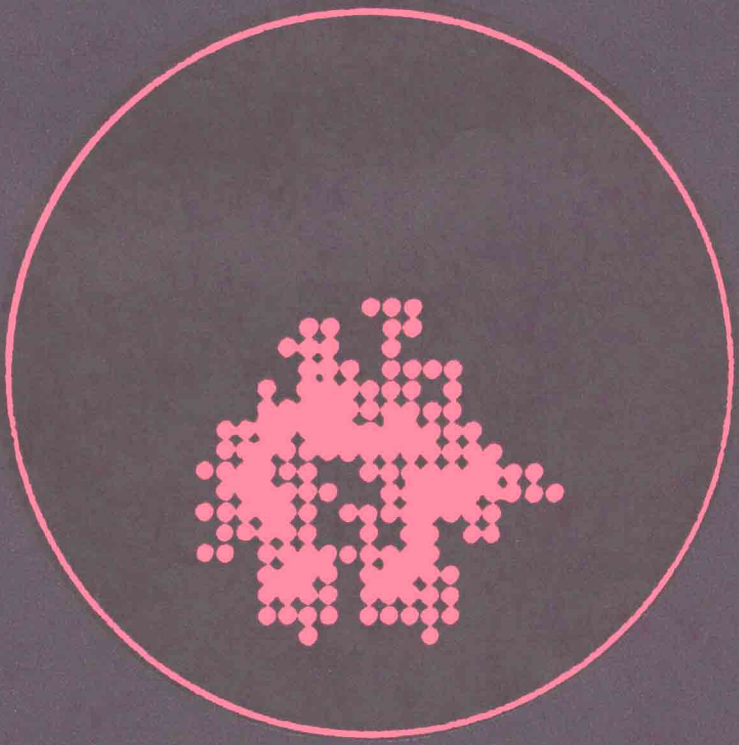
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 122 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1979

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

УДК 591.5+575.22

Популяционная экология и изменчивость животных. Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обсуждаются проблемы популяционной изменчивости животных как в пространственном, так и во временном аспектах, освещаются новые данные по экологии некоторых видов животных. Основное внимание уделено изучению изменчивости морфологических, морфофизиологических, кариологических и экологических признаков животных, особенностям приспособления мелких млекопитающих к горным условиям, структуре и динамике популяций в различных регионах.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, экологов и студентов биологических факультетов.

Ответственные редакторы
Л. Н. Добринский, Э. А. Гилева

© УНЦ АН СССР, 1979. $П\frac{21008-912}{055(02)7}21-1979$

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ 1979

Н. Г. СМИРНОВ, А. Г. ВАСИЛЬЕВ

ОПЫТ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПИСАНИЯ РИСУНКА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ M_1 ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (*ARVICOLA TERRESTRIS* L.) ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изучение формы жевательной поверхности коренных зубов полевок (*Microtinae*) является традиционным при рассмотрении морфологии этой группы. Во многих случаях проявление этого признака служит морфологическим критерием видовых диагнозов. Для ископаемых полевок форма и размер моляров часто бывают единственным видовым диагностическим признаком. Признаки, характеризующие строение коренных зубов, в частности, форма жевательной поверхности, используются для классификации и выяснения родственных отношений полевок (Громов, 1972). Все это объясняет большой интерес зоологов к изучению рассматриваемых структур.

Работами многих авторов отмечалось наличие индивидуальной изменчивости формы жевательной поверхности коренных зубов и особенно M_1 и M^3. Это и послужило основой для изучения закономерностей групповой изменчивости. На разных видах полевок установлено наличие изменчивости по форме жевательной поверхности зубов как во времени, так и в пространстве (Zejda, 1960; Малеева, 1971; Малеева, Попова, 1975, и др.).

Перед нами стояла аналогичная задача, но для ее решения необходимо было выбрать критерии сравнения формы жевательной поверхности зубов.

