

ISSN 0206—0477

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**СИСТЕМАТИКА,
ПАЛЕОНТОЛОГИЯ
И ФИЛОГЕНИЯ ГРЫЗУНОВ**





И. М. Громов, г. Сыктывкар, 1979 г.

117
259

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИЗДАНИЕ ЖУРНАЛА ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА, ТОМ 306

Выпускаются с 1932 года

СИСТЕМАТИКА, ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

Под редакцией
Н.И. Абрамсон и А.О. Аверьянова



Санкт-Петербург
2005

2208259

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
VOL. 306

**SYSTEMATICS, PALEONTOLOGY
AND PHYLOGENY OF RODENTS**

Editors *Nataliya ABRAMSON* and *Alexander AVER'YANOV*

Главный редактор —
директор Зоологического института РАН
А.Ф. Алымов

Редакционная коллегия:

В.В. Хлебович (отв. ред), *С.Д. Гребельный* (учен, секр.),
Т.А. Асанович, *Ю.С. Балашов*, *А.В. Балушкин*, *В.Я. Бергер*,
Ф.Н. Голенищев, *А.В. Горохов*, *К.С. Даревский*,
В.Р. Дольник, *И.М. Кержнер*, *С.Ю. Кузнецов*, *А.В. Смирнов*

Рецензенты:

Г.О. Черепанов, *А.В. Абрамов*

По материалам Международной конференции «Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих», посвященной 90-летию И.М. Громова, проходившей 24-27 ноября 2003 г. в Санкт-Петербурге

Издание поддержано Программой Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

Мив.

6 1036

© Зоологический институт РАН, 2005

ПРЕДИСЛОВИЕ

В предлагаемом сборнике представлены материалы докладов участников Международной конференции «Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих», проходившей в Санкт-Петербурге, в Зоологическом институте РАН, в ноябре 2003. Тринадцатого июля 2003 г. исполнилось 90 лет выдающемуся русскому териологу, заслуженному деятелю науки, лауреату Государственной премии, профессору Игорю Михайловичу Громову. Конференция, проходившая в Зоологическом институте, где Игорь Михайлович проработал почти 50 лет, была посвящена этому юбилею. К сожалению, случилось так, что Игорь Михайлович не дожил всего месяц до открытия конференции в его честь: 23 октября 2003 г. его не стало...

Тематика конференции, как и следует из названия, охватывала не только вопросы систематики и филогении грызунов, но и всех мелких млекопитающих в целом. Именно актуальным вопросам систематики, палеонтологии и филогении мелких млекопитающих был посвящен постоянно действующий в течение многих лет знаменитый семинар под руководством И.М. Громова, проводимый по большей части в ЗИНе, в лаборатории териологии, «за перегородкой». Для настоящего сборника мы выбрали только сообщения, посвященные различным аспектам изучения эволюции, систематики и филогении грызунов, поскольку вклад И.М. Громова в изучение этого самого сложного в таксономическом отношении отряда млекопитающих наиболее значителен. Имя И.М. Громова справедливо связывают с формированием в нашей стране нового направления исследования — микропалеотериологии, но все, кому посчастливилось работать и общаться с И.М. Громовым, хорошо знают, что его научные интересы были намного шире. Он всегда очень интересовался новыми методами и подходами, экспериментальными данными, всячески способствовал внедрению их в практику исследования в лаборатории млекопитающих, руководимой им в течение многих лет. Большое внимание уделял И.М. исследованиям по функциональной морфологии и истории фауны. Подбирая статьи для настоящего сборника, мы стремились собрать под одной обложкой работы, отражающие эти направления исследований.

В сборнике представлены статьи как непосредственных учеников Громова, так и учеников его учеников и молодых исследователей, которым не довелось лично общаться с И.М. Громовым, но которые выросли на его работах. Это — наша дань глубочайшего уважения Учителю за его огромный вклад в науку. И.М. Громов остается с нами, пока мы претворяем в жизнь его идеи.

*Н.И. Абрамсон,
А.О. Аверьянов*

УДК 599.591.5

РОЛЬ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ СИГНАЛОВ
В РАСПОЗНАВАНИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СВОЕГО
И БЛИЗКОРОДСТВЕННОГО ВИДОВ У ДОМОВЫХ
МЫШЕЙ НАДВИДОВОГО КОМПЛЕКСА
MUS MUSCULUS S. LATO

А.В. Амбарян, Е.В. Котенкова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский пр., 33, e-mail: kotenkovaelena@mail.ru*

***A. V. Ambaryan, E. V. Kotenkova. The role of olfactory signals
in detection of representatives of own and closely related species
in domestic mice of superspecies complex *Mus musculus s. lato****

Надвидовой комплекс *Mus musculus s.l.* включает формы, находящиеся на разных стадиях дивергенции: "хорошие" симпатрические виды, парапатрические таксоны, скрещивающиеся в зонах контакта ареалов, а также аллопатрические виды. Это делает домовых мышей удобной модельной группой для микроэволюционных исследований, в том числе по проблеме механизмов репродуктивной изоляции. В настоящей работе предпринята попытка анализа роли обонятельных сигналов как механизмов прекопуляционной изоляции близкородственных таксонов домовых мышей. Показана способность домашних мышей к распознаванию запахов представителей своего и близкородственного видов, а также важная роль обонятельных сигналов в видоспецифических социальных контактах.

Таксономически домовые мыши представляют собой надвидовой комплекс *Mus musculus s. lato*, включающий в себя две дивергентные группы: 1) синантропные виды — *Mus musculus*; *Mus domesticus*, *Mus castaneus* и 2) дикоживущие виды — *Mus spicilegus*, *Mus macedonicus*,

Mus spretus. Синантропные таксоны домовых мышей парапатричны и гибридизируют между собой в местах контакта их ареалов, в то время как дикоживущие виды — аллопатричны. Популяции синантропных домовых мышей Закавказья характеризуются повышенной генной изменчивостью. Одни авторы рассматривают эти популяции как гибридные, возникшие при скрещивании *musculus* и *domesticus* (Orth et al., 1998; Mezhzherin et al., 1998). Другие авторы считают, что популяции домовых мышей Закавказья близки к предковой форме *M. musculus*, не утратившей высокое генетическое разнообразие (Мишлишников и др., 1990; Котенкова, 2002). Синантропные и дикоживущие виды симпатричны и не скрещиваются между собой в природе, но гибридизируют в лаборатории (Лавренченко и др., 1994). Это свидетельствует в пользу наличия прекопуляционных механизмов изоляции между синантропными и дикоживущими таксонами. Поскольку основным способом коммуникации у домовых мышей являются обонятельные сигналы, то, возможно, именно они играют определяющую роль в формировании репродуктивной изоляции между близкородственными таксонами.

В ранее проведенных экспериментах показано, что домовые мыши способны различать запах мочи особей своего и симпатрического близкородственного видов, что подтверждает возможность участия обонятельных сигналов в их изоляции (Соколов и др., 1983, 1984, 1990; Kotenkova, Naidenko, 1999). Представители всех видов достоверно дольше обнюхивают источники запаха мочи особей своего вида. В связи с этим возникает вопрос о возможных механизмах передачи информации с помощью обонятельных сигналов о разной степени идентичности: видовой, половой и индивидуальной. В этом плане особенно важная роль отводится белкам MUPs, содержащимся в моче (Hurst et al., 2001; Veynon, Hurst, 2003). Белки MUPs являются высокомолекулярными соединениями липокалинового ряда, обладающими внутренней полостью ("улиткой"), которая имеет функцию связывания/высвобождения феромональных летучих соединений — лигандов. Белки MUPs в моче диких домовых мышей (*M. domesticus*) обладают очень высоким уровнем полиморфизма (Veynon et al., 2001). Каждая особь экспрессирует комбинацию из 7–12 белков MUPs (Payne et al., 2001), что обуславливает большое число разных паттернов этих комбинаций даже у мышей из одной и той же популяции. Поэтому становится трудным согласовывать такое молекулярное разнообразие исключительно с ролью этих белков в каче-

стве лиганд-связывающих и высвобождающих структур, и некоторые авторы (Hurst et al., 2001) предполагают, что полиморфизм в этом классе протеинов опосредует сигналы индивидуальности в мочевых метках. Однако предлагаемые на сегодняшний день экспериментальные подходы не позволяют однозначно определить роль белков MUPs в передаче информации о принадлежности к виду, полу и сообщении идентичности запаховым меткам. Доказана лишь роль этих белков в сообщении запаху определенных индивидуальных особенностей. Хотя два класса белков MUPs у лабораторной мыши и лабораторной крысы гомологичны, межвидовая дивергенция этих классов белков связана с общими различиями в структуре. Такие различия обусловлены, вероятно, давлением отбора против изменения общей структуры белков внутри каждого вида (Cavaggioni, Mucignat-Caretta, 2000). Возможно, это связано и с некоторыми видоспецифическими функциями белков MUPs. Насколько эти белки обуславливают видоспецифические особенности запаха, остается не ясным.

Цель работы состояла в изучении распознавания близкородственных видов по обонятельным сигналам мочи у представителей разных таксонов домовых мышей. Была сделана попытка оценить сходство и различие запаха мочи разных таксонов в зависимости от их филогенетической близости.

Материал и методика

В первой серии экспериментов были использованы 29 самцов *Mus musculus* (F4–F5, F7–F8 от особей, отловленных в природе). Опыты в камере по методике "habituation" ("привыкания") с каждой особью проводили однократно, либо повторяли через промежуток более чем в две недели. Зверьков помещали в камеры (25.5x20x30 см), разделенные перегородкой на два равных отсека. Причем в стартовом отсеке (в котором выпускали мышь в начале опыта) располагался одиночный источник запаха, а во втором, разделенном пополам перегородкой, располагались два изолированных источника запаха. Опыт начинался с того, что мышь на старте помещали в отсек с одним источником запаха. Источник запаха представлял собой чашку Петри, в которой находилась капля мочи самца своего или близкородственного вида, нанесенная на фильтровальную бумагу. Продолжительность предъявления источника запаха (10 мин) выбиралась таким образом, что в течение заданного промежутка времени исследовательская реакция, направленная на него, затухала. В течение этого проме-

жутка времени с помощью секундомера регистрировали продолжительность обнюхивания источника запаха. Затем поднятием перегородки открывался доступ в отсек с двумя (изолированными друг от друга перегородкой) источниками запаха мочи особей разных видов домашних мышей. В течение 10 мин измеряли время реакции обнюхивания каждого источника запаха. После опыта камеру промывали водой с детергентом и высушивали.

С применением вышеизложенной методики были проведены 3 эксперимента (по 20 опытов в каждом) с предъявлением образцов мочи самцов в следующих сочетаниях. В первом эксперименте моча *M. musculus* предъявлялась на старте, в смежных отсеках с двумя изолированными источниками запаха предъявлялась моча самцов домашних мышей из Закавказья и *M. macedonicus*. Во втором эксперименте на старте предъявлялась моча самца *M. musculus*, в смежных отсеках — моча самцов из Закавказья и самцов *M. domesticus* (в качестве *M. domesticus* использовались лабораторные мыши). В третьем — моча самца *M. macedonicus* предъявлялась на старте, а моча самцов *M. musculus* и *M. spicilegus* — в смежных отсеках.

Результаты обработаны с помощью парного непараметрического критерия Вилкоксона для зависимых переменных с использованием программного статистического пакета STATISTICA.

Во второй серии экспериментов использовали две группы мышей, принадлежащих к двум видам, — *M. musculus* и *M. spicilegus*. Группа особей *M. musculus* состояла из 9 самок и 6 самцов (F4-F8 от особей, отловленных в природе), группа *M. spicilegus* — из 4 самцов и 8 самок (выловлены в природе с помощью живоловушек). Половину мышей в группе особей этого вида содержали в паре с особью противоположного пола, поэтому статистическую обработку данных для этих мышей проводили отдельно.

Эксперименты проводили в камере с фотоэлементами (60x60x40). С каждой из четырех стенок камеры по одному соединялись небольшие прямоугольные отсеки (см. схему). В отсеках располагались датчики с фотоэлементами, которые фиксировали нахождение зверька в отсеке и продолжительность его пребывания в нем. С наружной стороны отсека с датчиками помещали источник запаха — пробирку с образцом мочи. Через отверстие в стенке она сообщалась с полостью отсека, что позволяло зверьку обнюхивать образец, но лишало его возможности прямого контакта с источником запаха. Перед началом опыта зверька в закрытом домике (12x6.5x6.5 см) помещали в центр

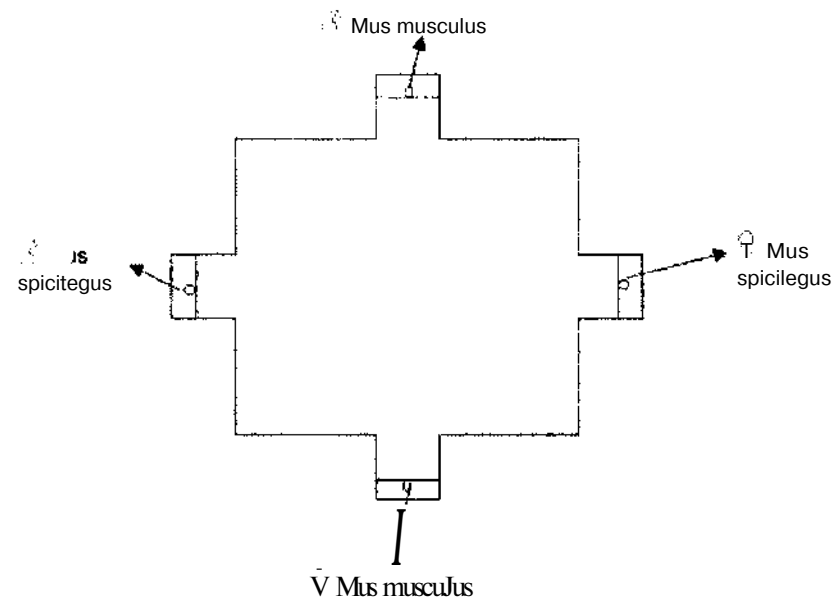


Схема экспериментальной камеры

камеры, после чего домик открывали, давая возможность мыши выйти из него и обследовать камеру. Сразу после выхода зверька в камеру запускали компьютерную программу, которая в течение 10 мин фиксировала количество и продолжительность захода зверьков в каждый из четырех отсеков камеры. После опыта камеру тщательно протирали этиловым спиртом.

Зверькам предъявляли одинаковую комбинацию из 4 источников запаха: самцов *M. musculus* и *M. spicilegus* и самок представителей тех же видов в состоянии анестезии.

Результаты обрабатывались с использованием парного непараметрического критерия Вилкоксона для зависимых переменных, методов описательной статистики — определения среднего значения выборки, а также оценки ее разброса с помощью амплитуды квартилей. Инструментом анализа служил программный статистический пакет STATISTICA.

Во всех экспериментах для сбора мочи мышь предварительно сажали на несколько часов в специальный проволочный домик (11x6x6 см) и ставили его на чашку Петри. Появлявшиеся через не-

которое время на чашке капли мочи собирали пипеткой в пластиковые пробирки. Мочу в пробирках, не используемую в опыте, замораживали на несколько дней. Образцы мочи размораживали непосредственно перед опытом.

В первой серии экспериментов для сбора мочи использованы: 8 самцов *M. musculus* (F4-F5, F7-F8 от особей, отловленных в природе), 1 самец *M. macedonicus*, 2 самца *M. spicilegus* и 7 самцов мышей из популяции Закавказья (отловлены в природе с помощью живоловушек), во второй — 2 самца и 4 самки *M. musculus* (F7-F8, лабораторное разведение), 3 самца и 2 самки *M. spicilegus* (отловлены в природе).

Во время проведения экспериментов животных содержали в стандартных условиях: в пластиковых клетках (28*43x15 см) либо стеклянных аквариумах (25x20x40 см) с подстилкой из опилок. Мышей кормили раз в два дня овсом и овощами.

Результаты и обсуждение

В серии экспериментов по методике "habituation" ("привыкания") предпринята попытка оценки степени сходства и различия обонятельных сигналов у близкородственных видов домашних мышей в зависимости от филогенетической близости этих таксонов. Обычно эта методика используется при оценке индивидуального распознавания особей по запаху. Суть методики состоит в том, что животному на старте предъявляют источник запаха особи своего вида. Продолжительность предъявления выбирают таким образом, что в течение заданного промежутка времени исследовательская реакция, направленная на источник запаха, угасает. Затем для особи открывается доступ к двум другим источникам запаха одним из которых служит запах той же особи, что был предъявлен экспериментальному животному на старте, другим — запах новой, ранее незнакомой особи. В случае возрастания исследовательской активности, направленной на источник нового запаха, одновременно с отсутствием таковой по отношению к источнику знакомого запаха, результат трактуется как узнавание животным ранее предъявленного запаха, его индивидуального различения при предъявлении в паре с незнакомым. Схема этого эксперимента была экстраполирована Г. Хет и Д. Тодранк (Het, Todrank, 2000) на изучение сходства и различия обонятельных сигналов в зависимости от степени филогенетического родства у близкородственных видов слепышей. В этой работе сопоставлена степень сходства обонятельных сигналов

и филогенетического родства таксонов внутри надвидового комплекса слепышей *Spalax ehrenbergi*. Авторы предположили, что метод "habituation" применим для оценки особыми этих видов степени сходства запахов своего и близкородственных видов. Схема эксперимента была такова. На старте животным предъявляли источник запаха особи своего вида, а парными источниками запахов служила подстилка от незнакомых особей близкородственных видов, различающихся по степени родства с представителями вида-реципиента. Результаты опытов объясняли, исходя из предположения, что чем ближе состав сигнальных веществ вида-реципиента и одного из предъявляемых в паре запахов, тем меньше будет продолжительность исследования последнего при его предъявлении в паре с запахом другого близкородственного вида. Именно такая картина и наблюдалась в данных опытах. Результаты проведенных экспериментов, по мнению авторов, подтверждают предполагаемые филогенетические отношения внутри надвидового комплекса слепышей *Spalax ehrenbergi*, построенные на основании комплексных генетических исследований. Однако наши эксперименты (табл. 1), проведенные на мышах надвидового комплекса *Mus musculus* s.l., позволяют усомниться в справедливости сделанных исследователями выводов. По результатам опытов в серии *M. musculus* (стартовый запах), популяция Закавказья — *M. macedonicus* (парное предъявление), выяснилось, что самцы *M. musculus* достоверно дольше обнюхивают источник запаха мочи самцов из Закавказья по сравнению с таковым самца *M. macedonicus* ($p < 0.01$). Сходные результаты были получены в серии *M. macedonicus* (стартовый запах); *M. spicilegus* — *M. musculus* (парное предъявление). Самцы *M. muscu-*

Таблица 1

Достоверность отличий во времени обнюхивания источников запаха мочи близкородственных видов домашних мышей, предъявляемых в паре (методика «habituation»)

Источник запаха на старте	Парные источники запаха	Достоверность отличий во времени обнюхивания источников запаха
<i>M. musculus</i>	Мыши из Закавказья: <i>M. macedonicus</i>	$/7 < 0.01$
<i>M. macedonicus</i>	<i>M. spicilegus</i> ; <i>M. musculus</i>	$p < 0.001$
<i>M. musculus</i>	Мыши из Закавказья: <i>M. domesticus</i>	NS

lus обнюхивали источник запаха мочи особой своего вида достоверно дольше, чем представителей *M. spicilegus* ($p < 0.001$). В то же время в серии опытов с комбинацией предъявляемых запахов *M. musculus* (стартовый запах), популяция Закавказья — *M. domesticus* (парное предъявление), достоверных отличий в продолжительности реакций обнюхивания источников запаха не обнаружено.

В целом можно сделать вывод о том, что результаты опытов противоречат выдвинутой Г. Хет и Д. Тодранк (2000) экспериментальной парадигме, и методика оценки степени индивидуального распознавания неприменима для оценки степени сходства запахов родственных видов.

Однако результаты, полученные нами с применением этой методики, вполне соответствуют ранее полученным с помощью методики парного предъявления источников запаха и свидетельствуют в пользу предпочтения мышами разных видов надвидового комплекса *M. musculus* s.l. обонятельных сигналов своего вида по сравнению с сигналами близкородственных симпатрических видов. При обнюхивании источников запаха двух синантропных парапатрических форм (в данном случае мышей из популяций Закавказья — *M. domesticus*) достоверной разницы не наблюдается, что подтверждает высказанную нами ранее гипотезу о сходстве обонятельных сигналов всех синантропных форм и видов домашних мышей (Котенкова, 2000).

Результаты опытов, проведенных с помощью камеры с фотоэлементами, оказались сопоставимы с аналогичными результатами в предыдущей серии экспериментов и, кроме того, позволили выявить различия в характере поведенческих реакций, направленных на источники запаха у двух близкородственных видов мышей — *Mus musculus* и *Mus spicilegus*.

Как представители *M. musculus*, так и *M. spicilegus*, предпочитали находиться в отсеках с запахом самцов и самок своего вида (табл. 2) — это в первую очередь касается сравнения суммарного времени, проведенного в двух отсеках с запахом самца и самки своего и в двух отсеках с запахом особей близкородственного видов. Как для самцов, так и для самок *M. musculus* суммарное время, проведенное в отсеках с запахом мочи особей своего вида, было достоверно больше такового, проведенного в отсеках с запахом особей близкородственного. Сходным образом суммарное время, проведенное в отсеках с запахом мочи особей своего вида, было достоверно больше суммарного времени для особей близкородственного для всей

Таблица 2
Достоверность различий суммарного времени нахождения в отсеках с запахом особой своего и близкородственного видов

Экспериментальные группы	Источники запаха	Достоверность различий времени нахождения в отсеках с запахом мочи особой своего и близкородственного видов	
		<i>Mus musculus</i>	<i>Mus spicilegus</i>
Все животные группы	Свой вид	—	$p < 0.01$ (для одиночно содержащихся особей),
	Близкородственный вид		$p < 0.001$ (для особей, содержавшихся в паре)
Самки	Свой вид	$p < 0.05$	NS
	Близкородственный вид		
Самцы	Свой вид	$p < 0.05$	$p < 0.05$
	Близкородственный вид		

группы мышей *M. spicilegus* ($p < 0.01$). Для самцов в отдельности достоверность составила $p < 0.05$, для самок отличия во времени нахождения в отсеках с запахом особой своего и близкородственных видов не были достоверны.

Для особей, содержавшихся в паре (и самцов и самок), разница во времени пребывания в отсеках с запахом особой своего и близкородственного видов также была достоверна ($p < 0.001$).

Сравнение времени, проведенного особями обоих видов в отсеках с запахом мочи отдельно самцов и отдельно самок своего и близкородственного видов, тоже оказалось показательным.

Как самцы, так и самки *M. musculus* (табл. 3) достоверно дольше оставались в отсеках с запахом мочи самок своего вида по сравнению с отсеками с запахом самок *M. spicilegus* ($p < 0.05$ и $p < 0.001$ соответственно). Различия во времени обследования отсеков с запахом мочи самцов разных видов не были достоверны как для самцов, так и для самок.

Та же закономерность прослеживалась и для группы *M. musculus* в целом — достоверное предпочтение запаха самок своего вида по сравнению с близкородственным ($p < 0.001$), тогда как предпочтения запаха самцов своего вида не наблюдалось.

Таблица 3

Достоверность различий времени нахождения представителей
M. musculus в отсеках с запахом мочи особи своего
и близкородственного видов

Экспериментальные группы	Отсек с запахом мочи самца/самки*	Среднее время пребывания в отсеке	Достоверность
Все самки группы	2 <i>spic.</i>	16.26	$p < 0.001$
	<i>Qmus.</i>	30.34	
	<i>Sspic.</i>	29.04	NS
	<i>Smus.</i>	31.98	
Все самцы группы	<i>Sspic.</i>	18.42	$? < 0.05$
	5 <i>mus.</i>	29.46	
	<i>Sspic.</i>	22.78	NS
	<i>Smus.</i>	26.80	
Все самцы и самки группы	<i>Qspic.</i>	17.13	$p < 0.001$
	< <i>Smus.</i>	29.98	
	<i>Sspic.</i>	26.54	NS
	<i>Smus.</i>	29.91	

* Условные обозначения: *spic.* — *M. spicilegus*, *mus.* — *M. musculus*.

Несколько иные данные были получены в опытах с *M. spicilegus* (табл. 4). Самцы *M. spicilegus* достоверно дольше задерживались в отсеках с запахом мочи самцов своего вида по сравнению с таковыми близкородственного ($p < 0.05$), хотя для самок это не было достоверно. И самцы, и самки не оказывали предпочтения запаху мочи самок своего вида по сравнению с таковым близкородственного. Предпочтение запаха мочи самца своего вида было достоверно для группы в целом, но предпочтение запаха самки своего вида не наблюдалось. Для мышей, содержащихся парами, выявленные закономерности прослеживались более четко: и самцы, и самки достоверно дольше находились в отсеках с запахом мочи самцов своего вида, по сравнению с таковыми близкородственного. В то же время не наблюдалось отличий во времени нахождения в отсеках с запахом мочи самок своего и близкородственного видов.

Особый интерес представляют данные, полученные с применением методов описательной статистики. На группе мышей *M. spicilegus* доказано, что разброс параметра времени нахождения в отсеках с

Таблица 4

Достоверность различий времени пребывания в отсеках с разными запахами и амплитуда квартилей этих выборок у *M. spicilegus*

Экспериментальные группы	Отсек с запахом мочи самца/самки*	Среднее время пребывания в отсеке	Амплитуда квартиля	Достоверность
Все самки группы	<i>Qspic.</i>	7.84	6.8	NS
	<i>Qmus.</i>	7.67	7.9	
	<i>Sspic.</i>	8.78	7.0	NS
	<i>Smus.</i>	4.50	5.0	
Все самцы группы	9 <i>spic.</i>	9.03	12.4	NS
	<i>Q mus.</i>	6.56	6.6	
	<i>Sspic.</i>	11.06	14.5	$p < 0.05$
	<i>Smus.</i>	5.33	5.4	
Самки, содержащиеся в паре	5 <i>spic.</i>	7.07	5.3	NS
	<i>S mus.</i>	6.15	5.5	
	<i>Sspic.</i>	11.18	14.3	$p < 0.05$
	<i>Smus.</i>	3.08	2.2	
Самцы, содержащиеся в паре	<i>qspic.</i>	11.11	10.7	NS
	<i>Smus.</i>	7.61	5.6	
	<i>Sspic.</i>	13.96	14.5	$p < 0.05$
	<i>Smus.</i>	6.14	5.6	
Самцы и самки, содержащиеся в паре	? <i>spic.</i>	9.10	10.9	NS
	<i>Qmus.</i>	6.88	6.4	
	<i>Sspic.</i>	12.57	16.3	$/K0.001$
	<i>Smus.</i>	4.60	5.0	
Все самцы и самки группы	<i>Qspic.</i>	8.24	9.9	NS
	<i>Qmus.</i>	7.30	7.8	
	<i>Sspic.</i>	9.54	14.7	$p < 0.01$
	<i>Smus.</i>	4.77	5.9	

* Условные обозначения см. табл. 3.

