

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ЭКОЛОГИЯ
И МОРФОЛОГИЯ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ**



СВЕРДЛОВСК • 1984

УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ЭКОЛОГИЯ
И МОРФОЛОГИЯ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК, 1984

УДК 591.5+575.22

Популяционная экология и морфология млекопитающих:
[Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Обсуждаются проблемы популяционной экологии и морфологии млекопитающих. Освещаются новые данные по экологии некоторых видов полевок. Предлагаются оригинальные методические разработки для решения вопросов популяционной экологии, в том числе методы определения фенетических дистанций между популяциями грызунов и радионуклидного мечения полевок.

Основное внимание уделено изучению изменчивости морфологических признаков и анализу экологической структуры популяций, а также рассмотрению актуальных проблем внутривидовой дифференциации млекопитающих.

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

Ответственный редактор **Л. Н. Добринский**

П $\frac{21008-165(82)1245}{055(02)7}$ 15—1984 © УНЦ АН СССР, 1984.

И. А. ВАСИЛЬЕВА, А. Г. ВАСИЛЬЕВ

**ОПЫТ ФЕНЕТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ
ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ
МЕЖДУ ЗАБАЙКАЛЬСКОЙ И АЛТАЙСКОЙ ФОРМАМИ
БОЛЬШЕУХОЙ ПОЛЕВКИ (*ALTICOLA MACROTIS* RADDE, 1861)**

Таксономические взаимоотношения между формами сибирских высокогорных полевок обсуждаются в зоологической литературе в течение многих лет. После выхода работы А. П. Разореновой [14] большинство зоологов признавали видовую самостоятельность алтайской (*Alticola vinogradovi* Ras., 1933) и забайкальской (*A. macrotis* Radde, 1861) полевок [6, 7, 12]. В более поздних работах наметилась тенденция к их объединению из-за нечеткости диагностических признаков в один вид сибирской высокогорной, или большеухой, полевки *A. macrotis* [8, 9, 15].

Экспериментальными исследованиями, проведенными в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР, обоснована неправомерность выделения *A. vinogradovi* в самостоятельный вид и подтверждено видовое единство ее с *A. macrotis*. В результате кариологических исследований алтайской и забайкальской форм большеухой полевки, а также всестороннего изучения их биологии и гибридизации в условиях вивария установлено, что эти формы со сходными кариотипами дают плодовитое потомство при скрещивании [3, 4].

В плане дальнейшего изучения таксономических взаимоотношений между этими формами несомненный интерес представляет анализ гибридного материала, который является продуктом непосредственного генетического взаимодействия сравниваемых таксонов. Кроме того, из-за ограниченности материала в предшествующих исследованиях недостаточно изучена степень морфологической дифференциации подвидов. Остается открытым вопрос о диагностических признаках забайкальской и алтайской большеухих полевок.

Все большее значение для внутривидовой систематики приобретает метод оценки фенетических дистанций по комплексу неметрических признаков [5, 24—26]. Метод позволяет получить суммарную оценку различий по комплексу неметрических пороговых признаков, что особенно важно для количественной

оценки уровня дифференциации и определения дивергенции внутривидовых форм.

Основоположниками этого метода являются генетики английской школы, первоначально разработавшие его для генетического сравнения сублиний лабораторных домовых мышей [21, 22], а затем Р. Берри [19] успешно применил его при сравнении природных популяций домовой мыши. Следует заметить, что пороговая природа анализируемых признаков предполагает возможность генетической интерпретации получаемых различий [20, 24], что немаловажно при таксономических сопоставлениях. С другой стороны, так как пороговые неметрические признаки в скрытом виде имеют количественную природу варьирования, во многом определяемую эндогенными факторами, то их использование имеет некоторое преимущество перед обычным анализом метрических признаков, имеющих количественную природу и подверженных влиянию внешних факторов.

Цель настоящей работы — сопоставление полученных нами ранее данных по основным краниометрическим показателям и морфотипической изменчивости важного диагностического признака — рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба (M^3) с результатами фенетического анализа по комплексу неметрических черепных признаков *A. macrotis macrotis*, *A. m. vinogradovi* и гибридов между ними.

Материал и методика

Для исследований использовали коллекции черепов, хранящиеся в Зоологическом музее Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Основной материал представлен черепами зверьков, которых разводили в виварии А. В. Покровский и И. А. Кузнецова.

Основатели лабораторной колонии забайкальской полевки привезены в 1975 г. из Байкальского государственного заповедника (изучен 131 череп этой формы). Колония алтайской полевки ведет начало от основателей, привезенных с Теректинского хребта в 1972 г. (изучено 139 экз.). Кроме этого, использовано 142 черепа гибридов первого поколения и 120 черепов гибридов второго поколения. Природные серии представлены выборками с хребта Малый Хамар-Дабан (8 экз., 1975 г.), из окрестностей оз. Телецкого (7 экз., 1966 г.) и с хребта Чихачева (20 экз., 1972 г.).

Для краниометрической характеристики использованы строга одновозрастные выборки трехмесячных животных. Измерения черепов проводили по стандартной методике. Взято девять основных промеров черепа (табл. 1). Для сравнения пропорций черепа рассчитаны индексы промеров по отношению к кондиллобазальной длине (табл. 2).

