

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ
СКАЛЬНЫХ ПОЛЕВОК ПОДРОДА
ASCHIZOMYS (RODENTIA, CRICETIDAE)**

И. А. Васильева, А. Г. Васильев, В. Н. Большаков
Институт экологии растений и животных УрО РАН

**Morphological divergence among rock voles of
the subgenus *Aschizomys* (Rodentia, Cricetidae)**

I. A. Vasilyeva, A. G. Vasilyev, V. N. Bolshakov
Institute of Plant and Animal ecology, Ural Department of RAS

Complex analysis of morphological disparity in rock voles of the subgenus *Aschizomys* from 13 localities in southern and north-eastern Siberia representing three nominal species: *A. macrotis*, *A. lemminus* and *A. fetisovi*, was carried out. Variability of external dimensions, craniometrical and non-metric characters as well as shape of dental crown patterns by means of geometric morphometrics methods was examined. The most significant morphological divergence is revealed between species *A. macrotis* and *A. lemminus*, this result agrees with modern molecular-phylogenetic data on the genus *Alticola*. Lemming voles from the populations of northern Yakutia and Chukotka Peninsula are morphologically distinct enough to be ranked as full species. Population from southern Yakutia should be allocated to the subspecies *A. lemminus vicina* Portenko, 1963. The taxon *A. fetisovi* Galkina et Epifantseva, 1988 described from Sohondo Ridge (northern Khentei) differs from other forms of southern Siberia by both its size and shape of the skull and dental crown patterns. However, its divergence by a complex of non-metric traits (phenes) corresponds to subspecies rank only within the limits of the species *A. macrotis*.

В качестве яркого примера неоднозначной ситуации в видовой систематике грызунов может служить род азиатских горных, или скальных, полевок *Alticola* Blanford 1881, состав которого и таксономический ранг входящих в него форм непрерывно пересматрива-

ются. Поскольку все представители рода живут в труднодоступных местах и относительно слабо и неравномерно представлены в коллекциях, сведения об их распространении, экологии и изменчивости основных таксономических признаков отрывочны и часто противоречивы. Ревизия номинативного подрода *Alticola* s. str. проведена О.Л. Россолимо с соавторами (Россолимо, Павлинов, 1986; Россолимо и др., 1988; Россолимо, 1989а, 1989б; Rossolimo, Pavlinov, 1992). Из двух других подродов скальных полевок наименее изучен подрод *Aschizomys* Miller 1898: представления о его таксономическом положении и составе трактуются крайне противоречиво уже на протяжении столетия.

Коротко рассмотрим историю описания и трактовки таксономических отношений между формами, включаемыми в настоящее время в подрод *Aschizomys*. Исторически, первой из них была описана большеухая полевка *Alticola macrotis* (Radde, 1861) из Восточных Саян. Лемминговидная полевка *Alticola lemminus* Miller, 1898 с побережья Залива Креста (Чукотский п-ов), при описании была выделена Миллером в отдельный род *Aschizomys*. М. Хинтон (Hinton, 1926) склонялся к включению *Aschizomys* в качестве подрода в род лесных полевок *Evotomys* (ныне рассматривается как младший синоним *Clethrionomys* или *Myodes*), однако Б.С. Виноградов (1927) пришел к выводу о большей близости *Aschizomys* со скальными полевками *Alticola*. После описания алтайской полевки *Alticola vinogradovi* Rasorenova, 1933с Теректинского хребта таксон *Aschizomys* был включен в качестве подрода в род *Alticola* (Виноградов, Аргиропуло, 1941), что принимается до настоящего времени. При этом сначала к нему относили только лемминговидную полевку, рассматривая алтайскую и большеухую полевок самостоятельными видами номинативного подрода (Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952). В последующем приверженцами концепции «укрупненных» видов все три формы стали рассматриваться в ранге подвидов единого политипического вида *Alticola macrotis*, который был отнесен к подроду *Aschizomys* (Млекопитающие фауны СССР, 1963; Гептнер, Россолимо, 1968; Громов, Поляков, 1977; Каталог млекопитающих СССР, 1981; Громов, Ербаева, 1995).

Видовая общность *A. vinogradovi* и *A. macrotis* была подтверждена цитогенетическими исследованиями и гибридологическими экспериментами (Большаков и др., 1982; Bolshakov et al., 1985). Однако предпринимавшиеся попытки экспериментального скрещивания лемминговидной полевки с южносибирскими формами не достигли

успеха (Большаков и др., 1980) и в более поздних публикациях за ней по-прежнему сохраняется видовая самостоятельность (Павлинов, Россоломо, 1987; Васильева, Васильев, 1992). В новейших таксономических сводках считается, что подрод включает два аллопатрических вида *Alticola (Aschizomys) lemminus* и *A. (Aschizomys) macrotis* (Musser, Carleton, 2005) и ряд «спорных» форм неясного ранга (Павлинов, 2003).

В самое последнее время мнение, отрицающее конспецифичность большеухой и лемминговидной полевков, получило поддержку по данным молекулярно-филогенетического анализа (Lebedev et al., 2007). На основе секвенирования митохондриального гена цитохрома *b* в пределах трибы *Clethrionomyini* обнаружено, что *A. macrotis* и *A. lemminus* не образуют монофилетической группы, так как выявлена хорошо поддерживаемая связь *A. lemminus* (типовой вид подрода *Aschizomys*) с представителями *Clethrionomys*, который имеет базальное положение внутри общей клады. На этом основании делается вывод о возможности исключения *Aschizomys* s.str. из рода *Alticola* и включения его либо в качестве валидного подрода в состав *Clethrionomys*, либо даже выделения в отдельный род. Легко заметить, что в данном случае наблюдается возврат на исходные позиции столетней давности: описание отдельного рода *Aschizomys* Миллером и сближение его с *Evotomys* Хинтоном. Наиболее спорным при этом оказывается таксономический статус *A. macrotis*, который, по мнению указанных авторов, должен быть исключен из подрода *Aschizomys*. Подчеркнем при этом, что в качестве представителя *A. macrotis* авторы использовали только экземпляры из географических точек, входящих в ареал алтайского подвида *A. m. vinogradovi*. Последнее обстоятельство затрудняет возможность экстраполяции высказанных предположений на весь вид *A. macrotis* в целом. Имеющиеся в нашем распоряжении данные о межпопуляционной изменчивости морфологических и цитогенетических характеристик позволяют предполагать возможность более сложной картины внутривидовой дифференциации как большеухой, так и лемминговидной полевков.

Неоднократно отмечалась дифференциация географических популяций внутри ареала лемминговидных полевков. Так, преимущественно по особенностям окраски, группа якутско-колымских популяций лемминговидной полевки была описана в качестве особого подвида *A. macrotis vicina* Portenko 1963 (Портенко, и др., 1963), что в последствии подтвердилось многомерным краниометрическим анализом (Елифанцева, Фалеев, 2000; Реализация морфологическо-

го разнообразия..., 2003). Выяснилось также, что североякутские популяции лемминговидной полевки отличаются от чукотских по характеристикам хромосомных наборов, особенностям строения щечных зубов (Вукова et al., 1978; Большаков и др., 1980) и частотам неметрических признаков черепа (Васильева, Васильев, 1992; Vasil'eva, 1999). С другой стороны, одна из южносибирских форм большеухой полевки, изолированно обитающая на гольце Сохондо (Северный Хэнтей) относительно недавно описана в качестве самостоятельного вида *A. fetisovi* Galkina et Epifantzeva, 1988 (Галкина, Епифанцева, 1988). Остается невыясненным и таксономическое положение островной формы, выделяемой в последнее время также в отдельный вид, – *A. olchonensis* Litvinov, 1960 (Литвинов и др., 2000), ранее описанной в качестве подвида *Alticola argentatus*, а позднее включенной в *A. tuvinicus* (Rossolimo, Pavlinov, 1992). По мнению И.Я. Павлинова (2003) именно *A. olchonensis* может представлять третий вид подрода, а *A. fetisovi* относится к спорным формам. Таким образом, число «спорных» географических форм *Aschizomys* на настоящий момент значительно возросло.

Обнаружение значительной межпопуляционной изменчивости кранио- и одонтологических признаков, кариотипических и некоторых молекулярно-генетических характеристик, не всегда сопровождающейся репродуктивной изоляцией, как это было экспериментально показано для алтайской и забайкальской форм большеухой полевки (Большаков и др., 1982), вскрыло объективные причины трудностей в определении таксономической структуры подрода *Aschizomys*, которые вполне могут быть связаны с незавершенностью самих формообразовательных процессов. Остается по-прежнему актуальным поиск новых признаков и применение новых методов для анализа географических форм большеухой и лемминговидной полевок. При этом ведущую роль на наш взгляд должны играть методы, позволяющие прямо или косвенно судить о генетической дивергенции близких форм. Наибольший интерес в этом отношении представляют молекулярно-генетические исследования, которые до настоящего времени проводились лишь на ограниченном наборе форм *Aschizomys* и не охватывали всего возможного их разнообразия. Другим перспективным подходом по нашему мнению может служить фенетический анализ (Яблоков, Ларина, 1985; Васильев и др., 2000), основанный на использовании частот фенотипических признаков (Berry, 1964, 1986; Sjøvold, 1977; Hartman, 1980). Показано, что при использовании неметрических вариаций

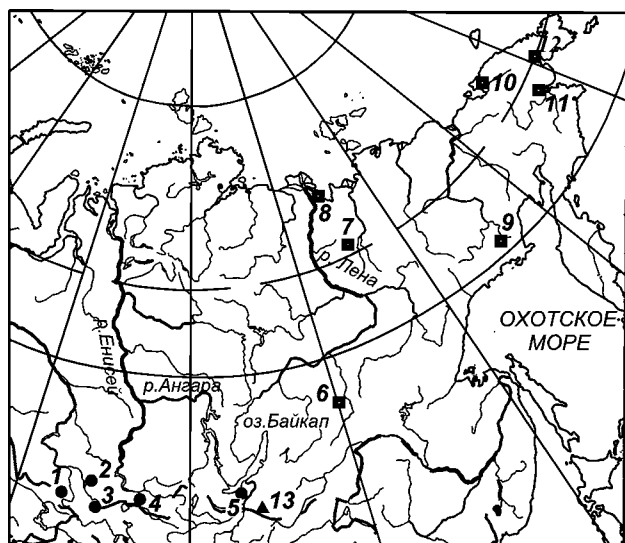


Рис. 1. Расположение мест сбора основных выборок *Alticola macrotis* (1–5) и *A. lemminus* (6–12) на юге и северо-востоке Сибири: 1 – Теректинский хребет, 2 – оз. Телецкое, 3 – хр. Чихачева, 4 – Тува (хр. Цаган-Шибэту), 5 – хр. Хамар-Дабан (Байкальский запов.), 6 – р. Олекма, 7 – Верхоянский хр., 8 – окр. г. Тикси, 9 – р. Кулу (Колымское нагорье), 10 – окр. г. Певек, 11 – окр. г. Анадырь, 12 – окр. п. Эгвекинот. 13 – голец Сохондо, Читинская область (*A. fetisovi*).

Fig. 1. Locations of principal samples of *Alticola macrotis* (1–5) and *A. lemminus* (6–12) in S and NE Siberia: 1 – Terektinsky Ridge, 2 – Teletskoye Lake, 3 – Chikhacheva Ridge, 4 – Tsagan Shibetu Ridge, Tuva, 5 – Kamar-Daban Ridge, 6 – Olekma River, 7 – Verlhoyansk Ridge, 8 – Tiksi, 9 – Kulu River, Kolyma Range, 10 – Pevek, 11 – Anadyr, 12 – Egvekinot, 13 – Sokhondo Mt., Chitinskaya Obl. (*A. fetisovi*).