запахом особи своего вида обычно значительно выше разброса того же параметра для отсеков с запахом близкородственного. Это оказалось верным для всех случаев достоверного различия этих показателей и, в первую очередь, при сравнении суммарного времени на-

хождения в отсеках с запахом особей своего и близкородственного видов.

Так, для всей группы мышей амплитуда квартиля суммарного времени нахождения в нишах с запахом особей своего вида составила 26.2, близкородственного — 11.8 при достоверных различиях выборок (табл. 4).

Те же показатели, вычисленные в отдельности для самок, составили соответственно 17.8 и 11.8. При этом более слабые различия в разбросе данных коррелируют с недостоверностью отличий выборок. У самцов при достоверных отличиях выборок значения амплитуды квартилей также сильно различаются: амплитуда 27.6 соответствует времени нахождения в отсеках с запахом особей своего вида, амплитуда 8.5 — близкородственного. Рассчитанные для особей, содержащихся парами (при достоверных отличиях времени нахождения в отсеках с источниками запаха особей своего и близкородственного видов), амплитуды квартилей составили 26.7 и 10.1 соответственно.

Сопоставление амплитуды квартилей и достоверности отличий времени, проведенного представителями *M. spicilegus* в отсеках с запахом мочи отдельно самцов и отдельно самок своего и близкородственного видов, выявило аналогичные закономерности. Различия в амплитуде квартилей были всегда гораздо более выражены при достоверных отличиях (а, точнее, достоверном превышении) времени, проведенном мышами в отсеках с запахом особей своего вида по сравнению с близкородственным (см. табл. 4).

Такой же анализ, проведенный, для группы представителей *M. musculus*, не выявил существенных отличий в разбросе выборок времени нахождения в отсеках с запахом мочи особей своего и близкородственного видов. Однако непосредственные наблюдения за поведением представителей *M. musculus* и *M. spicilegus* в камере и сравнение величин средних времени, проведенного особями в каждом из отсеков с запахом самцов и самок своего и близкородственного видов, а также частот посещения ими этих отсеков, позволяют выдвинуть предположение, объясняющее эти различия. Ранее нами показано (Kotenkova et al., 1994; Мешкова и др., 1998), что два исследуемых вида обладают разной стратегией освоения новой территории. В частности, при помещении жилого домика с мышью в не освоенное ею помещение, представители *M. musculus* и *M. spicilegus* ведут себя совершенно по-разному. Для синантропных мышей *M. musculus* харак-

Таблица 5

Среднее время пребывания в отсеках с запахами особей своего и близкородственного видов представителей *M. musculus* и *M. spicilegus*

Источник запаха*	Среднее время пребывания в отсеке особью <i>M. musculus</i> , с	Среднее время пребывания в отсеке особью <i>M. spicilegus</i> , с
<i>^spic.</i>	17.13 ± 1.6	8.24 ± 1.3
<i>Qmus.</i>	29.98 ± 2.6	7.30 ± 1.1
<i>Sspic.</i>	26.54 ± 2.9	9.54 ± 1.8
<i>Smus.</i>	29.91 ± 3.2	4.77 ± 0.7

* Условные обозначения см. табл. 3.

терно быстрое освоение нового пространства, причем, выбежав из домика и добежав до стены помещения, они на большой скорости начинают двигаться по его периметру. Такой видовой стереотип имеет большое приспособительное значение в условиях обитания в городской среде. У дикоживущих *M. spicilegus* обследование нового помещения происходит медленнее и осторожнее, с большим количеством вертикальных ориентировочных стоек и коротких вылазок, после которых мыши возвращаются обратно в домик. Именно эти особенности поведения двух исследуемых видов четко прослеживались в наших опытах, что оказало влияние на полученные результаты. Практически непрерывное обследование камеры по ее периметру представителями *M. musculus* способствовало частому и стереотипному их заходу в отсеки с источниками запаха, в то время как особи *M. spicilegus* предпочитали оставаться в центре камеры, недалеко от ловушки, служившей для переноса мышей в экспериментальную камеру. Они совершали ориентировочные стойки в разных направлениях и короткие вылазки к стенкам камеры из ловушки, после чего возвращались обратно. В результате среднее время захода мышей в каждый из отсеков с источником запаха особей как своего, так и близкородственного видов у мышей *M. musculus* и *M. spicilegus* различалось в несколько раз (табл. 5).

Вполне закономерно, что и частота заходов в отсеки в течение 10 мин опыта была для всей группы особей *M. musculus* в среднем почти в 2.5 раза больше, чем для всей группы *M. spicilegus* (табл. 6).

Все приведенные факты позволяют объединить результаты анализа экспериментов, проведенных на мышах *M. musculus* и *M. spicile-*

Таблица 6

Средняя частота заходов в отсеки особями *M. musculus* и *M. spicilegus* (среднее для всех опытов с группой мышей каждого вида)

Виды	Частота заходов в отсеки
<i>M. musculus</i>	61.4±3.6
<i>M. spicilegus</i>	26.4±2.1

gus, и установить причины выявленных различий. По нашему мнению, главной из них является заметное различие видовых стереотипов и поведенческих схем, направленных на освоение нового пространства. Именно различный способ "обращения" с экспериментальной ситуацией у особей *M. musculus* и *M. spicilegus* обусловил различия в формах реагирования на ключевые стимулы этой ситуации, а следовательно, как мы полагаем, и в способах восприятия и распознавания этих стимулов.

Следует также отметить, что чем более индивидуализирован объект восприятия (например, источник запаха) при его распознавании животными одного вида, чем более значим и специфичен он для них, тем больший разброс в реакциях распознавания на такой объект наблюдается у разных животных в разные промежутки времени. Это определяется индивидуальными различиями особей в группе и различием их функциональных состояний на момент проведения опыта. Иначе говоря, чем больше уровень распознавания источника запаха для некоторой совокупности особей, тем больше степень индивидуальных различий, демонстрируемых в процессе такого распознавания. В нашем случае это в первую очередь касается времени реакции обнюхивания источника запаха разными животными, а также колебаний этого показателя у одного животного от опыта к опыту. Анализ амплитуды квартилей времени пребывания особей *M. spicilegus* в отсеках с запахом мочи особей своего и близкородственного видов полностью соответствует этой модели, а следовательно, можно предположить, что для особей этого вида в данной экспериментальной ситуации характерен индивидуальный способ распознавания источников запаха особей своего вида.

Однако, если в течение опыта животное имеет возможность многократно контактировать с источником запаха, это может привести (в нашем случае, в силу определенного поведенческого стереотипа, а именно, обследования нового жизненного пространства по его пе-

риферии у особей *M. musculus*) к формированию стереотипных действий, направленных на этот источник. Даже в самом упрощенном виде это выражается в создании определенных двигательных координации и поведенческих схем, связанных с источником запаха, для которых сам источник является сигнальным элементом, запускающим соответствующую схему действия.

Подобное структурирование поведенческих реакций может сопровождаться снижением уровня индивидуальных различий, демонстрируемых животными экспериментальной группы, а также сглаживанием колебаний в реакциях от опыта к опыту у одного животного.

Именно такое структурирование поведенческих реакций, которое становится очевидным при сравнении амплитуды квартилей времени, проведенного особями *M. musculus* и *M. spicilegus* в отсеках с источниками запаха особей своего и близкородственного видов, усредненного времени, проведенного в этих отсеках особями обоих видов, а также частоты посещения ими этих отсеков в течение опыта, способно вызвать совершенно отличный характер реагирования на источники запаха у мышей *M. musculus*. В целом при достоверно большем (как и у *M. spicilegus*) времени пребывания в отсеках с запахом особей своего вида представители *M. musculus* демонстрируют отсутствие различий в разбросе выборок времени, проведенного в отсеках с запахом особей своего и близкородственного видов, что, наоборот, характерно для особей *M. spicilegus*.

Обобщая, можно сказать, что многократность и стереотипность действий, направленных на объект восприятия, способствует включению его в определенные поведенческие схемы. Следствием этого является постоянство реакций на такой объект.

С когнитивной точки зрения любая сенсомоторная схема является прообразом понятийной классификации, ее функциональный аналог. Однако если в самом определении класса система отношений, связывающая его элементы, уже реализована, то в процессе двигательной активности система отношений сенсомоторной схемы лишь актуализируется в последовательных двигательных актах, связанных с ее установлением. Тем не менее сенсомоторная схема, несомненно, по аналогии с понятийной классификацией является средством анализа окружающей животное среды, а при ее применении к новым объектам и к незнакомой ситуации (обследование нового жизненного пространства по его периферии у особей *M. musculus*) также и средством ее обобщения.

Заклучение

Обобщая экспериментальный материал можно высказать предположение о том, что обонятельные сигналы играют важную роль в межвидовом распознавании, что позволяет рассматривать их в качестве важного фактора прекопуляционной изоляции у близкородственных таксонов домовых мышей надвидового комплекса *M. musculus* s.l.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 01-04-48283 и ФПЦ «Интеграция»; проект Я0047.

ЛИТЕРАТУРА

- Котенкова Е.В. 2000. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. — М. 55 с.
- Котенкова Е.В. 2002. Гибридизация синантропных домовых мышей и ее роль в эволюции // Успехи соврем. биол. Т. 122. № 6. С. 580-594.
- Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. 1994. Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение // Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова (ред.). — М. С. 93-110.
- Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Загоруйко Н.В. 1998. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения синантропных и дикоживущих форм домовых мышей *Mus musculus* s.lato // В.Е. Соколов, В.В. Рожнов, М.А. Сербенюк (ред.). Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. — М. С. 106-118.
- Мишиников А.Н., Лавренченко Л.А., Рафиев А.К., Орлов В.Н. 1990. Высокий уровень интрогрессии генов *Mus domesticus* в популяции мыши *Mus musculus* s.str. Закавказья // Докл. АН СССР. Т. 311. № 3. С. 764-768.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина СИ. 1984. Роль обонятельных сигналов в распознавании близкородственных форм у домовых (*Mus musculus*) и курганчиковых (*Mus hortulanus*) мышей // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 3. С. 429-439.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина СИ. 1990. Биология домовой и курганчиковой мышей. — М. 207 с.
- Соколов В.Е., Лялюхина СИ., Котенкова Е.В. 1983. Сравнительное изучение реакции на обонятельные сигналы домовых и курганчиковых мышей (*Rodenta, Muridae*) // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 9. С. 1394-1398.
- Beynon R.J., Hurst J.L. 2003. Multiple roles of major urinary proteins in the house mouse, *Mus domesticus* // Biochem. Soc. Trans. Vol. 31. P. 142-146.

- Beynon R.J. et al. 2001. // A. Marchelewska-Koj, D. Muller-Schwarze, J. Lepri (eds.). Chemical signals in vertebrates. — New York: Plenum Press. P. 149-156.
- Cavaggioni A., Mucignat-Caretta C. 2000. Major urinary proteins, K2U-globulins and aphrodisin // Biochimica et Biophysica Acta. Vol. 1482. P. 218-228.
- Het G., Todrank D. 2000. Individual odour similarities across species parallel phylogenetic relationships in the *S. ehrenbergi* superspecies of molarats // Anim. Behav. Vol. 60. P. 789-795.
- Hurst J.L., Payne C.E., Nevison Ch.M., Mare A., Duncan R.H., Robertson H.L., Cavaggioni A., Beynon R.J. 2001. Individual recognition in mice mediated by major urinary proteins // Nature. Vol. 414. P. 631-634.
- Kotenkova E.V., Naidenko S.V. 1999. Discrimination of con- and heterospecific odors in different taxa of the *Mus musculus* species group: olfactory cues as precopulatory isolating mechanism // R.E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P. Sorensen (eds.). Advances in chemical communication in vertebrates. — New York: Plenum Press. P. 299-308.
- Kotenkova E. V., Meshkova N.N., Zagoruiko N. V. 1994. Exploratory behaviour in synantropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus* // Polish Ecological Studies. Vol. 20. № B~A. P. 377-383.
- Mezhezhirin S.K., Kotenkova E.V., Mikhailenco A.G. 1998. The house mice, *Mus musculus* s.l., hybrid zone of Transcaucasus // Z. Säugetierk. Vol. 63. P. 154-168.
- Orth A., Adama T., Din W., Bonhome F. 1998. Hybridisation naturelle entre deux sous-espèces de souris domestique, *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus castaneus*, pres du las Casitas (Californie) // Genome. Vol. 41. P. 104-110.
- Payne C.E., Malone N., Humphries R. E., Bradbrook C, Veggerby C, Beynon R.J., Hurst J. L. 2001. Heterogeneity of major urinary proteins in house mice: population and sex differences // A. Marchelewska-Koj, D. Muller-Schwarze, J. Lepri (eds.). Chemical signals in vertebrates. — New York: Plenum Press. Vol. 9. P. 233-240.

SUMMARY

Mus musculus s.l. superspecies complex involved forms on the different stages of divergence: sympatric species, parapatric taxa, which interbreed in their areals contact, and also allopatric species. This is performed a house mice complex as suitable model group for studies in microevolution, especially in problem of reproductive isolating mechanisms. In present study we are analyse a role of olfactory cues, as premating isolating mechanisms in closely related taxa of house mice. It has been demonstrated a capacity of house mice in discrimination of conspecific olfactory cues from those of closely related heterospecific, as well as important role of olfactory cues in species-specific social contact.

УДК 595.4

К ВОПРОСУ О ДИАГНОСТИКЕ И РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ МЫШОВОК (RODENTIA, DIPODOIDEA, SICISTA) НА ТЕРРИТОРИИ РУССКОЙ РАВНИНЫ И КАВКАЗА

М.И. Баскевич¹, Н.М. Окулова¹, С.Г. Потапов¹,
Н.А. Илларионова¹, Е.Ю. Крысанов¹, Н.А. Щипанов¹,
М.Л. Опарин¹, А.А. Власов²

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский пр., 33, корп. 1, e-mail: sevin@orc.ru;
Центрально-Черноземный биосферный заповедник*

*M.I. Baskevich, N.M. Okulova, S.G. Potapov, N.A. Illarionova,
E.Yu. Ktysanov, N.A. Shchipanov, M.L. Oparin, A.A. Vlasov.*
**On the diagnostics and distribution of sibling species of Scista
(Rodentia, Dipodoidea) on the territory of Russian plain
and Caucasus**

Представлены новые данные по хромосомной, молекулярно-генетической и краниометрической маркировке видов-двойников мышовок на территории Русской равнины и Кавказа. Для мышовок группы *betulina* впервые осуществлена кариологическая датировка особей из Калужской, Брянской областей и ранее не охваченного кариологическими исследованиями пункта в Тверской обл. Показана их принадлежность к 32-хромосомной *S. betulina*. Для мышовки из пункта к северу от Новочеркасска Ростовской обл. на основе использования дискриминантных ключей по промерам черепа установлена принадлежность к *S. strandi*. Обобщены известные ранее данные по диагностике и распространению видов-двойников мышовок группы *betulina*. Совокупность имеющихся хромосомных и краниометрических маркеров использована для составления кадастра *S. strandi*. На основании использования кариологически датированного материала впервые разработаны и апробированы молекуляр-

но-генетические маркеры для мышовок группы *subtilis*. На основании разработанных на кариологически датированном материале молекулярно-генетических диагностических признаков определена видовая принадлежность ряда ранее неопознанных находок из этой группы *Sicista* и уточнены границы ареалов видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа.

Современные представления о естественной системе рода *Sicista* претерпели существенные изменения в результате масштабного изучения внутриродовой хромосомной изменчивости, широкий диапазон которой (диплоидное число у представителей рода *Sicista* варьирует от $2n = 16$ до $2n = 50$) (Соколов и др., 1981, 1982, 1986, 1989; Анискин и др., 2003, 2003а, и др.) побудил к последующим ревизиям некоторых политипических видов и таксономически сложных групп. Фактически при изучении систематики рода на смену концепции широкого политипического вида пришла концепция узкого вида. В результате проведенных ревизий объем рода в значительной степени увеличился за счет обнаружения целого ряда кариологически дискретных видов-двойников. Сходные по традиционным морфологическим признакам, но хорошо дифференцированные по кариотипу виды-двойники были выявлены у одноцветных мышовок Кавказа (Соколов и др., 1981, 1986; Соколов, Баскевич, 1988, 1992) и у обоих видов "полосатых" мышовок (Соколов и др., 1986а, 1989).

На основании полученных данных и былых представлений, основанных на концепции широкого политипического вида, была предложена (Соколов, Ковальская, 1990) некая предварительная кластеризация рода с выделением групп близкородственных видов: *betulina* [лесная, *S. betulina* ($2n = 32$, $NF = 63-54$), Штранда, *S. strandi* ($2n = 44$, $NF = 52$) мышовки], *subtilis* [степная, *S. subtilis* ($2n = 24$, $NF = 40-46$; $2n = 26$, $NF = 48$), темная, *S. severtzovi* ($2n = 16-21$, $NF = 28-30$; $2n = 22$, $NF = 35-36$) мышовки] и группа одноцветных мышовок Кавказа, представленная пятью кариоморфами, рассматриваемыми в рамках четырех морфологически сходных видов: кавказская, *S. caucasica* ($2n = 32$, $NF = 48$), клухорская, *S. kluchorica* ($2n = 24$, $NF = 44$), казбегская, *S. kazbegica* ($2n = 42$, $NF = 52$; $2n = 40$, $NF = 50$), армянская, *S. armenica* ($2n = 36$, $NF = 52$) мышовки. Подавляющее большинство видов в выделяемых группах являются видами-двойниками. Очевидным исключением является серая мышовка, *S. pseudonapaea*, которая по окраске резко отличается от других видов группы *betulina*. По существу хромосомные маркеры на долгие годы заняли лидирующие позиции в диагностике

видов-двойников мышовок, хотя в отдельных случаях по особенностям кариотипа удавалось различать и внутривидовые формы (Соколов и др., 1986; Ковальская и др., 2000; Анискин и др., 2003; Баскевич, Опарин, 2003, и др.). Возвращаясь к диагностике известных видов-двойников *Sicista*, число которых в дальнейшем может быть увеличено за счет ревизии некоторых хромосомных форм мышовок группы *subtilis* (Анискин и др., 2003а), следует отметить, что использование хромосомных маркеров позволило выявить среди них узкоареальные европейские виды (*S. strandi*, *S. severtzovi*), виды с евразийскими ареалами (*S. betulina*, *S. subtilis*) и кавказские эндемики (*S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*, *S. armenica*). Однако до недавнего времени ареалы видов-двойников мышовок были очерчены лишь приблизительно по небольшому числу кариологически датированных находок (Соколов и др., 1987, 1989; Шенброт и др., 1995; Баскевич, 2002а-г). Это обстоятельство обусловило интерес как к продолжению цитогенетических исследований, так и к поиску новых диагностических признаков, по которым возможно различать виды-двойники мышовок.

До сих пор в изучении видов двойников *Sicista* другие диагностические признаки, например, форма вершинки бакулюма (Vinogradov, 1925; Соколов и др., 1981), имели весьма ограниченное применение, однако в последние годы в поиске новых диагностических признаков, пригодных для идентификации видов-двойников мышовок, были достигнуты ощутимые успехи. Начатые нами недавно исследования, основанные на применении методов многомерного анализа краниометрических признаков (Окулова, Баскевич, 2003; Баскевич и др., 2003, 2004) и молекулярно-генетических подходов (Баскевич, Потапов, 2003; Баскевич и др., 2003, 2004), расширили диапазон диагностических признаков в систематике мышовок и открыли перспективы для их использования на ранее неопознанном музейном материале. Проводимое в этом направлении изучение видов-двойников мышовок требует дальнейших разработок и их апробации на новом материале.

В задачу настоящего исследования входит дополнительная разработка, обобщение и использование хромосомных, молекулярно-генетических и краниометрических (дискриминантных ключей по краниометрическим признакам) признаков для дифференциальной диагностики и уточнения характера распространения видов-двойников мышовок на территории Русской равнины и Кавказа.

Хромосомные исследования

В работе использован материал по видам-двойникам мышовок установленной (по особенностям кариотипа) видовой принадлежности из следующих пунктов: *S. caucasica* из окрестностей пос. Верхний Архыз в Карачаево-Черкессии (3 экз.), *S. kluchorica* из окр. Клухорского перевала (1 экз.), *S. kazbegica* (2и = 42) из ущелья Суатиси (1 экз.), *S. severtzovi* (2и = 20, NF = 30) из окр. пос. Заповедное в Курской обл. (1 экз.), *S. subtilis* (In = 24, NF = 40) из окр. пос. Песчаное в Саратовской обл. (2 экз.), *S. betulina* из окр. г. Звенигород Московской обл. (1 экз.), *S. strandi* из долины р. Чардым, Саратовской обл. (2 экз.) и из урочища Хаймаши в Кабардино-Балкарии (1 экз.)

Все эти выборки мышовок были кариологически датированы. Кроме того, хромосомные маркеры использованы для уточнения видовой принадлежности мышовок группы *betulina* из следующих пунктов: 1) окр. пос. Савички в Новозыбковском р-не Брянской обл. (2 экз.), 2) окр. г. Ржев Тверской обл. (2 экз.), 3) территория заповедника "Калужские засеки" в Калужской обл. (1 экз.).

Препараты митотических хромосом получали в соответствии со стандартной методикой воздушно-высушенных препаратов.

В молекулярно-генетических исследованиях был использован RAPD PCR анализ. Исследования проводили на образцах ДНК, выделенных из фиксированной этанолом печени следующих представителей рода *Sicista*: анонимный экземпляр мышовки группы *subtilis*, отловленный в окр. Бизюка Энгельсовского р-на Саратовской обл., анонимный экземпляр мышовки группы *betulina*, добытый в окр. г. Ржев Тверской обл. (этот зверек был также кариотипирован), анонимные экземпляры одноцветных мышовок, добытые в окр. пер. Анчхо в Абхазии (№ 22981, ЗИН РАН), в окр. Гвилети, Грузия (№ S-4630, Зоомузей МГУ), на территории Тебердинского заповедника (№ 38950, ЗИН РАН), экземпляр из долины р. Черек Безенгийский, Кабардино-Балкария (№ S-135549, Зоомузей МГУ; изучен повторно), экземпляр из terra typica *S. caucasica* (№ 7514, ЗИН РАН), определенный по форме вершинки бакулюма (Vinogradov, 1925; Соколов и др., 1981), а также выборка известных представителей рода *Sicista*, видовой принадлежность которых была установлена по особенностям кариотипа (см. выше). В качестве внешней группы был выбран представитель *Mus musculus* (1 экз., отловленный на территории Центрально-Черно-

Хромосомная диагностика изученных нами видов-двойников *Sicista*

Вид	In	NF	Пары аутосом*	X-	Y-	Источник
<i>S. betulina</i>	32	64-63	11(M+CM)+4CT	CM	A	Соколов и др., 1989
<i>S. strandi</i>	44	52	1M+3CM+17A	A	A	Соколов и др., 1989
<i>S. subtilis</i>						Соколов и др., 1986а;
<i>S.s.nordmanni</i>	26	48	11(M+CM)+1A	A	A	Ковальская, Федорович, 1997
	26	46	10(M+CM)+2A	A	A	
<i>S.s.subtilis</i>	24	40^4	8(M+CM)+3пары аутосом с изменчивой морфологией (в нашем случае A)	A	A	^аши данные; Vystrakova, 2000
<i>S.s.vaga</i>	24	41-42		A	A	
<i>S.s.sibirica</i>	24	44-46		A	A	
<i>S. severtzovi</i>						
<i>S.s.severtzovi</i>	18-20	28-30	4(M+CM)+вариация по величине пара CM+(3-4)A	A	A	Соколов и др., 1986а;
<i>S.s.cimlanica</i>	16-21	28-30				
	22	35-36	7(M+CM)+3A 6(M+CM)+3A+гетероморфная CM-A 2-я пара	A	CM	Ковальская и др., 2000
<i>S. caucasica</i>	32	48	4M+4CM+7A	A	A	Соколов и др., 1981
<i>S. kluchorica</i>	24	44	8M+2CM+15A	A	A	Соколов и др., 1981
<i>S. kazbegica</i>	42	52	3CM+CM+M+15A	A	A	Соколов и др., 1986; Соколов, Баскевич, 1992
	40	50	3CM+CT+M+14A	A	A	
<i>S. armenica</i>	36	52	4M+2CM+2CT+9A	A	CM	Соколов, Баскевич, 1988

* Примечание. CM — субмета-, M — мета-, A — акро-, CT — субтелоцентрики. **Жирным шрифтом** выделены изученные нами кариоморфы. (Данные на начало 2003 г.)

земного заповедника в Курской области). Для сравнения была также изучена с помощью RAPD PCR анализа изменчивость генома у *A. agrarius* (1 экз. из окрестностей г. Воронеж).

Выделение ДНК проводили стандартным фенол-хлороформным методом (Williams et al, 1991). Полимеразную цепную реакцию осуществляли на термоциклере фирмы Techne PNC-3 при следующих параметрах: достройка цепи — 2 мин при 72 °С, денатурация ДНК — 1 мин при 94 °С, отжиг праймера — 1 мин при 45 °С. Для разделения продуктов амплификации использовали электрофорез в 2% агарозном геле.

Фотографирование геля производили в ультрафиолетовом свете на плёнку "Микрат-300".

Морфометрические исследования

Разработанные нами ранее дискриминантные уравнения для мышовок группы *betulina* (Баскевич, Окулова, 2003) были апробированы на особи мышовки, принадлежащей к группе *betulina* из пункта, расположенного к северу от Новочеркасска по направлению к г. Шахты Ростовской обл. (№ 47877, ЗИН РАН).

Разделяющие виды со 100% вероятностью дискриминантные ключи по промерам черепа для мышовок группы *betulina*, в т.ч. для видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi*, были основаны на использовании 8 из 22 изученных краниометрических признаков. Эти признаки: кондило-базальная длина черепа *СЫ*, скуловая ширина *Zyg*, длина носовых костей *Ina*, высота черепа *Ha*, ширина слухового барабана *Bbull*, ширина 1-го верхнего коренного зуба *Bm* \ длина нижней диастемы *D2* и длина верхнего зубного ряда // $\pi^{\sim 3}$). Измерения проводили на бинокулярном микроскопе МБС с помощью окулярного микрометра.