Обычно сравнение рисунков жевательной поверхности зубов полевок в разных выборках ведется путем сведения всего многообразия рисунков к нескольким морфологическим типам. Для полевок рода *Microtus* показано (Ангерманн, 1973), что типичные варианты строения M_1 и M^3 (forma simplex, f. variabilis, f. maskii и др.) являются общими и гомологичными. Некоторые авторы проводят более дробное деление морфотипов зубов (Еремина, 1974; Малеева, Попова, 1975, и др.). Однако, как следует из описания десяти морфотипов M_1 водяной полевки, проведенного А. Г. Малеевой и В. Н. Поповой (1975), различия в их строении имеют скорее количественный, чем

качественный характер и, по-видимому, не сопоставимы с четкими качественными различиями между морфологическими типами, выделенными на основе критериев Р. Ангерманн (1973).

В связи с этим мы попытались исследовать пространственную и вековую изменчивость рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки с помощью количественных характеристик.

Работа выполнена на основе 432 рисунков M_1 водяной полевки. Поскольку рисунок зуба на жевательной поверхности и у основания практически одинаков, можно говорить об отсутствии возрастной изменчивости по этому признаку. Это дало возможность рассматривать выборку, не разделяя ее на возрастные группы. Из анализа исключались лишь единичные зубы самых молодых зверьков, которые легко отличить по сильному усложнению поверхности эмалевого слоя, а также по более широким входящим углам и узким выходящим (Огнев, 1950).

В форме жевательной поверхности M_1, взятых от одной особи, но из разных нижнечелюстных ветвей, иногда наблюдалась слабо выраженная асимметрия. Мы сочли возможным пренебречь этим явлением из-за незначительности асимметрии и исчезновении ее при операциях с выборками даже среднего объема и рассматривать зубы из правых и левых нижнечелюстных ветвей совместно.

Основная масса материала представляет собой субфоссильные остатки нижнечелюстных ветвей водяных полевок, которые были найдены вместе с костями других животных в голоценовых отложениях известняковых гротов Среднего и Южного Урала. Каждая из точек сбора остеологического материала далее условно будет именоваться популяцией по названию реки, на которой расположен соответствующий грот. Эти гроты длительное время служили убежищами для хищников. Нижнечелюстные ветви были распределены по группам сохранности в зависимости от степени фоссилизации и стратиграфического положения. Группы I, II, III соответственно отражают относительный ранний, средний и поздний геологический возраст. Временной интервал между отложениями материала I—III групп сохранности ориентировочно составляет 2 тыс. лет. Кости III группы сохранности, лежавшие в верхних горизонтах отложений, накопились в 19—20 в.в. н.э. Критерии разделения материала на группы сохранности и обоснование датировки приведены в работе Н. Г. Смирнова и Б. В. Попова (см. статью в наст. сборнике). Рецентный материал из Курганской области (Курганской популяции) был взят из музея Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Контур жевательной поверхности всех зубов зарисовывался при постоянном увеличении (3,5×4,0) с помощью рисовального аппарата РА-6, установленного на микроскопе. Вся дальнейшая работа с материалом проводилась по рисункам. Первоначально было установлено, что во всех случаях варьирует только

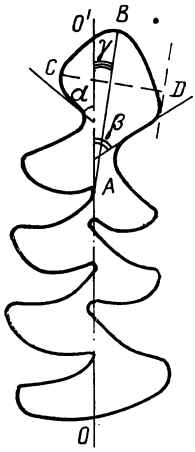


Рис. 1. Схема измерений параконида M_1 водяной полевки.

OO' — основная ось, AB — длинная ось параконида; CД — наибольшая ширина петли, α — внутренний угол; β — внешний угол; γ — угол наклона длинной оси параконида.

форма передней непарной петли параконида, тогда как остальные элементы относительно постоянны. Это позволило провести основную ось зуба, служащую началом отсчета при измерении углов. Ось проводилась через наиболее вдающиеся точки наружного контура 1 и 3 входящих углов внутренней стороны зуба (рис. 1). Рисунки зубов выполнялись примерно в одном масштабе, но в каждом конкретном случае масштаб мог несколько отличаться, поэтому при количественном описании форма передней непарной петли характеризовалась относительными и угловыми величинами.

Большую роль при описании формы передней непарной петли параконида играет выраженность внешнего и внутреннего выступающих зубцов, вытянутость и асимметричность петли относительно ее длинной оси.

Количественные показатели, использованные для описания формы петли, следующие.

1. Внешний угол — угол нависания внешнего выступающего зубца передней непарной петли относительно основной оси.

2. Внутренний угол — угол нависания внутреннего выступающего зубца передней непарной петли основной оси.