Таблица 1

Сравнение размеров черепа забайкальской и алтайской форм большеухой полевки и их гибридов (виварные колонии), мм

Признак	Показатель	Забайкальская $n=44$	Алтайская $n=40$	Гибриды	
				первого поколения $n=11$	второго поколения $n=29$
Кондилобазальная длина	$M \pm m$	$25,7 \pm 0,09$	$25,7 \pm 0,09$	$25,8 \pm 0,12$	$25,5 \pm 0,11$
	$C_v, \%$	2,38	2,21	1,50	2,22
Длина лицевой части	$M \pm m$	$15,0 \pm 0,05$	$15,0 \pm 0,05$	$15,2 \pm 0,10$	$15,0 \pm 0,08$
	$C_v, \%$	2,03	2,26	2,12	2,73
Длина мозговой части	$M \pm m$	$10,7 \pm 0,05$	$10,7 \pm 0,06$	$10,6 \pm 0,10$	$10,5 \pm 0,06$
	$C_v, \%$	3,30	3,25	2,92	3,19
Длина верхней диастемы	$M \pm m$	$7,8 \pm 0,04$	$7,8 \pm 0,05$	$8,1 \pm 0,07$	$7,8 \pm 0,04$
	$C_v, \%$	3,66	3,73	2,57	3,19
Длина верхнего ряда коренных	$M \pm m$	$5,8 \pm 0,03$	$5,8 \pm 0,03$	$5,8 \pm 0,07$	$5,9 \pm 0,05$
	$C_v, \%$	3,37	3,31	3,91	4,69
Межглазничная ширина	$M \pm m$	$4,1 \pm 0,02$	$4,2 \pm 0,02$	$4,1 \pm 0,04$	$4,2 \pm 0,04$
	$C_v, \%$	2,39	2,42	2,97	4,45
Скуловая ширина	$M \pm m$	$14,1 \pm 0,05$	$14,6 \pm 0,06$	$14,4 \pm 0,16$	$14,0 \pm 0,08$
	$C_v, \%$	2,29	2,36	3,62	2,67
Высота черепа	$M \pm m$	$9,6 \pm 0,04$	$9,6 \pm 0,04$	$9,5 \pm 0,09$	$9,5 \pm 0,06$
	$C_v, \%$	2,55	2,33	2,90	3,12
Наибольшая ширина черепа	$M \pm m$	$12,7 \pm 0,04$	$12,8 \pm 0,04$	$12,8 \pm 0,14$	$12,5 \pm 0,06$
	$C_v, \%$	2,19	2,00	3,38	2,61

Таблица 2

Индексы краниометрических признаков забайкальской и алтайской форм большеухой полевки и их гибридов, %

Признак	Показатель	Забайкальская $n=44$	Алтайская $n=40$	Гибриды	
				первого поколения $n=11$	второго поколения $n=29$
Длина лицевой части	$M \pm n$	$58,2 \pm 0,13$	$58,4 \pm 0,14$	$59,1 \pm 0,30$	$58,9 \pm 0,16$
	$C_v, \%$	1,44	1,50	1,61	1,44
Длина мозговой части	$M \pm n$	$41,8 \pm 0,10$	$41,6 \pm 0,13$	$40,9 \pm 0,30$	$41,1 \pm 0,19$
	$C_v, \%$	1,59	1,85	2,32	2,39
Длина верхней диастемы	$M \pm n$	$30,3 \pm 0,10$	$30,5 \pm 0,15$	$31,3 \pm 0,20$	$30,4 \pm 0,13$
	$C_v, \%$	2,08	3,15	2,02	2,33
Длина верхнего ряда коренных	$M \pm n$	$22,7 \pm 0,13$	$22,6 \pm 0,11$	$22,3 \pm 0,25$	$23,1 \pm 0,20$
	$C_v, \%$	3,80	3,09	3,50	4,48
Межглазничная ширина	$M \pm n$	$16,1 \pm 0,08$	$16,4 \pm 0,09$	$15,9 \pm 0,17$	$16,2 \pm 0,12$
	$C_v, \%$	3,15	3,24	3,38	3,79
Скуловая ширина	$M \pm n$	$54,6 \pm 0,10$	$56,6 \pm 0,22$	$55,8 \pm 0,57$	$55,0 \pm 0,24$
	$C_v, \%$	1,25	2,40	3,26	2,15
Высота черепа	$M \pm n$	$37,2 \pm 0,09$	$37,2 \pm 0,15$	$37,0 \pm 0,36$	$37,1 \pm 0,20$
	$C_v, \%$	1,64	2,43	3,08	2,88
Наибольшая ширина	$M \pm n$	$49,2 \pm 0,07$	$49,7 \pm 0,20$	$49,6 \pm 0,53$	$49,1 \pm 0,21$
	$C_v, \%$	0,98	2,47	3,37	2,31

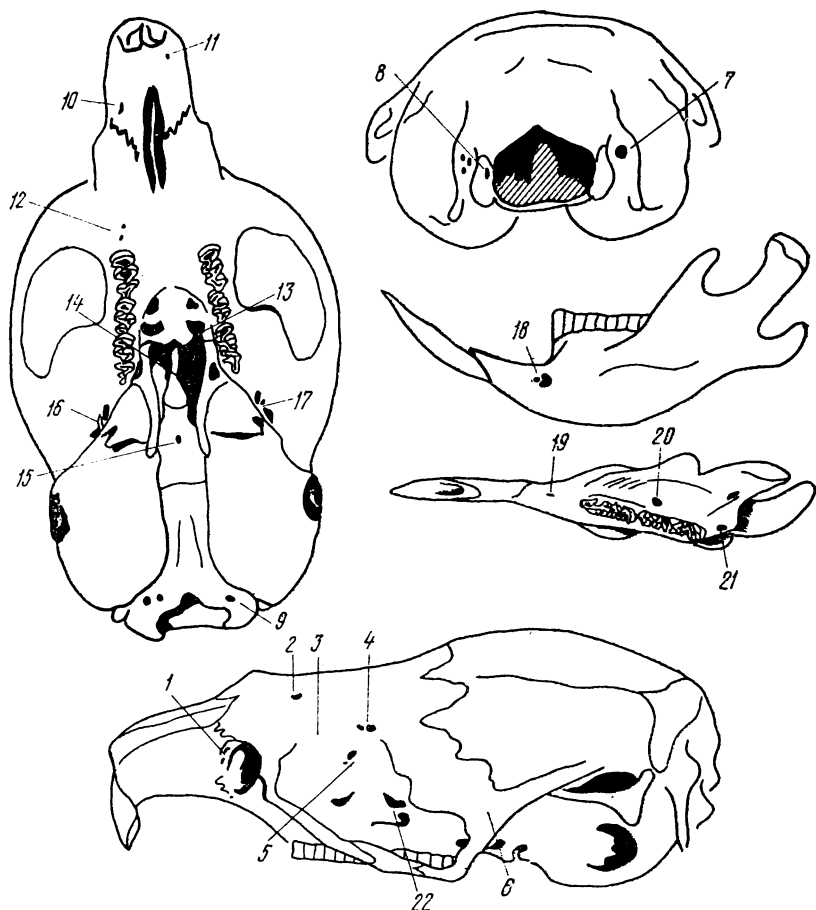


Рис. 1. Расположение неметрических признаков на черепе забайкальской большеухой полевки
1—22 — номера признаков.