гомологичных фенотипов его можно применять и для оценки уровня эпигенетической дивергенции близких видов (Васильева, 2006). К числу несомненных достоинств метода относится возможность генетической интерпретации результатов (Grüneberg, 1963; Васильев и др., 2000), а также их эволюционной трактовки (Яблоков, Ларина, 1985; Berry, 1986). Кроме того, применение метода возможно на коллекционном материале, а исключение признаков, связанных с полом и возрастом позволяет полнее использовать материал.

Целью данного исследования является изучение морфологического разнообразия большинства номинальных форм, включаемых в на-

стоящее время в подрод *Aschizomys*, на основе комплексного анализа изменчивости традиционных морфологических признаков, включая общие размеры и основные пропорции тела, особенности строения черепа и зубной системы. Особое внимание уделено изучению изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего щечного зуба как важнейшего таксономического признака для всех *Alticola*, а также встречаемости гомологичных фенотипических признаков.

Материалы и методы

Географическое расположение мест сбора изученного материала приведено на карте (рис. 1). Изучены природные выборки разных форм подрода *Aschizomys* из 13 географических точек Алтая, Забайкалья, Чукотки, Южной и Северной Якутии, включая недавно описанный вид *A. fetisovi*, а также 4 лабораторные колонии, содержащиеся в виварии ИЭРиЖ УрО РАН. К большому сожалению, авторы не располагали материалом по *A. olchonensis*. Наряду с собственными сборами использовали коллекционные материалы зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН и ряда других музеев, а также материалы, любезно предоставленные для исследования коллегами из разных научных учреждений (Приложение, табл. П1). Общий объем изученного материала по *Aschizomys* составил 994 экз. Дополнительно при фенетическом анализе в качестве «внешней» группы использована выборка 14 (34 экз.) серебристой полевки (*A. argentatus* Severtzov, 1879) из Западного Тянь-Шаня (Заилийский Алатау).

Относительный возраст полевок, отловленных в природных условиях, определяли по комплексу признаков, учитывая степень стертости жевательной поверхности зубов, скульптурированность черепа, его размеры и пропорции. При краниометрическом анализе для сравнения использованы в природных выборках перезимовавшие зверьки, в виварных колониях — животные старше 9 месяцев, сопоставимые по возрасту с зимовавшими. На виварном материале специально изучали возрастные изменения формы эмалевого контура жевательной поверхности третьего щечного зуба верхней челюсти. При фенетическом анализе допускали более широкий возрастной диапазон, исключая лишь самых молодых зверьков. Из лабораторных колоний в выборки включали зверьков не моложе 3 месяцев. При статистической обработке данных использовали сопоставимые группы животных одного и того же относительного возраста, учитывали связь признаков с полом зверьков.

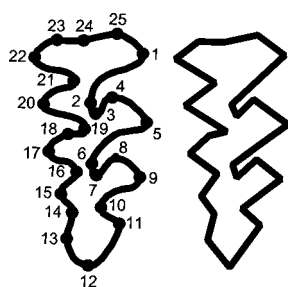


Рис. 2. Коронка M^3 с метками (1–25, слева) и его модельная конфигурация (справа) у забайкальской формы *Alticola macrotis*.

Fig. 2. Toothcrown of M^3 with landmarks (1–25, left) and its model shape (right) in Transbaicalian form of *Alticola macrotis*.

Стандартные экстернальные признаки (масса тела, длина тела, хвоста и уха) полевок сравнивали на основе собственных измерений и данных, которые сопровождали коллекционные музейные серии. К сожалению, не во всех случаях имелась полная информация, поэтому сравнение проводили по тем данным, которые были доступны.

Для оценки краниометрических различий с помощью штангенциркуля (с точностью 0.05 мм) выполнены 7 стандартных промеров черепа: кондилобазальная длина (КБД), длина диастемы (ДД), альвеолярная длина верхнего зубного ряда (ДВЗР), межглазничная (МГШ), скуловая (СКШ) и заглазничная ширина (ЗГШ), а также высота черепа в области барабанных камер (ВЧ) (Виноградов, Громов, 1952). При многомерном сравнении промеры черепа предварительно логарифмировали и нормировали. Сравнительную оценку межгрупповых краниометрических различий провели на основе метода главных компонент и дальнейшего дискриминантного анализа на ограниченном наборе выборок. Мелкие выборки при этом не использовали и не объединяли.

При сравнении изменчивости формы зубов применили методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slace, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004). Рисунки внешнего контура жевательной поверхности третьего верхнего щечного зуба (M^3), выполненные с помощью рисовального аппарата РА-6, сканировали с помощью планшетного сканера при разрешении 600 dpi, оцифрованные изображения описывали с помощью 25 меток (рис. 2). Метки маркируют вершины гомологичных входящих и выступающих углов на жевательной поверхности, а также характеризуют форму последней непарной петли. Использовали только правые конфигурации зубов, при этом изображения левых зубов разворачивали горизонтально на 180° в программе GIMP 2.4.4. Расстановку меток и запись их

координат проводили с помощью экранного дигитайзера с использованием программы TPSdig 1.40 (Rohlf, 2004a).

Методами Прокрустового наложения на основе программы TPSSuper 1.14 (Rohlf, 2004b) получали выборочные усредненные консенсусные изображения зубов и их двумерные координаты по 25 меткам. Процедуру наложения сравниваемых объектов относительно консенсусной конфигурации меток проводили методом Прокрустова анализа на основе обобщенных наименьших квадратов (GLS). Затем консенсусные данные по всем выборкам объединяли в общую серию и методом главных компонент (PCS) с помощью программы APS 2.42 (Penin, 2001) проводили ординацию конфигураций зубов у разных географических форм. Координаты главных компонент формы вычисляли при коэффициенте $\alpha=0$, поэтому они соответствуют координатам компонент относительных деформаций.

По значениям частных деформаций и аффинных трансформаций провели канонический анализ. Расчеты выполнили с помощью программы CVAGen60 пакета IMP (Zelditch et al., 2004), включая оценку значимости межгрупповых различий вдоль канонических переменных и корректности групповой идентификации особей. При юстировке метода предварительно соотнесли размах подвидовых, возрастных и половых различий в форме зубов и оценили значимость величины смещения при повторной расстановке меток на основе модели двухфакторного многомерного дисперсионного анализа MANOVA частных прокрустовых дистанций, приняв в качестве первого фактора подвидовую принадлежность, а в качестве второго — повторную расстановку меток. Для оценки соответствующих значений F-критерия в перестановочном (permutation) тесте использовали 100 повторных реплик.

Фены неметрических признаков черепа млекопитающих морфологически представляют собой дискретные вариации в его строении: наличие или отсутствие определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, появление дополнительных костных структур, выпадение или редукция определенных элементов и другие (Яблоков, Ларина, 1985; Ларина, Еремина, 1988; Васильев и др., 2000). В работе использовали гомологичные фены по 21 неметрическому признаку черепа (рис. 3). Поиск фенов и дальнейшую классификацию материала проводили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10 при увеличении 4×12.5 . Большая часть признаков являются билатеральными структурами. Обнаруженные фены билатеральных структур подсчитывали на левой и правой сторонах

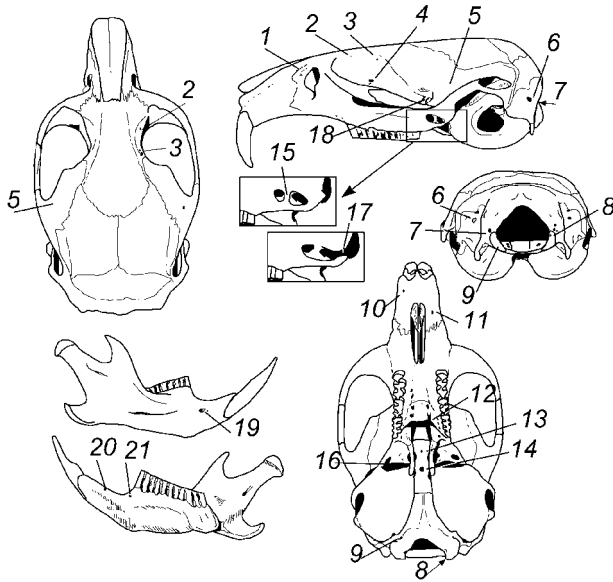


Рис. 3. Расположение фенев (1–21) на черепе *Alticola lemminus* (по Vasil'eva, 1999); * – медиальные признаки:

Fig. 3. Position of fenes of (1–21) on the skull of *Alticola lemminus* (after Vasil'eva, 1999); * – medial traits:

1 – FPodu, 2 – FFran, 3 – FFr, 4 – FEtdu, 5 – FTm(-), 6 – FeMs, 7 – FFsOcsi, 8 – FCnsu, 9 – FHgsi, 10 – FPmlaan, 11 – FPmla, 12 – MgPlpolc, 13 – FBsme*, 14 – FeBs*, 15 – StAsla, 16 – TbAsve(-), 17 – LmPtla(-), 18 – PnIo, 19 – FMtacan, 20 – FMtdoan, 21 – FMtlg.

черепу отдельно как «наличие» или «отсутствие», а частоты встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон в соответствии с имеющимися рекомендациями (Hartman, 1980).

Перед проведением фенетического межгруппового анализа оценивали связь признаков с возрастом, полом, друг с другом и размерами тела, что позволило, удалив зависимые признаки, избавиться от влияния этих факторов при дальнейших сравнениях. Множественные межгрупповые сравнения выборок по отдельным признакам проводили с помощью *G*-критерия (Sokal, Rholf, 1995).

Фенетические дистанции *MMD* (mean measure of divergence) между выборками и их стандартные отклонения *MSD* рассчитывали по формулам, предложенным Хартманом (Hartman, 1980). Усредненные среднеквадратичные отклонения *MSD* (mean standard deviation) рассчитывали по формуле, предложенной Сьевальдом (Sjøvold, 1977). Фенетические *MMD*-дистанции статистически значимы на уровне $p < 0.05$ при $MMD > 2MSD$. Дополнительно по матрицам *MMD*-дистанций вычисляли меры усредненной фенетической уникальности *MMU* (mean measure of uniqueness) для каждой выборки как среднюю *MMD* данной выборки со всеми остальными (по Berry, 1964).

По рекомендации Хартмана (Hartman, 1980) проводили многомерное неметрическое шкалирование матрицы фенетических *MMD*-дистанций методом минимального «стресса» Краскела для корректной ординации сравниваемых групп и графической визуализации отношений их сходства. Надежность оценок и правильность числа выбранных измерений проверяли по величине критерия стресса и линии монотонной регрессии на диаграмме Шеппарда.

При построении дендрограммы вероятных филетических отношений между формами подрода *Aschizomys* использовали кластерный анализ методом филогенетического NJ-связывания (Saitou, Nei, 1987). Для укоренения деревьев в качестве внешней группы взята выборка *A. argentatus* — вида, который является представителем другого подрода *Alticola*. Оценку устойчивости структуры NJ-дендрограмм провели двумя способами: по матрице *MMD*-дистанций без процедуры многомерного неметрического шкалирования по программе MEGA 4.0 и по матрице шкалированных *MMD*-дистанций в метрике хордового расстояния по программе PAST 1.81. В последнем случае оценивали уровни бутстреп-поддержек в узлах деревьев по 100 повторным репликакам.

Статистический анализ материала проводили на основе пакетов программ Statistica 5.5 (StatSoft, Inc., 1984-2001), PHEN 3.0 (Васильев, 1995), APS 2.42 (Penin, 2001), TPS (Rohlf, 2004a,b, 2007), IMP (Zelditch et al., 2004), MEGA 4.0 (Tamura et al., 2007) и PAST 1.81 (Hammer et al., 2008).

