

ISSN 0044-4596

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ЖУРНАЛ  
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ**

**ТОМ XL**

**№ 6**



**ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»**

**1979**

УДК 575.22 : 599.323.4

## О СООТНОШЕНИИ ХРОМОСОМНОЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

(НА ПРИМЕРЕ КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА)

Н. М. ПРУШИНСКАЯ, В. Н. БОЛЬШАКОВ, И. Е. БЕНЕНСОН,  
Э. А. ГИЛЕВА

*Институт экологии растений и животных, Уральский научный центр АН СССР,  
Свердловск*

Описана изменчивость размеров и пропорций черепа у двух подвидов копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus*: *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes*, хромосомные наборы которых различаются одной Робертсоновской перестройкой и средним числом В-хромосом. Ранее было показано, что у копытного лемминга помимо самок с обычными гоносомами (XX) имеются многочисленные фертильные самки с одной X-хромосомой (XO). С помощью трехфакторного дисперсионного анализа оценивалось влияние подвидовой принадлежности, пола с учетом хромосомной конституции и сезона рождения животных на изменчивость девяти краниологических признаков. По большинству параметров (кондилобазальная длина, показатели ширины и высоты черепа) различия между подвидами не превышают внутривидовую изменчивость. Только в случае межглазничного промежутка подвиды различаются достаточно четко, в то время как внутривидовая изменчивость незначительна. Анализ взаимодействий между факторами выявил дифференциальную реакцию морфологии черепа на сезон у изученных подвидов, а также у самцов и самок XX и XO. Черепа самок XO оказались крупнее, чем у самок с обычной хромосомной конституцией. Предполагается, что у копытного лемминга дифференциация хромосомных наборов и дивергенция морфологических признаков в ходе микроэволюционного процесса происходят в значительной степени независимо.

Изменчивость живых организмов находится в центре внимания современной биологии. Глубокое изучение любой биологической характеристики возможно только с учетом ее изменчивости как индивидуальной, так и групповой. Такой подход оказался особенно плодотворным в эволюционных и популяционных исследованиях. Большинство работ микроэволюционного направления сводится к изучению изменчивости животных и растений в пространстве и во времени; однако, как правило, в них рассматривается изменчивость лишь одного признака или группы признаков, тесно связанных друг с другом. Между тем ясно, что в эволюционном процессе организмы выступают как целостные системы, и необходимы интегральные оценки изменчивости всех их структурных и функциональных характеристик. В последние годы предварительные оценки такого рода были получены как на микро-, так и на макроэволюционном материале (King, Wilson, 1975; Bush et al., 1977), но их результаты пока не поддаются однозначной трактовке. В частности, далеко от разрешения вопрос о сопряженности эволюционных изменений хромосомных наборов, с одной стороны, и морфологических признаков — с другой (Wilson et al., 1974; Гилева с соавт., 1978). Наиболее детальному изучению у млекопитающих обычно подвергаются краниологические признаки, так как они более стабильны на поздних этапах онтогенеза. В настоящей работе мы рассматриваем некоторые закономерности изменчивости краниологических показателей у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. (1779). Этот вид характеризуется широкой

географической и внутривидовой хромосомной изменчивостью, что дает возможность сопоставить особенности микроэволюционных процессов на морфологическом и цитогенетическом уровнях.