Морфотипическая изменчивость рисунка жевательной поверхности забайкальской и алтайской форм большеухой полевки проанализирована нами ранее [2]. В настоящей работе приводятся новые данные по сравнению форм с применением показателя суммарной складчатости зуба, предложенного Н. И. Путинцевым. В этом случае складчатость зуба выражается в баллах [13].

Метод определения фенетических дистанций применительно к рыжей и красной полевкам и примеры интерпретации полученных на его основе результатов описаны А. Г. Васильевым (см. статью в наст. сб.). Большинство признаков, использован-

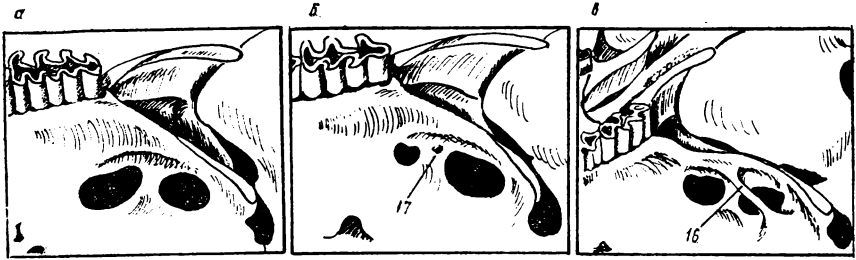


Рис. 2. Форма овального отверстия (foramen ovale) у забайкальской (а), алтайской (б) большеушых полевок и их гибридов (в).

16 — interjunctura foraminis ovalis (дополнительная костная перемычка овального отверстия); 17 — foraminulum pseudoovale (одиночное маленькое отверстие в центре срединной пластинки овального отверстия).

ных у красной и рыжей полевок, применено и для фенетического сравнения забайкальской и алтайской полевок, однако обнаружены и новые, краткое описание которых приведено в общем списке признаков. В работе использованы лишь черепные неметрические признаки большеушых полевок. Расположение их на черепе показано на рис. 1, 2. При классификации особей отмечали наличие признаков для каждой особи и подсчитывали частоты их встречаемости. Частоты билатеральных признаков рассчитывали так же, как и для унитарных, т. е. за единицу встречаемости принимали особь в целом независимо от того, слева, справа или симметрично проявляется признак на черепе.

Оценивали связь признаков с полом, возрастом и друг с другом. В большинстве случаев связь отсутствовала, что позволило использовать выборки в полном объеме, т. е. объединить данные по особям обоих полов и разного возраста. Выбраковывали признаки, классификация которых была затруднена или в значительной степени субъективна, и крайне редкие признаки как малоинформативные. В итоге предварительной выбраковки из найденных признаков (более 30) остались для дальнейшей работы 22. Ниже приведен список использованных признаков, нумерация которых соответствует таковой на рисунках и в таблицах. Латинская номенклатура признаков рассматривается нами лишь в качестве предварительной, «рабочей».

Список неметрических признаков черепа, встреченных у большеушхой полевки

1. Foramen praeorbitale duplicatum — удвоенное предглазничное отверстие.
2. Foramen frontale medium — центральнолобное отверстие.
3. Foramen frontale anterior отсутствует — переднелобное отверстие отсутствует.

4. Foramen frontale duplicatum — удвоенное лобное отверстие.
5. Foramen frontale inferior duplicatum — удвоенное нижне-лобное отверстие.

6. Foramen temporale отсутствует — височное отверстие отсутствует.

7. Foramen occipitale simplex — одиночное затылочное отверстие. Расположено в области мышелковой ямки.

8. Foramen condyli — присутствие одиночного мышелкового отверстия. Расположено на сочленовной поверхности мышелка ближе к foramen magnum. Иногда встречаются два отверстия, которые классифицировались как обычное одиночное. Признак отмечен нами впервые.

9. Foramen hypoglossum simplex — одиночное подъязычное отверстие.

10. Foramen intermaxillare I присутствует — наличие отверстия на вентральной стороне межчелюстной кости ближе к шву с верхнечелюстной костью (обнаружен впервые).

11. Foramen intermaxillare II присутствует — наличие отверстия на вентральной стороне межчелюстной кости ближе к резцам. У рыжей и красной полевков признак назван *f. intermaxillare laterale* (см. статью А. П. Васильева в наст. сб.).

12. Foramen maxillare duplicatum — удвоенное верхнечелюстное отверстие.

13. Margo palatinus posterior disjunctus — задний край костного неба не сомкнут с альвеолярной частью небной кости. Признак, обратный встреченному у рыжей полевки, где учитывается вариант замкнутого края неба.

14. Foramen sphenoidale laterale — видимое снаружи отверстие в форме выемки на боковой поверхности переднеклиновидной кости.

15. Foramen sphenoidale medium — одиночное центральное отверстие на вентральной поверхности основной клиновидной кости.

16. Interjunctura foraminis ovalis — дополнительная костная перемычка овального отверстия (рис. 2, *в*).

17. Foraminulum pseudoovale — одиночное маленькое отверстие в центре перемычки (срединной пластинки), которая делит обычно овальное отверстие на две части (рис. 2, *б*). Признак отмечен впервые.

18. Foramen mentale duplicatum — удвоенное подбородочное отверстие.

19. Foramen pseudomentale II — отверстие на дорзальной части диастемы нижней челюсти ближе к альвеоле M_1 .

20. Foramen infracoronarium mandibulae — одиночное крупное отверстие в основании веночного отростка нижней челюсти с лабиальной стороны от зубного ряда. Оно расположено, как правило, напротив M_2 . Признак впервые используется у большей полевки.