Проверка уравнений основана на следующих расчетах: неизвестный зверёк относится к тому виду, для которого уравнение (при подстановке значений признаков в каждое из них) даёт максимальное значение.

Результаты и обсуждение

Хромосомные исследования

Хромосомные диагнозы видов-двойников мышовок, в т.ч. рассмотренных в настоящем сообщении, представлены в табл. 1. Показана видоспецифичность исследованных нами хромосомных маркеров.

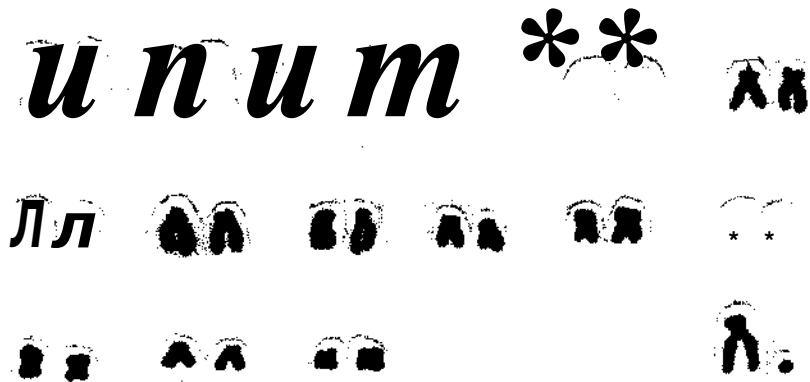


Рис. 1. Хромосомный набор самца *S. betulina* ($2n = 32$) из окр. г. Ржев в Тверской обл.

Хромосомная диагностика мышовок группы *betulina*, к которой принадлежат два вида-двойника: лесная, *S. betulina* ($2n = 32$, $NF = 64$, 63) и мышовка Штранда, *S. strandi* ($2n = 44$, $VF = 52$) (см. табл. 1) была апробирована нами на выборках из Брянской, Калужской и Тверской обл. В хромосомных наборах изученных нами мышовок из Тверской, Калужской и Брянской обл. диплоидное число хромосом равно 32, а число плеч хромосом $NF = 64$ (рис. 1). Эти зверьки относятся к 32-хромосомному виду-двойнику *S. betulina*. Видовая принадлежность находки из окр. Ржева Тверской обл. подтверждена также с помощью RAPD PCR маркеров, разработанных ранее на кариологически датированном материале видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi* (см. рис. 3).

Полученные нами результаты вносят дополнительный вклад в изучение географического распространения этого вида в Восточной Европе. Ранее обитание лесной мышовки в Восточной Европе (европейская часть ареала вида) было подтверждено по хромосомным данным для польской Беловежи (Walknowska, 1960), Ивано-Франковской обл. Украины, Московской, Костромской, Новгородской, Рязанской (Соколов и др., 1989), Нижегородской областей, Заметчинского р-на Пензенской обл. (Bystrakova, 2000), для республик Башкортостан и Мари-Эл (Быстракова, Булатова, 2003). Полученные нами результаты по кариологической датировке этого вида из новых пунктов отлова на территории Калужской и Тверской областей дополняют сложившиеся представления о географическом распространении этого вида в Восточной Европе (Соколов и др., 1989; Шенброт и др., 1995; Баске-

вич, Опарин, 2000). Особый интерес представляет обнаружение 32-хромосомной *S. betulina* на юге Брянской обл. Эта находка уточняет южную границу лесной мышовки в европейской части России, подтверждая ранее высказанное предположение о том, что южный предел ареала вида близок к северной границе смешанных и широколиственных лесов (Шенброт и др., 1995).

Краниометрические исследования

Нами осуществлена проверка видового статуса мышовки, принадлежащей к группе *betulina*, добытой в Ростовской обл., к северу от г. Новочеркаска по направлению к г. Шахты (№ 47877, ЗИН РАН). Определение видовой принадлежности этого зверька осуществлялось по дискриминантным уравнениям, разработанным нами ранее на основе использования репрезентативных выборок кариологически датированного материала по мышовкам группы *betulina* (Баскевич, Окулова, 2003).

Эти уравнения, позволяющие осуществлять со 100% вероятностью на основе использования 8 краниометрических признаков, дифференциальную диагностику мышовок группы *betulina*, в т.ч. видов-двойников *S. strandi* и *S. betulina*, имеют следующий вид:

$$Sicista strandi = -514.889 - 7.983 \times CBI + 55.567 \times Zyg + 8.322 \times Ha + 56.433 \times Lna - 23.085 \times Bbull + 31.732 \times Lm^{\wedge} + 62.508 \times D2 + 59.388 \times Bm^{\prime};$$

$$S. betulina = -524.378 - 9.752 \times CBI + 59.766 \times Zyg + 15.099 \times Ha + 58.247 \times Lna - 31.439 \times Bbull + 24.936 \times Lm^{1^{\wedge}3} + 75.993 \times D2 + 28.528 \times Bm^{\prime};$$

$$S. pseudonapaea = -632.163 - 10.117 \times CBI + 63.379 \times Zyg + 8.014 \times Ha + 67.61 \times Lna - 30.106 \times Bbull + 38.088 \times Im^{1^{\wedge}3} + 70.936 \times D2 + 47.649 \times Bm^{\prime}.$$

Проверка уравнений основана на следующих расчетах: неизвестный зверёк относится к тому виду, для которого уравнение (при подстановке значений признаков в каждое из них) даёт максимальное значение. Подстановка в каждое из уравнений краниометрических данных для черепа данного зверька дало следующее: восемь необходимых параметров черепа имеют значения: $CBI = 18.72$ мм, $Zyg = 10.8$ мм, $Ha = 4.68$, $Lna = 6.30$, $Bbull = 3.06$, $Lm^{\wedge} = 2.79$, $D2 = 2.32$, $Bm^{\prime} = 1.17$. Расчёт по уравнению для серой мышовки *Sicista pseudonapaea* дал результат 560.851, для лесной мышовки *S. betulina* — 558.841, а для мышовки Штранда *S. strandi* — 562.662. Наибольшее

Список кариологически ($2n = 44$, $NF = 52$) и краниометрически* датированных находок *S. strandi* и ближайших кариологически датированных находок *S. betulina* ($2n = 32$)**

№ п/п	Место отлова		Источник
	край, область, республика	пункт отлова	
1	Курская область	ЦЧЗ, а) Стрелецкий участок, б) Казацкий участок	Соколов и др., 1982; 1989 Соколов и др., 1989
2	Саратовская область	Правобережье Волги, пойма р. Чардым, окр. пос. Тарханы	Баскевич, Опарин, 2000
3	Ставропольский край	Окр. пос. Сергиевское	Baskevich, 1996
4	— « —	Окр. пос. Саблинское	Баскевич, 1990
5	Кабардино-Балкария	Урочище Хаймаши	Соколов и др., 1989
6	— « —	Верховье р. Черек Безенгийский, окр. с. Безенги	— « —
7	— « —	Окр. с. Сармаково в долине р. Малки	Дзюев, 1988
8	— « —	Окр. с. Хасанья близ Нальчика	— « —
9	— « —	Урочище "Аурсентх"	— « —
10	Северная Осетия	Долина р. Камбилеевки, окр. пос. Тарское	Соколов и др., 1989
11	— « —	Г. Зека на Сунженском хребте	Baskevich, 1996
12	Пензенская обл.	Верховье Хопра, Кольшлейский р-н	Быстракова, 2000
13*	Ростовская обл.	К северу от Новочеркаска к г. Шахты	Наши данные
14**	Пензенская обл.	Окр. с. Михайловка Заметчинского р-на	Быстракова, 2000
13**	Брянская обл.	Окр. с. Савички Новозыбковского р-на	Наши данные

Примечание. Нумерация пунктов в таблице соответствует цифрам при значках на рис. 2.

значение относится к мышовке Штранда, значит, данный череп принадлежит к этому виду.

Полученный нами результат по краниометрической датировке мышовки Штранда имеет приоритетное значение, дополняя хромо-

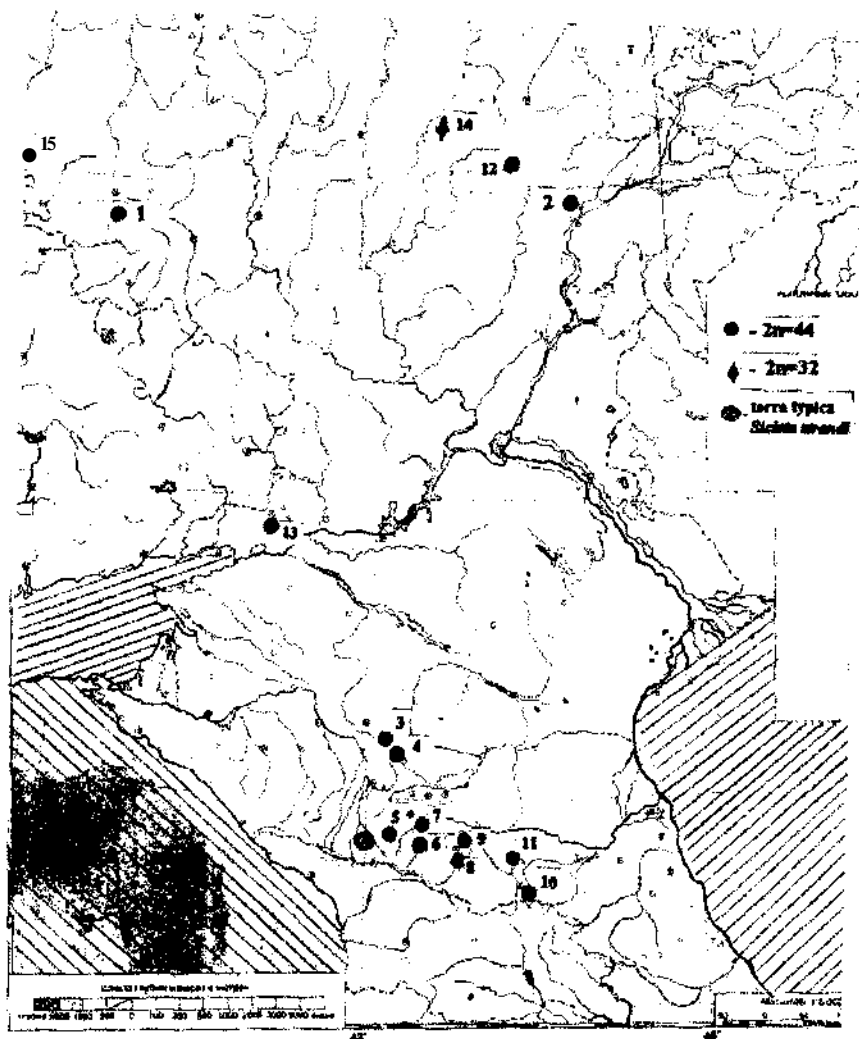


рис. 2. Места кариологически датированных (№ 13) находок *S. strandi* ($2n = 44$, $NF = 52$); ближайших кариологически датированных (№ 14, 15) находки *S. betulina* ($2n = 32$, $NF = 64$). Особым значком отмечено terra typica *S. strandi*.

сомные данные (рис. 2, табл. 2). Напомним, что ранее этот узкоареальный европейский вид, область распространения которого была очерчена весьма приблизительно и только по хромосомам (Соколов и др., 1989; Шенброт и др., 1995), был обнаружен в Курской, Саратовской, Пензенской обл. и в ряде пунктов Ставропольского края и Северного Кавказа (Соколов и др., 1989; Баскевич, 1990; Baskevich, 1996; Баскевич, 1990; Баскевич, Опарин, 2000; Bystrakova, 2000) (см. табл. 2). Подтвержденная нами с помощью дискриминантных ключей по краниометрическим признакам находка *S. strandi* в Ростовской обл. (к северу от Новочеркасска) уточняет западную границу ареала вида, намеченную по восточному побережью Азовского моря до впадения р. Дон, от устья Дона до Новочеркасска и затем по границе между Россией и Украиной до широты Курска (см. Шенброт и др., 1995). Полученный нами результат подтверждает справедливость этого гипотетического предположения.

Молекулярно-генетический анализ (RAPD PCR)

На основе использования полимеразной цепной реакции со случайными праймерами (RAPD PCR) изучена изменчивость геномов видов-двойников мышовок, принадлежащих к группам *betulina* (*Sicista betulina*, *S. strandi*); *subtilis* (*S. subtilis*, *S. severtzovi*) (рис. 3) и группе одноцветных мышовок Кавказа (*S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica*) (рис. 4). При молекулярно-генетическом изучении мышовок групп *betulina* и *subtilis* на основе RAPD PCR анализа были использованы следующие праймеры: 92, OPB-20, OPE-10, OPE-20, OPF-20 (табл. 3). При исследовании одноцветных мышовок Кавказа использованы 14 праймеров: OPA-09, OPA-19, OPB-20, OPD-12, OPE-01, OPE-06, OPE-09, OPE-20, OPO-01, OPO-02, OPW-05, OPW-15, OPAА-17, OPAВ-04 (табл. 4). Несмотря на колебания числа полос для различных праймеров и вариабельность в степени выраженности (мажорность или минорность) отдельных фрагментов ДНК в спектре, показана видоспецифичность RAPD PCR маркеров для исследованных видов мышовок (см. рис. 3, 4).

На рис. 3 представлены типичные амплифицированные спектры фрагментов ДНК для видов-двойников мышовок групп *betulina* и *subtilis*, полученные в RAPD PCR анализе с использованием праймера 92. Показано, что амплифицированные спектры различаются по числу фрагментов ДНК (от 3 до 6) и по характеру их распределения. Основная часть полос расположена в области от 500 до 1000 пн. Ре-

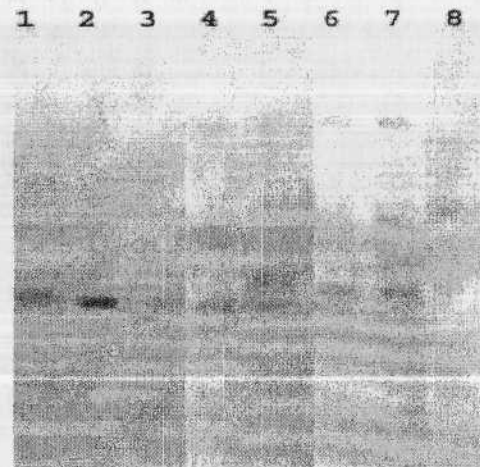


Рис. 3. RAPD PCR — спектры представителей видов-двойников *Sicista*, принадлежащих к группам *subtilis* и *betulina*, полученные с помощью праймера 92.

Дорожки: 1 — *S. severtzovi* ($2n = 20$, $NF = 30$), 2 — *S. subtilis* ($2n = 24$, $NF = 40$), 3 — экземпляр из окрестностей Бизюка Энгельсовского р-на Саратовской обл., определенный по RAPD PCR продуктам как *S. subtilis*; 4 — *S. betulina* ($2n = 32$, $NF = 64$), 5 — экземпляр из окрестностей г. Ржев Тверской обл., определенный по спектрам RAPD PCR продуктов как *S. betulina*; 6, 7 — *S. strandi* ($2n = 44$, $NF = 52$), 8 — *Mus musculus*

Таблица 3

Список и нуклеотидный состав праймеров, используемых в качестве RAPD PCR маркеров видов-двойников *Sicista* групп *betulina* и *subtilis*

Праймер	Нуклеотидный состав
92	5'-CATTCGGGCC-3'
OPB-20	5'-GCACCCTTAC-3'
OPE-10	5'-CACCAGGTGA-3'
OPE-20	5'-AACGGTGACC-3'
OPF-20	5'-GGTCTAGAGG-3'

зультаты молекулярно-генетической диагностики, впервые разработанные на кариологически датированном материале мышовок группы *subtilis*, позволили уточнить видовую принадлежность экземпляра из окр. Бизюка в Энгельсовском р-не Саратовской обл., определенного

1 2 3 4 5 6 7 N ч 10 11 12 13 I. M

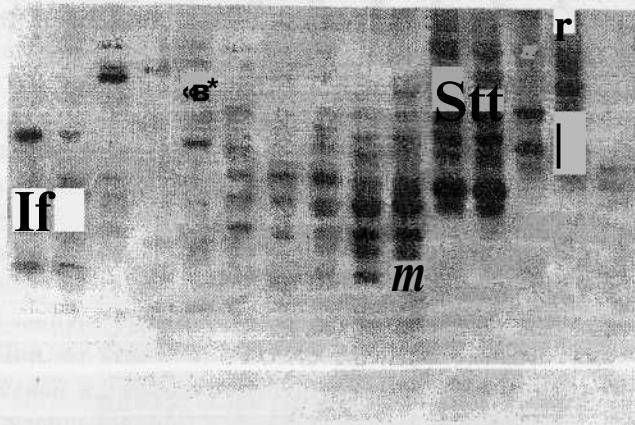


Рис. 4. RAPD PCR — спектры представителей рода *Sicista*, в т.ч. видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа, полученные с помощью праймера OPB-20.

Дорожки: 1-3 — *S. caucasica* ($In = 32$, $NF = 48$); 4 — экземпляр из окрестностей пер. Анчко в Абхазии; 5 — экземпляр из области terra typica *S. caucasica*, определенный по RAPD PCR продуктам как *S. caucasica*; 6 — экземпляр с территории Тебердинского заповедника в Карачаево-Черкессии; 7 — экземпляр из долины р. Черек Безенгийский в Кабардино-Балкарии, определенный по спектрам RAPD PCR продуктов как *S. kluchorica*; 8 — *S. kluchorica* ($In = 24$, $NF = 44$); 9 — *S. kazbegica* ($2n = 42$, $NF = 52$); 10 — экземпляр из окрестностей Гвилети в Грузии, определенный по спектрам RAPD PCR продуктов как *S. kazbegica*; 11, 12 — *S. subtilis* ($2n = 24$, $Nn = 40$); 14 — *Mus musculus*; M — маркер молекулярных масс M50.

по RAPD PCR маркерам как *S. subtilis* (рис. 3). Нами также установлено, что спектр особи мышовки, принадлежащей к группе *betulina*, из окр. Ржева Тверской обл., как и следовало ожидать, наиболее близок к спектру *S. betulina*. Это результат был подтвержден нами с помощью хромосомного анализа.

На рис. 4 представлены типичные амплификационные спектры фрагментов ДНК для изученных видов, в т.ч. для одноцветных мышовок Кавказа, полученные методом RAPD PCR с использованием праймера OPB-20. Видны дискретные полосы, при этом амплификационные спектры различаются по числу фрагментов ДНК (от 4 до 12) и по характеру их распределения. Основная часть полос расположена в области от 250 до 1500 пн.

Таблица 4

Список и нуклеотидный состав праймеров, используемых в качестве RAPD PCR маркеров видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа

Праймер	Нуклеотидный состав
OPA-09	5'-GGGTAACGCC-3'
OPA-19	5'-CAAACGTCCGG-3'
OPB-20	5'-GCACCCTTAC-3'
OPD-12	5'-CACCGTATCC-3'
OPE-01	5'-CCCAAGGTCC-3'
OPE-06	5'-ACGCATCGCA-3'
OPE-09	5'-GTGGTCCGCA-3'
OPE-20	5'-AACGGTGACC-3'
OPO-01	5'-GGCACGTAAG-3'
OPO-02	5'-ACGTAGCGTC-3'
OPW-05	5'-GGCGGATAAG-3'
OPW-15	5'-ACACCGGAAC-3'
OPAA-17	5'-GAGCCCGACT-3'
OPAB-04	5'-GGCACGCGTT-3'

Предложенные нами ранее на основе использования RAPD PCR молекулярно-генетические маркеры (Баскевич, Потапов, 2003; Баскевич и др., 2004) использованы для уточнения характера распространения видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа. Так, нами установлено, что спектр особи одноцветной мышовки из окрестностей пер. Анчко в Абхазии (№ 22981, ЗИН РАН), ранее неизвестного вида, наиболее близок к спектру *S. caucasica*, тогда как по спектрам амплифицированных последовательностей ДНК особи, добытые на территории Тебердинского заповедника в Карачаево-Черкессии (№ 38950, ЗИН РАН) и в долине р. Черек Безенгийский в Кабардино-Балкарии (№ S-135549, Зоомузей МГУ) (этот зверек был исследован повторно) были идентифицированы как *S. kluchorica*, а экземпляр одноцветной мышовки из окр. Гвилети в Грузии (№ S-4630, Зоомузей МГУ) был определен как *S. kazbegica*. Кроме того, нами подтверждена с помощью RAPD PCR маркерами видовая принадлежность экземпляра из terra typica *S. caucasica*, ранее определенного по форме вершинки бакулума (Vinogradov, 1925; Соколов и др., 1981).

Таким образом, молекулярно-генетические маркеры, разработанные нами на основе использования кариологически датированного материала по одноцветным мышовкам Кавказа (Баскевич, Потапов, 2003; Баскевич и др., 2004) вносят существенный вклад в составление кадастров видов-двойников одноцветных мышовок Кавказа, до сих пор основанных преимущественно на использовании, к сожалению, немногочисленных кариологических (Соколов и др., 1987; Баскевич, 1996; Шенброт и др., 1995; Баскевич, 2002а-г) и краниометрических (Окулова, Баскевич, 2003; Баскевич и др., 2004) результатов.

Ранее по хромосомным и краниометрическим данным было показано, что *S. caucasica* населяет западную часть объединенного ареала группы, а ареал *S. kluchorica* охватывает высокогорья и среднегорья Большого Кавказа к востоку от правобережья р. Кизгич до центральной части Кабардино-Балкарии, и лишь предполагалось, что *S. kazbegica*, известная только по двум кариологически датированным находкам в ущелье Суатиси, Грузия и в долине р. Цейдон, Северная Осетия, обитает и в других пунктах центральной части Большого Кавказа (см. Соколов и др., 1987; Баскевич, 2002в; Баскевич и др., 2004). Обнаружение с помощью разработанных нами молекулярно-генетических маркеров находки *S. kazbegica* в окрестностях Гвилети, Грузия, подтверждает это предположение. Подтвержденные с помощью RAPD PCR маркеров находки *S. caucasica* в terra typica вида (Майкопский округ), а *S. kluchorica* на территории Тебердинского заповедника, согласуются с хромосомными данными и дополняют их, тогда как молекулярно-генетическое подтверждение находки *S. kluchorica* в долине р. Черек Безенгийский в Кабардино-Балкарии не противоречит краниометрическим результатам.

Полученное нами молекулярно-генетическое подтверждение обитания *S. caucasica* на южных склонах Большого Кавказа в Абхазии (окрестности пер. Анчо) позволяет уточнить южные пределы распространения этого вида в Кавказском регионе. Следует напомнить, что по результатам хромосомной и краниометрической диагностики все ранее известные находки *S. caucasica* были приурочены к северным склонам западной части Большого Кавказа (Баскевич, 1996; 2002а; Баскевич и др., 2004).

Полученные нами результаты иллюстрируют, что арсенал имеющихся на сегодня диагностических признаков, пригодных для дифференциальной диагностики видов-двойников мышовок, основан не

только на использовании преимущественно хромосомных, но также молекулярно-генетических и краниометрических подходов. Нами показано, что совокупное использование разных подходов позволяет получить новую важную информацию о характере распространения видов-двойников *Sicista*. Очевидно, что данное исследование делает определенный вклад в развитие этого направления в изучении мышовок на примере видов-двойников Русской равнины и Кавказа.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 05-04-48642.

ЛИТЕРАТУРА

- Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю.М., Лебедев В.С., Сузов А.В., Тихонов И.А. 2003а. Кариологическая дифференциация мышовок группы "subtilis" (Rodentia, *Sicista*) на юго-востоке Русской равнины // А.О. Аверьянов, Н.И. Абрамсон (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. — СПб. С. 27-30.
- Анискин В.М., Горелов Ю.Ж., Ковальская Ю.М., Лебедев В.С., Шановалов А.С. 2003. Изменчивость кариотипа темной мышовки *Sicista severtzovi severtzovi* (Rodentia). К проблеме сохранения малых популяций // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. VII съезда Териол. о-ва. — М. С. 19-20.
- Баскевич М.И. 1990. Кариология мышовок Кавказа и Предкавказья: Матер. V съезда Всес. Териол. о-ва. Т. 1. — М. С. 55.
- Баскевич М.И. 1996. Кариологическая дифференциация и распространение одноцветных мышовок Кавказа // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье: Тр. Межд. совещ., февраль 1995 г., Москва. — М. С. 31-38.
- Баскевич М.И. 2002а. *Sicista caucasica*, кавказская мышовка // http://www.biodiversity.ru/programs/rodent/species/sicista_caucasica.html.
- Баскевич М.И. 2002б. Клухорская мышовка, *Sicista kluchorica* // <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent/species/sicistakluchorica.html>.
- Баскевич М.И. 2002в. Казбегская мышовка, *Sicista kazbegica* // http://www.biodiversity.ru/programs/rodent/species/sicista_kazbegica.html.
- Баскевич М.И. 2002г. Армянская мышовка, *Sicista armenica* // <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent/species/sicistaarmenica.html>.
- Баскевич М. И, Окулова Н.М. 2003. Сравнительная кариология и краниология мышовок (*Sicista*, Dipodoidea, Rodentia) группы betulina // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 8. С. 996-1009.
- Баскевич М.И, Окулова Н.М., Поманов С.Т. 2003. К вопросу о мозаичности эволюции на примере *Sicista* фауны России и сопредельных территорий // Проблемы эволюции. Т. 5. — Владивосток. С. 176-185.

- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Т., Варшавский А.А. 2004. Диагностика, распространение и эволюция одноцветных мышовок Кавказа (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоол. журн. Т. 83. Вып. 2. С. 220-233.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л. 2000. О новой находке мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea), уточняющей северо-восточную границу распространения вида // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 9. С. 1133—1136.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л. 2003. К вопросу об изменчивости кариотипа и хромосомной эволюции в группе степных мышовок *Sicista subtilis* s.l. (Rodentia, Dipodoidea) // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. VII съезда Териол. о-ва. — М. С. 32-33.
- Баскевич М.И., Потапов С.Т. 2003. Хромосомные и молекулярно-генетические исследования одноцветных мышовок Кавказа (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Териологические исследования. Т. 2. — СПб. С. 134—139.
- Быстракова Н.В. 2000. Таксономическое и генетическое разнообразие мелких млекопитающих Среднего Поволжья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — М. 24 с.
- Быстракова К.В., Булатова Н.Ш. 2003. Границы хромосомных форм некоторых грызунов (*Sicista*, *Microtus*) и насекомоядных (*Sorex*) в Среднем Поволжье // А.О. Аверьянов, Н.И. Абрамсон (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. — СПб. С. 58-60.
- Дзюев Р.И. 1988. Кариологические исследования мышовок (*Sicista*) Центрального Кавказа // Матер. Всесоюз. совещ. по грызунам. Т. 1. — Нальчик. С. 70-71.
- Ковальская Ю.М., Федорович Е.Ю. 1997. К распространению хромосомных форм степной мышовки *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 12. С. 1430-1433.
- Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суоров А.В., Богомолов П.Л. 2000. Новые находки хромосомных форм мышовок группы *subtilis* и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp.n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 8. С. 954-964.
- Огнев С.И. 1948. Грызуны. Звери СССР и прилежащих стран Т. 6. — М.-Л. С. 23-42.
- Окулова Н.М., Баскевич М. И. 2003. Многомерный анализ краниометрических признаков у одноцветных мышовок Кавказа (*Sicista*, Rodentia, Mammalia) как один из подходов к изучению видового разнообразия этой группы грызунов // Докл. РАН. Т. 390. № 2. С. 283-285.
- Опарин М.Л., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Шаповалов А.С. 2001. К распространению темной мышовки *Sicista severtzovi* Ognev, 1935 (Mammalia) на Русской равнине // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России: Матер, конф., посвящ. 250-летию МГУ им. М.В. Ломоносова. — М. С. 121-123.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. 1988. Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea) с Малого Кавказа // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. С. 300-304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. 1992. Новая хромосомная форма одноцветных мышовок из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 8. С. 94-103.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1981. Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 и *S. kluchorica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 9. С.1386-1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1986. *Sicista kazbegica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения реки Терек // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 6. С. 949-952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1986а. Изменчивость кариотипа степной мышовки, *Sicista subtilis* Pallas, 1778 и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev, 1935 (Rodentia, Zapodidae) // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 2. С. 1684-1692.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Лукьянова И. В. Тарасов М.А., Курятников Н.Н., Топилина Н.В. 1987. К вопросу о распространении одноцветных мышовок (Rodentia, Zapodidae) Кавказа // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 11. С. 1730-1735.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю. М. 1990. Система рода *Sicista* и хромосомные формы тяньшанской мышовки, *S. tiancshanica* Salensky, 1903: Тез. докл. Всесоюз. Териол. о-ва. Т. 1. С. 99-100.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. 1982. Систематика и сравнительная цитогенетика некоторых видов рода *Sicista* фауны СССР (Rodentia, Dipodidae) // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 1. С. 102-108.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. 1989. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 10. С. 95-106.
- Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гентнер В.Г., Ковальская Ю.М. 1995. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчиковобразные. — М. 573 с.
- Baskevich M.I. 1996. About morphologically similar species in the genus *Sicista* // Bonn. Zool. Beitr. Bd 46 (1-2). P. 133-140.
- Bystrakova N. V. 2000. The boundaries of allopatric chromosomal taxa in the South East of European Russia // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. — М. С. 29-31.
- Vinogradov B.S. 1925. On the structure of the external genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as a classificatory character // Proc. Zool. Soc. London. Vol. 95. № 2. P. 582-584.

Walknowska J. 1960. Les chromosomes ches *Sicista betulina* Pall. // Folia Biol. Vol. 8. № 1-2. S. 65-70.

Williams I., Kubelik A.R., Livak K.I. et al. 1990. DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nukl. Acids Res. Vol. 18. P. 859-862.

SUMMARY

The new data on chromosome, molecular and craniometric markers of sibling species of birch mice on the territory of Russian plain and Caucasus. Karyological data for the birch mice of the *betulina* group from Kaluga, Bryansk and some sites in Tver' regions are performed for the first time. They were referred to the 32-chromosome form of *S. betulina*. Application of discriminate keys elaborated on the base of craniometric data to the birch mice from the site to the north of Novocherkassk of the Rostov region identified it as *S. strandi*. The known data on diagnostics and distribution of sibling species of birch mice of the *betulina* group were summarized. The set of available chromosome and craniometric markers was used for the compilation of cadastre of *S. strandi*. On the base of karyologically dated material molecular-genetic markers for the birch mice of the group *subtilis* have been developed and tested for the first time. The species attribution of early unidentified records from this group of *Sicista* was established on the base of molecular-genetic markers developed on the karyologically known material, distribution range of the sibling species of *Sicista caucasica* were specified.

УДК 591.813:599.322

РОЛЬ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ПРОЦЕССЕ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ СЕРЫХ СУРКОВ (*MARMOTA BAIBACINA* *KASTSCHENKO, 1899*)

Л.И. Галкина, Л.Ю. Епифанцева, Д.Е. Тараненко, С.А. Абрамов

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск. 630091, ул. Фрунзе, 11, gf@eco.nsc.ru*

Комплексное изучение истории формирования рельефа и ландшафтов юга Западной Сибири, становления современной структуры ареала и биотопического распределения серых сурков, а также результаты дискриминантного и стандартного статистического анализа краниальных признаков, изменчивости формы слезных костей и заглазничных отростков показали, что различия между алтайскими *M. baibacina* и салаирским лесостепным сурком значительно превышают уровень межпопуляционных или внутривидовых, обусловленных эколого-географической дифференциацией. Полученные кариологические данные о хромосомных отличиях между ними (Брандлер, 2002) подтверждают предположение о качественном своеобразии и таксономической самостоятельности сурка Кащенко.

Вопросы морфологической дифференциации, таксономии и филогенетических связей палеарктических сурков (р. *Marmota*) освещены в литературе достаточно широко (Бажанов, 1947; Банников, 1957; Бибиков, 1967; Брандлер, Богданов, 2002; Воронцов Н.Н. и др. 1969; Воронцов, Ляпунова, 1970; Галкина, 1962; 1970; Громов и др., 1965; Зимица, Герасимов, 1980, и др.), однако многие из них по-прежнему остаются дискуссионными, что, в частности, связано с недостаточной изученностью географической и межпопуляционной изменчивости.

Наиболее проблематичны отношения среди сурков *M. Ёбак* — *M. baibacina* — *M. sibirica*, поскольку они слабо дифференцированы как морфологически, так и кариологически, и среди них обнаружены черты так называемых «обобщенных форм», что свидетельствует о сравнительно недавнем становлении этих видов (Громов и др., 1965).

Ранее при таксономическом исследовании сурков Южной Сибири нами были приведены характерные черты, касающиеся изменчивости размеров, окраски шерстного покрова, строения черепа и *os penis* (Галкина, 1962; 1970). С тех пор статус сурков из Западно-Сибирского лесостепья не уточнялся и продолжает оставаться спорным (Громов и др., 1965).

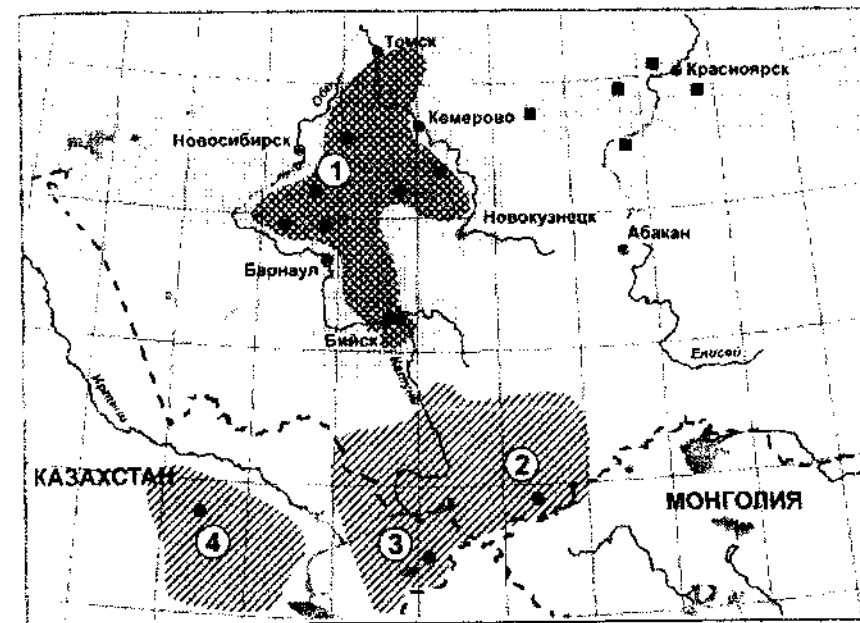
Уровень ареалогических, морфологических и кариотипических особенностей лесостепного сурка достиг определённой степени дифференциации от остальных представителей группы *baibacina*, в связи с чем назрела необходимость уточнения его таксономического статуса с привлечением всех полученных на настоящий момент данных и результатов (Брандлер, 1999; Брандлер, Богданов, 2002; Галкина и др., 2003).

Только совместное применение разных подходов — классических (морфологического, палеотериологического, эколого-географического) и современных (цитогенетического, иммуногенетического, биохимического и др.) — могут приблизить нас к пониманию внутри- и межвидовых отношений внутри группы *M. baibacina*.

Поэтому целью данной работы является комплексный анализ истории формирования рельефа и ландшафтов Юга Западной Сибири, становления современной структуры ареала и биотопического распределения серых сурков, морфометрической изменчивости черепа, строения орбитальной области и межпопуляционной дифференциации географических форм *M. baibacina*.

Материал и методы

Исследованы коллекционные выборки черепов сеголеток и взрослых особей из 4 популяций серого сурка по ареалам лесостепного и алтайского подвидов: 1 — *M. baibacina kastschenkoi* — 55 экз. (правобережье р. Обь, предсалаирская лесостепь), *M. baibacina baibacina*: 2 — Юго-Западный Алтай — 55 экз. (хр. Южный Алтай) 3 — Юго-Восточный Алтай — 518 экз. (сев. макросклон хр. Сайлюгем), 4 — Калбинский Алтай — 45 экз. (рис. 1).



- - ископаемые находки *M. baibacina*
- - места сбора материала

Распространение сурков:



-  *M. baibacina baibacina*: Юго-Восточный Алтай (2)
Юго-Западный Алтай (A'). Калбинский Алтай (4)
-  *M. baibacina kastschenkoi* (!)

Рис. 1. Распространение и места сбора сурков (*M. baibacina*)

Общий объем краниального материала, использованного для обработки и анализа, составил 673 экз. Основой послужили коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН, Восточно-Казахстанского краеведческого музея и сборы авторов.

Анализировалась изменчивость стандартных краниометрических показателей, традиционно используемых в таксономии подсемейства *Marmotinae* (Галкина, 1962; Громов, 1965), а также дополнительных промеров, с учетом специфики формы черепа исследуемого вида — всего 31 признак: 1 — ширина мозговой камеры; 2 — высота черепа

от затылочного отверстия; 3 — максимальное расстояние между внешними сторонами затылочных отростков; 4 — прогиб между заглазничными отростками; 5 — длина сагиттального гребня; 6 — высота черепа от слуховых барабанов; 7 — высота роострума; 8 — разрастание затылочного гребня; 9 — кондило-базальная длина черепа; 10 — длина носовых костей; 11 — дистальная ширина носовых костей; 12 — проксимальная ширина носовых костей; 13 — скуловая ширина; 14 — ширина между предглазничными отверстиями; 15 — межглазничная ширина; 16 — заглазничная ширина; 17 — мастоидная ширина; 18 — максилярная высота; 19 — затылочная высота; 20 — длина bullae osseae; 21 — ширина bullae osseae; 22 — длина верхней диастемы; 23 — длина верхнего зубного ряда; 24 — высота резцового отдела; 25 — длина нижней диастемы; 26 — наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и задней вырезкой; 27 — то же до края массетерной площадки; 28 — минимальная ширина между основаниями венечного и сочленовного отростков; 29 — наименьшая ширина сочленовного отростка под головкой; 30 — максимальное расстояние между верхним краем головки сочленовного отростка и нижним краем углового отдела; 31 — длина нижнего зубного ряда.

Для получения интегральных характеристик морфологического облика каждой из четырех географических популяций, выявления межгрупповых различий и определения фенотипических дистанций между ними выборки обрабатывали методами пошагового канонического дискриминантного анализа с вычислением расстояний Махалобиса, а также стандартной статистики (/критерий) для взрослых особей.

Распространение и численность

Салаирский, или лесостепной сурок рассматривается нами как типичный представитель лесостепного фаунистического комплекса млекопитающих, сформировавшегося на юго-востоке Западной Сибири в течение позднего плейстоцена — голоцена (Галкина, Епифанцева, 1999; Галкина, Литвинов, 2003).

Его современный ареал имеет реликтовый характер и ограничен с севера таёжной зоной, с запада — мощной водной артерией р. Обь, с востока — отрогами Кузнецкого Алатау, с юго-востока и юга — лесами Горной Шории и Алтая (см. рис. 1). В плейстоцене на данных территориях были распространены аккумулятивные и денудационные равнины с невысокими увалисто-холмистыми и платообразными го-

рами, а представители лесостепных сурков имели обширный ареал в тундро-лесостепных ландшафтах бассейнов Оби и Енисея (до ширины г. Красноярска), возможно, также обитали на возвышенных пространствах плейстоценовой лесостепи в Восточной Европе и Азии (Галкина, 1964; Галкина, Тараненко, 2002).

Геологическая, палеогеографическая история формирования рельефа, ландшафтов и растительности даже такой ограниченной территории, как Салаир, в течение плейстоцена была весьма сложной и многообразной. К началу плейстоценовой эпохи Салаирский кряж уже приобрёл формы рельефа, близкие к современным, и оставался областью молодого поднятия, которое продолжается и до настоящего времени. Под воздействием резких климатических изменений происходила активизация речной и овражной эрозии, эоловых процессов. Реки и их притоки неоднократно меняли свои русла. Эволюционные преобразования *M. baibacina kastschenkoii* происходили на фоне многократных и относительно частых чередований холодных и теплых эпох в течение плейстоцен — голоцена и связанных с этим многократных изменений климата и почвенно-растительного покрова. Это обусловило высокую экологическую пластичность подвида, с одной стороны, и адаптивную устойчивость, с другой, к резким изменениям среды обитания.

В настоящее время лесостепной сурок распространён на относительно ограниченной территории, однако его общая многолетняя численность по ареалу остается стабильной, несмотря на высокий уровень антропогенного воздействия (15—16 тыс. особей, данные за последние 50 лет). Его представители заселяют широкий диапазон биотопов, связанных с мозаикой пересеченного рельефа: балки и овраги, заросли кустарников, смешанные и сосновые леса, луговые и степные формации, сельхозугодья. Отмечают два основных типа поселений: крупные колонии на степных и лесостепных пространствах с численностью до 300–500 особей, отдельные семьи и небольшие колонии в "закрытых" местообитаниях по опушкам лесов и боров численностью 10–30 особей.

Сурки отсутствуют в левобережье Оби, где на Обь-Иртышском междуречье располагается Барабинская низменность, представляющая низкую, слабо расчленённую бессточную котловину, со слабой дренированностью и значительной заболоченностью. В связи с этим, несмотря на лесостепную растительность, здесь отсутствуют необходимые условия для норения сурков.

Правобережные районы р. Обь отличаются большими абсолютными высотами местности, большим количеством балок и оврагов, т.е. имеют расчленённый пересечённый рельеф. Правобережье пересекают крупные реки — Иня и Бердь, с широко разветвлённой сетью больших и малых притоков. Приподнятость поверхности и хороший дренаж исключают развитие в больших масштабах процессов засоления и болотообразования. Расчленённый рельеф и почвенный покров определяют характер ландшафтов и растительности правобережья, где черневая тайга Салаирского пенеблена сменяется лесостепными ассоциациями, которые широко распространены по предгорьям Салаирского кряжа, включая Чумышское и Каменское присалаирье, Колывань-Томскую зону и аккумулятивно-денудационную расчленённую часть Кузнецкой котловины. Таким образом, в правобережной части сохранилось много участков, пригодных для обитания, где сурки находят оптимальные условия для норения, размножения и питания, т.е. в своём распространении лесостепной сурок биотопически связан с предгорным рельефом древнего Салаирского кряжа, Колывань-Томской возвышенности и Кузнецкой котловины.

К середине плейстоцена сформировался тектонический разлом между Алтайскими горами и Салаиром (Вдовин, Малолетко, 1969). В настоящее время ареалы алтайского и лесостепного сурков пространственно-географически изолированы и разделены полосой таёжных лесов северо-восточного Алтая.

Зона распространения *M. B. kastschenkoi* тянется с севера на юг от северных предгорий Салаирского кряжа (реки Басандейка и Ушайка) до предгорий северного Алтая (Галкина, Тараненко, 2002; Галкина и др., 2003). Для окончательного решения вопроса о южной границе ареала лесостепного сурка нами был собран материал в поселениях междуречья рек Бия и Катунь в Бийском р-не Алтайского края (7 км к северу от с. Сростки, 7 экз.). Результаты дискриминантного анализа краниометрических признаков, а также сходство формы слёзных костей, заглазничных отростков, строения затылочной части черепа подтвердили таксономическую принадлежность «бийских» сурков к лесостепному подвиду. По опросным данным поселения сурков от окрестностей с. Сростки тянутся на юго-восток через Краногорский район до границы Майминского района Республики Алтай.

Далее на юг практически весь Алтай (за исключением Чойского и Турочакского р-нов) занимает ареал номинального алтайского подвида серого сурка (Бибииков, Берендяев, 1978), который в различной

степени заселяет горные степи и лесостепи практически всех хребтов выше лесного пояса, достигая наибольшей численности в Кош-Агачском р-не (до 30–50 тыс. голов) на северных склонах хр. Сайлюгем и на плоскогорье Укок.

Результаты статистического анализа

Согласно распределению выборок в дискриминантном пространстве наибольшие морфометрические различия отмечаются между двумя географическими формами серого сурка — лесостепной и алтайской (рис. 2, табл. 1).

Анализ факторной структуры (табл. 2), позволил заключить, что лесостепные сурки (*M. B. kastschenkoi*) отличаются от алтайских выборок большими значениями всех морфометрических показателей (первая дискриминантная ось), а именно, относительно крупным и широкоскулым черепом, развитием затылочной области и гребней в целом.

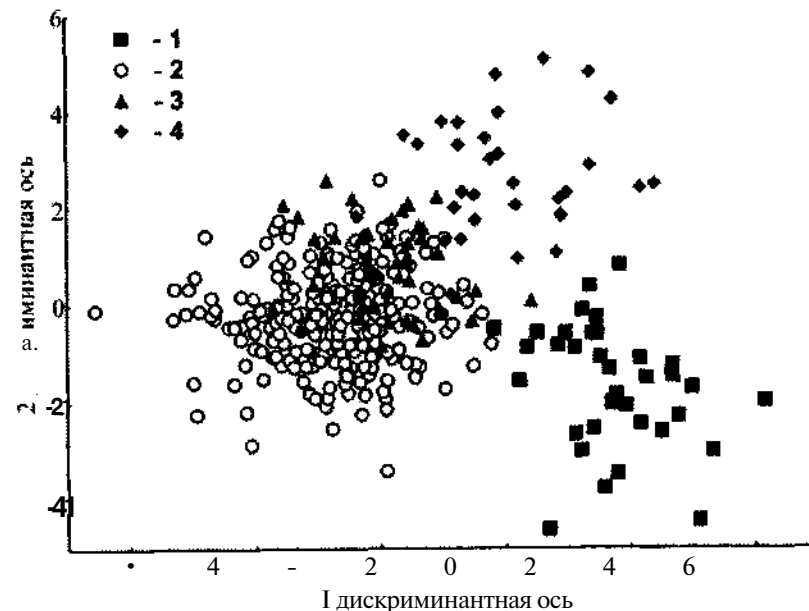


Рис. 2. Распределение выборок сурков в дискриминантном пространстве. 1 — *M. baibacina kastschenkoi*; *M. baibacina baibacina*: 2 — юго-западный Алтай, 3 — юго-восточный Алтай, 4 — Калбинский Алтай.

Таблица 1

Расстояние между географическими выборками сурков (1—4) в дискриминантном пространстве (MD^2 — квадрат расстояния Махаланобиса, $F \bullet$ — критерий Фишера)

$MD^2 F$	1	2	3	4
1		24.16105	22.33349	23.18552
2	15.62266		8.14078	18.09710
3	22.93307	10.20574		16.57324
4	12.85599	11.12099	15.71507	

Внутри группы алтайских популяций отмечается дифференциация по длине слуховых барабанов, высоте резцового отдела, длине нижней диастемы, ширине между предглазничными отверстиями и заглазничной ширине (вторая дискриминантная ось). Причем сурки с Калбинского Алтая имеют достоверно меньшие значения этих признаков при большей заглазничной ширине. Выборка с хр. Южный Алтай, откуда была описана форма *M. B. ognevi* Skalon, 1950, занимает промежуточное положение и фенотипически более сходна с выборкой сурков с юго-восточного Алтая. Различия между тремя алтайскими популяциями не превышают уровня межпопуляционных.

Результаты стандартного статистического анализа также подтвердили, что лесостепной сурок *M. B. kastschenkoi* достоверно отличается от алтайского подвида большими абсолютными значениями практически всех признаков (табл. 3). При этом сурки с Алтая имеют сходные показатели основных параметров черепа: кондиллобазальной длины, скуловой ширины, межглазничной, мастоидной ширины и т.д.

Строение орбитальной области

Форма и размеры слезных костей, величина и расположение слезных и предкрыловых отверстий, орбитальных крыльев верхнечелюстных костей традиционно используются в таксономии р. *Marmota* (Галкина, 1962, 1970; Громов и др., 1965). На рис. 3 представлены характерные варианты строения орбитальной области черепа лесостепного и алтайского подвида *M. baibacina*, *M. ЁуБас* (Сев. Казахстан) и *M. sibirica* (МНР).

Слезная кость у представителей *M. b. kastschenkoi*, в отличие от номинального подвида, вытянута в переднезаднем направлении; ее

Таблица 2

Коэффициенты корреляции краниальных признаков с дискриминирующими функциями

Признаки	Дискриминантные функции		
	I	II	III
Длина верхнего зубного ряда	0.50	-0.13	0.04
Длина bullae osseae	0.24	-0.46	-0.28
Межглазничная ширина	0.47	-0.15	0.15
Высота резцового отдела	0.01	-0.30	0.15
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и краем массетерной площадки	0.17	0.18	-0.23
Дистальная ширина носовых костей	0.26	0.01	0.26
Заглазничная ширина	0.03	0.30	-0.17
Ширина мозговой камеры	0.10	-0.19	0.19
Ширина bullae osseae	0.37	-0.20	-0.27
Разрастание затылочного гребня	0.13	0.13	0.01
Ширина между предглазничными отверстиями	0.31	-0.40	0.00
Наименьшая ширина сочленовного отростка под головкой	0.22	0.00	0.08
Длина нижней диастемы	0.18	-0.31	0.19
Кондило-базальная длина черепа	0.37	-0.11	0.16
Длина нижнего зубного ряда	0.22	0.04	0.13
Максимальное расстояние между внешними сторонами затылочных отростков	0.33	-0.04	0.17
Мастоидная ширина	0.29	-0.13	-0.01
Затылочная высота	0.23	-0.27	0.16
Скуловая ширина	0.39	-0.08	0.06
Высота черепа от затылочного отверстия	0.15	-0.24	0.00
Максимальное расстояние между верхним краем головки сочленовного отростка и нижним краем углового отдела	0.23	-0.05	0.19
Длина верхней диастемы	0.16	-0.08	0.19
Минимальная ширина между основаниями венечного и сочленовного отростков	0.24	-0.15	0.20
Проксимальная ширина носовых костей	-0.01	-0.03	0.02
Длина сагиттального гребня	0.11	-0.09	0.18
Наименьшее расстояние между подбородочным отверстием и задней вырезкой	0.35	-0.15	0.03
Высота рострума	0.17	-0.16	0.16
Максиллярная высота	0.22	-0.21	0.10

Таблица 3

Средние значения краниометрических признаков и достоверность различий между выборками сурков

№ призн.	<i>M. B. baibacina</i> , выборки 2-4	<i>M. B. kastschenkoi</i> , выборка 1	Уровень значимости, <i>p</i>
	$M \pm t$	$M \pm t$	
1	34.58±0.07	35.62±0.26	***
2	17.96±0.06	19.26±0.21	***
3	35.11±0.08	37.60±0.29	***
4	2.05±0.03	2.57±0.16	***
5	25.74±0.26	29.16±0.73	***
6	31.83±0.08	34.25±0.28	***
7	21.14±-Б.р6	22.66±0.19	***
8	4.35±0.06	4.69±0.22	Недостоверно
9	94.06±0.19	100.58±0.58	***
10	38.51±0.10	42.11±0.30	***
11	16.68±0.05	17.92±0.15	***
12	10.97±0.07	11.06±0.14	Недостоверно
13	59.15±0.13	64.24±0.43	***
14	19.93±0.05	21.91±0.19	***
15	21.73±0.07	25.07±0.28	***
16	16.50±0.06	16.07±0.19	*
17	42.76±0.10	45.72±0.34	***
18	27.15±0.07	29.24±0.25	***
19	30.32±0.07	32.39±0.24	***
20	16.51±0.04	17.99±0.16	***
21	15.22±0.04	16.61±0.19	***
22	23.24±0.07	24.47±0.24	***
23	22.65±0.04	24.29±0.10	***
24	11.84±0.05	12.41±0.16	***
25	13.59±0.05	14.97±0.21	***
26	44.76±0.10	48.92±0.39	***
27	11.37±0.05	11.70±0.13	*
28	20.87±0.07	22.49±0.23	***
29	6.65±0.03	7.25±0.14	***
30	32.43±0.11	34.72±0.42	***
31	22.31±0.04	23.36±0.12	***

Примечание. *** — $p = 0.999$, ** — $p = 0.99$, * — $p = 0.95$.