Результаты и обсуждение

Изменчивость экстерналильных и краниометрических признаков

Наиболее крупными, имеющими наибольшую массу и длину тела, являются формы большеухой полевки. Сравнение средних значений

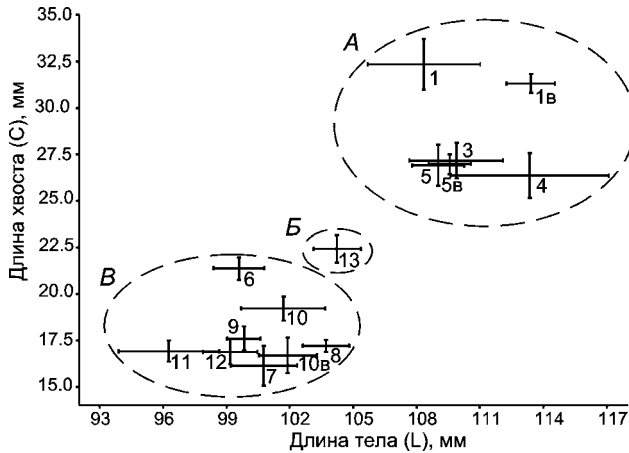


Рис. 4. Соотношение длин тела и хвоста в выборках *Aschizomys*: А – *Alticola macrotis* (1-5В), Б – *A. fetisovi* (13), В – *A. lemminus* (6-12). Обозначения выборок как на рис. 1.

Fig. 4. Ratio of body length and tail length in the samples of *Aschizomys*: А – *Alticola macrotis* (1-5В), Б – *A. fetisovi* (13), В – *A. lemminus* (6-12). See Fig. 1 for sample designation.

длин тела и хвоста позволило четко подразделить выборки большеуших и лемминговидных полевок. У лемминговидных полевок длина тела и хвоста в целом значительно меньше, чем у большеуших (рис. 4). Из рисунка видно, что полевка Фетисова занимает промежуточное положение между ними. Лемминговидные полевки, кроме выборки из окрестностей г. Анадырь, имеют достоверно меньшие размеры длины ступни, чем большеушие, но не отличаются по этому показателю от полевки Фетисова, также имеющей небольшие размеры ступни. Меньшие размеры тела, хвоста и ступни у лемминговидных полевок могут быть связаны с общим укорочением времени развития в условиях короткого северного лета. Близость к ним по данным параметрам полевки Фетисова объяснить сложнее, поскольку это может быть обусловлено и суровыми горными условиями обитания и историческими корнями этой изолированной на гольце Сохондо южной формы.

Результаты стандартной биометрической обработки семи параметров черепа полевки из 12 географических точек представлены в Приложении (табл. П2). Обращает на себя внимание большое сходство природных и виварных животных как у алтайского, так

и у забайкальского подвидов. Между подвидовыми формами отмечено единственное значимое различие по скуловой ширине, имеющей большее значение у алтайского подвида. В географически промежуточных популяциях (из района оз. Телецкого и с хребта Чихачева) выявлено промежуточное значение данного признака. Большеухие полевки отличаются от лемминговидных несколько более крупным черепом. Сохондинская форма имеет самые низкие значения промеров среди южносибирских форм и наиболее приближается к лемминговидным полевкам из южной Якутии. Мелкие размеры черепа имеют также полевки из Тувы, но возможно, что это связано ограниченным объемом данной выборки из-за плохой сохранности материала.

По материалам Л.Ю. Епифанцевой и В.И. Фалеева (2000), полученным на основе многомерного анализа комплекса краниометрических и одонтологических признаков методом главных компонент, полевки из Тувы (хр. Обручева) проявляют большее сходство с забайкальским, чем с алтайским подвидом. Для лемминговидной полевки авторами была отмечена направленная межпопуляционная изменчивость габитуальных признаков (длины задней ступни и хвоста) и пропорций черепа в градиенте с севера на юг, что справедливо связывается с различиями в скорости роста (Реализация морфологического разнообразия..., 2003). Наши данные отчасти согласуются с этими выводами, однако на нашем материале выявлено резкое различие между североякутскими и чукотскими лемминговидными полевками по скуловой ширине, которая значимо больше у якутской формы (согласно тесту Ньюмена–Кейлса при попарном сравнении $p = 0.0069$). Следует также заметить, что длина диастемы у полевки Фетисова значимо меньше, чем у всех сравниваемых форм ($p < 0.0001$).

Предварительный анализ показал, что по большинству промеров черепа природные и виварные выборки статистически не различаются. В виварных колониях алтайского и забайкальского подвидов большеухой полевки выявлено, однако, значимое и однонаправленное уменьшение длины зубного ряда. Двухфакторный дисперсионный анализ по факторам «подвид» и «условия содержания» обнаружил значимые межгрупповые различия лишь по фактору «условия содержания». Поскольку взаимодействие факторов «подвид × условия содержания» не было значимым, то можно заключить, что изменения длины зубного ряда происходят параллельно у обеих форм и не должны повлиять на их дискриминацию.

Дивергенция *Aschizomys*

Табл. 1. Результаты дискриминантного анализа размеров и формы черепа у пяти форм *Aschizomys*.

Table 1. Results of discriminant analysis of skull traits of five groups of *Aschizomys*.

Формы и показатели	Дискриминантные функции			% ID
	DCF 1	DCF 2	DCF 3	
<i>Alticola m. macrotis</i>	-1.650	-1.261	0.443	79.17
<i>A. m. vinogradovi</i>	-1.759	0.356	-0.123	83.72
<i>A. lemminus</i> (Тикси)	1.140	1.758	-0.445	100.00
<i>A. lemminus</i> (Певек)	2.229	-0.254	0.889	80.00
<i>A. fetisovi</i>	1.962	-4.028	-1.200	100.00
Собственные числа	3.0802	2.3914	0.3520	—
Степеней свободы	32	21	12	—
Доля дисперсии (%)	51.8	40.3	5.9	—
Уровень значимости	< 0.001	< 0.001	< 0.001	—

Дискриминантный анализ формы и размеров черепа провели по тем же семи промерам, включив в сравнение пять наиболее крупных выборок: виварные колонии забайкальского и алтайского подвидов большеухой полевки, певекскую и тиксинскую выборки лемминговидной полевки, а также меньшую по объему выборку полевки Фетисова. К сожалению, серия из Южной Якутии оказалась непригодной для многомерного сравнения из-за плохой сохранности черепов. На первые три дискриминантные функции пришлось 98% межгрупповой дисперсии (табл. 1), что позволяет надежно характеризовать изменчивость размеров и формы (пропорций) черепа у сравниваемых форм полевок. Из таблицы по значениям и знакам центроидов выборок видно, что вдоль первой дискриминантной оси наблюдаются различия между большеухими полевыми, с одной стороны, и лемминговидными и полевкой Фетисова, с другой. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между значениями первой дискриминантной канонической функции (DCF 1) и длиной зубного ряда оказался при этом крайне мал и статистически недостоверно отличался от нуля ($r_s = -0.11$; $p = 0.180$; $n = 188$). Поэтому предположение о возможном влиянии изменения размеров зубов полевок в виварии на результаты сравнения природных и виварных серий не подтвердилось, и этим явлением можно в данном случае пренебречь при сопоставлении сравниваемых форм *Aschizomys* по виварным и природным выборкам.

Табл. 2. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок четырех форм *Aschizomys*.

Table 2. Generalized Mahalanobis distances (D^2) between sample centroids of four forms of *Aschizomys*.

Формы	2	3	4	6
1.	3.85	18.44	17.46	24.72
2.	—	11.24	17.97	35.58
3.		—	7.51	36.18
4.			—	19.40

Примечание. Обозначения: 1. *A. m. macrotis* 2. *A.m. vinogradovi* 3. *A. lemminus* (Тикси) Различия статистически значимы при $p < 0.001$.

Вдоль второй оси, на которую приходится 40.3% дисперсии, наибольшие различия проявились между полевкой Фетисова, с одной стороны, и североякутской формой лемминговидной полевки, с другой. В результате проведенного сравнения оказалось, что в пределах изученного материала безошибочно дискриминируются (100%) именно эти крайние формы (см. табл. 1).

Оценка ранговой корреляции значений дискриминантных канонических функций с полом выявила слабые связи с первой ($r_s = -0.18$; $p = 0.012$; $n = 188$) и третьей осями ($r_s = 0.28$; $p < 0.001$; $n = 188$). Половые различия вдоль первой оси, действительно, невелики, а поскольку на первые две дискриминантные канонические функции приходится 92.1% межгрупповой изменчивости, следует признать, что влияние пола на описанные выше различия по размерам и форме черепа пренебрежимо мало.

Забайкальский и алтайский подвиды большеухой полевки также заметно различаются по размерам и пропорциям черепа, но в данном случае корректность их дискриминации колеблется от 79.17% для *A.m.macrotis* до 83.72% для *A.m.vinogradovi*. Различия между североякутской и чукотской формами лемминговидной полевки по краниометрическим характеристикам еще больше (табл. 2). Самой морфометрически своеобразной оказалась полевка Фетисова. Примечательно, что квадрат обобщенного расстояния Махаланобиса между выборками полевки Фетисова и североякутской формы лемминговидной является максимальным и составляет 36.18.

Таким образом, наши результаты не согласуются с отдельными выводами, полученными ранее Л.Ю. Епифанцевой и В.И. Фалеевым (Реализация морфологического разнообразия..., 2003). Подтверж-

даются своеобразие полевки Фетисова по краниометрическим характеристикам, а также большие различия между большеухими и лемминговидными полевками, однако нами выявлены отчетливые различия и между якутской и чукотской формами лемминговидной полевки. При этом североякутская форма на довольно большом материале по зимовавшим зверькам дискриминируется от всех других в 100% случаев.

Изменчивость рисунка третьего верхнего коренного (M³)

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; 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).

Ранее мы детально описали морфотипическую изменчивость M³ у алтайского и забайкальского подвидов большеухой полевки, а также у североякутской и чукотской форм лемминговидной полевки с учетом проявлений складчатости внутренней и внешней сторон зуба, числа и расположения замкнутых дентиновых пространств на его жевательной поверхности (Большаков и др., 1980).

В виварных колониях у алтайских зверьков наиболее часто встречаются морфотипы, имеющие три замкнутых пространства (табл. 3). Напротив, для забайкальских наиболее типично одно сплошное дентиновое пространство на M³, редко отделенное второе. Привлечение природного материала показало, что для алтайской формы характерна сильная межпопуляционная изменчивость этого признака и ее размах может превышать различие между подвидами большеухой полевки. Интересно отметить, что в олекминской выборке лемминговидной полевки из Южной Якутии преобладают 3 замкнутых пространства, но встречаются также 4, 5 и даже 6 замкнутых пространств. Лемминговидная полевка из окрестностей г. Певека также имеет сложные зубы с большим числом замкнутых пространств, как и в выборке из окрестностей г. Анадырь, однако североякутская форма из окрестностей г. Тикси имеет обычно одно, реже два или

Табл. 3. Изменчивость числа замкнутых пространств на поверхности М³ у *A. lemminus*, *A. m. macrotis*, *A. fetisovi* в лабораторных колониях и природных популяциях.

Table 3. Variation of close spaces on М³ surface in lab colonies and natural populations of *A. lemminus*, *A. m. macrotis*, *A. fetisovi*.