21. Foramen postalveolare mandibulae — прободение заднего (резцового) альвеолярного валика нижней челюсти, расположенного за M_3 . Признак на других видах ранее не описывался.

22. Ponticulus infraorbitalis — наличие костного мостика, соединяющего альвеолярный бугор в нижней части глазницы с задней стенкой глазницы, образованной крылом основной клиновидной кости (этот признак характерен для забайкальской формы большеухой полевки).

Метод расчета показателя дифференциации D , служащего мерой различий и определяющего фенетические дистанции, приведен в статье А. Г. Васильева в настоящем сборнике.

Результаты и их обсуждение

Строение черепа. Краниометрия. По общей конфигурации черепа сравниваемые формы полевок очень сходны. Череп имеет в целом инфантильные черты: скуловые дуги округлые, относительно не широко расставленные, межглазничный промежуток сравнительно широкий. В то же время у них есть и некоторые особенности. Череп забайкальской полевки характеризуется большим сжатием скуловых дуг и резким углом в месте соединения скуловой кости со скуловым отростком чешуйчатой. Напротив, в черепе алтайских зверьков скуловой отросток чешуйчатой кости соединяется со скуловой костью плавно, без резкого угла.

Результаты биометрической обработки промеров черепов трехмесячных животных приведены в табл. 1. Абсолютное большинство изученных показателей полностью совпадает (7 из 9). Различие по межглазничной ширине в 0,1 мм, хотя и статистически достоверно, но слишком мало в абсолютном выражении, чтобы этот признак мог быть отнесен к разряду диагностических. Единственным характерным отличием, как и ожидалось, является большая скуловая ширина черепа алтайской полевки — 14,6 мм по сравнению с 14,1 мм у забайкальской.

У гибридов первого поколения несколько большие значения имеет длина диастемы (8,1 против 7,8 мм). Скуловая ширина принимает по отношению к исходным формам промежуточное значение (14,4 мм). Во втором поколении гибридов скуловая ширина совпадает с ее значением у забайкальской полевки — 14,0 мм.

Различие по скуловой ширине при равенстве кондиллобазальной длины черепа проявляется и при сравнении его пропорций (см. табл. 2). Для гибридов первого поколения характерно некоторое увеличение относительной длины лицевого отдела черепа и верхней диастемы. Пропорции черепа гибридов второго поколения практически не отличаются от исходных форм. Индекс скуловой ширины приближается к его значению у за-

Таблица 3

Изменчивость числа замкнутых пространств на жевательной поверхности M^3 у алтайской и забайкальской форм большеушной полевки и их гибридов (по [2])

Число замкнутых пространств, %	Забайкальская $n=206$	Алтайская $n=254$	Гибриды	
			первого поколения $n=38$	второго поколения $n=60$
1	$67,5 \pm 3,26$	$2,8 \pm 1,04$	$13,2 \pm 5,49$	$31,7 \pm 6,01$
2	$29,6 \pm 3,18$	$27,2 \pm 2,79$	$57,9 \pm 8,01$	$56,7 \pm 6,40$
3	$2,0 \pm 1,17$	$39,4 \pm 3,07$	$28,9 \pm 7,35$	$10,0 \pm 3,87$
4	—	$23,6 \pm 2,66$	—	$1,6 \pm 1,62$
5	—	$7,0 \pm 1,60$	—	—
Среднее . . .	$1,35 \pm 0,04$	$3,05 \pm 0,06$	$2,16 \pm 0,10$	$1,82 \pm 0,09$

байкальской полевки, сохраняя промежуточное положение между исходными формами.

Таким образом, фенотип обеих форм при разведении в виварии имеет почти полное сходство по метрическим признакам и пропорциям черепа, за исключением некоторой разницы по межглазничной и особенно скуловой ширине. Гибриды по большинству признаков оказываются сходными с родительскими формами.

Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 . Как известно, при описании *A. vinogradovi* в качестве нового вида А. П. Разоренова [14] придавала решающее значение особенностям строения третьего верхнего коренного зуба, важного таксономического признака в роде *Alticola*. По ее данным, *A. vinogradovi* характеризуется отсутствием слияния первого наружного треугольника с первой поперечной петлей зуба из-за большой глубины первого наружного входящего угла, что отличает эту форму от других представителей *Alticola* и сближает с *Aschizomys lemminus*. С. И. Огнев [12], наряду с указанным признаком, обратил внимание на то, что у *A. vinogradovi* на жевательной поверхности M^3 «от 4 до 5 замкнутых пространств», в то время как у *A. macrotis* «обычно только одно замкнутое пространство, иногда почти отделенное второе» (с. 530). Впоследствии многие авторы сомневались в пригодности этого признака для диагностических целей из-за его индивидуальной и географической изменчивости [2, 15, 16].

Нами подробно проанализирована морфотипическая изменчивость M^3 у названных форм полевок и их гибридов [2]. Выделены две составляющие изменчивости — число замкнутых пространств и складчатость боковых сторон зуба. Число замкнутых пространств M^3 варьирует у обеих форм (табл. 3); у забайкальской — от 1 до 3, а у алтайской — от 1 до 5, при этом

Таблица 4

Изменчивость складчатости M^3 у алтайской и забайкальской форм большеухой полевки и их гибридов [2]

Класс складчатости, %	Забайкаль- ская $n=206$	Алтайская $n=254$	Гибриды	
			первого поколения $n=38$	второго поколения $n=60$
Внутренняя сторона:				
I	$9,7 \pm 2,06$	$38,2 \pm 3,05$	$5,3 \pm 3,63$	$10,0 \pm 3,87$
II	$21,4 \pm 2,86$	$46,9 \pm 3,13$	$36,8 \pm 7,82$	$23,3 \pm 5,46$
III	$68,9 \pm 3,23$	$14,9 \pm 2,23$	$57,9 \pm 8,01$	$66,7 \pm 6,08$
Наружная сторона:				
наличие 4-го высту- пающего угла . . .	$78,2 \pm 2,88$	$52,0 \pm 3,13$	$68,4 \pm 7,54$	$78,3 \pm 5,32$
наличие 5-го высту- пающего угла . . .	$4,8 \pm 1,49$	—	—	$6,7 \pm 3,23$

у забайкальской формы достоверно преобладают M^3 с одним замкнутым пространством ($1,35 \pm 0,04$), а у алтайской — с тремя ($3,05 \pm 0,06$). Гибриды первого и второго поколений по данному признаку занимают промежуточное положение, причем доля морфотипов с одним замкнутым пространством (признак забайкальской полевки) во втором поколении повышается.