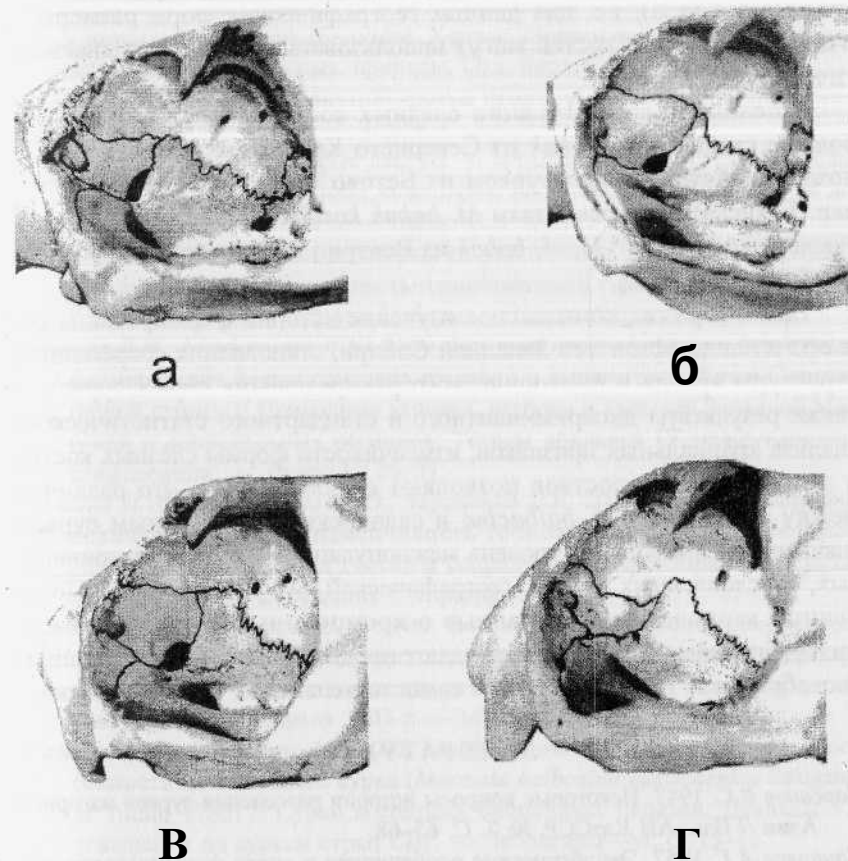


Рис. 3. Строение орбитальной области.

a — *M. baibacina kastschenkoi* (Салаирская лесостепь); *б* — *M. baibacina baibacina* (юго-восточный Алтай); *в* — *M. sibirica* (северная Монголия); *г* — *M. bobak* (северный Казахстан)

наибольшая ширина над слезным отверстием меньше (нередко в 2 и более раза) расстояния между слезным и предкрыловым отверстиями. Орбитальные выступы возвышаются над задним краем слезной кости (рис. 3, а, б). У сурков алтайских популяций форма слезной кости близка к квадратной, как у *M. sibirica* из Монголии (рис. 3, а, в). Ширина кости над слезным отверстием равна (или незначительно превышает) расстояние между слезным и предкрыловым отверстия-

ми (~ в 1.4 раза), т.е. для данных географических форм размеры и очертания слезных костей могут использоваться в качестве диагностических признаков.

В целом по конфигурации слезных костей лесостепной сурок больше сходен с *M. bobak* из Северного Казахстана (рис. 3, а, г), с позднеплейстоценовым сурком из Бетово (правый берег р. Десна, окр. Брянска) и современным *M. bobak kozłovi* (Саратовская обл.), а также "напоминает" *M. cf. bobak* из Венгрии и Чехословакии (Галкина, Тюткова, 1986).

Таким образом, комплексное изучение истории формирования рельефа и ландшафтов юга Западной Сибири, становления современной структуры ареала и биотопического распределения серых сурков, а также результаты дискриминантного и стандартного статистического анализа краниальных признаков, изменчивости формы слезных костей и заглазничных отростков позволяют сделать вывод, что различия между алтайскими *M. baibacina* и салаирским лесостепным сурком значительно превышают уровень межпопуляционных или внутривидовых, обусловленных эколого-географической дифференциацией. Полученные кариологические данные о хромосомных отличиях между ними (Брандлер, 2002) подтверждают предположение о качественном своеобразии и таксономической самостоятельности сурка Кашенко.

ЛИТЕРАТУРА

- Бажанов В.С. 1947. Некоторые вопросы истории расселения сурков нагорной Азии // Изв. АН КазССР. № 7. С. 65-68.
- Банников А.Г. 1957. Экологические особенности и очаги формирования высокогорной фауны млекопитающих Евразии: Материалы совещания по зоогеографии суши. — Львов. С. 5-8.
- Бибиков Д.И. 1967. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. — М. 198 с.
- Бибиков Д.И., Берендяев С.А. 1978. Серый сурок // Сурки. Распространение и экология. — М. С. 39-66.
- Брандлер О.В. 1999. Находка 36-хромосомного серого сурка *Marmota baibacina* (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. Т. 78. № 7. С. 891-894.
- Брандлер О.В., Богданов А.С. 2002. Хромосомный полиморфизм и видообразование у серых сурков (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia) // Сурки в степных биоценозах Евразии: Доклады VIII совещания по суркам стран СНГ. Чебоксары. — М. С. 11-12.
- Воронцов Н.Н. и др. 1969. Сравнительная кариология и становление изолирующих механизмов в роде *Marmota* // Зоол. журн. Т. 48. № 3. С. 317—334.

- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. 1970. Хромосомные числа и видообразование у наземных беличьих (Sciuridae, Xerinae, Marmotinae) Голарктики // Бюллетень Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. С. 112-126.
- Галкина Л.И. 1962. Вид и внутривидовые категории у сурков // Матер, к сов. 10-14 сентября 1962 г. — Томск. С. 25-27.
- Галкина Л.И. 1964. Некоторые данные об ареалах сурков и сусликов Западной Сибири: Доклады зоол. совещания, посвященного 100-летию со дня рождения М.Д. Рузского. — Томск. С. 116-117.
- Галкина Л.И. 1970. Оценка некоторых систематических особенностей сурков и географическая изменчивость горноазиатского сурка (*Marmota baibacina* Kastschenko, 1899) // Фауна Сибири. — Новосибирск. С. 267-280.
- Галкина Л.И., Епифанцева Л.Ю. 1999. Влияние орографических барьеров на формирование фауны грызунов котловин и высокогорий Алтае-Саянской горной страны // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Тезисы докладов IV международной конференции. — Томск. С. 26-27.
- Галкина Л.И., Епифанцева Л.Ю., Тараненко Д.Е. 2003. Межпопуляционная краниометрическая изменчивость горноазиатского сурка *Marmota baibacina* II Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы международного совещания 6-7 февраля 2003 г. — М. С. 89-90.
- Галкина Л.И., Литвинов Ю.Н. 2003. Состав и формирование современной фауны мелких млекопитающих лесостепи Западной Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания 6-7 февраля 2003 г. — М. С. 90.
- Галкина Л.И., Тараненко Д.Е. 2002. Морфологические и ареалогические особенности лесостепного сурка (*Marmota baibacina kastschenkoi* Stroganov et Yudin, 1956) // Сурки в степных биоценозах Евразии: Доклады VIII совещания по суркам стран СНГ. — Чебоксары—М. С. 15-16.
- Галкина Л.И., Тюткова Л.А. 1986. Позднеплейстоценовый степной сурок *Marmota bobac* Muller из состава «лемминговидной фауны» средней Десны // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Труды ЗИН АН ССР. Т. 156. — Л. С. 143-156.
- Громов И.М. и др. 1965. Млекопитающие // Фауна СССР. Т. 3. Вып. 2. — М.-Л. С. 325-452.
- Зимина Р.П., Герасимов И.П. 1980. История рода сурков (*Marmota*) и роль перигляциальных условий ледникового периода в его формировании и распространении // Сурки. Биоэкологическое и практическое значение. — М. С. 5-23.

SUMMARY

The complex study of history of formation of relief and landscapes of the South-Western Siberia, history of modern structure of the range and habitat distribution of *M. baibacina*, and multivariate and univariate statistical data of craniometric characters, variation of lachrymal bone shape and postorbital processes have shown that differences between *M. baibacina* and Salairskii forest-steppe marmot significantly exceed interpopulation or intraspecies level. The obtained karyological data on chromosome differences between these forms (Brandler, 2002) confirm the assumption on qualitative peculiarity and taxonomic independence of marmot of Kashchenko.

УДК 551.78/79:569.32

ВЫМЕРШИЕ ПОЛЕВКИ ЗАБАЙКАЛЬЯ И СЕВЕРНОГО КИТАЯ (ARVICOLINAE, RODENTIA)

М.А. Ербаева

Геологический институт СО РАН, 670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6а,
e-mail: erbajeva@gin.bsc.buryatia.ru

M.A. Erbajeva. Fossil voles of Transbaikal and Northern China

Приводится краткая характеристика корнезубых полевок из Забайкалья и типовых экземпляров плиоцен-эоплейстоценовых полевок из Северного Китая. Детальный сравнительно-морфологический анализ *Borsodia laguriformes* (Erbajeva, 1973) из местонахождений Забайкалья показал, что эта форма относится к виду *Borsodia chinensis* (Kormos, 1934). Установлено, что в фаунах Забайкалья и Китая встречаются представители общих родов *Promimomys*, *Mimomys* и *Villanyia*, однако для каждой из них характерны локальные виды. Эоплейстоценовые роды *Borsodia* и *Allophaiomys* включают общие таксоны для обоих регионов.

Следуя системе И.М. Громова (Громов, Ербаева, 1995), я рассматриваю полевок в составе семейства хомяковых (Cricetidae Fischer, 1817) подсемейства полевичьих (Arvicolinae Gray, 1821), включающего представителей 8 триб и более 40 родов (Громов, 1977).

Среди грызунов Евразии полевки являются сравнительно молодой группой, история которых прослеживается лишь с конца миоцена. Наиболее ранняя форма представлена родом *Ischymomys*, включающим два вида — *I. quadriradicatus* Zazhigin, 1977 и *I. ponticus* Topachevkij, Skorik, Rekovets, 1978, которые известны из отложений позднего миоцена — раннего плиоцена среднего Приишимья (Громов, Поляков, 1977) и северного Причерноморья, местонахождение Фрунзовка-2, Одесская область, Украина (Топачевский и др., 1978).

В данной работе приводится краткая характеристика отдельных представителей родов *Villanyia* и *Borsodia* (триба *Microtini* Miller, 1896) из фауны Забайкалья и ревизия последнего на основе изучения полевок из Китая.

В Забайкалье полевки известны со среднего плиоцена, где они были представлены родами *Promimomys*, *Villanyia* и *Mimomys*. К началу плейстоцена (к эоплейстоцену) таксоны первых двух родов исчезают, а численность и видовой состав рода *Mimomys* значительно сокращается, и он представлен единичными остатками. В это время в фауне региона отмечается первое появление родов *Borsodia* и *Allophaiomys*.

Представители всех выше указанных родов полевок встречены в плиоценовых и эоплейстоценовых фаунах Китая, где в последние десятилетия найдены многочисленные остатки арвиколид. Обзор и описание некоторых из них приводится в работах Цэнг Шаохуа и Ли Чуанкуи (Zheng, Li, 1986, 1990). В составе фауны Китая встречены также представители родов *Aratomys*, *Germanomys*, *Proedromys*, *Hyperacrius*, не известные в фаунах Забайкалья; кроме того, найдены остатки полевок, близкой по строению жевательной поверхности нижних коренных зубов к *Promimomys cor* Kretzoi, 1955 (неопубликованные данные).

В разновозрастных с забайкальскими фаунах Китая род *Villanyia* представлен формой, близкой к *V. eleonora* Erbajeva, 1975 из местонахождения Береговая в Забайкалье как по размерам, так и по строению М₁, однако они малочисленны, встречены их единичные остатки. Род *Mimomys* представлен разнообразными эндемичными видами, описание которых приводится ниже. В составе рода *Allophaiomys* установлены 3 вида — *Allophaiomys pliocaenicus* Kormos, 1932, *Allophaiomys* cf. *deucalion* Kretzoi, 1969 и *Allophaiomys «terrae-rubrae»* (Teilhard de Chardin, 1940) (Zheng, Li, 1990).

Автор не ставит задачу детального анализа всех таксонов полевок Северного Китая. Здесь приводится только краткая характеристика и схема строения жевательной поверхности зубов преимущественно типовых экземпляров известных корнезубых полевок. Эти данные окажутся полезными для тех отечественных териологов, кто изучает мелких млекопитающих позднего кайнозоя Евразии.

Материал и методика

Изучены материалы по вымершим полевам из плиоцен-эоплейстоценовых отложений Забайкалья и типовые экземпляры полевок

Северного Китая, которые представлены в коллекциях Геологического института СО РАН, г. Улан-Удэ и в Институте палеонтологии и палеоантропологии позвоночных (IVPP), г. Пекин, Китай. Рассматриваемый материал по мелким млекопитающим представлен большей частью изолированными зубами, и основные выводы сделаны на основе изучения строения зубов, что является обычным в палеонтологических исследованиях. Использован классический морфологический метод при диагностике отдельных таксонов, для анализа метрических данных использованы общепринятые статистические методы. Основное внимание уделялось изучению строения основных диагностических зубов М₁ и М₂ и в некоторых случаях дана характеристика других коренных зубов, в частности М¹ и М². Промеры жевательной поверхности зубов проводили по общепринятой методике (Feifar, 1961; Chaline, Laurin, 1986). Названия элементов коренных зубов даны по И.М. Громову (1962) и А.К. Агаджаняну (1979).

Для каждого вида приводится его принадлежность к зоне млекопитающих, установленных П. Мэном (Mein, 1975), обозначенных как MN 16 — MN 18. Геологический возраст местонахождений дан согласно стратиграфической схеме, принятой в России.

Следует подчеркнуть, что при изучении вымерших форм мы имеем дело с «морфологическими видами».

Описание материала и анализ данных

Развитие фауны полевок Забайкалья

Наиболее ранние достоверные сведения по полевам известны в Забайкалье из отложений среднего плиоцена, которые вскрываются в местонахождении Удунга (Erbajeva et al., 2003). Анализ фаунистических и палинологических данных из этого местонахождения позволил установить, что в начале среднего плиоцена в регионе доминировали лесные ландшафты. В составе фауны мелких млекопитающих преобладали зайцеобразные, составлявшие около 50% от общего числа видов фауны; многочисленными были цокоры и хомяки. В составе фауны был установлен своеобразный высококоронковый хомяк, который отнесен к новому роду и виду, — *Gromovia daamsi* Erbajeva, Alexeeva, Khenzykhenova, 2003. Полевки играли в сообществе подчиненную роль (до 8%); они были немногочисленными как по видовому составу, так и по количеству остатков. Они представлены *Promimomys* cf. *stehlini* (Kormos, 1931), *Promimomys* cf. *gracilis* (Kret-

zoi, 1955), *Villanyia* cf. *eleonoraе*, *Mimomys* cf. *minor* Feifar, 1961 (Erbajeva et al, 2003).

Во второй половине среднего плиоцена ландшафты с преобладанием лесов сменились лесостепными саванного типа. Значительное распространение получили открытые пространства, о чем свидетельствует увеличение численности бесцементных полевок *Villanyia eleonoraе*, количество которых возросло до 70% от общего числа всех видов мелких млекопитающих, что отмечено в фауне местонахождения Береговая. Представители рода *Promimomys* исчезают. В составе рода *Mimomys* отмечено присутствие 3 видов — *Mimomys minor*, *Mimomys pseudintermedius* Erbajeva, 1975, *Mimomys* cf. *reidi* Hinton, 1910. Детальное морфологическое описание этих полевок из местонахождения Береговая дано М.А. Ербаевой (Базаров и др., 1976), поэтому здесь ограничиваемся краткой характеристикой *Villanyia eleonoraе*, для которой показана изменчивость структуры жевательной поверхности M_1 и M^2 в процессе индивидуального развития (рис. 1, 2).

В фаунах позднего плиоцена Забайкалья полевки вновь играют подчиненную роль, так как доминирующими формами становятся суслики — *Spermophilus tologoicus* Erbajeva, Pokatilov, 1966 и *Spermophilus bazarovi* (Erbajeva, 1966). Продолжает существовать род *Villanyia*, представленный видом *Villanyia klochnevi* Erbajeva, 1998, с более прогрессивными чертами, чем *V. eleonoraе*; немногочисленны представители рода *Mimomys*, появляется род *Cromeromys* (Erbajeva, 1998).

В начале плейстоцена (в эоплейстоцене) появляются роды *Borsodia* и *Allophaiomys*, но сохраняются еще редкие представители рода *Mimomys*.

Краткое морфологическое описание полевок из Забайкалья

Семейство Cricetidae Fischer, 1817

Подсемейство полевичьих Arvicolinae Gray, 1821

Род *Villanyia*, Kretzoi, 1956

Villanyia eleonoraе Erbajeva, 1975

(рис. 1, 1-6; рис. 2, 1-8)

Голотип. Правая ветвь нижнечелюстной кости с M^1-M_2 , №56316, ЗИН РАН.

Типовое местонахождение. Береговая, долина р. Чикой, западное Забайкалье.

Геологический возраст. Средний плиоцен, MN 16б.

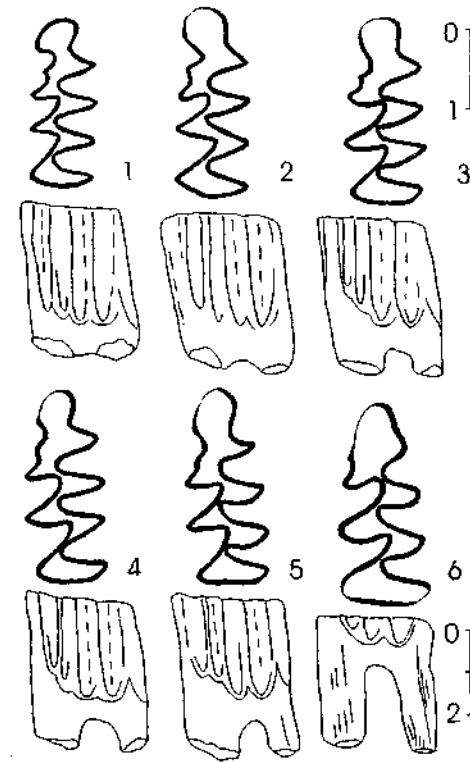


Рис. 1. Строение жевательной поверхности M_1 полевки *Villanyia eleonoraе* Erbajeva из местонахождения Береговая.

1, 2 — молодых особей; 3-5 — взрослых особей; 6 — старой особи

Описание. Бесцементная полевка с хорошо развитыми корнями зубов. Размеры мелкие (длина и ширина M_1 варьируют, 2.0-2.5-2.8 мм и от 0.9 до 1.25 мм соответственно). Эмаль нижних коренных одинаковой толщины по всему периметру зуба. Островок эмали на M_1 отсутствует; призматическая складка имеется у подавляющего большинства особей, появляясь у молодых еще до стадии формирования корней, и исчезает у старых особей. У некоторых особей она появляется на уровне половины высоты коронки и простирается вверх до жевательной поверхности зуба, у других — на этом же уровне, но простирается вниз и не заметна со стороны жевательной поверхности (рис. 1, 1-6). У незначительного количества экземпляров призма-

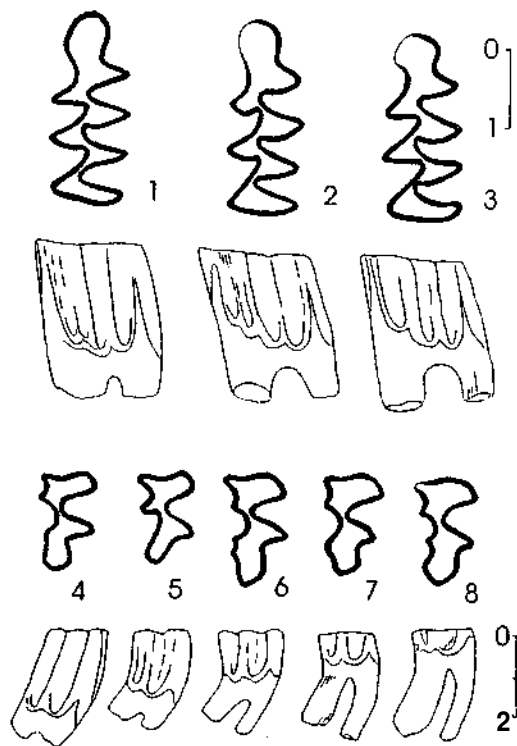


Рис. 2. Строение жевательной поверхности M_x и AP полевки *Villanyia eleonorae* Erbajeva из местонахождения Береговая.

1-3 — M_x взрослых особей; 4-6 — AP взрослых особей; 7, 8 — AP старых особей

тическая складка на M , отсутствует полностью (рис. 2, 1-3). Дентиновые траки высокие. На AP две эмалевые петли (рис. 2, 4-8), у единичных особей (из 100 у 5 экз.) на задней петле имеется островок эмали, исчезающий при незначительном стирании зубов.

Villanyia klochnevi Erbajeva, 1998
(рис. 3, 1-9)

Villanyia cf. *laguriformes* Erbaeva в Базаров и др., 1976: 100—102; табл. XII, рис. 1-13.

Villanyia klochnevi Erbajeva, 1998: 420-422; plate 1, figs. 1-5, 7-10; plate 2, figs. 1-12.

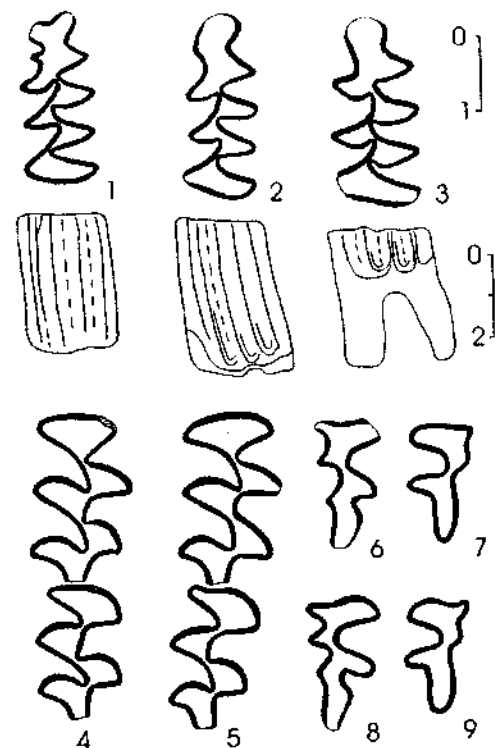


Рис. 3. Строение жевательной поверхности верхних и нижних коренных зубов полевки *Villanyia klochnevi* Erbajeva из местонахождения Ключнево 1-1. 1, 2 — M_x молодых особей; 3 — M , старой особи; 4, 5 — AP - AP ; 6-9 — AP ; 4 — голотип, № 56317

Голотип. Фрагмент небного отдела верхнечелюстной кости с AP - AP , № 56317, ЗИН РАН.

Типовое местонахождение. Ключнево 1-1, долина р. Итанца, Западное Забайкалье.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, MN 17.

Описание. Бесцементная полевка с хорошо выраженными корнями зубов. Размеры мелкие (длина и ширина M , варьируют, 2.2-2.6-2.85 мм и от 1.0 до 1.2 мм соответственно). Эмаль нижних коренных зубов несколько толще на передней стороне треугольных петель и тоньше на задней стороне, а на верхних, наоборот, — толще на задней стороне петель и тоньше на передней. Здесь мы наблюдаем на-

чальную стадию инверсии эмали зубов. На M_1 островок эмали отсутствует; (короткая относительно высоты коронки зуба) призматическая складка имеется у очень молодых особей, до стадии формирования корня; при незначительном стирании зубов она исчезает (рис. 3, 1-3). Дентиновые траки высокие, треугольные петли на этом зубе все разъединены. На M_2 и M_3 первые пары треугольных петель слиты, однако у единичных особей они разъединены.

На всех зубах (верхних и нижних) по два хорошо выраженных корня, на M_2 корни расположены снаружи от резца. На M^1 и M^2 имеются слабо развитые, но достаточно заметные «лагурусные вырезки»; треугольные петли разъединены (рис. 3, 4, 5). M^2 , как и у *Villanyia eleonoraе*, имеет 2 петли, из которых последняя несколько удлиненная (рис. 3, 6-9).

Borsodia Janossy, van der Meulen, 1975

Borsodia chinensis laguriformes Erbajeva, 1973

(рис. 4, 7-7)

Mimomys (*Villanyia*) *laguriformes* Erbajeva, 1973: 136-138, рис. 1, a-u; рис. 2, a-n.

Местонахождение. Додогол 1, долина р. Уда; Засушино 2, долина р. Итанца; Тологой 1,2, долина р. Селенга, западное Забайкалье.

Геологический возраст. Эоплейстоцен, MN 18.

Описание. Бесцементная полевка с высокой коронкой зубов, как и номинативная форма *Borsodia chinensis* (Konnos, 1934) (рис. 4, 7). Корни зубов закладываются на очень поздней стадии индивидуального развития. У части популяции, исследованной автором, корни на зубах отсутствуют; у других — зубы на стадии «пузырей» или стадии пережима корня.

Размеры сравнительно мелкие (длина M_x — 2.5-2.7-2.85 мм). Эмаль на нижних зубах утолщена на передней стороне треугольных петель и тонкая на задней; на верхних, наоборот, — тонкая на передней стороне и утолщена на задней, т.е. эмаль дифференцирована по типу *Microtus*. На M , призматическая складка и островок эмали отсутствуют, треугольные петли полностью разъединены, параконидный отдел удлиненный (рис. 4, 2, 4-7). На A_1^1 и M^2 взрослых особей по два очень слабо выраженных корня, все треугольные петли разъединены, имеется хорошо развитая «лагурусная вырезка». На A_1^2 , как и у *Villanyia*, две петли (рис. 4, 3).

Систематические замечания. Рассматриваемая полевка первоначально была описана как самостоятельный вид *Mimomys*

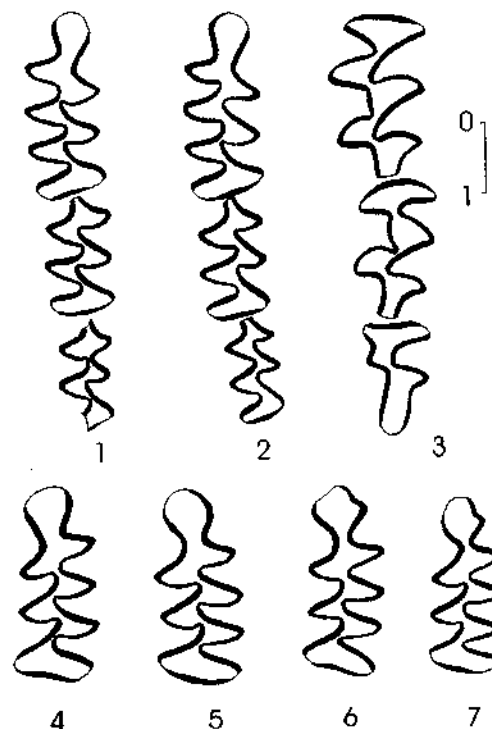


Рис. 4. Строение жевательной поверхности верхних и нижних коренных зубов полевки *Borsodia chinensis* (Konnos).