В течение долгого времени *D. torquatus* рассматривался как политипический вид с почти циркумполярным ареалом, насчитывающий 4—5 подвидов в Палеарктике (Огнев, 1948; Чернявский, 1972) и 6—12 в Северной Америке (Rausch, 1953; Hall, Kelson, 1959; Rausch R., Rausch V., 1972). Изучение хромосомных наборов и гибридологические эксперименты последних лет заставляют выделить по меньшей мере один новый вид среди копытных леммингов Старого Света (обитающий на о. Врангеля) и присвоить видовой статус не менее чем пяти американским формам (Козловский, 1974; Rausch R., Rausch V., 1972). На основании цитотаксономических данных можно предполагать, что копытные лемминги, обитающие на Евразийском материке, принадлежат к одному виду. От Урала до Чукотки обнаружены три хромосомные формы ( $2n$  от 45—51 до 57—61), различающиеся одной-двумя робертсоновскими перестройками и количеством В-хромосом (Гилева, 1973, 1975; Козловский, 1974). Такие различия в кариотипах обычно не понижают фертильность гибридов, что и было показано в экспериментах по скрещиванию *D. t. torquatus* с Полярного Урала и *D. t. chionopaes* из Якутии (Покровский, Гилева, 1976). Однако состав рода *Dicrostonyx* и внутривидовая систематика *D. torquatus* все еще во многом неясны, и в этой связи изучение краниологической изменчивости у копытных леммингов весьма интересно.

Популяционная структура *D. torquatus* имеет ряд особенностей, связанных с необычным генно-хромосомным механизмом определения пола у этого вида (Гилева, 1975, 1978). Кроме самок, имеющих две X-хромосомы (самки XX), у *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* обнаружено много (около 40% в наших лабораторных колониях) фертильных самок, несущих только одну X-хромосому (самки XO). У самцов Y-хромосома отсутствует, и их хромосомная конституция также может быть обозначена как XO. В потомстве самок XO и части самок XX наблюдается избыток дочерей (67—75%), что объясняет значительный сдвиг соотношения полов в пользу самок в природных популяциях копытного лемминга (Дунаева, 1948; Чернявский, 1978). Есть основания полагать, что сходная система определения пола существует и у североамериканских представителей рода *Dicrostonyx* (Rausch R., Rausch V., 1972). Одним из подходов к изучению адаптивного значения этой уникальной системы является сравнение морфологических и физиологических особенностей самок XX и XO, различающихся по хромосомным наборам.

В настоящем сообщении кратко изложены результаты изучения размеров и пропорций черепа у самцов и самок XX и XO из лабораторных колоний *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* с учетом сезона рождения животных.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были исследованы черепа 678 *D. t. torquatus* и 529 *D. t. chionopaes* из лабораторных колоний, содержащихся в виварии Института экологии растений и животных в 1972—1976 гг. 13 основателей колоний *D. t. torquatus* были отловлены в восточных предгорьях Полярного Урала; колония *D. t. chionopaes* была получена от шести животных с побережья губы Буор-Хая (море Лаптевых). Все животные содержались в стандартных условиях и были забиты в трехмесячном возрасте. Измерения черепов проводились по общепринятой методике (Бобринский с соавт., 1965). Изучено девять краниологических признаков: кондилобазальная длина, длина лицевой и мозговой части черепа, длина верхней диастемы, длина верхнего ряда зубов, скуловая ширина, ширина мозговой капсулы в области барабанных камер, ширина межглазничного промежутка и наи-

Минимальное число наблюдений в группах животных, использованных для дисперсионного анализа

Подвид	Пол с учетом хромосомной конституции	Сезон рождения			
		весна	лето	осень	зима
<i>D. t. torquatus</i>	Самцы	51	55	73	61
	Самки ХО	29	36	27	43
	Самки ХХ	68	64	65	74
<i>D. t. chionopaes</i>	Самцы	61	14	29	46
	Самки ХО	68	24	37	37
	Самки ХХ	78	36	34	55

большая высота черепа. Индексы вычислялись как отношение абсолютного значения признака к кондилобазальной длине. Хромосомные препараты приготавливались из костного мозга по общепринятой методике.

С помощью трехфакторного дисперсионного анализа, проведенного по схеме Плохинского (1961), было оценено влияние подвидовой принадлежности (фактор А), пола с учетом хромосомной конституции (фактор В) и сезона рождения (фактор С) на изменение средних значений изученных признаков и их индексов. Всем градациям изученных признаков были приданы равные веса. В табл. 1 приведено минимальное число наблюдений в каждой из 24 групп, на которые был разбит весь материал для дисперсионного анализа. Из-за неполной сохранности черепов число наблюдений для разных признаков варьировало, хотя и незначительно, отличаясь от минимального на 1—6 наблюдений. Данные, полученные для одного и того же сезона в разные годы, были объединены.