Сравниваемые формы существенно отличаются и по складчатости боковых сторон третьего верхнего коренного зуба (табл. 4). Распределение частот выделенных классов складчатости внутренней стороны у них неодинаково ($\chi^2 = 141,8$; $p < 0,001$). У забайкальской полевки преобладают наиболее сложные (III класс складчатости), а у алтайской — относительно простые варианты (I—II классы). Распределение частот классов складчатости M^3 у гибридов первого и особенно второго поколения совпадает с таковым у забайкальской полевки. Четвертый внешний выступающий угол также чаще встречается у забайкальских полевков. Гибриды обоих поколений по этому признаку не отличаются от забайкальской формы. Примечательно, что еще большее усложнение наружной стороны зуба, а именно появление пятого выступающего угла на внешней стороне, наблюдается только у забайкальской полевки и гибридов второго поколения.

В табл. 5 приведены значения показателя суммарной складчатости третьего верхнего коренного зуба сравниваемых групп полевков в баллах, который одновременно учитывает складчатость как внутренней, так и внешней сторон зуба, т. е. косвенно оценивается длина режущего края эмали в целом. Как и следовало ожидать (см. табл. 4), его значение выше у забайкальской

Таблица 5

Значения показателей суммарной складчатости M^3 у забайкальской и алтайской форм большеухой полевки и их гибридов (виварные колонии), баллы

Форма	Число зубов	$M \pm t$	$C_v, \%$
Забайкальская	204	$21,6 \pm 0,13$ (16,0—25,5)	8,4
Алтайская	254	$19,2 \pm 0,11$ (16,0—23,0)	8,9
Гибриды I поколения: от самки забайкаль- ской	131	$20,7 \pm 0,14$ (16,5—24,0)	7,6
от самки алтайской	116	$20,4 \pm 0,18$ (16,0—23,5)	9,5
Гибриды II поколения	177	$20,6 \pm 0,13$ (16,0—26,5)	8,4

Таблица 6

Частоты неметрических признаков черепа у забайкальских и алтайских большеухих полевок (виварные колонии), %

Номер признака	Забайкальская			Алтайская		
	Число особей, имеющих признак	Общее число наблюдений	%	Число особей, имеющих признак	Общее число наблюдений	%
1	2	130	1,5	10	131	7,6
2	3	131	2,3	17	139	12,2
3	43	131	32,8	12	139	8,6
4	23	131	17,6	6	138	4,4
5	2	130	1,5	4	138	2,9
6	7	129	5,4	18	137	13,1
7	40	125	32,0	43	138	30,1
8	46	125	36,8	67	137	48,9
9	7	126	5,6	89	133	66,9
10	14	129	10,9	76	138	55,1
11	28	130	21,5	44	137	32,1
12	34	129	26,4	14	139	10,1
13	40	109	36,3	28	123	22,8
14	17	129	13,2	5	137	3,7
15	1	130	0,8	11	138	8,0
16	0	122	0	0	131	0
17	118	128	92,2	72	132	54,5
18	25	129	19,4	19	137	13,8
19	39	130	30,0	50	136	36,8
20	38	128	29,7	108	134	80,6
21	55	127	43,3	5	136	3,6
22	125	131	95,4	1	138	0,7

полевки. Гибриды по этому показателю занимают промежуточное положение, несколько приближаясь к забайкальской форме.

Оценка фенетических дистанций по неметрическим признакам черепа. Синхронное разведение колоний забайкальской и алтайской полевков в сходных условиях виварного содержания позволяет выявить специфику формирования их фенооблика [17]. Специфика должна проявиться, если степень дифференциации форм велика и они обладают необратимыми онтогенетическими особенностями. При этом степень сходства их фенотипической реакции на сходные условия культивации будет служить мерой их онтогенетической и, следовательно, генетической близости. Очевидно, что виварные колонии, произошедшие от смежных, соседних популяций, фенотипически должны быть значительно ближе друг к другу, чем колонии, сформированные из представителей разных внутривидовых форм [17, 18].

Анализ распределения частот встречаемости разных неметрических признаков забайкальской и алтайской форм (табл. 6) показывает, что они значительно отличаются по многим признакам (3, 9, 10, 17, 20, 21, 22). Эти различия, например по 22-му признаку (*ponticulus infraorbitalis*), на виварных колониях можно рассматривать как диагностические: у забайкальской полевки он присутствует в 95,4 % случаев, а у алтайской — только в 0,7 %. Наличие этого костного мостика в аборигенной пробе забайкальской полевки из места взятия основателей виварной колонии обнаружено практически у всех особей (87,5 %), кроме одной. Однако в природной пробе с Алтая из окрестностей оз. Телецкого встречаемость костного мостика была выше, чем в виварной колонии, происходящей с Теректинского хребта, и составила 35,7 %; а в удаленной природной выборке с хребта Чихачева — 30,8 %. Интересно отметить, что частота встречаемости признака в обоих поколениях гибридов близка к 50 %, т. е. почти строго промежуточна по отношению к значениям частот родительских форм. При этом у гибридов, наряду с промежуточной пенетрантностью признака, экспрессивность его колеблется в более широких пределах, чем у исходных форм. Оценить экспрессивность количественно довольно трудно, но при визуальной оценке костный мостик у гибридов может проявляться от нитевидной перемычки до мощного костного образования, варьируя от малых до больших размеров. У забайкальской полевки пенетрантность признака составляет, как уже говорилось, 95,4 %, а экспрессивность максимальна, т. е. он всегда имеет наибольшие размеры. У алтайской полевки мостик обнаружен только у одной особи и имеет среднюю выраженность, не достигая по размерам нижнего уровня экспрессивности признака у забайкальских полевков.