Угол, характеризующий степень нависания зубца, образован касательной, проведенной к контуру нижнего края зубца в области перехода шейки петли в зубец и основной осью.

3. Наибольшая длина передней непарной петли (длинная ось передней непарной петли) — длина прямой, проведенной от наиболее вдающейся точки 3 входящего угла внутренней стороны зуба до наиболее выступающей точки верхнего края петли.

4. Наибольшая ширина передней непарной петли вычисляется, как сумма длин перпендикуляров, восстановленных к длинной оси передней непарной петли от наиболее выступающих внешних и внутренних ее краев (см. рис. 1).

5. Угол наклона параконида — угол наклона длинной оси передней непарной петли относительно основной оси. Угол показывает отклонение передней непарной петли от основной оси.

6. Индекс вытянутости передней непарной петли — отношение наибольшей длины к наибольшей ширине петли.

7. Индекс асимметричности передней непарной петли — от-

ношение длин перпендикуляров, составляющих наибольшую ширину петли.

Введение этих количественных показателей позволяет освободиться от субъективности при оценке степени тех или иных элементов строения параконида M_1. Далее необходимо объединить эти элементы для того, чтобы можно было описывать каждый экземпляр зуба, а затем классифицировать рисунки не по отдельным элементам, а по всей их совокупности. Для этой цели был использован простейший прием.

Учитывая всю совокупность имевшихся в нашем распоряжении данных, вариация каждого из пяти признаков разбивалась на три условных класса, каждый из которых обозначался цифрой 1, 2 или 3 в зависимости от величины соответствующего угла или отношения.

Для каждого из 411 зубов были составлены такие сочетания для поиска наиболее часто встречающихся:

Класс	Внешний угол	Внутренний угол	Индекс вытянутости	Индекс асимметричности	Угол наклона параконида
I	30—60	0—30	1,2—1,45	0,8—1,25	0—7
II	61—90	31—60	1,46—1,75	1,26—1,7	8—14
III	<90	<60	<1,75	<1,7	<14

С помощью таких классов для каждого зуба составлялись сочетания, например — 31231, где на первом месте стоит класс выраженности внешнего угла; на втором — внутреннего угла; на третьем — класс величины индекса вытянутости передней непарной петли; на четвертом — класс величины индекса асимметричности; на пятом — класс, обозначающий степень выраженности угла наклона параконида.

Теоретически можно было ожидать 243 варианта сочетаний ($3^5=243$), однако встречено было 115. Наиболее часто (7,1%) встречалось сочетание 22222. Это и не удивительно, так как анализ распределений по каждому из признаков показал, что все они являются одновершинными с максимумом частот вариационного ряда в области значений, которые отнесены к классу II. Часто (5,8%) встречалось и сочетание 22212; 16 вариантов сочетаний встречались от шести до 16 раз, а остальные 97 вариантов — от одного до пяти раз, причем 40 из них были единичными.

Таким образом, варианты, все более уклоняющиеся от сочетания с максимальным количеством средних классов, встречаются с уменьшающимися частотами. Другими словами, все обнаруженное разнообразие строения параконида M_1 можно представить в виде отклонения от какого-то единого типа, наиболее представленного в варианте сочетания 22222.

Еще одной хорошей иллюстрацией единого типа строения M_1 у водяной полевки служит вариационный ряд, построенный

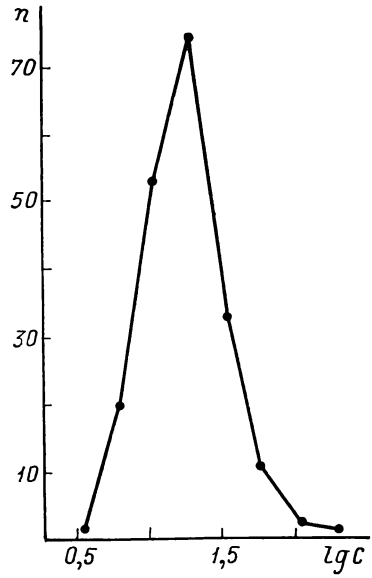


Рис. 2. Распределение величин индексов высшего порядка (*C*).