Равенство дисперсий во всех группах для каждого признака проверялось с помощью критерия Бартлетта (Андерсон, 1963). Гипотеза о равенстве дисперсий была принята для всех случаев при 10%-ном уровне значимости.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты дисперсионного анализа представлены в табл. 2, из которой видно, что все три изученных фактора оказывают достоверное влияние на размеры черепа *D. torquatus*. Лишь в трех случаях влияние недостоверно: наибольшая высота черепа оказалась одинаковой у обоих подвидов; ширина в области барабанных камер не различается у самцов и самок ХХ и ХО; для межглазничной ширины не выявлена сезонная изменчивость. Обнаружена также зависимость индексов всех исследованных признаков от подвидовой принадлежности и сезона рождения; пол и хромосомная конституция оказывают влияние лишь на индексы показателей ширины.

Ограниченный объем статьи не позволяет привести средние значения абсолютных размеров и индексов изученных признаков для каждой из 24 групп животных. Поэтому в табл. 3 представленные данные, усредненные тремя способами: I — по факторам В и С (т. е. средние значения для каждого подвида); II — по факторам А и С (т. е. средние значения для самцов и самок двух хромосомных типов); III — по факторам А и В (т. е. средние значения для животных, родившихся в разные сезоны).

Эти величины для каждого типа усреднения сравнивались попарно с помощью S-метода для выявления тех из них, различия между которыми достоверны (Шеффе, 1963).

Из табл. 3 видно, что череп *D. t. chionopaes* несколько крупнее, чем у *D. t. torquatus*, однако различия невелики, в основном 0,8—5% от большего из сравниваемых средних значений признака. Только в случае меж-

Таблица 2

Значения F-критерия, полученные в результате дисперсионного анализа краниологических признаков у копытного лемминга

Анализируемые признаки	Число степеней свободы, соответствующее остаточной дисперсии	Факторы и их сочетания						ABC (6)
		A (1)	B (2)	C (3)	AB (2)	AC (3)	BC (6)	
Кондиллобазальная длина	1180	49,2***	16,3***	25,1***	2,1	7,4***	2,1*	4,8***
Длина лицевой части черепа	1175	11,0*** 95,6***	15,8*** 2,4	29,3*** 4,6***	1,6 0,8	9,2*** 2,3	1,8 1,0	3,9*** 1,0
Длина мозговой части черепа	1175	119,5*** 94,2***	9,2*** 2,6	9,7*** 4,0***	2,6 1,4	2,4 3,0*	2,1* 1,0	3,9*** 0,8
Длина верхней диастемы	1176	208,1*** 259,8***	10,7*** 0,4	10,7*** 10,3***	4,7*** 4,1**	9,5*** 4,1***	2,1* 1,5	1,9 0,4
Длина верхнего ряда зубов	1175	153,1*** 447,0***	15,4*** 1,9	22,4*** 6,0***	0,2 4,2**	2,3 1,0	1,1 4,2***	2,6** 2,1*
Скуловая ширина	1156	4,8* 181,9***	10,5*** 13,5***	38,0*** 8,8***	0,7 4,0**	8,4*** 5,0***	2,3* 2,5**	3,5*** 1,2
Ширина в области барабанных камер	1156	97,2*** 32,9***	2,7 4,4**	22,2*** 3,5**	1,6 3,9**	11,1*** 5,2***	3,6*** 2,5**	3,0*** 0,7
Межглазничная ширина	1180	637,5*** 345,8***	7,8*** 7,6***	0,7 10,0***	1,4 5,3***	1,8 1,4	2,1* 1,7	1,7 1,9
Наибольшая высота черепа	1154	3,5 37,8***	7,3*** 1,9	14,5*** 4,3***	1,4 9,3***	5,3*** 4,0***	2,0 1,2	2,8*** 0,6

Примечание. В скобках указано число степеней свободы. Звездочки — уровень значимости: \* —  $P \leq 0,05$ ; \*\* —  $P \leq 0,025$ ; \*\*\* —  $P \leq 0,01$ . В числителе дроби указаны значения F-критерия и остаточной дисперсии для абсолютного значения признака, в знаменателе — для его индекса.