В качестве вспомогательных диагностических подвидовых признаков можно использовать также форму овального отверстия (*f. ovale*) и форму заднего края костного неба. Овальное

отверстие, при наблюдении его с наружной вентральной стороны черепа, характеризуется наличием типичной для многих видов грызунов срединной пластинки (перегородки), которая разделяет видимое снаружи *f. ovale* на два больших отверстия. У забайкальских полевок овальное отверстие в целом относительно широко и более уплощено, срединная пластинка относительно уже и разделяет *f. ovale* на два примерно одинаковых по размерам больших отверстия, видимых снаружи (см. рис. 2, а). У алтайской формы *f. ovale* более округлое (относительно меньших размеров), срединная пластинка более широкая, отверстия, разделяемые пластинкой, асимметричны по размерам. Ближнее к зубному ряду отверстие заметно меньше дистального (см. рис. 2, б).

Форма заднего края костного неба у алтайских полевок обычно неровная, в виде двух или более заостренных отростков, а у забайкальских, как правило, округлая, в виде двух гладких по краю полуovalов или относительно ровная. Применение в комплексе этих трех диагностических признаков позволяло почти безошибочно определять подвидовую принадлежность на смешанных сериях черепов виварных разводов.

Таким образом, фенетические особенности, присущие исходным формам, хорошо проявляются в сходных условиях разведения в виварии и свидетельствуют о существенной степени их внутривидовой дифференциации.

Особый интерес представляет сопоставление частот встречаемости неметрических признаков у гибридов обоих поколений и родительских форм (см. табл. 6, 7). Можно отметить два характерных варианта изменения значений частот признаков у гибридов: во-первых, промежуточное значение частот признаков гибридов по отношению к родительским формам (признаки 9, 10, 17, 18, 20, 21, 22 и некоторые другие) и, во-вторых, усиление пенетрантности признаков у гибридов по сравнению с исходными формами (признаки 4, 8, 11, 19 и, возможно, некоторые другие, например 5, 12, 16). Оба случая связаны, по-видимому, со специфическими взаимодействиями генов у гибридных особей. В случае промежуточного характера проявления пороговых признаков, очевидно, сказываются аддитивные эффекты, а усиление пенетрантности признаков у гибридов можно отнести за счет снятия эпистатических взаимодействий (генов) у гибридных особей. Интересно отметить изменения частот встречаемости у рецессивных гибридов первого поколения по третьему признаку (отсутствие переднелобного отверстия) по отношению к родительским формам (в этом случае можно предполагать действие материнского эффекта (матроклинии), так как оба рецессивных варианта гибридов первого поколения тяготеют по значениям частот к соответствующей материнской форме.

Любопытное явление наблюдается по признаку 16 (дополнительная костная перемычка овального отверстия — рис. 2, в).

Таблица 7

Частоты неметрических признаков черепа у гибридов от скрещивания забайкальской и алтайской форм большеухой полевки, %

Номер признака	Первое поколение гибридов						Второе поколение гибридов (F_2)	
	F_1 от самки <i>A. macrotis</i>		F_1 от самки <i>A. vinogradovi</i>		F_1 объединенные данные			
	P/N^*	%	P/N	%	P/N	%	P/N	%
1	2/77	2,6	7/65	10,8	9/142	6,3	6/119	5,0
2	17/77	22,1	9/65	13,9	26/142	18,3	10/120	8,3
3	24/77	31,2	8/65	12,3	32/142	22,5	45/120	37,5
4	21/77	27,3	21/65	32,3	42/142	29,6	41/120	34,2
5	9/76	4,0	18/65	27,7	27/141	19,1	38/120	31,7
6	0/77	0	1/65	1,5	1/142	0,7	3/114	2,6
7	28/75	37,3	26/63	41,3	54/138	39,1	29/112	25,9
8	44/75	58,7	40/63	63,5	84/138	60,9	58/112	51,8
9	17/75	22,7	17/63	27,0	34/138	24,6	23/111	20,7
10	30/77	39,0	17/65	26,2	47/142	33,1	44/119	37,0
11	42/77	54,5	28/65	43,1	70/142	49,3	72/120	60,0
12	19/76	25,0	20/65	30,8	39/141	27,7	35/120	29,2
13	8/50	16,0	8/45	17,8	16/95	16,8	26/90	28,9
14	7/76	9,2	15/64	23,4	22/140	15,7	17/113	15,0
15	7/75	9,3	1/64	1,6	8/139	5,8	6/116	5,2
16	2/75	2,7	0/65	0	2/140	1,4	3/117	2,6
17	55/73	75,3	54/65	83,1	109/138	78,9	92/115	80,0
18	12/72	16,7	9/64	14,1	21/136	15,4	18/120	15,0
19	41/72	56,9	41/64	64,1	82/136	60,3	84/119	70,6
20	42/73	57,5	37/64	57,8	79/137	57,7	76/119	63,9
21	25/72	34,7	25/64	39,1	50/136	36,8	19/119	16,0
22	31/75	41,3	31/65	47,7	62/140	44,3	64/117	54,7

* P — число особей, имеющих признак; N — общее число наблюдений.

Таблица 8

Значения показателя дифференциации по неметрическим признакам черепа между изученными выборками полевки

Группы сравнения	1	2	3	4	5	6
1 — забайкальская	—	0,634	0,230	0,214	0,218	0,238
2 — алтайская	0,042	—	0,255	0,305	0,271	0,323
3 — F_1 от самки <i>A. macrotis</i>	0,030	0,031	—	0,029	—0,008	0,032
4 — F_1 от самки <i>A. vinogradovi</i>	0,030	0,028	0,012	—	—0,005	0,040
5 — F_1 объединенные данные	0,024	0,027	0	0	—	0,026
6 — гибриды второго поколения (F_2)	0,026	0,030	0,011	0,013	0,008	—

Примечание. Значения показателя дифференциации приведены в верхней треугольной матрице, значения среднеквадратических отклонений — в нижней треугольной матрице.