Выборка	N	С замкнутым пространством (%)						Среднее M ± m
		1	2	3	4	5	6	
Лабораторные колонии								
<i>A. m. vinogradovi</i>	254	2.8	27.2	39.4	23.6	7.0	0	3.05 ± 0.06
<i>A. m. macrotis</i>	206	67.5	29.6	2.9	0	0	0	1.35 ± 0.04
Природные популяции								
Хамар-Дабан	14	64.3	28.6	7.1	0	0	0	1.43 ± 0.17
Хр. Чихачева	38	65.8	10.5	21.1	2.6	0	0	1.61 ± 0.15
Оз. Телецкое	10	100	0	0	0	0	0	1.00
Алтай (данные Туликовой, Шведова (1961))	14	7.1	21.4	43.0	21.4	7.1	0	3.00 ± 0.28
Южная Якутия	53	7.5	15.1	39.6	22.6	11.3	3.8	3.26 ± 0.16
Кольмское нагорье, р. Кулу	39	5.1	17.9	38.5	15.4	15.4	7.7	3.41 ± 0.21
<i>A. lemminus</i> Анадырь	10	20.0	0	0	30.0	50.0	20.0	3.90 ± 0.50
<i>A. lemminus</i> Тикси	45	71.1	26.7	2.2	0	0	0	1.31 ± 0.08
<i>A. lemminus</i> Певек	33	0	0	9.1	30.3	51.5	9.1	4.61 ± 0.14
<i>A. fetisovi</i>	46	97.8	2.2	0	0	0	0	1.02 ± 0.02

три дентиновых поля, что сближает ее с забайкальской. Однако морфотипы с двумя пространствами у североякутских 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 североякутской это достигается за счет обособления передней петли и утраты ее сообщения с полем первого внешнего треугольника. Лемминговидные полевки с Колымского нагорья (р. Кулу) характеризуются, как и чукотские, большим средним числом дентиновых полей. Отметим, что практически у всех изученных зубов полевок Фетисова имелось лишь одно замкнутое пространство, как и у забайкальской большеухой полевки.

Таким образом, опираясь на среднее число замкнутых дентиновых полей M^3 , можно отметить три аспекта, полезных для дальнейшего обсуждения. Во-первых, установлена неоднородность лемминговидных полевок, среди которых резко выделяется североякутская форма из окрестностей г. Тикси. Во-вторых, обнаружена сложная пространственная картина изменчивости данного параметра для выборок, которые территориально близки к месту описания алтайской формы большеухой полевки. В-третьих, полевка Фетисова по данному параметру тяготеет к географически близкой, но изолированной от нее забайкальской большеухой полевке.

Для всех сравниваемых форм характерно варьирование числа выступающих и входящих углов на буккальной и лингвальной сторонах зуба – складчатости (Большаков и др., 1980). Алтайская форма имеет по три хорошо выраженных выступающих угла на обеих сторонах зуба. Напротив, для забайкальской полевки характерно по четыре выступающих угла с обеих сторон. Однако при наличии сильной межпопуляционной изменчивости этих признаков, показанной нами для алтайской формы, использование их в диагностических целях не эффективно. Наиболее резкие различия в строении третьего верхнего коренного зуба обнаружены между чукотской и североякутской формами лемминговидной полевки. Чукотская группировка характеризуется наибольшей складчатостью внутренней и внешней сторон зуба. Можно также добавить, что именно для чукотских зверьков характерна особенность общей конфигурации M^3 , отмеченная В.Г. Гептнером и О.Л. Россолимо (1968) для всей северо-восточной группы 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» (с.

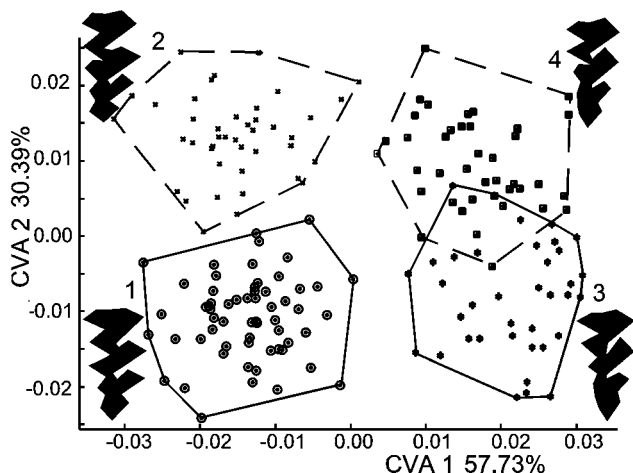


Рис 5. Результаты канонического анализа возрастных изменений формы M^3 у молодых (1,3) и старых (2,4) зверьков забайкальского (1,2) и алтайского (3,4) подвидов *Alticola macrotis*.

Fig. 5. Results of canonical analysis of age variation of shape of M^3 in young (1,3) and adult (2,4) specimens of Transbaicalian (1,2) and Altai (3,4) subspecies of *Alticola macrotis*.

87). Североякутская лемминговидная полевка по строению M^3 имеет больше сходства с алтайской и забайкальской формами большеухой полевки, чем с чукотской лемминговидной. По складчатости внутренней и внешней сторон зуба североякутская форма занимает промежуточное положение между алтайской и забайкальской, но значительно ближе к забайкальской, так как зубы североякутских зверьков обычно имеют в той или иной степени выраженный четвертый внутренний выступающий угол. Однако на внешней стороне зуба у североякутских полевок, как правило, только три выступающих угла, а четвертый выражен лишь у отдельных экземпляров. В целом последняя петля M^3 у них имеет удлиненную форму, а дополнительные выступающие углы на обеих сторонах талона не достигают по величине размеров первых трех выступающих углов.

Для выявления общей картины морфотипической дивергенции в масштабе подрода *Aschizomys* были применены методы геометрической морфометрии, позволяющие интегрально выявлять тенденции изменения формы объектов независимо от их различий по размерам.

Анализ изменчивости рисунка жевательной поверхности М³ методами геометрической морфометрии

Целью данного сравнения была попытка изучить изменчивость конфигурации рисунка жевательной поверхности третьего верхнего щечного зуба (М³) у форм подрода *Aschizomys* из Южной и Северо-Восточной Сибири, включая *A. fetisovi* с помощью методов геометрической морфометрии.

Предварительно проанализировали возможное смещение оценок за счет повторной расстановки ландмарок на примере сравнения выборок полевок двух подвидов большеухой полевки. Провели двухфакторный многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) значений частных прокрустовых дистанций с использованием 100 повторных реплик на основе перестановочного теста (permutation test). Подвидовые различия по форме М³ оказались статистически достоверными ($F = 20.25$; d.f.1= 46; d.f.2 = 7498; $p < 0.001$), но ни фактор повторной расстановки меток ($F = 0.63$; d.f.1= 46; d.f.2 = 7498; $p = 0.910$), ни взаимодействие факторов «подвид x повторная расстановка меток» ($F = 0.38$; d.f.1= 46; d.f.2 = 7498; $p = 1.000$) не были значимыми. Аналогично было установлено, что различия между изменчивостью левых и правых зубов тоже носят случайный характер. Это позволило при сравнении разных форм *Aschizomys* проводить лишь однократную расстановку меток и использовать объединенные серии правых и горизонтально повернутых левых зубов (см. Материалы и методы).

Предварительно также оценили размах возрастной изменчивости рисунка жевательной поверхности. Провели канонический анализ межгрупповой изменчивости формы жевательной поверхности М³ у 3- и 9-месячных полевок из виварных колоний забайкальского и алтайского подвидов *A. macrotis*. Межгрупповые различия вдоль всех трех первых канонических переменных оказались статистически значимыми. На долю межгрупповой дисперсии вдоль первой канонической переменной приходится 57.73%. Наибольшие различия вдоль этой оси проявились между сравниваемыми подвидами большеухой полевки (рис. 5). Вдоль второй канонической переменной, на которую приходится 30.39% дисперсии, проявились исключительно возрастные различия. Из рисунка видно, что в нижней части графика располагаются полигоны изменчивости молодых зверьков обоих подвидов, а в верхней части – старых животных. Приведенные на рисунке консенсусные конфигурации зубов четырех сравниваемых групп полевок выявляют общие тенденции возрастных изменений

формы зуба. С возрастом у обоих подвидов происходит характерное относительное уменьшение величины талона и ширины передней непарной петли. Вдоль третьей оси (11.88% дисперсии) наблюдается взаимодействие факторов «подвид x возраст», то есть оказывается, что некоторые черты формы зубов молодых полевок одного подвида соответствуют чертам старых полевок другого, и наоборот. Двухфакторный MANOVA с использованием перестановочного теста (100 повторных реплик) подтвердил статистическую значимость влияния обоих факторов и их взаимодействия.

Аналогичное сравнение было проведено и для определения величины возможных смещений оценок из-за проявления половых различий по форме зуба. Двухфакторный MANOVA частных прокрустовых дистанций по факторам «подвид» и «пол» при использовании 100 повторных перестановок (permutation test) выявил значимость влияния первого фактора ($F = 19.743$; $d.f.1 = 46$; $d.f.2 = 8234$; $p \ll 0.001$), но не подтвердил достоверность межгрупповых различий как по фактору «пол» ($F = 1.148$; $d.f.1 = 46$; $d.f.2 = 8234$; $p = 0.250$), так и при взаимодействии обоих факторов ($F = 0.979$; $d.f.1 = 46$; $d.f.2 = 8234$; $p = 0.410$).

Таким образом, если половыми различиями по форме зубов можно пренебречь и объединить данные по самцам и самкам, то возрастная изменчивость оказывается существенной и может повлиять на оценку дивергенции разных форм *Aschizomys*. По этой причине основной анализ материала проводили по животным старшей возрастной группы.

Поскольку в нашем распоряжении, наряду с достаточно большими выборками, имелись небольшие локальные серии зубов по малым выборкам, было принято решение провести два варианта сравнения географических форм и видов. В первом случае мы попытались изучить и описать общие направления межгрупповой изменчивости формы M^3 у разных форм *Aschizomys*, включая малые выборки. Для этой цели методом суперимпозиции получали усредненные консенсусные двумерные координаты по 25 ландмаркам (см. рис. 2), характеризующие изображения зубов в каждой из 11 элементарных выборок (выборки из окрестностей Анадыря и Эгвекинота не были включены из-за сильной возрастной деградации зубов). Затем консенсусные данные по всем изученным выборкам объединили и провели их ординацию методом главных компонент (PCS) для разных географических форм большеухих и лемминговидных полевок, а также полевок Фетисова. Во втором варианте, используя

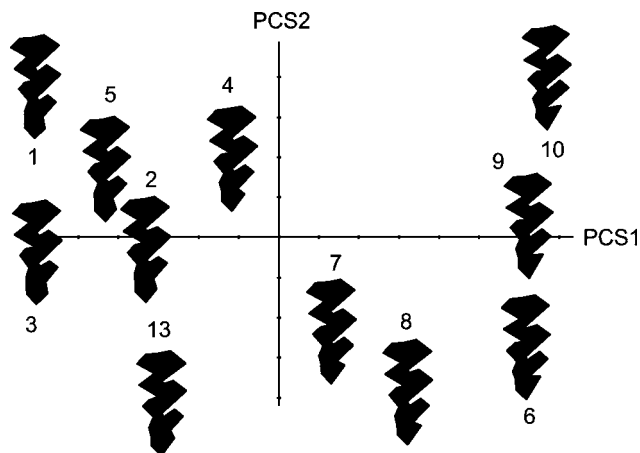


Рис. 6. Многомерная ординация различий в строения M^3 у 11 аллопатрических групп *Aschizomys* после Прокрустова выравнивания на основе главных компонент формы (PCS1, PCS2). Выборки: 1–10 как на рис. 1, 11 – Сохондинский запов. (*A. fetisovi*).