Размеры и пропорции черепа копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus*

Тип усреднения	Группа животных	Минимальное число наблюдений	Длина, мм				Ширина, мм			Наибольшая высота черепа, мм		
			кондилобазальная	лицевой части черепа	мозговой части черепа	верхней диастемы	верхнего зубного ряда	скуловая	в области барабанных камер		межглазничного промежутка	
I	<i>D. t. torquatus</i>	678	28,6	18,6	10,0	10,5	6,9	18,9	14,2	4,00	9,9	
		672		65,1	34,9	36,8	24,1	66,0	49,7	14,00	34,5	
	<i>D. t. chionopaes</i>	529	29,1	18,8	10,3	11,1	6,7	18,7	14,6	4,3	9,9	
		527		64,6	35,4	38,0	22,9	64,5	50,4	14,8	34,1	
		Достоверность различий	***	***	***	***	***	*	***	***	—	
II	1. Самцы	407	28,8	18,6	10,1	10,8	6,7	18,7	14,4	4,2	9,9	
		405		64,8	35,2	37,4	23,4	64,9	50,1	14,5	34,3	
	2. Самки XO	311	29,1	18,9	10,2	10,8	6,9	19,0	14,5	4,2	10,0	
		309		64,9	35,1	37,5	23,6	65,2	49,8	14,3	34,2	
	3. Самки XX	489	28,6	18,6	10,1	10,7	6,7	18,7	14,4	4,1	9,8	
		485		64,9	35,1	37,4	23,6	65,6	50,2	14,4	34,4	
	Достоверность различий	1—2	***	***	—	—	***	***	—	—	**	
		1—3	—	—	—	—	—	—	—	***	—	
		2—3	***	***	***	**	***	***	*	*	***	
	III	Сезон рождения	1. Весна	362	28,4	18,3	10,0	10,5	6,7	18,4	14,2	4,1
359				64,7	35,3	37,5	23,6	64,8	50,0	14,6	34,5	
2. Лето			236	28,8	18,7	10,1	10,8	6,7	18,7	14,4	4,2	9,9
233				64,9	35,1	37,7	23,3	65,2	50,0	14,4	34,4	
3. Осень		277	29,2	18,9	10,2	10,9	6,9	19,1	14,7	4,2	10,0	
		275		65,0	35,0	37,3	23,5	65,6	50,3	14,3	34,3	
4. Зима		332	29,0	18,8	10,2	10,8	6,9	18,9	14,5	4,2	9,9	
		332		64,9	35,1	37,2	23,7	65,3	49,9	14,3	34,1	
Достоверность различий		1—2	***	***	—	***	—	***	***	—	**	
		1—3	***	***	***	***	***	***	***	—	***	
	1—4	***	***	***	***	***	***	***	—	***		
	2—3	***	***	—	—	***	***	***	—	—		
	2—4	—	—	—	—	***	—	—	—	—		
	3—4	—	—	—	—	—	*	***	—	—		

Примечание. Звездочками указан уровень достоверности различий: \* —  $P < 0,05$ ; \*\* —  $P \leq 0,025$ ; \*\*\* —  $P \leq 0,01$ . Прочерк обозначает отсутствие достоверных различий. Достоверность различий определялась по нескругленным значениям средних. В числителе дроби даны абсолютные значения признаков, в знаменателе — их индексы.