по «суммарному показателю», отображающему рисунок передней непарной петли параконида в целом. Показатель складывается из произведения пяти индексов, характеризующих по отдельности форму непарной петли. На результаты полученного произведения влияет каждый составляющий его индекс — сомножитель, поэтому достигается в той или иной мере индивидуальное описание каждого конкретного рисунка. Произведение представляет собой индекс высшего порядка (Хавесон, 1974), позволяющий достаточно хорошо сепарировать каждый рисунок, отражая его индивидуальность. Для удобства сравнения все полученные произведения были взяты в логарифмическом масштабе. Полученный вариационный ряд (рис. 2) представил собой одновершинную кривую с хорошо выраженным положительным эксцессом. Отсутствие нескольких вершин кривой вариационного ряда, ясное преобладание средних по значению показателей, безусловно, свидетельствуют о едином типе строения M_1 у водяной полевки. При этом нельзя не отметить значительную изменчивость рисунка M_1 в пределах этого единого типа строения. На единство типа строения M_1 у водяной полевки косвенно указывает и тот факт, что все встреченные варианты рисунков жевательной поверхности достаточно описывались одними и теми же количественными характеристиками, что при качественном разнообразии рисунка было бы неосуществимо.

Во всем диапазоне варьирования как отдельных составляющих рисунка жевательной поверхности M_1, так и их сочетаний не наблюдается дискретности, т. е. выделение морфотипов M_1 у водяной полевки, на наш взгляд, искусственно. Поэтому, вероятно, вести анализ формы M_1 водяной полевки можно двумя путями.

Возможно сознательно идти на выделение искусственных морфотипов, если выборка достаточно велика, но при этом четко характеризовать принципы их выделения. Основным требованием к методике выделения морфотипов следует считать

Изменчивость признаков параконида M_1 водяной полевки

Группа сохранности	n	Внешний угол		Внутренний угол		Индекс вытянутости		Индекс асимметричности		Угол наклона параконида	
		$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %
Бельская популяция											
I	47	68,2±3,06	31,0	36,8±3,32	62,5	1,54±0,02	8,1	1,34±0,04	20,8	10,7±0,44	28,4
II	34	73,7±3,88	30,7	35,9±4,04	65,8	1,56±0,02	8,7	1,31±0,05	20,7	11,7±0,72	35,9
III	59	72,7±2,44	25,7	35,5±2,36	51,2	1,57±0,02	9,6	1,29±0,03	19,3	12,2±0,47	30,0
Багарякская популяция											
I	62	78,6±2,89	29,4	35,1±2,06	46,9	1,57±0,02	9,5	1,35±0,04	21,4	11,7±0,42	28,3
II	85	73,4±2,29	28,9	37,3±1,72	42,7	1,52±0,01	8,1	1,43±0,04	22,1	11,5±0,40	31,8
III	51	75,3±2,78	26,4	35,3±2,02	40,9	1,47±0,02	8,0	1,36±0,05	26,7	10,3±0,62	42,8
Уфимская популяция											
III	55	76,5±3,01	29,5	35,2±2,84	60,3	1,63±0,02	9,7	1,32±0,04	23,8	13,5±0,54	29,2
Курганская популяция											
III	39	73,9±2,19	18,7	36,7±3,29	56,8	1,54±0,01	9,3	1,46±0,06	24,6	11,1±0,69	38,7

повторяемость классификации вариантов строения разными исследователями, а употребление терминов «достаточно выражен», «несколько вытянут» и других сильно затрудняет воспроизводимость результатов разделения.

Сложен вопрос и о степени дробности выделения морфотипов. При выделении большого числа морфотипов (в разработанном нами случае каждый вариант сочетаний по сути дела — морфотип) для сопоставления частот встречаемости разных вариантов необходимы выборки очень большого объема. Выделение небольшого числа морфотипов неизбежно огрубляет результаты.

Более продуктивным может оказаться другой путь — изучение рисунка жевательной поверхности и его изменчивости на основе количественных характеристик, причем этот путь дает возможность количественного сравнения выборок по отдельным составляющим рисунок зуба элементам. Сравнение можно вести и на основе применения методов многомерной статистики.

Важно было установить, существует ли между показателями, выбранными для характеристики рисунка жевательной поверхности M_1, какая-либо связь, если она имеется, и оценить жесткость таких связей.