Местонахождение Нихэвань (Nihewan) 18, / — M_1-M_2 , голотип, № V20156. *Borsodia chinensis laguriformes* (Erbajeva). Местонахождение Додогол 1,2-7: 2— $A_1^1-A_1^2$; 3— M^1 ; 4-7 — M_1

(*Villanyia*) *laguriformes* (Ербаева, 1973) по наличию на верхних зубах «лагурусной вырезки». На основе этого признака и удлиненному параконидному отделу M_x , имевшего тенденцию к отделению антероконида от позади лежащей пары треугольников, сравнение проводилось преимущественно с древними лагуридами, но не с «*Mimomys*» (= *Borsodia chinensis* Kormos, 1934, для которого не были известны верхние зубы. Кроме того, Т. Кормош (Kormos, 1934) при описании этого вида не дал никаких сведений о размерах таксона и эмали зубов, и приведенный им рисунок M_x-M_6 был малоинформативным.

Позднее Цэнг и Ли (Zheng, Li, 1990) на основе изучения новых обильных материалов из местонахождений Китая отметили, что

«*Villanyia*» *laguriformes* идентична «*Villanyia*» (= *Borsodia*) *chinensis*. Изучение голотипа последнего вида, а также материалов, хранящихся в IVPP, позволило установить, что забайкальская форма относится действительно к виду *Borsodia chinensis*, однако обладает более прогрессивными чертами, в частности, более поздним формированием корней, четко выраженной «лагурусной вырезкой», что позволяет предположить, что она несколько моложе номинативного вида, тем более, что она найдена в более древних отложениях Китая, чем забайкальская форма. *Borsodia laguriformes* следует считать подвидом *B. chinensis*.

Род *Allophaiomys* в фаунах Забайкалья представлен видами *Allophaiomys deucalion* (Kretzoi, 1969) и *A. pliocaenicus* Kormos, 1932.

Характеристика типовых экземпляров раннеплейстоценовых и плиоценовых форм из Северного Китая

Здесь приводятся сведения о типовых экземплярах корнезубов полевок, хранящихся в IVPP, г. Пекин; дана краткая характеристика строения жевательной поверхности первого моляра (*MJ*, при наличии данных — строение других зубов. Некоторые виды представлены многочисленными остатками, другие — единичными экземплярами. Они принадлежат следующим видам: *Borsodia chinensis* (Kormos, 1934), *Mimomys orientalis* Young, 1935, *Mimomys banchiaonicus* Zheng et al., 1975, *Mimomys gansunicus* Zheng, 1976, *Mimomys youhenicus* Xue, 1981, *Mimomys peii* Zheng, Li, 1986.

Род *Mimomys* F. Major, 1902

Mimomys orientalis Young, 1935

(рис. 5, 1)

Голотип утерян, он был представлен M_x dex. молодой особи (Young, 1935, p. 33, text-fig. 12).

Типовое местонахождение. Dongyan, Pinglu, Shanxi.

Лектотип. Фрагмент правой нижнечелюстной ветви с M_x - M_y , принадлежащий взрослой особи, № V8110, IVPP.

Местонахождение лектотипа. Loc. Jizhi-gou, Zhaozhuang village, Yushe basin.

Геологический возраст. Средний плиоцен, MN 16.

Описание. Малоцементная форма, цемент во входящих складках появляется на поздней стадии индивидуального развития. У голо-

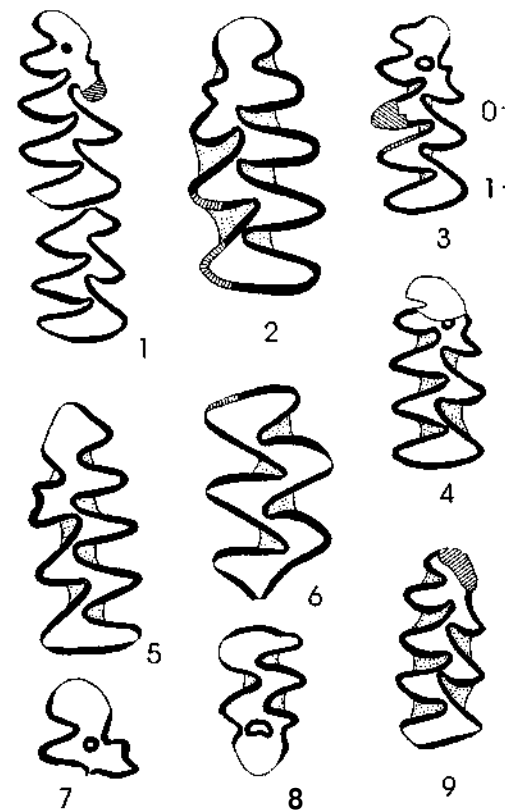


Рис. 5. Строение жевательной поверхности верхних и нижних коренных зубов полевок из Китая.

Mimomys orientalis Young, 1 — M_x - M_y лектотип, № V8110, IVPP. *Mimomys banchiaonicus* Zheng et al., 2 — M_x , голотип, № V4755, IVPP. *Mimomys youhenicus* Xue, 3, 4 — M_x \ 5 — M_y , голотип, № 75 Wei(1) 1.3 IVP?, 4 — M_y паратип, № 75 Wei(1) 1.2 IVPP. *Mimomys peii* Zheng, Li, 5-8, 5 — M_y голотип, № V8112, IVPP, 7 — параконидный отдел M_x паратип, № V8113, IVPP, 6 — M_x , № V8114.1, IVPP, 8 — A_1 , № V8114.2, IVPP. *Mimomys gansunicus* Zheng, 9 — A_1 , голотип, № V4765, IVPP.

типа цемент отсутствует (рис. 5, 1). Размеры средние (длина M_x - M_y — 4.75 мм, длина и ширина M_1 — 2.8*1.45 мм, M_2 — 1.85*1.3 мм). Эмаль нижних зубов утолщена на задней стороне треугольных петель. На M , островок эмали появляется на ранней стадии индивидуального развития и исчезает у старых особей, призматическая склад-

ка присутствует, дентиновые траки высокие. Треугольные петли на этом зубе все разъединены; на M_2 сохраняется слияние передних двух петель, однако имеется тенденция к их разъединению.

Mimomys banchiaonicus Zheng et al., 1975
(рис. 5, 2)

Голотип. M , sin. взрослой особи, № V4755, IVPP.

Типовое местонахождение. Lang-gou, Heshui, Gansu.

Геологический возраст. Средний плиоцен, MN 16.

Описание. Многоцементная форма, цемент имеется во входящих складках даже параконидного отдела M_1 . Размеры крупные (длина и ширина M , — 4.0x2.0 мм). Эмаль нижних зубов утолщена на задней стороне треугольных петель и несколько тоньше в основании входящих складок. На M_x островок эмали отсутствует, призматическая складка развита хорошо, дентиновые траки высокие, треугольные петли на этом зубе все разъединены (рис. 5, 2).

Mimomys youhenicus Xue, 1981
(рис. 5, 3, 4)

Голотип. M , dex. молодой особи, № 75 Wei (1) 1.3 IVPP.

Паратип. M_x dex. взрослой особи с поврежденным параконидным отделом, № 75 Wei (1) 1.2 IVPP.

Типовое местонахождение. Youhe, Weinan, Shaanxi

Геологический возраст. Средний плиоцен, MN 16.

Описание. Малоцементная форма. Размеры средние (длина и ширина M , — 2.75x1.3 мм). Эмаль нижних зубов несколько толще на задней стороне треугольных петель. Островок эмали на M_x имеется, сохраняется он даже у старых особей, призматическая складка присутствует, дентиновые траки высокие (рис. 5, 3, 4). Треугольные петли на этом зубе практически все разъединены; если сохраняется слияние, то на одну толщину эмали зубов.

Mimomys peii Zheng, Li, 1986
(рис. 5, 5-8)

Голотип. M , dex. молодой особи, № V8112, IVPP.

Паратип. M , dex. молодой особи (параконидный отдел), № V8113, IVPP; верхние и нижние зубы, № V8114. 1-55, IVPP.

Типовое местонахождение. Dachai, Xiangfeng, Shanxi.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, MN 17.

Описание. Многоцементная форма, коронка зубов высокая. Во входящих складках M_1 голотипа, принадлежащего молодой особи («стадия пузырей»), цемента мало (рис. 5, 5). Размеры крупные (длина и ширина M_x голотипа — 3.5x1.5 мм, M_x взрослой особи, V8114.1 — 3.6x1.75 мм). Эмаль нижних зубов утолщена на задней стороне треугольных петель. На M_x призматическая складка развита хорошо, островок эмали имеется только на ранней стадии индивидуального развития, на начальной стадии закладки корней, и исчезает уже на «стадии пузырей» (рис. 5, 7), дентиновые траки высокие. Задняя пара треугольных петель ($T1$ и $T2$) M , имеет небольшое слияние. На M_2 передние две пары петель широко слиты, корни этого зуба расположены снаружи от резца. На M^1 три корня, все треугольные петли разъединены; на M^1 два корня, средние петли широко слиты между собой (рис. 5, 6). На M^1 передняя петля практически полностью отделена от позади лежащей средней, которая имеет широкое или слабое слияние с последней петлей, два корня. На этом зубе имеется задний островок эмали, присутствующий только у молодых особей, но он сохраняется несколько дольше, чем на M_x (рис. 5, 8).

Mimomys gansunicus Zheng, 1976
(рис. 5, 9)

Голотип. M_x dex. взрослой особи, параконидный отдел его немного поврежден со стороны жевательной поверхности, № V4765, IVPP.

Паратипы. M^1 - M^2 , № V4765.1; 2 M^1 sin., № V4765.2-3.

Типовое местонахождение. Jing-gou, Heshui, Gansu.

Геологический возраст. Эоплейстоцен, MN 18.

Описание. Многоцементная полевка, на M_x цемент имеется и во входящих складках параконидного отдела (рис. 5, 9). Размеры средние (длина и ширина M , голотипа—2.97x1.25 мм). Эмаль нижних зубов утолщена на задней стороне треугольных петель. На M_x островок эмали, как и призматическая складка, отсутствует; треугольные петли все разъединены, дентиновые траки высокие. На M и M^2 — средние петли сохраняют слияние, однако на M^1 они имеют тенденцию к разъединению.

Borsodia Janossy, van der Meulen, 1975

Borsodia chinensis (Kormos, 1934)

(рис. 4, 1)

Mimomys heshuunicus Zheng, 1976.

Голотип. Mj - $Mjdex$. взрослой особи, № RV20156, IVPP.

Типовое местонахождение. XiaSha-gouvillage, Yangguan, Hebei.

Геологический возраст. Эоплейстоцен, MN 18.

Описание. Бесцементная полевка с высокой коронкой зубов. Корни на зубах закладываются на довольно поздней стадии индивидуального развития зверьков, в связи с чем у большей части популяции корни зубов отсутствуют; у других они находятся на «стадии пузырей» или на начальной стадии пережима корня, однако у единичных старых особей корни развиты достаточно хорошо и достигают половины высоты коронки зуба. У голотипа нижнечелюстная ветвь была повреждена в области M_5 и при склеивании их последний смещен, в связи с чем невозможно провести измерения полного зубного ряда: они даны для M_1-M_2 .

Размеры мелкие (длина M_x-M_2 голотипа — 4.3 мм, длина и ширина M_1 — 2.7x1.05 мм; длина и ширина M_2 взрослых особей варьирует от 2.45 до 2.75 и от 1.05 до 1.15 мм соответственно). Эмаль нижних зубов утолщена на передней стороне треугольных петель, у верхних — на задней. На M_1 призматическая складка и островок эмали отсутствуют, треугольные петли полностью разъединены; на M_2 и M_3 слита только первая пара петель, корни M_2 расположены снаружи от резца (рис. 4, 1). На L_1^1 и M^2 по два корня, все треугольные петли разъединены, имеется «лагурусная вырезка», развитая достаточно хорошо, однако у некоторых экземпляров она выражена несколько слабее. На AP две петли и два корня, последние у взрослых особей развиты достаточно хорошо.

Allophaiomys Kormos, 1932

Allophaiomys «terrae-rubrae» (Teilhard de Chardin, 1940)

(рис. 6, 1-3)

Arvicola terraе-rubrae Teilhard de Chardin, 1940

Материал. $M-M_2$ dex. взрослой особи.

Местонахождение. Huangkan, Beijing.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, MN 17.

Описание. Многоцементная некорнезубая полевка с высокой коронкой зубов, описанная как вид *Arvicola «terrae-rubrae»* (рис. 6, 1). Размеры сравнительно крупные, близкие к таковому голотипа *Allophaiomys deucalion* (рис. 6, 2), длина и ширина M_1 которого составляет 3.08x0.98 мм против 3.0x1.15 мм у формы из Китая. Эмаль у полевки из Китая одинаковой толщины по всему периметру зуба, как и

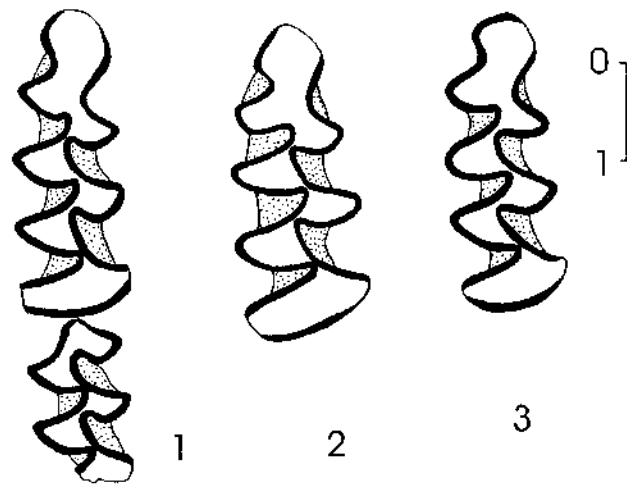


Рис. 6. Строение жевательной поверхности M_x полевок рода *Allophaiomys* из местонахождения Китая.

1 — M_1 , *Allophaiomys «terrae-rubrae»* (Teilhard de Chardin), 2 — M_x *Allophaiomys deucalion* Kretzoi (no Hir, 1998, p. 31, fig. 2), 3 — M_1 , *Allophaiomys deucalion* Kretzoi, местонахождение Додогола 1

у полевки из Додогола (рис. 6, 3), в то время как у голотипа *A. deucalion* она несколько толще на задней стороне треугольных петель (Hir, 1998). На M_1 островок эмали и призматическая складка отсутствуют; дентиновые траки высокие, проходят до жевательной поверхности зуба; треугольные петли полностью разъединены. Номинативная форма и таксон из Китая близки по строению жевательной поверхности M_1 , хотя несколько различаются по строению эмали. Возможно, при изучении более обильного материала по *Allophaiomys «terrae-rubrae»* окажется, что эту форму следует отнести к *A. deucalion*.

На M_2 средние петли разъединены, но сохраняется небольшое слияние у первой пары, хотя они имеют тенденцию к разъединению.

Заключение

Сравнительный анализ сообщества полевоцых из Забайкалья и Северного Китая показал, что в фаунах встречены представители общих для этих регионов родов плиоценовых полевок *Promimomys*, *Mimomys* и *Villanyia*, однако каждый из них включал локальные виды.

В составе эоплейстоценовых родов *Borsodia* и *Allophaiomys* встречаются общие таксоны. Установлено, что *Borsodia* из Забайкалья является подвидом *Borsodia chinensis*.

Благодарности

Искренне благодарна прежде всего своему учителю, профессору Игорю Михайловичу Громову, который проявлял живой интерес ко всем моим исследованиям до последних дней. На протяжении 40 лет в процессе изучения грызунов автор пользовалась его консультациями и советами, постоянно обсуждая все новые материалы — сначала на семинарах, проводимых Игорем Михайловичем, позднее — при личном общении. Хочу поблагодарить также профессора А.К. Агаджаняна, советы которого всегда чрезвычайно полезны. Выражаю благодарность моим коллегам из Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии (IVPP, Beijing), профессорам Ли Чуанкуи (Li Chuankui) и Цэнг Шаохуа (Zheng Shaohua) за предоставленную возможность изучить приведенные материалы и за обсуждение вопросов по систематике полевок. Благодарю редакторов, к.б.н. Н.И. Абрамсон и д.б.н. А.О. Аверьянова, за приятную возможность публикации материалов в данном сборнике.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект №01-05-97239.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А.К. 1979. Изучение истории мелких млекопитающих // В.Е. Соколов, Л.Г. Динесман (ред.). Частные методы изучения современных экосистем. — М. С. 164-193.
- Базаров Д.Б., Ербаева М.А., Резанов И.Н. 1976. Геология и фауна опорных разрезов антропогена Западного Забайкалья. — М. 148 с.
- Громов ИМ. 1962. Отряд грызуны // В.И. Громова (ред.). Основы палеонтологии. Млекопитающие. — М. С. 117-170.
- Громов ИМ., Поляков И.Я. 1977. Полевки (Microtinae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Зайцеобразные. Т. 3. Вып. 8. — Л. 504 с.
- Громов ИМ., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны // Определители по фауне России, издаваемые ЗИН РАН. Вып. 167. — СПб. 522 с.
- Ербаева М.А. 1973. Раннеантропогеновая полевка (Microtinae, Rodentia) с признаками родов *Mimomys* и *Lagurodon* из Забайкалья // Бюлл. Комисс. изуч. четвертин, периода. № 40. С. 134-138.

Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Рековец Л.И. 1978. Древнейшие полевки трибы юга УССР // Вестн. зоол. № 2. С. 35-41.

- Chaline J., Laurin B. 1986. Phyletic gradualism in a European Plio-Pleistocene *Mimomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia) // Paleobiology. № 12. P. 203-216.
- Erbajeva M.A. 1998. Late Pliocene Itantsinian faunas in Western Transbaikalia. The Dawn of the Quaternary // Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO. № 60. P. 417-29.
- Erbajeva M.A., Alexeeva N.V., Khenzykhenova F.I. 2003. Pliocene small mammals from the Udunga site of the Transbaikalian area // Colloquios de Paleontologia. R. Daarns Memorial volume. — Madrid. P. 47-63.
- Feifar O. 1961. Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnacka und Ivanovce (Slovakie), CSR, II Microtidae und Cricetidae // Neues Jb. Miner. Geol. Palaeontol. Vol. 112. H. 1. S. 48-82.
- HirJ. 1998. The *Allophaiomys* type-material in the Hungarian collections // Paludicola. Vol. 2. № 1. P. 28-36.
- Kormos T. 1932. Neue Wuehlmause aus dem Oberpliozaen von Puespoekfuerdo // Neues Jahrbuch fuer Mineralogie, Beilageband. Apt. B. Budapest. № 69. P. 323-346.
- Mein P. 1975. Resultats du Groupe de Travail des Vertebres // Report on activity of the R.C.M.N.S. Working groups (1971-1975). — Bratislava. P. 78-81.
- Teilhard de Chardin P. 1940. The fossils from locality 18 near Peking // Palaeontol. Sinica. New Ser. C 9. P. 1-94.
- Zheng S.H., Li C.K. 1986. A review of Chinese *Mimomys* (Arvicolidae, Rodentia) // Vertebrata Palasiatica. Vol. 24. № 2. P. 81-109.
- Zheng S.H., Li C.K. 1990. Comments on fossil arvicolids of China // O. Feifar, Heinrich Wolf-D. (eds.). Evolution, phylogeny and biostratigraphy of arvicolids (Rodentia, Mammalia). Int. Symp. Rohanov (Czechoslovakia), May, 1987. P. 431-442.

SUMMARY

The brief characteristics of the rooted voles from Transbaikalian region and type specimens of Pliocene — Eopleistocene voles from the Northern China is given. Detailed comparative-morphological analysis of *Borsodia laguriformes* (Erbajeva, 1973) from Transbaikalian sites have shown that this form should be referred to the *Borsodia chinensis* (Kormos, 1934). It was established that in the faunas of Transbaikalian and China representatives of common genera *Promimomys*, *Mimomys* и *Villanyia* occur. However, for each fauna local species are typical. Eopleistocene genera *Borsodia* and *Allophaiomys* include taxa common for both regions.

УДК 599.322:591.431.7:591.473

О РЕТРАКТОРАХ ЗАЩЕЧНОГО МЕШКА У ЕВРОПЕЙСКОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS CITELLUS* L.) И ОСОБЕННОСТЯХ ИХ МОРФОГЕНЕЗА У БЕЛИЧЬИХ

О.В. Жеребцова

Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1,
e-mail: hedgol@yandex.ru

**O. V. Zherebtsova. Cheek pouch retractors of *Spermophilus citellus* L.
and peculiarities of their morphogenesis in Sciuridae**

Изучение ретракторной мускулатуры щечных мешков у европейского суслика (*Spermophilus citellus* L.) показало, что, как и у ряда других беличьих, она представлена двумя парами мышц. Дорсальная из них имеет прикрепление на метакронионе лопатки, а вентральная — на передней части грудины. Особенности строения и топографии мышц-ретракторов у *S. citellus* позволяют считать их производными лицевой мускулатуры, а именно — т. platysma myoides р. brachialis и т. sphincter colli profundus р. intermedia ventralis. Другой путь морфогенеза, связанный с преобразованием одной из висцеральных мышц (т. trapezius р. auricularis), у беличьих не получает развития, поскольку эта мышца отсутствует как у *S. citellus*, так и у тех форм, которые не имеют щечных мешков (*Sciurus vulgaris* L.). В связи с креплением ретракторов на лопатке обычная область прикрепления т. atlantoscapularis смещается с каудального на вентральный край метакрониона.

При выяснении истории становления и современного соотношения различных систематических групп млекопитающих неизменно значимой остается роль сравнительно-морфологических исследований наиболее жизненно важных органов и систем (Шмальгаузен,

1983; Юдин, 1974). К числу последних могут быть отнесены и щечные мешки грызунов как специальные образования, приспособленные в основном для накопления и транспортировки корма (Воронцов, 1967; 1982). В условиях открытых, преимущественно аридных ландшафтов, характеризующихся резкими сезонными колебаниями кормовых условий, данное приобретение, очевидно, имело особое значение для выживания животных.

Результаты сравнительного изучения щечных мешков и связанной с ними мускулатуры у представителей Cricetidae, Geomyidae, Heteromyidae, Sciuridae, Muridae и Dasyproctidae не раз использовались при выяснении их родственных отношений (Chiasson, 1954; Klingener, 1970; Воронцов, 1967, 1982). В этом случае наиболее успешные попытки филогенетических построений были связаны с более полным охватом имеющихся форм в первых трех из перечисленных семейств (Ryan, 1986; Аристов, 1988). Это не случайно, поскольку вовлечение в сравнительный анализ новых форм во многом способствует выявлению особенностей морфогенеза изучаемых структур (Шмальгаузен, 1983). Вместе с тем целый ряд аспектов происхождения щечных мешков и их мускулатуры до сих пор остается дискуссионным.

В связи с этим представляется актуальным получение новой информации о строении мышц-ретракторов, обеспечивающих функцию отведения и поддержания щечных мешков при их заполнении (Priddy, Brodie, 1948). Проведенное нами описание ретракторной мускулатуры у европейского суслика (*Spermophilus citellus* L.) расширяет анализ уже имеющихся данных о плане ее строения в пределах Sciuridae (Bryant, 1945; Grasse, Dekeyser, 1955; Воронцов, 1967; Ryan, 1986; Аристов, 1988). В то же время привлечение материалов о строении некоторых лицевых и локомоторных мышц у обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris* L.), не имеющей щечных мешков, позволяет проследить возможные пути морфогенеза ретракторов в этой группе грызунов.

Материал и методика

В ходе исследований были использованы взрослые особи европейского суслика (*Spermophilus citellus* L., 1766) ($n = 3$) и обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris* L., 1758) ($n = 2$), фиксированные в 5%-м формалине, из коллекций Зоологического института РАН. Послойное изучение мышц проводили с использованием бинокулярного микро-

скопа, применяя специальный краситель миозина — крезильовый прочный фиолетовый.

Строение мышц-ретракторов защечных мешков у Spermophilus citellus

По сравнению с представителями других семейств (например, Cricetidae) степень развития защечных мешков у *S. citellus* относительно невелика. Они простираются каудально только до уровня заднего края глаз. У *S. citellus*, как и у других Sciuridae, защечные мешки образуются путем выпячивания внутренней стенки щеки и располагаются поверх жевательных мышц, но под мышечными пластинами *t. platysma myoides* и *t. sphincter colli profundus* (Bryant, 1945). При этом в стенках самих мешков проходят продольные мышцы, обеспечивающие при сокращении их опорожнение и являющиеся производными *t. buccinator* (Bryant, 1945; Priddy, Brodie, 1948).

Как показали исследования, у европейского суслика имеются две пары мышц, закрепляющихся на защечных мешках. Дорсальные из них начинаются с каждой стороны на метакромияльном отростке лопатки и, распространяясь далее краниально, оканчиваются на поверхностной фасции каудо-латеральной части защечного мешка, а также на общей фасции щечной области и на нижней губе суслика (рис. 1, А; 2). Эти мускулы осуществляют отведение задней части защечных мешков в каудо-дорсальном направлении и являются, по всей видимости, производными *m. platysma myoides p. brachialis*.

Наличие дорсальных ретракторов описано и у некоторых других представителей Sciuridae, однако в ряде случаев (у *Spermophilus undulatus*, *Tamias striatus*, *Eutamias minimus*) не уточняется их принадлежность к *m. platysma myoides* (Воронцов, 1967; Ryan, 1986), а в других (у *Tamias sibiricus*) — характер начального прикрепления (Аристов, 1988). В то же время начало ретракторов у *S. undulatus* отмечается на поверхностной фасции мышц у переднего края лопатки (Воронцов, 1967), а у *T. striatus* и *E. minimus* — на дистальной половине ости лопатки (Ryan, 1986). У *Spermophilus variegatus*, *S. xanthorhynchus* так же, как у *S. citellus*, наблюдается прикрепление дорсальных ретракторов на метакромиионе лопатки (Bryant, 1945; Гамбарян, 1989).