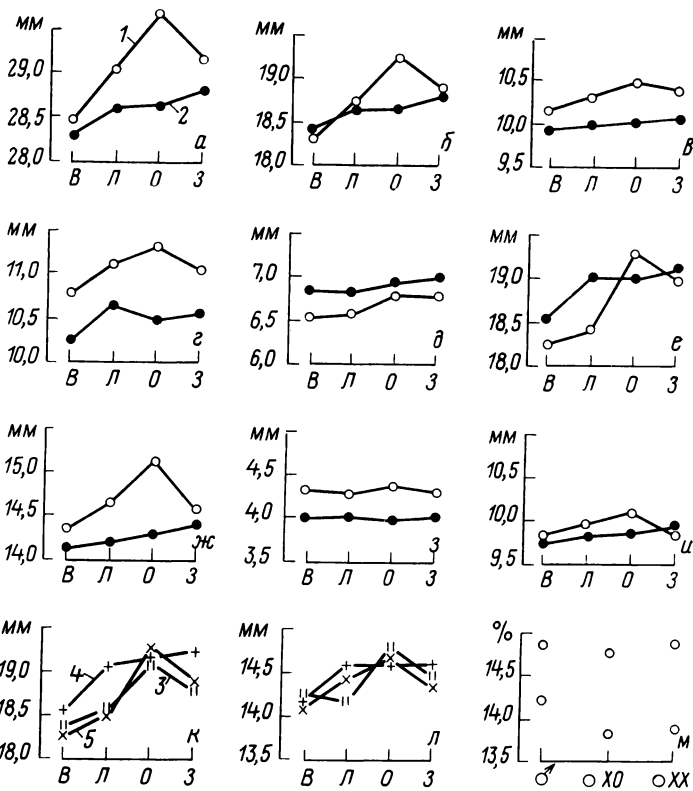
глазничного промежутка разница более значительна — у *D. t. chionoraes* он в среднем на 0,3 мм (7,5%) шире, чем у *D. t. torquatus*. Достаточно четко выявляются большие размеры черепа у самок ХО — все промеры на 1—2% превышают соответствующие показатели у самцов и самок ХХ. Различия в величине черепа у животных, родившихся в разные сезоны, примерно такого же порядка — 1—4%, причем у весенних и летних зверьков черепа меньше, чем у осенних и зимних.

Пропорции черепа у сравниваемых подвидов также слегка различаются (на 0,9—5,7%) для индексов разных признаков: у *D. t. chionoraes* относительно больше мозговая часть и диастема, а также индексы ширины в области барабанных камер и межглазничного промежутка, в то время как индексы верхнего зубного ряда, скуловой ширины, лицевой части и высоты черепа больше у *D. t. torquatus*. Самцы и самки двух хромосомных типов имеют практически одинаковые индексы показателей длины и высоты черепа и отличаются только по некоторым относительным показателям ширины, причем отличия не превышают 1,4%. Сезонные различия в пропорциях черепа у копытного лемминга наблюдаются в основном за счет уменьшения относительного размера верхнего зубного ряда и индекса скуловой ширины, а также повышения индекса диастемы, межглазничного промежутка и высоты черепа у животных, родившихся весной и летом, по сравнению с зверьками других сезонов рождения. Однако и здесь различия составляют не более 2%.

Необходимо подчеркнуть, что, хотя изменения размеров черепа копытного лемминга под влиянием всех трех изученных факторов и достоверны (благодаря большому числу наблюдений), масштаб их невелик, и различия между подвидами имеют тот же уровень, что внутривидовые (сезонные, половые, связанные с разной хромосомной конституцией). Только различия по ширине межглазничного промежутка достигают уровня, отмеченного для межпопуляционных (и даже межподвидовых) различий у ряда видов грызунов (Большаков, Шварц, 1962). Пропорции черепа у сравниваемых подвидов варьируют примерно в той же степени, что и абсолютные размеры, остальные два фактора (пол с учетом хромосомной конституции и сезон рождения) влияют на относительные размеры черепа незначительно, изменяя их не более чем на 2%.