Расчет коэффициентов корреляции показал ничтожно малую связь между всеми признаками при их попарном сравнении. Как правило, величина всех полученных коэффициентов корреляции не превышала 0,3. Это свидетельствует об отсутствии тесных зависимостей между сравниваемыми показателями и позволяет считать, что передняя непарная петля не представляет собой жестко связанную систему. Это, в свою очередь, позволило проанализировать признаки по отдельности как относительно независимые характеристики.

Наиболее интересно провести сравнение выраженности внешнего и внутреннего углов передней и непарной петли (см. таблицу).

Во всех изученных нами выборках величина внешнего угла в среднем почти в два раза больше внутреннего, однако его индивидуальная изменчивость, как правило, вдвое меньше изменчивости внутреннего угла. Показательно, что при значительной индивидуальной изменчивости рассматриваемых признаков их средние значения достаточно консервативны и на описываемых временных отрезках в пределах каждой популяции не изменяются. В относительно раннее геологическое время Багарякская и Бельская популяции достоверно отличались по величине внешнего угла ($t=2{,}48$), однако со временем это различие исчезает. Как видно из таблицы, и в Багарякской, и в Бельской популяциях наблюдается тенденция к уменьшению коэффициентов вариации обоих углов во времени при сохранении средних значений (особенно по величине внутреннего угла) относительно постоянными. Важно подчеркнуть, что различия

коэффициентов вариации разных временных отрезков статистически не достоверны.

Изменчивость внешнего угла в разных популяциях практически одинакова, чего нельзя сказать о варьировании внутреннего угла. Багарякская и Бельская популяции имеют устойчивую во времени разницу в величине коэффициентов вариации внутреннего угла. Межпопуляционные различия в варьировании внутреннего угла проявляются и между геологически поздними временными срезами Бельской и Уфимской популяций ($t=2{,}78$). Таким образом, в пределах каждой популяции величина изменчивости внутреннего угла во времени относительно постоянна. Это выделяет каждую синхронную популяцию, а межпопуляционные различия по величине изменчивости внутреннего угла оказываются достаточно устойчивыми во времени.

Важной характеристикой формы передней непарной петли M_1 является величина угла наклона параконида. При сравнении средних значений этого признака видно, что в Бельской популяции его величина достоверно увеличивается во времени, хотя изменчивость сохраняется относительно постоянной; напротив, в Багарякской популяции эти значения практически одинаковы, но изменчивость со временем сильно возрастает. В рассматриваемых синхронных популяциях, по-видимому, наблюдается разнонаправленное во времени изменение величины угла наклона параконида. У полевок Багарякской популяции угол наклона параконида M_1 проявляет тенденцию к уменьшению, тогда как у зверьков Бельской популяции он достоверно возрастает. Такое разнонаправленное изменение морфологического признака во времени в разных популяциях приводит к тому, что сходство, имевшееся по этому показателю у наиболее древних полевок, к настоящему времени исчезает и заменяется четкими межпопуляционными различиями и по величине средних значений ($t=2{,}51$) и по величине коэффициентов вариации ($t=2{,}53$). Та же картина наблюдается и при сравнении синхронных популяций по средним значениям индекса вытянутости передней непарной петли. Отсутствие межпопуляционных различий у наиболее древних полевок из-за разной направленности изменения этого признака во времени заменяется хорошо выраженными различиями у современных полевок. Нужно отметить, что и при сравнении вариантов индекса вытянутости в синхронных популяциях заметны противоположные во времени тенденции. Если в Бельской популяции изменчивость индекса вытянутости возрастает со временем, то в Багарякской — уменьшается. Однако эти тенденции не достигают уровня статистической значимости различий. Такого же рода противоположные тенденции можно отметить в этих популяциях и по изменчивости индекса асимметрии, но в этом случае в Бельской популяции он уменьшается, а в Багарякской — растет. Интересно, что противоположные тенденции варьирования индекса асимметрии

в этих популяциях выражены сильнее, чем индекса вытянутости, и приводят они к статистическим различиям по величине коэффициентов вариации у наиболее близких к современности полевок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение формы жевательной поверхности субфоссильных и рецентных зубов M_1 водяной полевки показало, что эта структура подвержена значительной индивидуальной и популяционной изменчивости. Изменяется главным образом форма передней непарной петли. Для более строгого ее описания были изучены метрические признаки: индекс вытянутости передней непарной петли, индекс асимметричности передней непарной петли, угол наклона параконида, степень выраженности внешнего и внутреннего зубцов передней непарной петли. Каждый из этих признаков образует непрерывный ряд варьирования без заметной многовершинности. Разделение вариационных рядов на три класса по степени выраженности признаков и описание каждого отдельного зуба с помощью классовых сочетаний показало отсутствие нескольких устойчивых дискретных сочетаний. Почти во всех выборках незначительно преобладает сочетание средних классовых величин, т. е. 22222.