Fig. 6. Multidimensional ordination of M^3 shapes in eleven allopatric forms of *Aschizomys* after Procrustes alignment based on shape principal components (PCS1, PCS2). The samples: 1–10 as in Fig. 1, 11 – Sokhondo Mt. (*A. fetisovi*).

сравнительно большие выборки, провели канонический анализ конфигураций зубов у шести географически удаленных друг от друга основных географических форм и видов: забайкальской и алтайской большеухих полевков, полевки Фетисова, лемминговидных полевков из Южной Якутии (бассейн реки Олекмы), Северной Якутии (Хараулахский хр., окрестности г. Тикси), а также с Чукотки (окрестности г. Певек).

В первом варианте расчетов основная изменчивость конфигурации M^3 описана первыми тремя главными компонентами формы (рис. 6). Исходя из конфигурации расположения центроидов выборок, первая из них PCS1, объясняющая 56.04% (бутстреп-интервал: 47.3–73.5%) общей дисперсии, характеризует различия между южно-сибирскими и северо-восточными формами, традиционно относимыми к собственно большеухим и лемминговидным полевкам. Полевка Фетисова в плоскости двух первых PCS несколько сближается с формой из окрестностей г. Тикси, а полевки из Южной Якутии

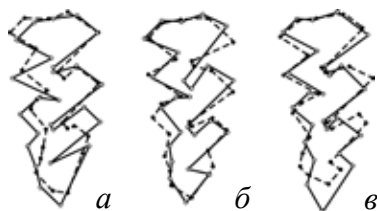


Рис. 7. Сравнение экстремальных контуров M^3 для первых трех главных компонент формы (PCS), характеризующих направления географической изменчивости зуба у таксонов *Aschizomys* вдоль: *а* – PCS1, *б* – PCS2, *в* – PCS3; штриховой контур – минимальное, сплошная линия – максимальное значения PCS.

Fig. 7. Comparison of M^3 extremal outlines for first three shape principal components (PCS) reflecting directions of the tooth geographic variation in *Aschizomys* taxa along: *а* – PCS1, *б* – PCS2, *в* – PCS3. Broken line is minimal and solid line is maximal PCS values.

(р. Олекма) и Колымского нагорья (р. Кулу) размещены на графике между североякутскими и чукотскими выборками лемминговидной полевки.

Для содержательной интерпретации географических различий в конфигурации M^3 использовали программу APS 2.41 (Penin, 2001), позволяющую динамически визуализировать изменения главных компонент формы и интерпретировать деформации M^3 , используя модельные конфигурации зубов. Программа позволяет построить комбинированное парное изображение крайних (экстремальных) значений соответствующей главной компоненты формы, которые на приведенном рисунке нанесены сплошной и штриховой линиями (рис. 7). Хорошо видно, что штриховой контур (минимальное значение PCS1) соответствует M^3 , который имеет относительно простое строение талона, с тремя лингвальными выступающими углами, а также имеет отчетливый просвет между передней непарной петлей и первым наружным треугольником. Этот вариант слияния характерен для всех южных форм и наиболее четко проявляется у большеухой полевки и полевки Фетисова. Противоположное, то есть максимальное значение PCS1 обозначено сплошным контуром. При данной структуре зуба наблюдается сжатие стенок эмали между передней непарной петлей и первым наружным треугольником, которое приводит к исчезновению слияния и отшнуровке передней непарной

петли. Параллельно усложняется структура талона, что проявляется в формировании четвертого лингвального выступающего угла. Такие варианты строения зубов характерны для выборок лемминговидной полевки, включая и географически промежуточные (Южная Якутия и Колымское нагорье). Наиболее сложные зубы (наибольшее значение PCS1) имеют чукотские лемминговидные полевки (г. Певек).

На второй план вдоль второй главной компоненты формы (15.44% общей дисперсии; бутстреп-интервал 3.2–25.8%) выступили различия по форме M^3 между североякутской и чукотской группировками лемминговидных полевок, и проявилось своеобразие зубов полевки Фетисова. Минимальное значение PCS2 также обозначено в данном случае штриховым контуром. Зубы с такой конфигурацией типичны для североякутской формы лемминговидной полевки. При этом наблюдается расширение просветов между первым наружным треугольником и передней непарной петлей, а также упрощение структуры талона. Данная структура в целом близка к конфигурации зуба, характерной для полевки Фетисова. Сплошным контуром показано максимальное значение PCS2, при котором образуется характерная перемычка между первым (наружным) и вторым (внутренним) треугольниками, формируется дополнительный четвертый лингвальный угол, а также начинает закладываться четвертый буккальный угол. В целом зуб становится более сложным. Такие зубы типичны для чукотской формы лемминговидной полевки. По третьей компоненте (PCS3, 9.53% дисперсии; бутстреп-интервал 2.6%–19.9%) проявились особенности строения зуба у алтайского и забайкальского подвидов большеухой полевки, которые уже были описаны выше.

Таким образом, по изученным характеристикам полевка Фетисова, изолированно обитающая на гольце Сохондо, обособляется по форме M^3 от южно-сибирских форм *A. macrotis* приблизительно на том же уровне, что и североякутская и чукотская формы лемминговидной полевки друг от друга.

Во втором варианте сравнения на основе канонического анализа изменчивости конфигурации M^3 шести относительно крупных выборок основных форм *Aschizomys* между ними были выявлены значимые межгрупповые различия вдоль всех пяти первых канонических переменных (рис. 8). Вдоль первой оси (52.22% межгрупповой дисперсии) отчетливо проявилось своеобразие большеухой и лемминговидной полевок. По значениям координат первой канонической переменной полевка Фетисова относительно близка к забайкальской большеухой полевке. Вдоль второй оси (16.21% дисперсии) наиболь-

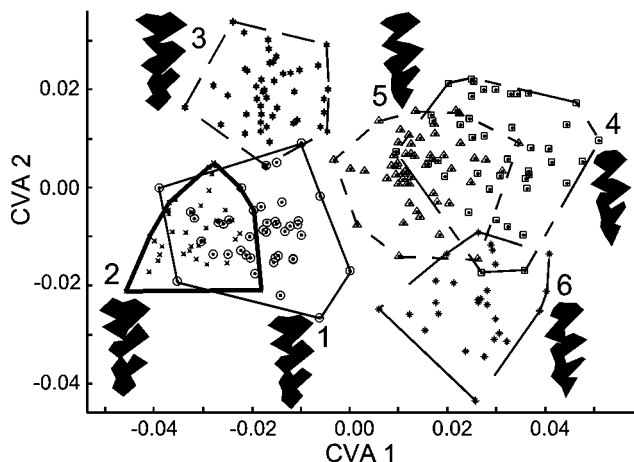


Рис. 8. Результаты канонического анализа изменчивости конфигурации M^3 у шести основных форм *Aschizomys*: 1 – забайкальская; 2 – алтайская; 3 – полевка Фетисова; 4 – южноякутская; 5 – североякутская; 6 – чукотская.

Fig. 8. Results of canonical analysis of M^3 shape variation among six principal forms of *Aschizomys*: 1 – Transbaicalia, 2 – Altai, 3 – *A. fetisovi*, 4 – S Yakutia, 5 – N Yakutia, 6 – Chukotka.

шие различия наблюдаются между североякутской и чукотской формами лемминговидной полевки. Нанесенные на график усредненные конфигурации M^3 каждой выборки позволяют визуализировать направления межгрупповой изменчивости формы зуба. Хорошо видно, что полученные результаты согласуются с выводами, полученными на основе первого варианта расчетов. Своеобразие североякутской лемминговидной полевки от всех остальных проявилось и в направлении положительных значений третьей канонической переменной (рисунок не приводится), на которую приходится 12.89% межгрупповой дисперсии.

Канонический анализ позволил почти безошибочно идентифицировать объекты по исходным выборкам (табл. 4), используя вычисленные CVA-расстояния. В среднем уровень корректности идентификации оказался высоким (98.57%). Таким образом, каждая из включенных в сравнение форм *Aschizomys* проявила своеобразие конфигурации M^3 , позволяющее при диагностике зубов лемминговидных полевок из Северной и Южной Якутии, а также у полевки Фетисова в 100% случаев правильно определять их групповую

Табл. 4. Корректность групповой идентификации шести форм *Aschizomys* по результатам канонического анализа изменчивости конфигурации М³.

Table 4. Correctness of group identification of six forms of *Aschizomys* resulted from canonical analysis of variation of М³ shape.

Форма	1	2	3	4	5	6	N	%
1.	41	0	1	0	0	0	42	97.62
2.	1	39	0	0	0	0	40	97.50
3.	0	0	44	0	0	0	44	100.00
4.	0	0	0	42	0	0	42	100.00
5.	0	0	0	0	26	1	27	96.30
6.	0	0	0	0	0	52	52	100.00
Итого:							247	98.57

Примечание. Обозначения форм *Aschizomys*: 1. *A. m. macrotis* (Хамар-Дабан), 2. *A. m. vinogradovi* (Алтай), 3. *A. fetisovi* (Сохондо), 4. *A. lemminus* (р. Олекма), 5. *A. lemminus* (Певек), 6. *A. lemminus* (Тикси)

принадлежность. Характерные черты формы зубов отличают и чукотскую выборку лемминговидной полевки от всех других (лишь в одном случае, т.е. по одному зубу наблюдалось ошибочное отнесение его к североякутской форме).

Подводя итоги проведенного сравнения, следует подчеркнуть, что наиболее контрастные различия по конфигурации М³ проявились между формами лемминговидной и большеухой полевки. *A. fetisovi* оказалась ближе по строению зуба к *A. macrotis*, чем к *A. lemminus*, но в некотором отношении занимает промежуточное положение между ними. Она тяготеет по конфигурации М³ к наиболее географически близко расположенной забайкальской форме, а среди форм лемминговидной полевки приближается к североякутской. Примечательно, что последняя группа резко выделяется среди других популяций лемминговидной полевки и ее представители могут быть надежно диагностированы по строению третьего верхнего щечного зуба. Сходную с североякутской формой конфигурацию зубов имеют и зверьки верхоянской популяции лемминговидной полевки.

Изменчивость неметрических признаков

Для выявления общей картины эпигенетической дивергенции форм подрода *Aschizomys* был применен фенетический подход и проанализирована изменчивость неметрических признаков черепа.

Часть материалов была изучена нами ранее (Васильева, Васильев, 1984, 1992; Vasil'eva, 1999). Первоначальную фенетическую классификацию проводили, подразделяя выборки по полу и возрасту (генерации), а также по времени сбора материала. Это позволило проверить возможную связь проявления отдельных признаков с полом, календарным возрастом (в лабораторных колониях), принадлежностью к сезонным генерациям (в природных популяциях) и оценить размах хронографической изменчивости частот признаков там, где это было возможно. Ранее нами было показано, что половые различия выражены слабо и статистически недостоверны (Васильева, Васильев, 1992). Аналогичные результаты получены и при сравнении виварных выборок зверьков разного возраста. Показано также, что в природных популяциях лемминговидной полевки различия между сезонными генерациями и выборками разных лет в некоторых случаях могут быть значимыми, но существенно меньше размаха межпопуляционных различий (Vasil'eva, 1999). Относительно невысокий уровень внутривидовых различий, связанных с полом, возрастом и годом по сравнению с масштабом межгрупповых дистанций при сравнении разных форм подрода *Aschizomys* позволил объединить самцов и самок, сеголетов и перезимовавших животных, собранных в разные годы, в единые совокупности для каждой географической точки.