Как видно из табл. 2, все три изученных фактора модифицируют влияние друг друга на краниологические признаки копытного лемминга, что проявляется в неаддитивности их действия. Об этом свидетельствует достоверность как двойных (АВ, АС, ВС), так и тройного (АВС) взаимодействий для большинства признаков. Для того чтобы проиллюстрировать двойные взаимодействия, на рисунке приведены изменения средних значений размеров и пропорций черепа для разных сочетаний изученных уровней двух факторов; данные для разных градаций третьего фактора усреднены. В подписи к рисунку даны значения *F*-критерия и *P*, характеризующие значимость взаимодействий. Так, на рисунке, *a—и* представлены размеры черепа у *D. t. torquatus* и *D. t. chionoraes*, родившихся в разные сезоны, при этом данные для самцов и самок ХХ и ХО усреднены (взаимодействие АС).

Видно, что сезонная зависимость большинства краниологических признаков у *D. t. torquatus* и *D. t. chionoraes* различна. В случае *D. t. torquatus* максимальные размеры черепа наблюдаются у животных, родившихся зимой, а в случае *D. t. chionoraes* — у родившихся осенью. Кроме того, у первого подвида животные, родившиеся летом и осенью, как правило, сходны по краниологическим характеристикам, в то время как у второго подвида происходит непрерывное увеличение размеров черепа от весны до осени. Сезонная динамика индексов длины мозговой части черепа и диастемы, а также скуловой ширины, ширины в области барабанных камер и высоты черепа также несколько различается у сравниваемых подвидов. Таким образом, взаимодействие АС (подвидовая при-



Абсолютные и относительные размеры черепа копытного лемминга при одновременном изменении двух факторов (данные для разных градаций третьего фактора усреднены): 1 — *D. t. chionopaes*; 2 — *D. t. torquatus*; 3 — ♂; 4 — ♀ХО; 5 — ♀ХХ; а — кондилобазальная длина ( $F=7,4$ ;  $P<0,005$ ); б — длина лицевой части ( $F=9,2$ ;  $P<0,005$ ); в — длина мозговой части ( $F=2,4$ ;  $P>0,05$ ); г — длина диастемы ( $F=9,5$ ;  $P<0,005$ ); д — длина верхнего зубного ряда ( $F=2,3$ ;  $P>0,05$ ); е — скуловая ширина ( $F=8,4$ ;  $P<0,005$ ); ж — ширина в области барабанных камер ( $F=11,1$ ;  $P<0,005$ ); з — межглазничная ширина ( $F=1,8$ ;  $P>0,05$ ); и — наибольшая высота черепа ( $F=5,3$ ;  $P<0,005$ ); к — скуловая ширина ( $F=2,3$ ;  $P=0,05$ ); л — ширина в области барабанных камер ( $F=3,6$ ;  $P<0,005$ ); м — индекс межглазничной ширины ( $F=5,3$ ;  $P<0,01$ ). В — весна; Л — лето; О — осень; З — зима

надлежность — сезон рождения) реализуется как дифференциальная реакция морфологии черепа *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* на сезон. Следует также отметить сходство сезонной динамики почти всех изученных признаков; по-видимому, это явление объясняется высокой коррелированностью большинства краниологических показателей у полевок (Канеп, 1966).

В качестве примера, иллюстрирующего взаимодействие АВ (подвид — пол с учетом хромосомной конституции), на рисунке, м приведены индексы межглазничного промежутка у самцов и самок ХХ и ХО каждого из изученных подвидов (данные для животных, родившихся в разные сезоны, усреднены). Это взаимодействие оказалось достоверным для шести индексов, что свидетельствует о разной выраженности различий в пропорциях черепа самцов и самок ХХ и ХО у сравниваемых подвидов. Как видно из табл. 2, взаимодействие между факторами А и В отсутствует для всех промеров черепа, кроме длины диастемы; следовательно, соотношение размеров черепа у самцов и самок двух хромосомных типов у *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* в основном одинаково.