У обеих родительских форм на всем изученном материале он не обнаружен (см. табл. 6), но встречается, хотя и с небольшой частотой, у гибридов обоих поколений (см. табл. 7). Здесь мы имеем, по-видимому, пример проявления атаксистического признака у гибридов. Этот признак обнаружен нами у близкой в таксономическом отношении лемминговидной полевки, у якутской формы которой он встречается с высокой частотой, а также характерен и для других видов рода *Alticola*: серебристой, гоби-алтайской и плоскочерепной полевков.

Оба подвида генетически дифференцированы, но свободно скрещиваются между собой. Можно полагать, что исторически длительное автономное становление этих внутривидовых форм привело к формированию у каждого подвида специфической генетической среды, что выражается в характере изменения частот пороговых признаков у гибридов по сравнению с родительскими формами. Хотя в нашем случае строгие генетические выводы невозможны, однако изменение частот признаков у гибридов указывает на существенные генетические различия между сравниваемыми подвидами. Кроме того, о значимости этих различий косвенно говорят следующие факты.

Мы проанализировали на билатерально встречающихся признаках явление флуктуирующей асимметрии. Напомним, что для билатеральных признаков характерно как одностороннее проявление признака в фенотипе особи (только слева или только справа), так и симметричное проявление (одновременно с обеих сторон). При этом пороговые билатерально встречающиеся признаки, как уже говорилось ранее, могут вообще не проявляться в фенотипе у части особей в выборке. Мы учитывали долю особей с асимметричным проявлением признака (варианты $+/-$ и $-/+$) в процентах к общему числу наблюдаемых особей. Хорошо известно, что повышение уровня флуктуирующей асимметрии, во-первых, указывает на усиление независимости проявления признака на одной из сторон [1], а во-вторых, на усиление дисбаланса развития признаков [10, 11]. Как показали расчеты, среднее асимметричное проявление признака у забайкальской полевки составило $14,9 \pm 0,71\%$, а у алтайской — $15,6 \pm 0,71\%$, что говорит о близком уровне асимметричного проявления признаков у обеих исходных форм. Уровень асимметричного проявления признаков у гибридов первого и второго поколений оказался значимо более высоким (соответственно: F_1 от самки забайкальской — $19,4 \pm 1,03\%$; F_1 от самки алтайской — $21,7 \pm 1,17\%$ и F_2 — $19,5 \pm 0,83\%$). Эти факты свидетельствуют о том, что при гибридизации алтайской и забайкальской полевков у гибридов наблюдается усиление дестабилизации проявления признаков. Нарушение стабильности процесса развития признаков у гибридов, в свою очередь, косвенно указывает на существенную генетическую удаленность родительских форм, так как если бы они были генетически близки, то

не наблюдалось бы нарушений нормального хода формирования признаков у гибридов.

Рассмотрим фенетические дистанции между родительскими формами и гибридами по комплексу из 22 пороговых неметрических признаков (табл. 8). Различия между алтайской и забайкальской полевками оказались велики ($0,634 \pm 0,042$) и, по аналогии с результатами подобных исследований на красной полевке [5], соответствуют подвидовому уровню дифференциации. Гибриды первого поколения занимают промежуточное положение между исходными формами, приближаясь по величинам показателя дифференциации к забайкальской полевке. Различия между реципрокными вариантами гибридов первого поколения очень невелики ($0,029 \pm 0,012$). Так же мало удалены гибриды обоих поколений ($0,026 \pm 0,008$). Другими словами, гибриды обоих поколений фенетически достаточно однородны. Гибриды второго поколения, как и первого, занимают между родительскими формами промежуточное положение, приближаясь к забайкальской полевке.

Заключение

Уточнение таксономического ранга объектов сравнения в нашей работе не являлось самоцелью, так как этот факт уже вполне доказан [3]. Гораздо важнее было сопоставление ранга таксонов с уровнем их морфологической и фенетической определенности.

Сопоставление краниометрических признаков виварных колоний двух подвидов большеухой полевки показало значительное сходство общих размеров и пропорций черепов трехмесячных зверьков этих форм. Существенные различия между ними проявились лишь по одному показателю — скуловой ширине (как по абсолютным, так и по относительным размерам он больше у алтайских полевок).

Однако по изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба и результатам фенетических исследований черепа между подвидами обнаружены большие различия. Так, по складчатости боковых сторон зуба и числу замкнутых пространств проявляется принципиальная разница. Более складчатые зубы имеет забайкальская полевка. Характерно для этой формы и значительное преобладание вариантов с одним замкнутым пространством. Алтайские полевки отличаются менее складчатыми зубами и при большем в целом диапазоне варьирования числа замкнутых пространств у них явно преобладают морфотипы с тремя замкнутыми пространствами.

Фенетический анализ показывает существенную разницу между обеими формами — уровень дивергенции достигает ранга сильно дифференцированных подвидов [5]. Неудивительно по-

этому, что А. П. Разоренова [14] считала *A. vinogradovi* самостоятельным видом.

Гибриды от скрещивания этих подвидов имеют, как правило, промежуточный фенооблик по большинству сравниваемых характеристик, несколько приближаясь к забайкальской полевке. Результаты прямого сопоставления исходных форм и материалы гибридизации указывают на существенные генетические различия между подвидами:

1. Исходные формы по большинству признаков (за исключением ряда черепных промеров — лабильных, количественных признаков) сохраняют в сходных условиях разведения в виварии морфологические особенности и не приобретают одинакового фенооблика. Неодинаковая фенотипическая реакция по большинству фенетических признаков и морфотипической изменчивости зубов на сходные условия разведения указывают на необратимые генетические особенности подвидов.