Вторая, вентральная пара мышц защечных мешков у *S. citellus* берет начало от вентральной средней линии грудины в области ее рукоятки и первых трех сегментов. Отсюда в виде узких мышечных

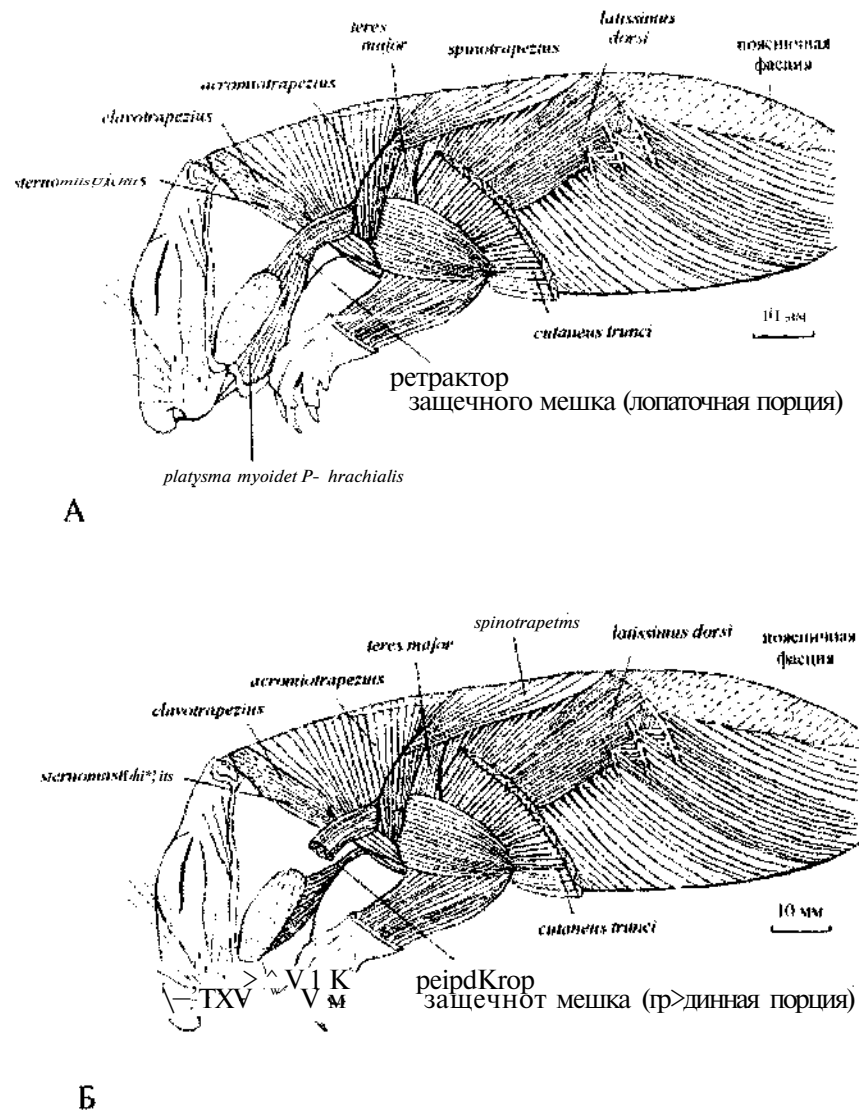


Рис. 1. Мускулатура защечного мешка и передней конечности *Spermophilus citellus*.

А, Б — см. по тексту

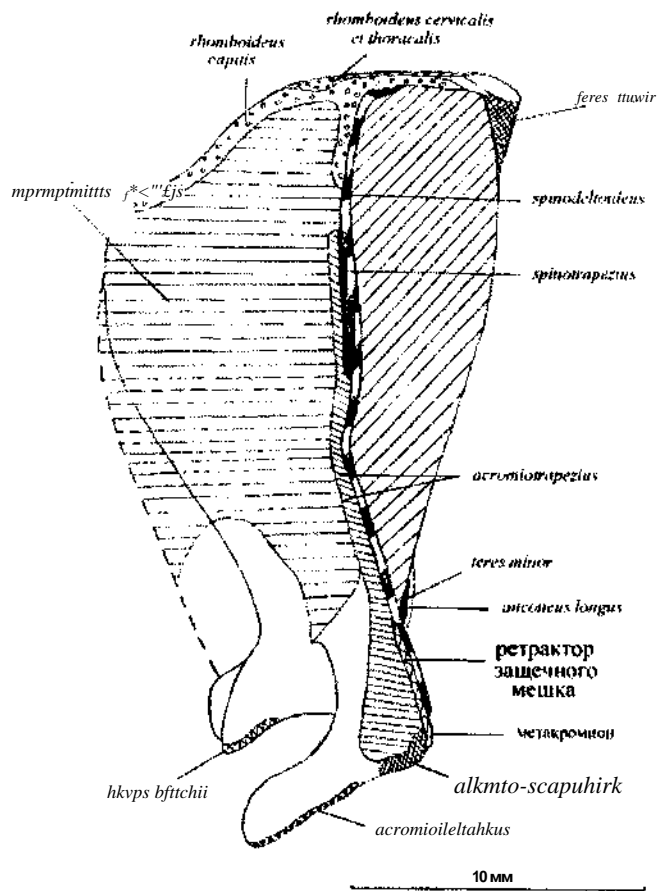


Рис. 2. Области прикрепления мышц на лопатке *Spermophilus citellus*

лент они проходят краниально, постепенно расширяясь в области шеи и все более отклоняясь дорсально в направлении защечных мешков, на вентральном крае которых и закрепляются (рис. 1, Б). При этом спереди их мышечные волокна истончаются, срастаясь с более поверхностным слоем *m. sphincter colli profundus p. intermedia ventralis*, производными которой они, очевидно, и являются. Последняя в виде широкого пласта проходит от вентральной средней линии шеи латерально, а затем дорсально проникает под *m. platysma myoides*

p. mentalis и, покрывая краниальную часть мешка, оканчивается на щечной поверхности.

Вентральная ветвь ретракторов у *S. citellus* выглядит более дифференцированной по сравнению с таковой *S. undulatus*, которая связана общим апоневрозом с дорсальной ветвью, и вместе с ней прикрепляется на каудальной части защечного мешка (Воронцов, 1967). Сходные с нашими данные о строении вентральных ретракторов приводятся в литературе для *E. minimus* и *T. striatus* (Ryan, 1986), а также для *S. variegatus* (Bryant, 1945).

В целом описание мускулатуры защечных мешков у *S. citellus* совпадает с существующим представлением о плане ее строения у беличьих, но указывает на возможность некоторой изменчивости в областях прикрепления мышц.

Особенности морфогенеза мышц-ретракторов защечных мешков у беличьих

Из литературы известно, что мышцы-ретракторы защечных мешков у грызунов могут быть производными как лицевой, так и висцеральной мускулатуры, а именно — *m. trapezius p. auricularis* (Hill, 1937; Priddy, Brodie, 1948; Klingener, 1970). При этом в первом случае иннервация ретракторов осуществляется за счет лицевого нерва (*p. facialis*), а во втором — за счет добавочного (*p. accessorius*). В работе А.А. Аристова (1988) на основе сравнительного изучения целого ряда форм приводится достаточно обоснованная схема морфогенеза мышц-ретракторов у *Cricetidae*. Показано, что в этом случае мускулатура защечных мешков формируется за счет разрастания и последующей дифференцировки ушной порции трапецевидной мышцы, также хорошо развитой и у тех представителей семейства, у которых защечные мешки полностью отсутствуют.

Проведенный нами анализ мышц у *S. citellus* показывает, что *m. trapezius p. auricularis* у суслика практически отсутствует, если не считать небольшого пучка волокон, отделяющегося от вентрального края *m. spinothoracicus* и распространяющегося вперед до заушной области. Причем последний был отмечен лишь на правой стороне. Сходные данные приводятся и для *Marmota flaviventris* (Bryant, 1945). При изучении локомоторной мускулатуры у *Sciurus vulgaris*, не имеющей защечных мешков, *m. trapezius p. auricularis* также не обнаружена (рис. 3). Очевидно, эта особенность характерна для всех беличьих (Bryant, 1945). Вместе с тем в публикации А.А. Аристова (1988) от-

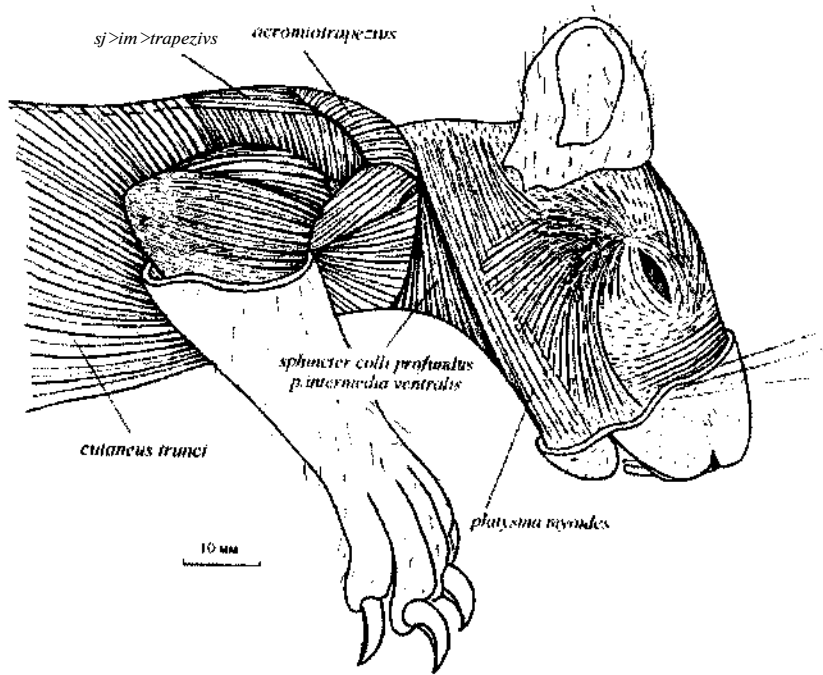


Рис. 3. Лицевая мускулатура и мышцы передней конечности *Sciurus vulgaris*

мечаются наличие у *S. vulgaris* ослабленной ушной порции трапециевидной мышцы, однако при этом не приводятся ее подробное описание и рисунки.

Исходя из полученных данных, можно предположить, что у предковых форм беличьих, не обладавших защечными мешками, вследствие отсутствия *m. trapezius p. auricularis*, по-видимому, не сложилась и та морфогенетическая основа, на базе которой могла бы сформироваться отводящая мускулатура защечных мешков, как это имело место, например, у представителей *Cricetidae*. В результате в пределах *Sciuridae* ретракторы развиваются принципиально иным путем, а именно — только за счет лицевого комплекса мышц.

Морфофункциональной основой для формирования ретракторов у беличьих становятся усиленные мышечные пласты *m. platysma myoides* и т. *sphincter colli profundus p. intermedia ventralis*. У рассмотренной нами *S. vulgaris* эти мышцы также достаточно развиты (рис. 3).

Так, первая из них берет начало от фасции в области верхней губы, угла рта и (частично) подбородка. Отсюда она проходит широкой лентой каудо-дорсально, покрывая часть щеки и боковую поверхность шеи, и оканчивается апоневрозом в заушной области. В то же время *m. sph. colli profundus p. intermedia ventralis*, начинающийся от вентральной средней линии шеи, охватывает ее снизу и с боков. Распространяясь далее под *m. platysma myoides*, мышца оканчивается апоневрозом, почти достигая щечной области, а также вентральной части уха. Сходные описания приводятся и в работе Майнерца (Meinertz, 1942).

Если принять такой план строения лицевой мускулатуры беличьих за исходный, характерный и для каких-то предковых форм, то будет нетрудно проследить направление морфологических перестроек этих мышц, связанных с развитием защечных мешков и их ретракторов. Так, выделение из общего пласта *m. platysma myoides p. brachialis* особой порции, распространяющейся более каудально и закрепляющейся на лопатке, приводит, очевидно, к формированию дорсальной ветви ретракторов. Вместе с тем расширение области начального прикрепления *m. sphincter colli profundus p. intermedia ventralis* каудально вплоть до грудины и последующее закрепление на ней можно представить как процесс, приводящий в дальнейшем к отделению и обособлению вентральной ветви ретракторов у *Sciuridae*.

В пользу возможности изложенной выше схемы преобразований лицевых мышц может свидетельствовать наличие у ряда грызунов широкой линии прикрепления вентральной части *m. sphincter colli profundus*, достигающей каудально уровня грудины (Гамбарян, 1989). Непосредственным подтверждением описанного выше направления морфогенеза ретракторной мускулатуры защечных мешков у беличьих может также служить характер ее иннервации (Klingener, 1970; Ryan, 1986).

В заключение следует отметить, что область начального прикрепления дорсальных ретракторов у *S. citellus* занимает ту часть метакромия лопатки, на которой обычно (у многих грызунов) оканчивается *m. atlanto-scapularis*, начинающаяся от вентральной дуги атланта (Гамбарян, 1960). Так, и у исследованной нами *S. vulgaris va. atlanto-scapularis* закреплялась на каудальном крае метакромия лопатки, при этом дорсальная часть мышцы была слегка прикрыта вентральным краем *m. acromiotrapezius*. Таким образом, у *S. Citellus*, в связи

с развитием защечных мешков и прикреплением их ретракторов на лопатке, происходит смещение области обычного прикрепления т. atlanto-scapularis с каудального на вентральный край метакромиона (см. рис. 2).

ЛИТЕРАТУРА

- Аристов А.А. 1988. Гомология, конвергенция и параллелизмы в строении мускулатуры защечных мешков у грызунов // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. С. 200-204.
- Воронцов Н.Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов. — Новосибирск. 254 с.
- Воронцов Н.Н. 1982. Низшие хомякообразные (Sticetidae) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология. — Л. 451 с.
- Гсшбарян П.П. 1960. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. — Ереван. 195 с.
- Гамбарян П.П. 1989. Эволюция лицевой мускулатуры млекопитающих. — Л. 149 с.
- Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. — М. 360 с.
- Юдин К.А. 1974. О перспективах развития систематики животных // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Вып. 1. — Л. С. 4-12.
- Bryant M.D. 1945. Phylogenie of nearctic Sciuridae // Amer. Midi. Natur. Vol. 33. № 2. P. 257-390.
- Chiasson R.B. 1954. The phylogenetic significance of rodent cheek pouches // J. Mammal. Vol. 35. P. 425-427.
- Grasse P.P., Dekeyser P.L. 1955. Orde des Rongeurs // Traite de Zoologie. Т. 17. Fasc. 2. P. 1321-1573.
- Hill J.E. 1937. Morphology of the pocket gopher mammalian genus *Thomomys* II Univ. Calif. Publ. Zool. Vol. 42. № 2. P. 81-172.
- Klingener D. 1970. Superficial facial musculature of *Aplodontia* II J. Mammal. Vol. 51. № 1. P. 35-41.
- Meinertz T. 1942. Das superficielle Facialisgebiet der Nager. VI. Die Sciuriden. 1. *Sciurus vulgaris* L. // Zeitschr. Anat. Entw. Gesch. Bd. 112. Hf. 1. S. 105-135.
- Priddy R.B., Brodie A.F. 1948. Facial musculature, nerves and blood vessels of the hamster in relation to the cheek pouch // J. Morphol. Vol. 83. № 2. P. 149-180.
- Ryan J.M. 1986. Comparative morphology and evolution of cheek pouches in rodents // J. Morphol. Vol. 190. № 1. P. 27-41.

SUMMARY

The retractor muscles of the cheek pouch in *Spermophilus citellus* L., were studied, using formalin-preserved adults (n = 3) from the collections of Zoological Institute. These muscles are double and formed from facial musculature — platysma myoides p. brachialis and m. sphincter colli profundus p. intermedia ventralis. The dorsal branch of them attaches to the metacromion of scapular and the ventral — to the ventro-cranial middle part of sternum. In this connection the usual insertion of m. atlanto-scapularis in *S. citellus* is displaced from caudal margin of metacromion to its ventral part. The comparative analysis of the facial and locomotor musculature in *S. citellus* and *Sciurus vulgaris* (n = 2) having no cheek pouches gives an insight into peculiarities of the retractor muscles morphogenesis. M. trapezius p. auricularis, the derivatives of which provide the cheek pouch retraction in other rodents, is practically unavailable in both forms studied. Thus the origin of the retractor muscles in Sciuridae could be probably connected with the transformation of the facial musculature only.

УДК 577.486(082)

ИЗМЕНЕНИЕ НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ ТИПИЧНЫХ И СУХИХ СТЕПЕЙ ЗАВОЛЖЬЯ В XX ВЕКЕ

М.Л. Опарин

*Саратовский филиал ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН,
410028 Саратов, ул. Рабочая, д. 24*

M.L. Oparin. Changes in rodent population of typical and dry steppe of Volga Region in XX century

Исследована динамика популяций грызунов типичных сухих степей Заволжья в XX столетии. Установлено, что увеличение численности и обилия видов, характерных для лесных и таежных фаунистических комплексов, и сокращение численности и количества видов, характерных для степей и пустынь, связано с повышением влажности и регенеративных процессов в степных экосистемах. Последние развивались под влиянием сильного сокращения интенсивности антропогенного воздействия. Как естественные, так и антропогенные факторы способствовали возрастанию количества мезофильных элементов в степных биоценозах.

Изучение динамики природных комплексов под воздействием естественных факторов и хозяйственной деятельности человека является необходимым для понимания генезиса биоты конкретных регионов. Типичные и сухие степи Заволжья подходят для данной цели, поскольку в отношении них имеются статистические данные о хозяйственной деятельности, геоботанические и флористические описания, а также фаунистические материалы, оставленные исследователями XX века. Имеющиеся литературные источники позволяют исследовать динамику климата и природных процессов, изменение интенсивности сельскохозяйственной нагрузки на природную среду рассматриваемой территории на протяжении XX века. Саратовское Заволжье —

аграрный регион России, и основой антропогенной трансформации его природы является сельскохозяйственная деятельность, сводящаяся к возделыванию сельскохозяйственных культур (в основном яровых зерновых) на пахотных угодьях и пастбищно-стойловому животноводству. Основная цель нашей работы заключалась в выяснении современного состояния и особенностей распространения грызунов типичных и сухих степей Заволжья и изучении изменения структуры их населения в XX веке под действием климатических и антропогенных факторов.

Материал и методика

В основу материала для изучения динамики населения грызунов степей Заволжья положен анализ литературных данных и собственные наблюдения автора.

Работа выполнена в типичных и сухих степях саратовского Заволжья в период с 1996 по 2003 гг. на территории от Большого Иргиза на севере до крайнего юго-востока Сыртовой равнины. Население грызунов пойм рек Волги и Большого Иргиза в данной работе нами не рассматривается. Учеты численности мелких млекопитающих проводили традиционными методами: а) ловушко-ночей с использованием ловушек Геро со стандартной приманкой и экспозицией линий до 3 суток (накоплено 13484 ловушко-ночей); б) ловчих канавок: использовались канавки 25-метровой длины с 2 цилиндрами в 5 м от концов канавки (накоплено 3756 канавко-суток); Всего добыто 1572 грызуна разных видов. Кроме этого, пройдено 546 км пеших и 2100 км автомобильных маршрутов с целью учета мелких млекопитающих, разобрано 304 погадки ушастой совы, в которых найдены определяемые фрагменты висцеральной и церебральной частей черепа 417 экз. грызунов. Видовая принадлежность полевок в группе *arvalis* была определена при помощи электрофореза гемоглобинов крови (Доброхотов, Малыгин, 1982) И.А. Тихоновым, а видовая принадлежность мышовок — Ю.М. Ковальской (Опарин, Тихонов, Ковальская и др., 2001).

Данные учетов мелких млекопитающих, проведенных нами в разное время различными способами, интерпретированы с применением 5-балльной процентной шкалы, построенной на основе ограниченной логарифмической шкалы, которая имеет следующие интервалы: 1 балл — от 0 до 2%; 2 балла — от 2 до 6%; 3 балла — от 6 до 16%; 4 балла — от 16 до 40 %; 5 баллов — от 40 до 100%. Использова-

лась следующая словесная характеристика категорий обилия отдельных видов: 1) — единичный, 2) — малочисленный, 3) — обычный, 4) — многочисленный, 5) — очень многочисленный (Песенко, 1982). Для каждого вида по отдельным местообитаниям вычисляли средние показатели обилия: процент попадания в ловушки и доля вида в структуре населения грызунов (%). Для грызунов, отлавливаемых ловушками Геро, использовали процент попадания на 100 ловушко-суток; для зверьков, отлавливаемых в канавки — процент попадания на 100 канавко-суток; для сусликов, слепушонки, пеструшки — процент заселенности территории (учитывали только жилые поселения); для тушканчиков — количество зверьков на 100 км маршрута.

В работах различных авторов, выполненных в 20-50-е гг. XX века, иногда приводятся показатели относительной численности грызунов, но чаще — экспертные оценки обилия отдельных видов. Все они приведены в соответствие с принятой шкалой.

Выбранные нами временные срезы хозяйственного освоения исследуемой территории определялись, с одной стороны, наличием имеющихся литературных источников, а с другой, — периодами изменения интенсивности хозяйственной деятельности. В то же время эти периоды совпали с разнонаправленными фазами внутривекового климатического цикла и сопутствующими им процессами ксерофитизации и мезофитизации природных комплексов. На описываемой территории выделяются два основных периода превращения естественных степных экосистем в агроценозы — середина XIX—начало XX веков и середина 50-х—начало 60-х годов XX века. К концу 70-х—началу 80-х гг. сельскохозяйственное производство достигло своей наибольшей интенсивности, а в конце 80-х гг. прошлого века начался спад сельскохозяйственного производства, продолжающийся до настоящего времени.

Результаты и обсуждение

Динамика климатических и антропогенных факторов в степном Заволжье в XX веке

Земледельческое освоение описываемой территории в широких масштабах началось лишь во второй половине XIX века (Богдан, 1900, 1913; Новоузенский уезд..., 1912). К началу XX века в типичных и сухих степях Заволжья было распахано около 35% территории, а пастбищная нагрузка достигла 1.4 головы условных овец на 1 га и

примерно соответствовала допустимой (Новоузенский уезд..., 1912). Антропогенное воздействие на протяжении XX века выражалось в распашке степей, пастбищном использовании сохранившихся нераспаханных степных участков, развитии хозяйственной инфраструктуры, а в последнее десятилетие — в резком сокращении интенсивности антропогенной нагрузки на степные экосистемы, вызвавшей широкомасштабное развитие процессов демутиации, описанных для подзоны сухих степей Заволжья (Трофимов и др., 2001; Дикарева, Опарин, 2002). Наглядное представление о динамике агроценозов на протяжении XX века дает табл. 1, составленная на основании литературных данных и статистических сводок управления сельского хозяйства, а позднее — Министерства сельского хозяйства Саратовской области (Новоузенский уезд..., 1912; Буяновский и др., 1956; Динесман, 1960; Структура..., 1984; Структура..., 2000).

Следует отметить, что данные за 1984 г. характеризуют состояние сельскохозяйственного производства в период его наибольшего подъема; с конца 80-х гг. начался спад производства. Уровень распаханности территории, приведенный для середины 80-х годов, был достигнут к концу 60-х годов.

Со середины 50-х по конец 60-х гг. XX века распаханность сыртового Заволжья была доведена до 60%, а поголовье скота выросло до таких размеров, что на оставшихся пастбищах нагрузка достигала 5.4

Таблица 1
Структура местообитаний грызунов в подзонах типичных и сухих степей Заволжья в различные периоды XX века

Структура местообитаний	Процент от общей площади территории		
	начало XX века	середина 80-х гг. XX века	начало XXI века
Пашня	35.3	60.2	60.1
Посевы	26.2	60.2	40.5
Залежи	9.1	0.0	19.6
Пастбища	60.0	28.8	28.9
Сенокосы	1.3	1.1	1.1
Леса и лесопосадки	1.1	2.2	2.2
Населенные пункты, водоемы, дороги, и т.п.	2.3	7.7	7.7

голов условных овец на 1 га и превышала допустимую норму в 4-5 раз. В последнее десятилетие XX века интенсивность сельскохозяйственной нагрузки на ландшафты степной зоны Волго-Уральского междуречья резко сократилась; около 33% пашни перешло в залежи, а пастбищная нагрузка, рассчитанная с использованием официальных данных, составила 0.7 голов условных овец на 1 га пастбищ (Отчет..., 1984; Отчет..., 2000; Структура..., 1984; Структура..., 2000). По нашим экспертным оценкам она была примерно в 2 раза ниже, т.е. составляла 60-50% оптимальной. Последнее обстоятельство имеет для степной растительности отрицательное значение, так как дикие копытные в настоящее время на описываемой территории отсутствуют, а стабильность степной растительности обеспечивается умеренным выпасом (Абатуров, 2001).

Из приведенных цифр следует, что в последнее десятилетие XX века площадь посевов в сухостепной части Заволжья существенно сократилась. Появились значительные участки залежных земель различного возраста, на которых происходят процессы демутиации степной растительности. Умеренная пастбищная нагрузка начала XX века сменилась значительной концентрацией скота на естественных пастбищах Заволжья и многократным превышением допустимой пастбищной нагрузки в конце 60 гг. В последнее десятилетие прошлого века поголовье скота в степном Заволжье многократно сократилось, и уровень пастбищной нагрузки стал значительно ниже оптимального.

Эти процессы совпали с началом внутривекового гумидного цикла (Зонн и др., 1994). В Нижнем Поволжье за период инструментальных наблюдений с 1830 г. по настоящее время отмечено несколько выраженных внутривековых циклов изменений климата (Сажин, 1993). С начала 30-х годов XX века по 60-е гг. отмечалось значительное снижение количества осадков. В это же время в связи с высокой повторяемостью холодных зим отмечена самая низкая среднегодовая температура воздуха. В период с 70-х годов по настоящее время среднегодовая температура, в связи с повышением зимних температур, была выше климатической нормы на 0.6 °C; в этот же период происходило направленное увеличение годовых сумм осадков (Сажин, 1993; Тихонов, 2000). В 70-е годы количество осадков превысило норму на 50-60 мм, а в отдельные годы — на 170-200 мм. Следует отметить, что по данным Ф.Р. Зайдельман с соавторами (1998), период с 1986 по 1995 гг. характеризовался на юге степной зоны России большей увлажненностью, чем с 1975 по 1985 гг.

На фоне увеличения осадков, достигших экстремального уровня в конце 80-х и первой половине 90-х гг., значительно изменился характер многих природных процессов. Преобразились степные ландшафты, поднялся уровень грунтовых вод. Подобное явление отмечено и в других регионах степной зоны Евразии (Тихонов, 2000; Михайлов и др., 1998; Соколова и др., 2001). Продолжительность полного цикла временного ряда осадков в Нижнем Поволжье, как и в степной зоне Урала, составляет около 60-70 лет и включает в себя две эпохи циркуляции (Сажин, 1993; Тихонов, 2000). По данным А.Н. Золотокрылина (2003), увеличение вегетационного индекса, отражающего продуктивность степных фитоценозов, имеет место в полосе типичных, сухих и пустынных степей сыртовой равнины Заволжья и Прикаспийской низменности. Он пишет о том, что на указанной территории в последнее десятилетие обозначилась тенденция к уменьшению роли климатического фактора в опустынивании семиаридных земель. В настоящее время на территории степей Волго-Уральского междуречья произошло резкое сокращение антропогенных нагрузок на степные экосистемы. Таким образом, на протяжении последнего десятилетия климатические и антропогенные факторы действуют на территории описываемого нами региона однонаправленно. В результате описанных процессов изолинии вегетационного индекса сдвинулись в Волго-Уральском междуречье по направлению к юго-востоку на 150 км. Улучшение влагообеспеченности растений было обусловлено увеличением суммы годовых осадков в период с 1965 по 1995 гг. на 70 мм (данные по метеостанции Александров Гай), по сравнению с предшествующим тридцатилетием, и уменьшением испаряемости за счет более низких летних температур (Титкова, 2003). В соответствии с изменением климата и хозяйственной деятельности менялась природная обстановка, началась быстрая мезофитизация растительности на залежах и пастбищах и расселение в степи мезофильных видов животных, а также сокращение численности и сдвиг к югу северных границ ареалов ксерофильных видов.