На рисунке, к, л иллюстрируется взаимодействие ВС (пол с учетом хромосомной конституции — сезон рождения); здесь представлены абсолютные значения скуловой ширины и ширины в области барабанных камер у самцов и самок ХХ и ХО, родившихся в разные сезоны (данные



по подвидам усреднены). Из табл. 2 видно, что взаимодействие ВС значимо для шести промеров; это дает основания полагать, что у самцов и самок ХХ и ХО существуют различия в сезонной динамике краниометрических признаков. Эти различия связаны в основном с тем, что в случае самцов и самок ХХ череп достигает максимальных размеров у зверьков, родившихся осенью, а в случае самок ХО — у зимних животных. Взаимодействие ВС оказалось достоверным лишь для трех индексов: длины верхнего зубного ряда, скуловой ширины и ширины в области бабанных камер.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение изменчивости размеров и пропорций черепа у двух подвидов копытного лемминга подтвердило вывод о стабильности краниологических характеристик *D. torquatus*, к которому пришел Ф. Б. Чернявский (1972) на основании анализа животных из природных популяций от Ямала до Чукотки. Хотя популяции, из которых происходили основатели наших лабораторных колоний, удалены на 2500 км, уровень различий между ними по кондилобазальной длине, показателям высоты и ширины черепа не превышает степени изменчивости, наблюдавшейся внутри колоний. Только в случае межглазничного промежутка различия между подвидами заметно превышают внутривидовую изменчивость этого признака.

Для того чтобы сравнить уровни меж- и внутривидовой изменчивости черепа копытного лемминга в целом, необходимо оценить различия по всем признакам одновременно с помощью многомерного статистического анализа. Его применение в этом случае должно быть плодотворно в связи с высокой коррелированностью большинства краниологических показателей у полевков.

Возможно, отсутствие заметной географической изменчивости у копытного лемминга связано со сходством условий его обитания на огромных пространствах тундр Палеарктики. Вместе с тем различия в сезонной динамике ряда краниологических показателей позволяют предполагать существование некоторой экологической дифференциации сравниваемых форм.

Особый интерес представляют различия в абсолютных и относительных размерах черепа у самок с разным числом X-хромосом. У высших млекопитающих самки ХО обнаруживают серьезные морфофизиологические дефекты, в том числе заметное уменьшение размеров. Меньшую жизнеспособность самцов млекопитающих часто связывают с отсутствием у них одной X-хромосомы (Штерн, 1965). Однако самки ХО копытного лемминга нормальны по изученным фенотипическим признакам, а черепа у них крупнее, чем у самок ХХ и самцов. Поскольку размеры черепа и тела жестко коррелированы, следует ожидать, что длина тела у самок ХО также больше, чем у самок ХХ. Разница в размерах, по-видимому, может объяснить селективную неравноценность самок ХО и ХХ, которая наблюдалась при виварном разведении обоих подвидов *D. torquatus* (эти данные будут подробно описаны в специальном сообщении). Сходный характер краниологических различий между самками ХХ и ХО у *D. t. torquatus* и *D. t. chionoraes* позволяет предполагать, что генетические системы, определяющие появление самок двух хромосомных типов, в общем одинаковы у изученных подвидов и имеют сходное экологическое значение.