Частоты неметрических признаков в изученных выборках полевков представлены в таблицах 5 и 6. Обращают на себя внимание резкие различия в проявлении отдельных признаков при сравнении разных форм *Aschizomys*. Расчет фенетических дистанций между выборками по всему комплексу признаков выявил, прежде всего, большое сходство виварных колоний с исходными природными популяциями: во всех четырех случаях наиболее близкой группой к выборке из виварной колонии, судя по наименьшей величине фенетической дистанции, оказалась выборка из соответствующей природной популяции, откуда были взяты зверьки-основатели (Vasil'eva, 1999). На наш взгляд это достаточно убедительно свидетельствует о принципиальной возможности использования гомологичных фенов неметрических признаков черепа в качестве маркеров генеалогического родства, а также о перспективности их применения для уточнения и реконструкции филогеографических отношений.

Матрица фенетических дистанций между природными выборками приведена в таблице 7. Из природных выборок фенетически наиболее сходными оказались зверьки с побережья оз. Телецкого,

Дивергенция *Aschizomys*

Табл. 5. Частоты (%) фенотипических признаков черепа в природных выборках и виварных колониях *Alticola macrotis*.

Table 5. Frequences (%) of fenes of non-metric skull traits in natural populations and lab colonies of *Alticola macrotis*.

Фен	Выборки						
	1 n = 17	1в n = 139	2 n = 17	3 n = 19	4 n = 28	5 n = 22	5в n = 131
1	12.12	5.56	0.00	4.76	1.85	6.82	0.77
2	23.53	4.33	40.63	17.07	27.27	34.88	19.08
3	41.18	41.37	24.24	35.71	26.79	34.88	44.66
4	5.88	9.49	12.90	12.20	5.56	4.65	2.30
5	11.76	8.36	0.00	0.00	14.81	0.00	3.10
6	0.00	0.00	6.67	16.22	10.20	0.00	0.00
7	15.15	10.51	15.15	22.86	12.00	9.52	20.48
8	61.76	39.13	12.50	30.56	35.29	14.29	29.60
9	48.48	47.74	25.00	36.11	22.00	2.44	3.16
10	17.65	57.45	5.88	33.33	40.74	4.55	13.08
11	38.24	38.91	44.12	33.33	55.56	6.82	5.81
12	3.70	14.29	11.54	18.92	21.43	5.41	24.34
13	0.00	3.70	18.75	21.05	28.00	0.00	0.79
14	0.00	0.74	0.00	0.00	4.00	0.00	0.00
15	0.00	0.00	0.00	2.50	16.36	0.00	0.40
16	69.23	71.98	100.00	100.00	100.00	95.35	95.92
17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	0.00	0.72	41.18	21.95	16.67	83.72	90.08
19	0.00	7.09	0.00	0.00	0.00	0.00	10.38
20	19.35	22.74	12.12	16.67	33.93	27.27	21.54
21	9.68	1.44	0.00	2.38	0.00	2.27	1.54

Примечание. Выборки: 1 – Теректинский хр. (1в – виварная колония), 2 – оз. Телецкое, 3 – хр. Чихачева, 4 – хр. Цаган-Шибэту, Тува, 5 – Хамар-Дабан, Байкальский заповедник (5в – виварная колония)

Табл.6. Частоты (%) фенотипов неметрических признаков черепа в природных выборках *A. lemminus*, *A. argentatus*, *A. fetisovi*.

Table 6. Frequences (%) of fenes of non-metric skull traits in natural populations of *A. lemminus*, *A. argentatus*, *A. fetisovi*.

Фен	Выборки									
	6 n = 51	7 n = 19	8 n = 205	9 n = 63	10 n = 106	11 n = 11	12 n = 14	13 n = 36	14 n = 34	
1	14.29	12.50	5.47	10.32	4.86	9.52	4.17	8.57	7.35	
2	35.11	11.11	7.87	12.80	27.13	36.36	34.62	79.17	1.47	
3	58.89	38.89	45.34	42.86	40.33	54.55	48.15	63.89	17.65	
4	4.44	2.63	1.58	11.11	10.65	9.09	0.00	26.39	1.47	
5	10.53	14.29	6.10	0.86	2.76	0.00	0.00	6.94	0.00	
6	22.45	57.69	48.05	38.30	90.67	90.91	50.00	1.41	0.00	
7	9.43	12.50	21.98	17.39	46.15	22.73	28.57	45.83	54.41	
8	20.00	0.00	7.21	61.96	29.35	54.55	61.54	20.83	23.53	
9	11.32	16.67	27.44	13.98	4.89	4.55	13.33	0.00	8.82	
10	21.21	55.26	71.46	7.14	6.37	0.00	16.67	69.44	20.59	
11	19.19	34.21	13.51	3.17	1.99	0.00	4.17	26.39	0.00	
12	36.73	22.22	16.84	54.55	0.00	9.09	0.00	35.29	30.30	
13	3.23	0.00	8.62	1.96	8.49	18.18	0.00	28.57	0.00	
14	0.00	0.00	8.72	2.00	0.00	27.27	0.00	0.00	0.00	
15	7.32	41.38	84.13	17.09	5.62	4.55	0.00	0.00	39.71	
16	51.22	55.17	12.93	56.88	27.70	0.00	42.86	100.0	100.0	
17	0.00	0.00	0.26	0.00	0.00	18.18	0.00	0.00	0.00	
18	0.00	0.00	0.00	0.00	7.75	0.00	0.00	91.67	0.00	
19	6.00	0.00	26.89	1.63	0.00	0.00	0.00	18.06	0.00	
20	43.00	50.00	63.46	0.81	4.74	13.64	0.00	25.35	0.00	
21	19.00	52.63	54.17	34.15	67.77	4.55	26.92	1.39	0.00	

Примечание. Выборки: 6 – р. Олекма, 7 – Верхоянский хр., 8 – Тикси, 9 – р. Кулу, Колымское нагорье, 10 – Певек, 11 – Анадырь, 12 – Эгвекино, 13 – *A. fetisovi*, Сохондинский запов.; 14 – *A. argentatus*, Заилийский Алатау.

Дивергенция *Aschizomys*

Табл. 7. Фенетические *MMD*-дистанции между выборками *Aschizomys* и мера их уникальности (*MMU*).

Table 7. Fenetic *MMD* distance among *Aschizomys* samples and *MMU* measure of their uniqueness.

Выборка	1	2	3	4	5	6	7
1	-	0.267	0.142	0.185	0.441	0.209	0.393
2	0.012	-	0.017	0.079	0.102	0.300	0.511
3	0.010	0.019	-	0.026	0.210	0.215	0.35
4	0.008	0.017	0.015	-	0.301	0.238	0.346
5	0.009	0.018	0.016	0.015	-	0.384	0.642
6	0.006	0.015	0.014	0.011	0.013	-	0.125
7	0.012	0.022	0.020	0.018	0.019	0.016	-
8	0.002	0.011	0.010	0.008	0.009	0.006	0.012
9	0.006	0.015	0.013	0.011	0.012	0.009	0.016
10	0.004	0.013	0.011	0.006	0.011	0.008	0.014
11	0.017	0.026	0.024	0.022	0.023	0.020	0.027
12	0.019	0.028	0.026	0.024	0.025	0.022	0.029
13	0.006	0.015	0.013	0.011	0.013	0.010	0.016
Выборка	8	9	10	11	12	13	<i>MMU</i>
1	0.642	0.347	0.819	0.758	0.301	0.642	0.429
2	0.941	0.423	0.692	0.734	0.385	0.313	0.397
3	0.709	0.300	0.598	0.653	0.279	0.341	0.320
4	0.685	0.439	0.783	0.765	0.412	0.374	0.386
5	1.043	0.506	0.764	0.825	0.458	0.298	0.498
6	0.355	0.135	0.426	0.357	0.151	0.591	0.291
7	0.138	0.331	0.410	0.548	0.296	0.861	0.413
8	-	0.564	0.610	0.640	0.480	1.209	0.668
9	0.005	-	0.314	0.271	0.067	0.876	0.381
10	0.004	0.007	-	0.239	0.147	1.065	0.572
11	0.016	0.02	0.018	-	0.161	1.177	0.594
12	0.019	0.022	0.02	0.033	-	0.777	0.326
13	0.006	0.009	0.008	0.020	0.022	-	0.710

Примечание. Над диагональю значения *MMD*, под диагональю значения *MSD*; номера выборок см. в табл. П1 (Приложение).

хребта Чихачева и из Тувы (хр. Цаган-Шибэту). Это вполне согласуется с наименьшим географическим расстоянием между ними. В то же время при относительно малой географической удаленности этих популяций от Теректинского хребта они довольно сильно отличаются от типичных представителей алтайского подвида и несут ряд промежуточных черт между алтайским и номинативным подвидами большеухой полевки.

В целом уровень различий возрастает при попарном сопоставлении южных и северо-восточных форм по сравнению с различиями между выборками внутри этих участков ареала. При этом с увеличением географического расстояния возрастают и фенетические дистанции. В то же время, при почти одинаковой географической удаленности тиксинской и верхнеколымской популяций лемминговидной полевки от большеухих полевок первая характеризуется максимальным уровнем эпигенетической дивергенции и отличается наибольшей мерой уникальности из всех северо-восточных ($MMU = 0.668$), а вторая проявляет промежуточные черты между северными и южными формами ($MMU = 0.381$). Верхнеколымская популяция по своему географическому положению вполне могла бы быть промежуточным пунктом при освоении предковыми формами *Aschizomys* Северо-Восточной Сибири. Наименее уникальной в фенетическом отношении является выборка из Южной Якутии ($MMU = 0.291$), географически расположенная между формами большеухих и лемминговидных полевок. Примечательно также, что сравнительно низкой мерой уникальности характеризуются и популяции большеухой полевки с Алтая и юго-запада Тувы, у которых показатель средней уникальности MMU варьирует от 0.320 до 0.386. Это позволяет предполагать их наибольшую географическую близость к гипотетическому центру формирования и дивергенции подрода *Aschizomys*. В этом отношении наши данные согласуются с представлениями о южносибирском происхождении подрода (Кищинский, 1972).

Фенетическое своеобразие североякутской формы лемминговидной полевки от всех других изученных групп непропорционально велико даже при коррекции формального географического расстояния и оценке его по наиболее вероятным путям расселения зверьков. Нарушение этой пропорциональности, по-видимому, указывает не только на длительное изолированное существование данной формы, но, возможно, и на независимое ее формирование. Выявленное своеобразие забайкальской формы ($MMU = 0.498$) может быть связано с аналогичными причинами. Наиболее уникальной оказалась выборка

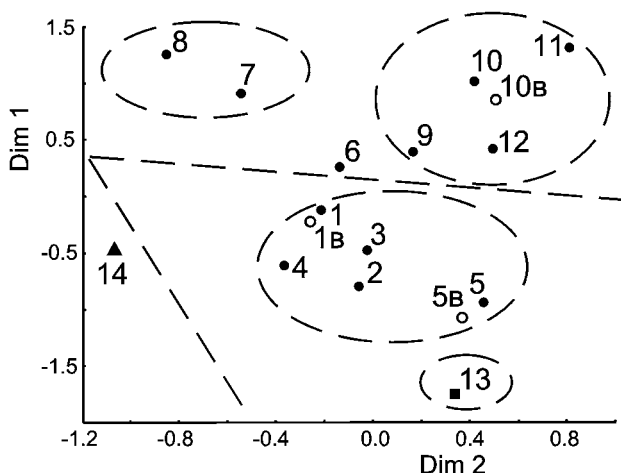


Рис. 9. Многомерное неметрическое шкалирование *MMD*-дистанций между формами *Aschizomys* при введении *A. argentatus*. Выборки: 1 – Теректинский хр., 1в – то же, виварий, 2 – оз. Телецкое, 3 – хр. Чихачева, 4 – Тува (хр. Цаган-Шибэту), 5 – хр. Хамар-Дабан, 5в – то же, виварий, 6 – верховья р. Олекмы, 7 – Верхоянский хребет, 8 – Тикси (Сев. Якутия), 9 – р. Кулу (Колымское нагорье), 10 – Певек (Чукотка), 10в – то же, виварий, 11 – Анадырь, 12 – Эгвекинот, 13 – Сохондо (*A. fetisovi*), 14 – Зайлийский Алатау (*A. argentatus*).