2. Фенетическая дистанция по комплексу неметрических признаков настолько существенна (0,634), что из опыта подобных сопоставлений заведомо разных подвидовых форм других видов [5] и лабораторных генетических линий домового мыши [23] может интерпретироваться как мера, указывающая на большие генетические различия между подвидами.

3. Косвенно на большие генетические различия между подвидами указывают следующие материалы анализа гибридов: а) появление у гибридов атавистического признака (дополнительная перегородка на *f. ovale*), не встречающегося у родительских форм, но характерного для многих близких видов *Alticola*, в том числе для наиболее близкой формы — лемминговидной полевки;

б) многочисленные случаи промежуточного изменения частот встречаемости неметрических признаков или усиления их пенетрантности у гибридов по сравнению с родительскими формами;

в) нарушение стабильности процесса формирования неметрических признаков у гибридов, выражающееся в существенном увеличении встречаемости у гибридов особей с асимметричным выражением признаков.

Фенетический анализ способствует углублению исследований в области микроморфологии черепа, что позволяет обнаруживать диагностические признаки у сравниваемых внутривидовых форм. Так, для целей подвидовой диагностики забайкальской и алтайской форм большеухой полевки оказалось пригодным сочетание трех признаков: наличие костного мостика — *ropticulus infraorbitalis*, особенности строения заднего края костного неба и форма овального отверстия, обнаружение которых было возможно только при анализе больших серий черепов, т. е. при изучении групповой определенной изменчивости этих признаков.

Важной частью фенетических исследований в области внут-

ривидовой систематики должно быть в перспективе сопоставление природных популяций различных внутривидовых форм. К сожалению, мы не располагали для этого достаточным материалом. Сопоставление природных и лабораторных зверьков каждой из исходных форм позволило бы оценить фенотипическую реакцию их на сходные условия искусственного содержания, а главное, во многом прояснило бы природу сравниваемых признаков. Идеальным вариантом исследования уровня дивергенции различных внутривидовых форм будет не только разведение их в чистоте в сходных условиях вивария и экспериментальная гибридизация между собой, но и сравнение выборок из исходных популяций сравниваемых форм.

Таким образом, как показывают проведенные исследования, комплексное применение наряду с традиционно используемыми морфологическими характеристиками (размеры и пропорции черепа, изменчивость рисунка жевательной поверхности коренных зубов) фенетического метода не только вполне пригодно для решения вопросов внутривидовой систематики, но и во многом усиливает возможности морфологических исследований, а сам метод позволяет получить количественную оценку степени дифференциации внутривидовых форм. Следует учитывать, что такая количественная оценка не может трактоваться как абсолютная мера различий и всегда является относительной характеристикой, однако вполне объективно указывает на порядок различий — велики они или малы. При проведении внутривидовых таксономических исследований такая относительная мера дистанций между внутривидовыми формами во многом будет способствовать выявлению реальной картины внутривидовой дифференциации и позволит соотнести ранг таксонов с их эволюционной определенностью и стадией внутривидового обособления в ареале вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 358 с.
2. Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 138 с.
3. Большаков В. Н., Кузнецова И. А., Покровский А. В. Экспериментальные исследования алтайской и забайкальской горных полевок (размножение, рост, развитие, гибридизация).— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 5, с. 3—12.
4. Быкова Г. В. Систематический статус алтайской и забайкальской горных полевок на основании морфологических и кариологических данных.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979, с. 20—21.
5. Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 15—24.
6. Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И. Определитель грызунов.— В кн.: Фауна СССР. Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 241 с.

7. Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 296 с.
8. Гептнер В. Г., Россоломо О. Л. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полевков рода *Alticola* Blanford, 1981.— В кн.: Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие): Труды Зоол. музея МГУ, 1968, т. 10, с. 53—93.
9. Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977, т. 3, вып. 8. 504 с.
10. Захаров В. М. Рассмотрение случайной изменчивости развития (на примере асимметрии) как метод анализа стабильности развития.— В кн.: IV Всесоюзное совещание эмбриологов. [Тезисы докл.] М.: Наука, 1981, с. 64.
11. Захаров В. М. Феногенетический аспект исследований природных популяций.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 45—55.
12. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
13. Путинцев Н. И., Васильева И. А., Васильев А. Г. Показатель «суммарной складчатости» жевательной поверхности коренных зубов полевков (на примере некоторых форм рода *Alticola*).— В кн.: Терниология на Урале. Свердловск. УНЦ АН СССР, 1981, с. 77—79.
14. Разоренова А. П. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1933, т. 42, вып. 1, с. 78—80.
15. Тупикова Н. В., Шведов А. П. К вопросу о систематическом положении, распространения и экологии алтайской высокогорной полевки.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1961, т. 66, вып. 6, с. 5—14.
16. Фетисов А. С. Материалы по систематике и географическому распространению млекопитающих Западного Забайкалья.— Изв. Гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, 1936, т. 3. 107 с.
17. Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1966, с. 21—32.
18. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1969, вып. 65. 198 с.
19. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*.— Genetics. Cambr., 1963, v. 4, p. 195—220.
20. Berry R. J., Jakobsen M. E. Ecological genetics of an island population of the house mouse.— J. Zool., Ltd., 1975, v. 175, p. 523—540.
21. Green E. L., Russel W. L. A difference in skeletal type between reciprocal hybrids of two inbred strains of mice (C57BLK and C3H).— Genetics, 1951, v. 36, p. 641—651.
22. Grewal M. S. The rate of genetic divergence of sublines in the C57BL strain of mice.— Genet. Res., 1962, v. 3, p. 226—237.
23. Grüneberg H. The pathology of development. Oxford: Blackwell, 1963. 309 p.
24. Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits.— J. Mammal., 1980, v. 61, N 3, p. 436—448.
25. Patton J. L., Yang S. Y., Myers P. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galápagos Archipelago, Ecuador.— Syst. Zool., 1975, v. 24, N 3, p. 296—310.
26. Rees J. W. Morphological variation in the cranium and mandible of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): a comparative study of geographical and four biological distances.— Morphol., 1969, v. 128, p. 95—112.