Таким образом, отсутствие полимодальности вариацонных рядов по каждому признаку сопровождается отсутствием каких-либо устойчивых дискретных классовых сочетаний этих признаков. Следовательно, обнаруженная изменчивость представляет собой отклонения в пределах единого типа строения зуба. Наличие только одного типа строения M_1, на наш взгляд, хорошо отражает и одновершинное распределение с ярко выраженным положительным эксцессом, построенное на основе вычисления индексов высшего порядка. Независимый характер варьирования всех изученных признаков полностью согласуется с отсутствием корреляции между ними.

Анализ изменения каждого признака во времени позволил выявить направленные тенденции для Багарякской и Бельской популяций. Эти тенденции в разных популяциях часто бывают разнонаправленными.

По некоторым признакам размах изменчивости во времени (вековая изменчивость по К. Л. Пааверу, 1965) внутри каждой популяции превосходит размах межпопуляционной (географической) изменчивости. Нам кажется, что при охвате большего временного интервала можно ожидать смены направлений этих тенденций, так как изучаемые признаки не могут длительное время однонаправленно увеличиваться или уменьшаться с такой высокой скоростью (скорость изменения признаков во времени колеблется от единиц до нескольких десятков дарвинов). Вероятно мы имеем дело с колебательными процессами, период

которых захватывает несколько тысячелетий. Подобные явления были уже установлены на других видах животных (Kurtén, 1960; Паавер, 1965).

Отсюда становится ясным, что исследование межпопуляционной изменчивости по изученным признакам не может привести к установлению каких-либо устойчивых географических закономерностей, так как в любой данный момент популяции могут находиться в разных фазах вековых колебаний.

Изучение закономерностей изменения коэффициентов вариации выявляет сложную картину. При изменении средних значений признака могут наблюдаться тенденции как увеличения, так и уменьшения коэффициентов вариации. При сохранении средних значений, например размеров внутреннего угла постоянными, коэффициенты вариации относительно постоянны во времени в каждой популяции, а межпопуляционные различия по величине изменчивости этого признака оказываются устойчивыми во времени, своеобразно маркируя каждую синхронную популяцию.

ЛИТЕРАТУРА

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae).— Проблемы эволюции, т. 3. Новосибирск, «Наука», 1973, с. 104—118.

Громов И. М. Надвидовые систематические категории в подсемействе полевок (Microtinae) и их вероятные родственные связи.— Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М., Изд-во МГУ, 1972, с. 8—33.

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

Малеева А. Г. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области.— Уч. зап. Урал. гос. ун-та, сер. биол., вып. 9, № 115. Свердловск, 1971, с. 25—35.

Малеева А. Г., Попова В. Н. Позднеплейстоценовая водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.) из состава «смешанных фаун» Среднего и Южного Зауралья.— Фауна Урала и Европейского Севера, вып. 3. Свердловск, 1975, с. 80—102.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны, т. 7. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950, с. 1—706.

Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене.— Тарту, Изд-во АН Эст. ССР, 1965, с. 1—494.

Хавесон Я. И. Морфологические индексы высшего порядка и задача разделения форм с трансгрессирующими характеристиками на примере краниометрии двугорбых верблюдов (*Camelus bactrianus* L.).— Териология, т. 2. Новосибирск, 1974, с. 18—41 (СО АН СССР).

Kurtén B. Chronology and faunal evolution of the erlier European glaciations.— Soc. Sci. Fennica, Commentationes biol., 1960, vol. 21, N 25, p. 3—62.

Zejda J. The influens of age on formation on third upper molar in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780; Mammalia, Rodentia).— Zool. listy, 1960, vol. 9 (23), N 2, p. 159—166.