Fig. 9. Multidimensional scaling *MMD*-distances between forms of *Aschizomys*, with *A. argentatus* included. The samples: 1 – Terektinsky Ridge, 1v – same from lab, 2 – Teletskoye Lake, 3 – Chikhacheva Ridge, 4 – Tsagan Shibetu Ridge, Tuva, 5 – Kamar-Daban Ridge, 5v – same from lab, 6 – Olekma River, 7 – Verlhoyanskt Ridge, 8 – Tiksi, 9 – Kulu River, Kolyma Range, 10 – Pevek, 10v – same from lab, 11 – Anadyr, 12 – Egvekinot, 13 – Sokhondo Mt., Chitinskaya Obl., 14 – Zailiysky Alatau (*A. argentatus*).

полевки Фетисова ($MMU = 0.710$), что соответствует маргинальному изолированному расположению этой формы на юге Читинской области.

Дополнительно мы проклассифицировали по тому же набору признаков выборку одного из видов номинативного подрода *Alicola* (*Alicola*) *argentatus*, взятую в качестве внешней группы по отноше-

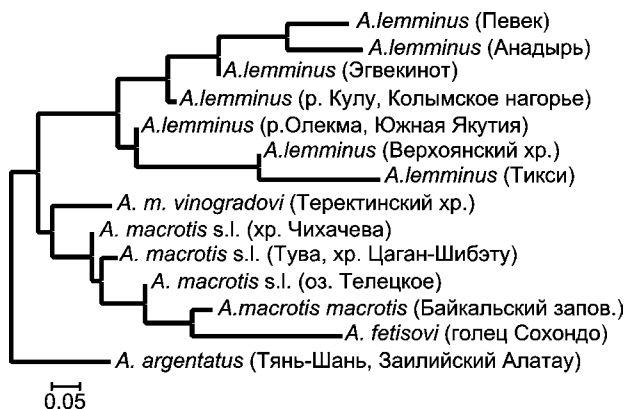


Рис. 10. Кластерный анализ (метод NJ-связывания) *MMD*-дистанций между формами *Aschizomys*.

Fig. 10. Cluster analysis (NJ method) of *MMD*-distances between forms of *Aschizomys*.

нию к подроду *Aschizomys*, и вычислили *MMD*-дистанции со всеми остальными. По итоговой матрице осуществили процедуру многомерного неметрического шкалирования (показатель стресса Краскела 0.09). При этом направление и полярность осей изменили так, что на графике ординаты выборок в целом согласуются с их географическим положением (рис. 9). Из рисунка видно, что внешняя группа – выборка серебристой полевки удалена от остальных приблизительно так же, как выборки североякутских и чукотских лемминговидных полевков друг от друга. Обращает на себя внимание, что центральное положение занимают выборки из Южной Якутии (р. Олекма), а также алтайских полевков с Теректинского хребта и хребта Чихачева. Все выборки лемминговидной и большеухой полевков четко отделены друг от друга вдоль первого измерения (Dim 1), а вдоль второго измерения (Dim 2) наблюдаются существенные различия между североякутской и чукотской формами лемминговидной полевки. Интересно, что полевка Фетисова сближается с выборкой забайкальской формы большеухой полевки, однако несколько удалена от всех других вдоль третьего измерения (Dim 3), которое не приведено на данном рисунке. Таким образом, полевка Фетисова в целом фенетически удалена от всех других не больше, чем североякутская форма лемминговидной полевки.

Примечательно, что ординаты виварных и исходных природных выборок во всех случаях близки друг к другу в пространстве трех

измерений. Заметим, что данные внутрипопуляционные различия по размаху существенно меньше межгрупповых различий при сравнении разных форм *Aschizomys*. Поэтому, интерпретируя фенетические различия между географически разными группировками, можно полагать, что они обусловлены в первую очередь наследственными различиями в протекании морфогенеза.

Кластерный анализ матрицы исходных *MMD*-дистанций природных выборок, включая внешнюю группу *A. argentatus* (рис. 10) был реализован в программе MEGA 4.0 (Tamuro et al., 2007) с использованием NJ-метода связывания. Анализ показал, что на верхнем уровне иерархии разделились два кластера: один включает выборки лемминговидной полевки, а второй – большеухой полевки и полевки Фетисова. В пределах лемминговидных полевков также формируются два больших кластера: один включает выборки североякутской формы (Тикси, Верхоянский хребет) с примкнувшей выборкой из Южной Якутии, а другой — все остальные (Кулу, Эгвекинот, Анадырь, Певек).

В кластере, объединяющем обе формы большеухой полевки и полевку Фетисова, картина связей тоже вполне отчетлива. Выделяется цепочка кластеров, последовательно включающая выборки «восточных» и «западных» форм. «Восточные» выборки представлены забайкальской формой большеухой полевки и полевкой Фетисова, которые и географически расположены относительно близко, хотя и полностью изолированы друг от друга в настоящее время. Возможно, что их объединение в общий кластер отражает и общие филогенетические связи в прошлом. Интересно, что уровень иерархии данного кластера сопоставим с таковым между выборкой лемминговидной полевки из Колымского нагорья и остальными чукотскими выборками вида. В то же время он несколько ниже, чем уровень своеобразия североякутской и чукотской форм. Выборка алтайского подвида с Теректинского хребта разместилась ближе к корню «филогенетического дерева», но к ней последовательно присоединяются географически близкие выборки большеухой полевки с хр. Чихачева, из Тувы и окрестностей Телецкого озера. Примечательно, что эти географически промежуточные группы последовательно включены в общую цепочку кластеров между крайними формами забайкальского и алтайского подвигов.

С целью выявить устойчивость полученных иерархических отношений между сравниваемыми формами подрода *Aschizomys* мы повторно провели NJ-связывание групп, включив в анализ наряду с

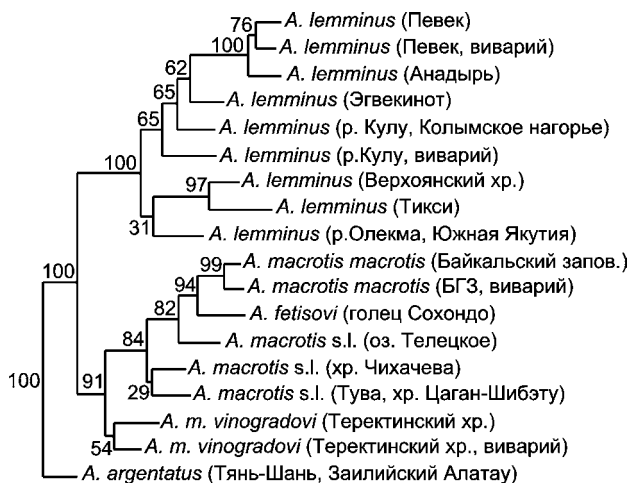


Рис. 11. Кластерный анализ (метод NJ-связывания) *MMD*-дистанций между формами *Aschizomys* (вкл. выборки из виварных колоний), преобразованных при многомерном неметрическом шкалировании.

Fig. 11. Cluster analysis (NJ method) of *MMD*-distances between forms of *Aschizomys* (lab samples included) transformed by multidimensional scaling.

природными и виварные выборки, но в качестве исходной матрицы использовали преобразованную матрицу *MMD*-дистанций, полученную после процедуры многомерного неметрического шкалирования (рис. 11). Формирование преобразованной матрицы дистанций произведено по семи измерениям, при которых была достигнута наименьшая величина стресса Краскела (0.009).

Из полученной NJ-дендрограммы видно, что общая иерархическая структура кластера полностью соответствует предыдущему варианту сравнения. Выборки виварных колоний, как правило, объединяются в общие субкластеры с выборками из исходных природных популяций или образуют смежные кластеры. Высокий уровень бутстреп-поддержек обнаружен при формировании большинства субкластеров разного уровня иерархии. С уровнем бутстреп-поддержки 100% выделяются два кластера, включающих формы большеуших полевков, с одной стороны, и лемминговидных, с другой. Лемминговидные полевки также подразделяются на два субкластера. В первый из них входят североякутские и олекминские полевки, а во второй

— чукотско-колымские. В пределах большеухих полевок устойчиво (94%) объединяются забайкальский подвид и полевка Фетисова, а алтайские и тувинские полевки образуют цепочку вложенных субкластеров, из которых ближе к корню NJ-дендрограммы расположены выборки с Теректинского хребта, как и в первом варианте кластирования.

В заключение заметим, что включение в сравнение виварных выборок наряду с природными позволяет использовать их в качестве тестирующих «внутренних групп», по устойчивости связей которых друг с другом можно в целом судить об эффективности данного метода оценки эпигенетической дивергенции. По степени безошибочного связывания друг с другом одноименных природных и виварных выборок можно, по-видимому, также судить и об относительной надежности выявляемого при этом «филогенетического сигнала» и для других включенных в анализ таксонов.

Заключение

Проведенный анализ морфологического разнообразия подрода *Aschizomys* выявил по разным системам признаков как общие, так и специфичные отношения сходства/различия между сравниваемыми формами. Наиболее отчетливо и практически по всему комплексу признаков проявились морфологические различия между выборками, традиционно относимыми к большеухой и лемминговидной полевам, что, несомненно, подтверждает их видовой статус, который долгое время оспаривался (Млекопитающие фауны СССР..., 1963; Громов, Ербаева, 1995). В пределах большеухой полевки проявилось некоторое своеобразие забайкальского и алтайского подвидов по длине хвоста, скуловой ширине, форме и структуре M^3 и частотам встречаемости гомологичных фенотипических признаков черепа. Поскольку экспериментальное скрещивание не выявило между ними репродуктивной изоляции, мы склоняемся к признанию их конспецифичными. В этом смысле различия между ними могут служить некой мерой подвидового уровня дивергенции в данной группе.

Полученные данные подтверждают также морфологическую однородность в пределах лемминговидной полевки. В целом уровень дивергенции внутри лемминговидных полевок существенно выше такового между алтайским и забайкальским подвидами большеухой полевки. По большинству изученных показателей, включая форму M^3 , гомологичные неметрические признаки черепа и кранио-

метрические признаки, североякутская группировка, населяющая Хараулахские горы в окрестностях г. Тикси, вместе с полевыми Верхолянского хребта образуют обособленную географическую форму, отличающуюся от чукотской. Различия по конфигурации зубов, проявившиеся между североякутскими и чукотскими лемминговидными полевыми, настолько велики, что дают основания предполагать видовой уровень обособления северных якутских популяций от чукотских. Следует напомнить, что североякутская и чукотская формы лемминговидной полевки имеют также кариотипические (Вукова et al., 1978; Bolshakov et al., 1985) и молекулярно-генетические (Рыбников и др., 1986; Гилева и др., 1990) различия. При отсутствии данных о степени их репродуктивной изоляции об их видовом обособлении следует говорить с осторожностью. Однако, если принять видовой уровень дивергенции североякутской и чукотской форм и учесть тот факт, что уровень их эпигенетической дивергенции сопоставим с таковым для *A. argentatus*, использованной в качестве внешней группы, то ранг таксонов *A. macrotis* s.l. и *A. lemminus* s.l. в этом случае мог бы быть повышен, по крайней мере, до подродового. К сожалению, в рамках данного исследования у нас нет оснований обсуждать возможность повышения ранга их дивергенции выше подродового, но обнаруженный высокий уровень молекулярно-генетического обособления *A.m. vinogradovi* и *A. lemminus* s. str. (Lebedev et al., 2007) делает и такую возможность вполне реальной.