Как указывалось выше, между *D. t. torquatus* и *D. t. chionoraes* существует четкая кариотипическая разница, соответствующая их подвиговому рангу (все *D. t. chionoraes* имеют на одну Робертсоновскую перестройку меньше, чем животные номинального подвида, а среднее число В-хромосом у них на одну выше). Однако размеры и пропорции черепа у этих форм не обнаруживают заметной дивергенции. Таким образом, в

ходе микроэволюционного процесса у копытного лемминга дифференциация хромосомных наборов и дивергенция краниологических признаков происходят в значительной степени независимо. Между тем в цитированных выше работах Уилсона с соавторами на макроэволюционном материале показано сходство скоростей хромосомной и морфологической эволюции у млекопитающих. Сейчас трудно решить, является ли это противоречие общей закономерностью эволюционного процесса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андерсон Т. 1963. Введение в многомерный статистический анализ. М., Физматгиз.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. 1965. Определитель млекопитающих СССР. М., «Провещение».
- Большаков В. Н., Шварц С. С. 1962. Сб.: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, вып. 29, 29—44.
- Гилева Э. А. 1973. Докл. АН СССР, 213, № 4, 952—955.—1975. Докл. АН СССР, 224, № 3, 697—700.—1978. Тез. докл. XIV Междунар. генетического конгресса. М.
- Гилева Э. А., Покровский А. В., Васильева И. А. 1978. Тез. докл. II съезда Всесоюзн. териологического о-ва. М., 20—22.
- Дунаева Т. Н. 1948. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 41, 78—144.
- Канен С. В. 1966. Сб.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, Изд-во УФАИ СССР, 229—236.
- Козловский А. И. 1974. Докл. АН СССР, 214, № 4, 981—984.
- Огнев С. И. 1948. Звери СССР и прилежащих стран, т. 7. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР.
- Покровский А. В., Гилева Э. А. 1976. Сб.: Проблемы генетики и селекции в Западно-Сибирском регионе. Тюмень. Научн. тр. Тюменского ун-та, 21—22.
- Чернявский Б. Ф. 1972. Ж. общ. биол., 33, № 4, 437—449.—1978. Тез. докл. II съезда Всесоюзн. териологического о-ва, М., 210—212.
- Шеффе Г. 1963. Дисперсионный анализ. М., Физматгиз.
- Штерн К. 1965. Основы генетики человека. М., «Медицина».
- Bush G. L., Case S. M., Wilson A. C., Patton J. L. 1977. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 74, No. 9, 3942—3946.
- Hall E. R., Kelson K. R. 1959. The mammals of North America, v. 2. N. Y., Ronald Press.
- King M. C., Wilson A. C. 1975. Science, 188, No. 4184, 107—116.
- Rausch R. L. 1953. Arctic, 6, No. 2, 91—148.
- Rausch R. L., Rausch V. R. 1972. Z. Säugetierk., 37, No. 6, 372—384.
- Wilson A. C., Sarich V. M., Maxon L. R. 1974. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 71, No. 8.
- Статья поступила в редакцию  
20.IX.1978

## ON THE RELATIONSHIP BETWEEN THE CHROMOSOMAL AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY (THE CASE OF THE VARYING LEMMING)

N. M. PRUSHINSKAYA, V. N. BOLSHAKOV, I. E. BENENSON, E. A. GILEVA

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Scientific Centre  
of the USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk*

### Summary

Variability of skull dimensions and proportions of two subspecies of the varying lemming, *D. t. torquatus* and *D. t. chionopaes*, different by one Robertsonian rearrangement and by mean number of B-chromosomes in the karyotype is described. It was hitherto known that besides females with usual gonosomes (XX) there are numerous fertile ones with one X-chromosome (XO). By means of a 3-factor dispersion analysis an influence was calculated of the subspecific affiliation and sex with regard for chromosomal constitution and birth season on the variability of 9 craniological characters. By the majority of measurements (condylobasal length, height and width indices of the skull) differences between the subspecies do not exceed the intrapopulation variability. The subspecies are quite distinguishable by the interocular space only, the intrapopulation variability being insignificant. The analysis of factor interactions has revealed a different dependence of skull morphology of the subspecies under consideration on the season. Skulls of XO females are proved to be larger than those of usual XX ones. It is supposed that the differentiation of karyotypes and divergence of morphological features in the course of microevolution take place independently to a considerable extent.