Поскольку олекминская форма лемминговидной полевки из Южной Якутии на имеющемся у нас материале достаточно надежно диагностировалась по строению M^3 , то можно предполагать подвидовой ранг ее дивергенции. Напомним, что ранее из этого региона в Южной Якутии по особенностям окраски был описан подвид *A.l. vicina* (Портенко, и др., 1963). Наши данные на достаточно большом материале согласуются с этими представлениями. Однако следует заметить, что данная форма по неметрическим признакам черепа проявляет ряд промежуточных черт, занимая в морфологическом пространстве центральное положение между чукотской и североякутской формами с одной стороны, и алтайской формой большеухой полевки, с другой, выступая в качестве своеобразного связующего звена между *A. macrotis* и *A. lemminus* (см. рис. 9). В этом смысле, наши данные вступают в противоречие с принятием версии парафилетического происхождения *Aschizomys* (Lebedev et al., 2007).

Наши материалы по морфометрическим и некоторым одонтологическим признакам согласуются с выводами Л.И. Галкиной и

Л.Ю. Епифанцевой (1988) о высоком уровне дивергенции полевки Фетисова, однако по встречаемости гомологичных фенотипических признаков она близка к забайкальскому подвиду большеухой полевки. Различия в этом случае меньше, чем при сопоставлении алтайского и забайкальского подвидов *A. macrotis*. Поэтому имеются веские основания рассматривать полевку Фетисова в качестве третьего сильно дифференцированного подвида большеухой полевки *A. macrotis fetisovi* Galkina, Epifantseva 1988.

Таким образом, выявление сложной иерархической картины морфологической дивергенции форм в пределах подрода *Aschizomys* позволяет наметить ряд дальнейших перспективных задач для молекулярно-генетических исследований. Наиболее важным представляется оценить статус североякутской и южноякутской форм лемминговидной полевки. Наряду с имеющимися уже данными по *A. m. vinogradovi* (Lebedev et al., 2007) необходимо включить материалы по *A. m. macrotis* и *A. fetisovi* в общую молекулярно-филогенетическую систему трибы Clethrionomyini, что может дать дополнительную информацию о филогенетических отношениях *Atitcola* и *Clethrionomys*.

Благодарности

Авторы благодарны музею ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологическому музею Московского университета, а также всем коллекторам и коллегам, способствовавшим изучению представленных в работе материалов по разным формам подрода *Aschizomys*. Особую благодарность выражаем рано ушедшим от нас А.В. Покровскому и Э.А. Гилевой за неоценимую помощь и поддержку на начальных этапах сбора материала. Работа была выполнена при поддержке грантов РФФИ № 07-04-00161-а и НШ-1022.2008.4.

Список литературы

- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Большаков В.Н., Кузнецова И.А., Покровский А.В. 1982. Экспериментальные исследования алтайской и забайкальской горных полевок (размножение, рост, развитие, гибридизация // Бюл. МОИП, Отд. биол. Т. 87. Вып. 5. С. 3–12.
- Васильев А.Г. 1995. ФЕН. Пакет специальных программ по фенетике. Version 3.0. Екатеринбург, 1995.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2000. Эволюционно-

- экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида: (хроно-географический подход). Екатеринбург: Екатеринбург. 132 с.
- Васильева И.А. 2002. Фенетический анализ таксономических отношений высокогорной полевки *Alticola fetisovi* с другими представителями подрода *Aschizomys* // Экологические проблемы горных территорий: материалы междунар. науч. конф. (18–20 июня 2002 г.). Екатеринбург. С. 133–139.
- Васильева И.А. 2006. Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 46 с.
- Васильева И.А., Васильев А.Г. 1984. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск. С. 53–70.
- Васильева И.А., Васильев А.Г. 1992. Фенетический анализ популяционного разнообразия и дивергенции полевок группы *Alticola macrotis* // Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих. Киев. С. 37–55. (Препринт АН Украины, Ин-т зоологии; 92.2).
- Виноградов Б.С. 1927. Лемминговидные полевки (род *Aschizomys*) // Заметки о млекопитающих Якутии. Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–19.
- Виноградов Б.С., Громов И.М. 1952. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 296 с.
- Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И. 1941. Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 241 с.
- Галкина Л.И., Елифанцева Л.Ю. 1988. Новый вид горной полевки из Забайкалья (*Rodentia*, *Cricetidae*) // Вестн. зоол. АН УССР. № 2. С. 30–33.
- Гептнер В.Г., Россолимо О.Л. 1969. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полевок рода *Alticola* Blanford 1881 // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М. С. 53–93.
- Гилева Э.А., Рыбников Д.Е., Мирошниченко Г.П. 1990. ДНК–ДНК гибридизация и филогенетические отношения в двух родах полевок, *Alticola* и *Clethrionomys* (*Microtinae*, *Rodentia*) // Докл. АН СССР. Т. 311. № 2. С. 477–480.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и

- сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. 522 с. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН; Вып. 167).
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полевки (Microinae). Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Епифанцева Л.Ю., Фалеев В.И. 2000. Морфологическая дифференциация популяций горных видов (*Alticola macrotis*, *A. lemmings*) и горных популяций широко распространенного вида (*Arvicola terrestris*) полевок (*Rodentia*, *Cricetidae*) // Зоол. журн. Т. 79. № 2. С. 210-218.
- Каталог млекопитающих СССР (плиоцен - современность). 1981 / ред. И.М. Громов, Г.И. Баранова. Л.: Наука. 456 с.
- Кишинский А.А. 1972. Формирование горной териофауны Северо-Восточной Сибири // Основные проблемы териологии. М. С. 177-198.
- Ларина Н.И., Еремина И.В. 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8-52.
- Литвинов Н.И., Литвинов Ю.Н., Поздняков А.А. 2000. Морфологическая изменчивость изолированных популяций ольхонской полевки *Alticola olchonensis* (*Rodentia*, *Cricetidae*) с островов Байкала // Зоол. журн. Т. 79. № 1. С. 73-79.
- Млекопитающие фауны СССР. 1963 / И.М. Громов, А.А. Гуреев, Г.А. Новиков [и др.] М.; Л.: Изд-во АН СССР. Ч. I. 638 с.
- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР Т. 7. 715 с.
- Павлинов И.Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я. Россолимо О.Л., 1987. Систематика млекопитающих СССР. (Исследования по фауне Советского Союза). М: Изд-во МГУ. 285 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. Т. 63. № 6. С. 473-493.
- Покровский А.В., Большаков В.Н., Кузнецова И.А. 1976. Размножение алтайской высокогорной полевки (*Alticola vinogradovi* Ras.) в экспериментальных условиях // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 7. С. 67-69.
- Портенко Л.А., Кишинский А.А. Чернявский Ф.Б., 1963. Млекопитающие Коряцкого нагорья: материалы по распространению, численности, биологии и экономическому значению. М.; Л.: Изд-

- во АН СССР. 131 с.
- Разоренова А.П. 1933. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 42. Вып. 1. С. 78-80.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2003. / Ред. А.Г. Васильев [и др.] Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Россолимо О.Л. 1989а. Материалы к ревизии скальных полевков номинативного подрода *Alticola* s. str., дифференциация и систематика полевков группы *stoliczkanus-barakshin* // Биол. Науки. № 4. С. 31-38.
- Россолимо О.Л. 1989б. Ревизия серебристой полевки *Alticola argentatus* (Mammalia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 68. № 8. С. 104-113.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. 1986. Видовой состав полевков подрода *Alticola* s. str. (Rodentia, Arvicolidae) // IV съезд Всесоюз. териол. общ.: тез. докл. М. Т. I. С. 92-93.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., Подтяжкин О.И., Скулкин В.С. 1988. Изменчивость и систематика скальных полевков (*Alticola* s. str.) Монголии, Тувы, Прибайкалья и Алтая // Зоол. журн. Т. 67. № 3. С. 426-437.
- Рыбников Д.Е., Гилева Э.А., Мирошниченко Г.П. 1986. Исследования ДНК азиатских горных полевков // Биологические проблемы Севера: тез. докл. 11 Всесоюз. симпоз. Якутск. Вып. 3: Териология, орнитология и охрана природы. С. 68-69.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. М. 660 с.
- Тупикова Н.В., Шведов А.П. 1961. К вопросу о систематическом положении, распространении и экологии алтайской высокогорной полевки // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 66. Вып. 6. С. 5-14.
- Фетисов А.С. 1936. Материалы по систематике и географическому распространению млекопитающих Западного Забайкалья // Изв. Гос. противочум. ин-та Сибири и Дал. Востока. Т. 3. С. 86-119.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций: новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. 160 с.
- Berry R.J. 1964. The evolution of an island population of the house mouse // Evolution. Vol. 18. № 3. P. 468-483.
- Berry R.J. 1986. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals // Biol. J. Lin. Soc. Vol. 28. P. 205-230.
- Bolshakov V.N., Gileva E.A., Bykova G.V. 1985. Chromosome variation

- in the Asian mountain vole, *Alticola macrotis* Radde, 1861 (Rodentia, Cricetidae) // Ann.. Zool. Ind. Vol. 23. Pt. 2. P. 53–69.
- Bykova G.V., Vasilyeva I.A., Gileva E.A. 1978. Chromosomal and morphological diversity in 2 populations of Asian mountain vole, *Alticola lemmingus* Miller (Rodentia, Cricetidae) // Experientia. Vol. 34. P. 1146–1148.
- Grüneberg H. 1963. The Pathology of Development. Oxford: Blackwell. 309 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryaen P.D. 2008. PAST — Palaeontological Statistics, version 1.81. 88 p.
- Hinton M.A.C. 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. London. Vol. 1. P. 488 p.
- Hartman S.E. 1980. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. Vol. 6. № 3. P. 436–448.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome b gene // Zoologica scripta. Vol. 36. № 6. P. 547–563.
- Musser G.G., Carleton M.D. 2005. Subfamily Arvicolinae // Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder / Mammal Species of the World. 3d ed. Washington, London: Smithsonian Institution Press. Vol. 2. P. 956–1039.
- Penin X. 2001. APS, version 2.41. (program).
- Rohlf F.J. 2004a. TpsDig. Version 1.40. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J. 2004b. TpsSuper. Version 1.14. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J. 2007. Relative warps. Version 1.45. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J., Slice D.E. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Systematic Zool. Vol. 39. P. 40–59.
- Rossolimo O.L., Pavlinov I.J. 1992. Species and subspecies of *Alticola* s.str. (Rodentia: Arvicolidae) // Eds I. Horacek, V. Vohralik / Prague Studies in Mammalogy. Prague. P. 149–176.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molec. Biol. Evol. Vol. 4. P. 406–425.
- Sjøvold T. 1977. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's

- Mean Measure of Divergence // *Ossa*. Vol. 4. Suppl. 1. 133 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: Freeman W.H., 3d ed. 877 p.
- Vasil'eva I. 1999. Epigenetic divergence of Asian high-mountain voles of the subgenus *Aschizomys* from southern and north-eastern Siberia // *Folia zool.* Vol. 48. Suppl. 1. P. 105–114.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W. L. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. New York: Elsevier. Acad. Press., 2004. 443 p.