Изменение населения грызунов

Население грызунов, характерное для фоновых местообитаний типичных и сухих степей и их залежных производных, описано в ряде работ, выполненных в начале и середине XX века (Серебрянников, 1926; Орлов, 1929; Козлов, 1929; Бажанов, 1930; Ерофеев, 1930; Орлов, Кайзер, 1933; Елпатьевский и др., 1950; Строгонова, 1952,

1954; Динесман, 1960; Ходашова, 1960; Давидович, 1964; Ларина и др., 1968, Щепотьев, 1975). По данным упомянутых авторов, в саратовском Заволжье от типичных степей Преддиргизья до сухих степей юго-восточной оконечности Сыртовой равнины обитали следующие виды грызунов: *Marmota bobak*, *Spermophilus fulvus*, *S. major*, *S. pygmaeus*, *Sicista subtilis*, *Allactaga elater*, *A. major*, *Pygeretmus pumilio*, *Cricetus cricetus*, *Allocricetulus evermanni*, *Ellobius talpinus*, *Lagurus lagurus*, *Ondatra zibethicus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus arvalis*, *Micromys minutus*, *Apodemus uralensis*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*. Всего отмечены 19 видов. Следует оговориться, что в то время не диагностировали виды двойники, и в наиболее полной сводке Н.И. Лариной с соавторами (1968) не приводится *Microtus rossiaemeridionalis*; приводится, но не подтверждено кариологически нахождение в саратовском Заволжье *Sicista severtzovi*; не подтверждено коллекционными экземплярами обитание в Приерусланских песках *Dipus sagitta*.

По нашим данным, собранным на той же территории саратовского Заволжья в период с 1996 по 2003 гг., список грызунов состоит из следующих видов: *Marmota bobak*, *Spermophilus fulvus*, *S. major*, *S. pygmaeus*, *Sicista subtilis*, *Allactaga elater*, *A. major*, *Pygeretmus pumilio*, *Cricetus cricetus*, *Allocricetulus evermanni*, *Ellobius talpinus*, *Clethrionomys glareolus*, *Lagurus lagurus*, *Ondatra zibethicus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus oeconomus*, *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*, *Micromys minutus*, *Apodemus uralensis*, *A. agrarius*, *A. flavicollis*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*. Всего отмечены 24 вида грызунов; при этом появились вновь на этой территории рыжая полевка, полевка экономка, полевая мышь и желтогорлая мышь, а восточноевропейская полевка просто не диагностировалась. При анализе ареалов отдельных видов и структуры населения грызунов степного Заволжья в пределах Саратовской области выявляются разительные изменения. Следует отметить, что данные по распространению в Преддиргизье рыжей полевки и желтогорлой мыши мы приводим по литературным источникам (Беляченко, Сонин, 2002, 2003).

Современная структура населения грызунов на описываемой территории, по данным отлова ловушками, представлена в табл. 2.

Следует отметить, что количественные данные по обилию некоторых видов грызунов на описываемой территории приводятся лишь в работе Н.В. Щепотьева (1975). Упомянутый автор использовал материалы за период с 1951 по 1968 гг. По его данным общий процент

Таблица 2
Современная структура населения грызунов в типичной и сухой степи сыртового Заволжья (1998–2002 гг.)

Виды	Местообитания							песчаные степи
	поля зерновых	залежи малолетние	залежи среднего возраста	залежи старые	зональные степи	пойменные луга	низинные луга	
	Показатели обилия (% пополения/доля вида в %)							
<i>Sicista subtilis</i>	0/0	0/0	0.2/1.8	0.5/7.8	0.2/2.2	0.04/0.2	0.1/0.7	0.2/3.9
<i>Allocricetulus evermanni</i>	0.9/13.7	1.1/6.5	1.1/13.3	0.3/4.7	0.2/2.2	0.08/0.3	0/0	0.1/2
<i>Microtus oeconomus</i>	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0.1/0.5	0/0	0/0
<i>Microtus arvalis</i>	0.1/2	0.1/0.7	0.4/5.3	1.4/24.0	2.1/22.6	9.4/37.9	6.5/42.5	0.3/7.8
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>	0/0	0/0	0/0	0/0	0.1/1.4	1.0/4.2	0.3/1.6	0/0
<i>Micromys minutus</i>	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0.3/1.0	0/0	0/0
<i>Apodemus agrarius</i>	0/0	0/0	0/0	0.1/0.8	0/0	0.04/0.2	0/0	0/0
<i>Apodemus uralensis</i>	2.1/45.7	15.0/85.1	4.3/51.3	3.4/57.4	5.5/58.9	8.2/33.1	7.4/48.2	4.0/92.2
<i>Mus musculus</i>	1.5/31.4	1.8/10.4	2.4/28.3	0.2/3.1	0.3/3.1	0.3/6.5	0.2/1.4	0/0

Структура населения грызунов в типичной и сухой степи сыртового Заволжья в середине XX века (данные Н.В. Щепотьева (1975) за 1951-1968 гг.)

Вид	Местообитания		
	посевы зерновых	бурьянистые залежи	пойменные луга
	доля вида в структуре населения грызунов, %		
<i>Allocricetulus evermanni</i>	37.9	3.4	0.9
<i>Microtus arvalis</i>	5.6	7.4	30.7
<i>Ayodemus uralensis</i>	6.5	23.9	31.6
<i>Mus musculus</i>	50	65.3	36.8

попадания был равен 12, средний процент попадания домовых мышей составил 6.3, а средняя доля этого вида в отловах — 52.8%; для малой лесной мыши эти показатели составили соответственно 3.9 и 32.4%; для обыкновенной полевки — 1.1 и 9.4%; для хомячка Эверсмана — 0.7 и 5.4%. По нашим данным для тех же видов эти показатели были следующими: домовая мышь — 0.6 и 5.2%, малая лесная мышь — 5.9 и 50.9%, обыкновенная полевка — 3.1 и 28.1%, хомячок Эверсмана — 0.4 и 3.1%. Общий процент попадания грызунов составил 11.7. Из приведенных показателей следует, что общий уровень численности грызунов в сравниваемые периоды времени оставался одинаковым, однако обилие отдельных видов претерпело значительные изменения. В 50-60 гг. в населении грызунов доминировала домовая мышь, содоминантом являлась малая лесная мышь, а второстепенными видами были обыкновенная полевка и хомячок Эверсмана. В период наших исследований картина изменилась существенным образом. Доминантой стала малая лесная мышь, содоминантом — обыкновенная полевка, второстепенными видами — домовая мышь и хомячок Эверсмана. Таким образом, в структуре населения грызунов типичной и сухой степи Заволжья изменился статус трех из четырех исследованных видов. В сухой период 50-60-х гг. доминировала домовая мышь, а во влажный период, продолжающийся по настоящее время, доминируют лесная мышь и обыкновенная полевка. Статус хомячка Эверсмана в населении грызунов в сравниваемые периоды оставался неизменным, но обилие его (как по попаданию в ловушки, так и по доле в отловах) сократилось практически в 2 раза.

При обсуждении распределения исследованных видов по отдельным местообитаниям Н.В. Щепотьев (1975) приводит долю в отловах тех же 4 видов грызунов на посевах зерновых культур, на залежах бурьянистой стадии сукцессии (средневозрастные залежи, табл. 2) и для кустарниковых зарослей в поймах степных речек. Цифры, приведенные в упомянутой работе, сведены нами в табл. 3.

Данные, приведенные в табл. 3, показывают, что и в отдельных местообитаниях доля домовой мыши в структуре населения грызунов существенно сократилась от середины XX века к настоящему времени, в то же время возросла доля малой лесной мыши и обыкновенной полевки, а доля хомячка Эверсмана несколько уменьшилась.

В табл. 4 продемонстрировано изменение обилия грызунов от первой половины XX века к его концу—началу XXI века. Данные,

представленные в работах упомянутых выше авторов, имеют, как правило, качественные характеристики обилия в виде словесных экспертных оценок. Они не имеют между собой принципиальных отличий и на основании этого объединены нами. Наши количественные данные с использованием описанной выше методики трансформированы в словесные, качественные оценки обилия.

Данные, представленные в табл. 4, иллюстрируют изменения населения грызунов в описываемых подзонах степи Заволжья, произошедшие в течение XX века. В группе увеличивших обилие: 75% — лесных, 12,5% — таежных, 12,5% — степных; не изменивших обилие: 20% — лесных, 40% — степных, 40% — пустынных видов; уменьшивших обилие: 50% — степных, 50% — пустынных видов. Материалами по байбаку, водяной полевке, ондатре и серой крысе мы не располагаем. Из приведенных данных следует, что в конце XX века увеличили свое обилие и расселились в подзоне сухих степей в основном лесные и таежные виды, а сократили обилие — пустынные и степные. Как правило, степные и пустынные грызуны, не изменившие класса обилия, приспособились либо к обитанию на посевах и залежах, либо (как рыжеватый суслик) расселяются по поймам речек и вдоль дорог.

При сравнении составленного нами списка мелких млекопитающих с данными, приводимыми в работах прежних авторов (Серебренников, 1926; Орлов, 1929; Козлов, 1929; Бажанов, 1930; Ерофеев, 1930; Орлов, Кайзер, 1933; Елпатьевский и др., 1950; Строгонова,

Таблица 4

Изменение обилия грызунов в типичной и сухостепной степи Заволжья в XX веке

В начале и середине XX века		В конце XX - начале XXI веков
название вида, тип ареала	обилие	обилие
<i>Microtus arvalis</i> - л	0	МН
<i>Apodemus uralensis</i> - л	0	МН
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i> - л	ОТ	М
<i>Spermophilus major</i> - с	М	О
<i>Microtus oeconomus</i> - т	ОТ	Е
<i>Apodemus agrarius</i> - л	ОТ	Е
<i>Apodemus flavicollis</i> - л	ОТ	Е
<i>Clethrionomys glareolus</i> - л	ОТ	Е
8 видов (6-л; 1-т; 1-с)		
<i>Spermophilus fulvus</i> - п	М	М
<i>Sicista subtilis</i> - с	М	М
<i>Allocricetulus evermanni</i> - с	М	М
<i>Micromys minutus</i> - я	Е	Е
5 видов (1-л; 2-е; 2-п)		
<i>Spermophilus pygmaeus</i> -с	МН	М
<i>Mus musculus</i> - а	МН	М
<i>Pygeretmus pumilio</i> - п	О	М
<i>Allactaga major</i> - с	МН	О
<i>Allactaga elater</i> - п	М	Е
<i>Cricetus cricetus</i> — с	О	Е
<i>Lagurus lagurus</i> - с	О	М
<i>Ellobius talpinus</i> - а	О	М
8 видов (4-п; 4-с)		

Примечание. МН — многочисленный; О — обычный; М — малочисленный; Е — единичный; ОТ — отсутствует; т — таежный; л — лесной; с — степной; п — пустынный — по В.В. Кучеру (1959).

1952, 1954; Динесман, 1960; Ходашова, 1960; Давидович, 1964; Ларина и др., 1968; Щепотьев, 1975), выявляется изменение видового состава населения животных и статуса отдельных видов. Несмотря на тщательное обследование, нами не обнаружен приведенный в списках видов Н.И. Лариной с соавт. (1968) и Г.В. Шляхтиным с соавт. (2001) мохноногий тушканчик (*Dipus saggita*). Обнаруживается лишь на крайнем юго-востоке сухой степи земляной зайчик (*Pygeretmus pumilio*), прежде обыкновенный и распространенный в типичной степи до Предиргизья. Малый тушканчик (*Allactaga elater*), прежде многочисленный в южной половине сухой степи, теперь очень редок и встречается лишь по юго-восточной границе района. Стал редким прежде доминировавший малый суслик, отдельные его поселения встречаются в юго-восточной половине района. В окрестностях с. Комсомольское (50°46' с.ш. и 46°48' в.д.) и Таловка (50°46' с.ш., 47°00' в.д.) в 1999—2000 гг. мы обнаружили поселения рыжеватого суслика (*Spermophilus major*). С.А. Шилова с соавт. (2002) обнаружили этот вид в окрестностях с. Усатово (50°46' с.ш., 46°55' в.д.). Рыжеватый суслик расселяется вдоль лесополос, прилегающих к дорогам, в ходе экспансии из Предиргизья, где проходила граница его ареала в начале 1960-х гг. (Денисов, 1964; Денисов и др., 1990; Ильин и др., 1996). Наиболее южная находка этого вида в Заволжье имеет координаты 50°42' с.ш., 48°23' в.д. (Ермаков, Титов, 2000). Желтый суслик, встречавшийся до начала 20-х гг. прошлого века на песчаных надпойменных террасах Волги напротив г. Вольска, к тридцатым годам сместился на 80 км к северу к с. Генеральское (Козлов, 1929; Орлов, 1929). В настоящее время северная граница его ареала проходит еще на 40 км южнее по линии с. Квасниковка — ст. Безымянная — г. Красный Кут — Журавлевка, от неё по Узени — Ерусланскому водоразделу уходит на юг за пределы области (Ильин и др., 1996; Опарин, Опарина, 2000). Малая лесная мышь, прежде немногочисленная в степных местообитаниях, стала доминирующим видом. Домовая мышь значительно сократила свое обилие на описываемой территории. Очень редок прежде обычный и широко распространенный обыкновенный хомяк. Степная пеструшка ранее обычна, а временами многочисленна на рассматриваемой территории (Козлов, 1929; Бажанов, 1930; Ерофеев, 1930) сейчас стала малочисленной и не дает всплеск массового размножения, которые отмечались еще в 40-50 гг. (Строганова, 1954; Ходашова, 1960; Давидович, 1964; Щепотьев, 1975). Обыкновенная слепушонка, обычная в 20-е гг. (Бажанов, 1930;

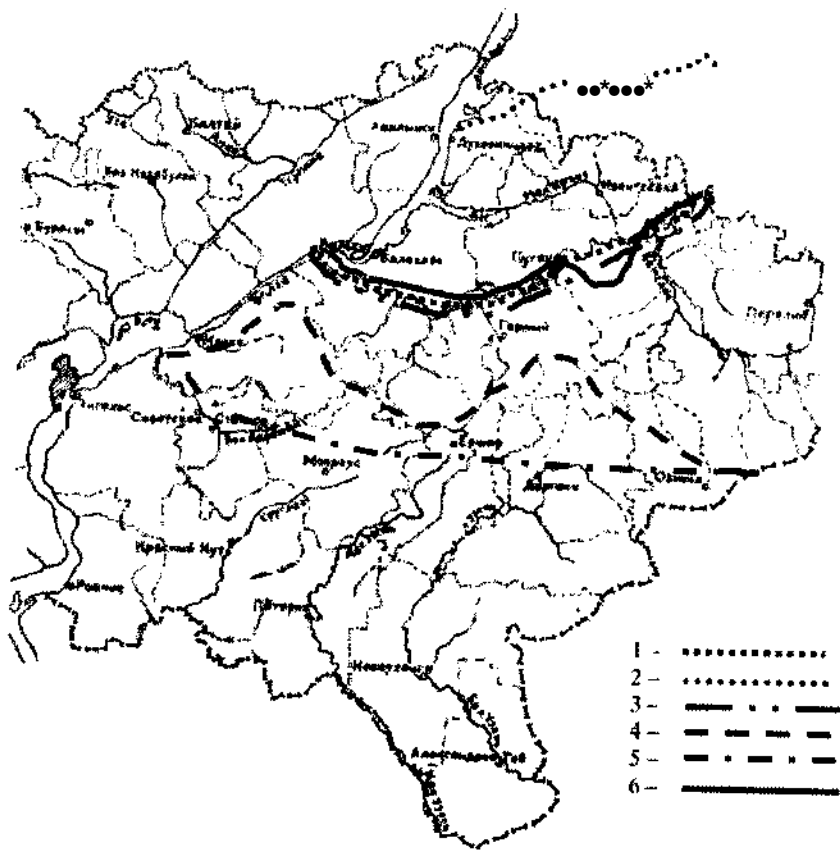


Рис. 1. Изменение ареалов некоторых видов мышевидных грызунов в XX веке (середина века — по А.С. Строгоновой (1954), В.Ф. Давидович (1964), Н.И. Лариной и др. (1968), Н.В. Щепотьеву (1975); начало XXI века — по А.В. Беляченко и К.А. Сонину (2002, 2003) и наши данные.

1 — граница ареала полевки экономки в середине XX века; 2 — граница ареала желтогорлой мыши в середине XX века; 3 — граница ареала полевой мыши в середине XX века; 4 — граница ареала полевки экономки в начале XXI века; 5 — граница ареала полевой мыши в начале XXI века; 6 — граница ареала желтогорлой мыши в начале XXI века

Ерофеев, 1930), стала малочисленной уже к концу 40-х—началу 50-х гг. (Строгонова, 1954; Давидович, 1964) и остается на этом уровне обилия и в настоящее время. Мышь малютка, распространение которой на описываемой территории прежними авторами связывалось лишь с

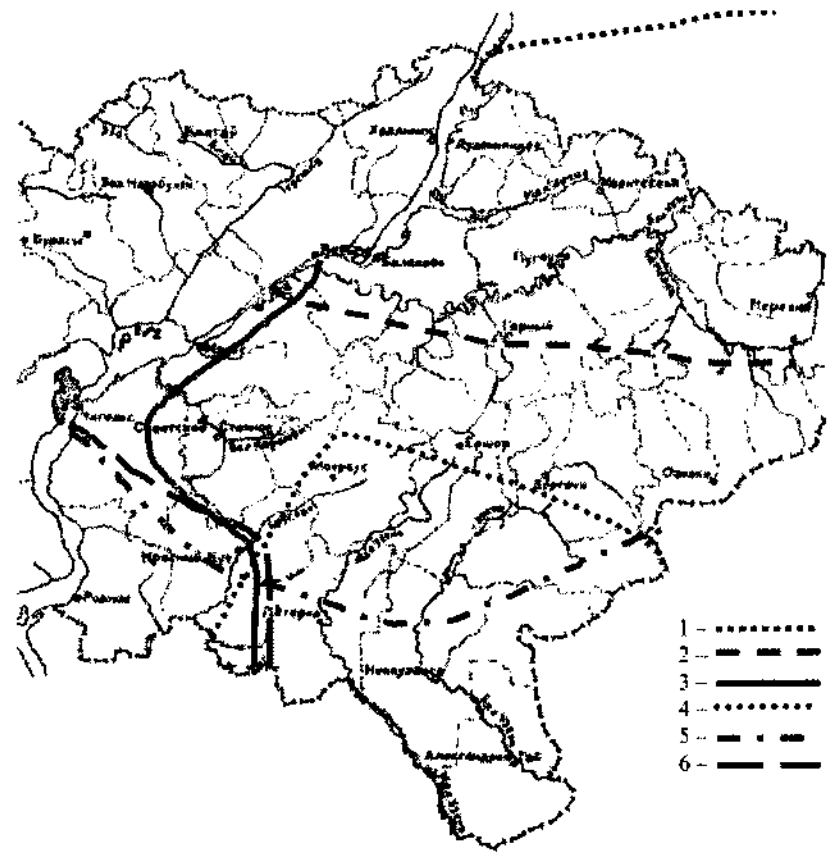


Рис. 2. Изменение ареалов сусликов в сыртовом Заволжье в XX веке (начало и середина века — по Е.И. Орлову (1929), В.П. Денисову (1964), Н.И. Лариной (1968), В.П. Денисову и др. (1990), В.Ю. Ильину и др. (1996); начало XXI века — наши данные.

1 — граница ареала малого суслика в 70-х гг. XX века; 2 — граница ареала рыжеватого суслика в середине XX века; 3 — граница ареала желтого суслика в первой трети XX века; 4 — граница ареала малого суслика в начале XXI века; 5 — граница ареала рыжеватого суслика в начале XXI века; 6 — граница ареала желтого суслика в начале XXI века

поймой р. Волга, обнаружена в настоящее время в поймах степных рек в пределах всей рассматриваемой территории, хотя ее обилие является очень низким. Появились в северо-восточной половине сухой степи полевая мышь и полевка экономка, обнаруженные нами

в 2001 г. В типичной степи Предиргизья по лесополосам расселяются желтогорлая мышь и рыжая полевка (Беляченко, Сонин, 2002, 2003), причем первая из них расселилась из лесных островов луговых степей, где была обычной и доминировала над малой лесной мышью (Серебренников, 1926), по байрачным лесам и лесополосам водораздела р. Самары и р. Большой Иргиз более чем на 100 км. Расселившись по пойменным лесам Б. Иргиза, желтогорлая мышь по государственной лесополосе проникла в предиргизские степи на 40 км южнее р. Б. Иргиз. Первая находка этого вида в пойменном лесу р. Б. Иргиз была сделана в 1995 г. зоологом М.М. Шиловым (устное сообщение), вторая — в 2000 г. зоологом С.В. Мажиным (устное сообщение). В 2002 г. А.В. Беляченко и К.А. Сонин (2002) обнаружили этот вид в лесополосах к югу от р. Б. Иргиз. Рыжая полевка в 20-е годы встречалась в байрачных и пойменных лесах в подзоне луговых степей (Серебренников, 1926), для пойменных лесов Большого Иргиза она не приводится в работах В.С. Бажанова (1930) и П.В. Ерофеева (1930); в работе В.Ф. Давидович (1964) она, наряду с полевой мышью, указывается как малочисленный вид. В работе Н.В. Щепотьева (1975), выполненной на десятилетие позже, оба эти вида указываются как обычные для байрачных лесов Заиргизья и пойменных лесов рек Волги и Большого Иргиза. Изменение границ ареалов некоторых видов мышевидных грызунов и сусликов представлено на рис. 1 и 2. В отношении остальных видов видимых изменений в распространении и обилии не произошло. Отмеченные изменения населения мелких млекопитающих сухой степи Заволжья обусловлены как антропогенным воздействием, так и наступлением гумидной фазы климатического цикла.

Заклучение

Кардинальные изменения фаунистического комплекса грызунов типичной и сухой степи Заволжья в рассматриваемых нами границах произошли при широкомасштабной распашке в середине XIX–XX веков и пастбищной дигрессии оставшихся пастбищных угодий. Ксерофитизация растительности пастбищ в результате усиленного выпаса привела к расселению на данную территорию ксерофильных видов грызунов (Строгонова, 1954; Формозов, 1959, 1962; Денисов, 1964; Груздев, 1968; Динесман, Савинецкий, 2000). В конце XX—начале XXI веков расселились на территорию типичных и сухих степей Заволжья, а также увеличили численность в основном виды, от-

носящиеся к лесному фаунистическому комплексу. Напротив, среди видов, сокративших численность, преобладают представители степного и пустынного фаунистических комплексов. Отмеченные изменения коррелируют с гумидной фазой внутривекового климатического цикла, а также с восстановительными процессами в степных экосистемах, возникшими под влиянием резкого сокращения интенсивности антропогенных (сельскохозяйственных) нагрузок. Обе группы факторов (природные и антропогенные) на данном этапе их развития действуют однонаправленно и способствуют мезофитизации степных местообитаний, а это, в свою очередь, дает преимущество в основном мезофильным видам грызунов, имеющим оптимум ареала в лесной зоне. По нашему мнению, при интенсивной эксплуатации сельскохозяйственных угодий высокий уровень антропогенных нагрузок, обуславливающий ксерофитизацию степных местообитаний, нивелировал бы влияние климатических факторов, и уровень мезофитизации степных природных комплексов был бы гораздо ниже.

Благодарности

Автор выражает благодарность за ценные советы и постоянное внимание к своей работе С.А. Шиловой и участвовавшим в полевых исследованиях О.С. Опариной, И.А. Тихонову, Ю.М. Ковальской, С.И. Исаеву, А.В. Сурову, М.И. Баскевич, Н.А. Щипанову.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (фант № 01-04-48766) и Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б.Д. 2001. Экологические последствия пастбы копытных млекопитающих для экосистем полупустыни // Экологические процессы в аридных биогеоценозах: XIX чтения памяти В.Н. Сукачева. — М. С. 57–83.
- Бажанов В.С. 1930. Из работ по изучению млекопитающих юго-востока степей бывшей Самарской губернии (Пугачевский уезд) // Бюл. Средневолж. краев, станции защиты растений от вредителей при Крайземуправлении за 1926–1928 г. — Самара. С. 47–71.
- Беляченко А.В., Сонин К.А. 2003. Динамика распространения млекопитающих по долинам рек // Териофауна России и сопредельных территорий. — М. С. 38–39.

- Беляченко А.В., Сонин К.А. 2002. Распространение желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis samariensis* Ognev, 1922) в долине р. Большой Иргиз и прииргизских районах саратовского Левобережья // Поволжский экол. журн. № 2. С. 154-157.
- Богдан В.С. 1900. Отчет Валууйской сельскохозяйственной опытной станции (Новоузенского уезда, Самарской губ.). — СПб. С. 1-84.
- Богдан В.Е. 1913. Из наблюдений над степною и залежною растительностью в Новоузенском уезде Самарской губернии. // Труды сельскохозяйственной опытной станции Новоузенского Земства. — Красный Кут. Сообщение № 2. С. 79-89.
- Буяновский С.М., Доскач А.Г., Фридланд В.М. 1956. Природа и сельское хозяйство Волго-Уральского междуречья. — М. 232 с.
- Груздев В.В., 1968. Современная граница ареала малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) и возможности его дальнейшего распространения в европейской части СССР // Зоол. журн. Т. XLVII, № 1. С. 54-58.
- Давидович В.Ф. 1964. Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. Т. XLIII, № 9. С. 115-126.
- Денисов В.П. 1964. Распространение малого (*Citellus pygmaeus* Pall.) и рыжеватого (*Citellus major* Pall.) сусликов в Заволжье // Научн. докл. высш. шк. биол. науки. № 2. С. 49-54.
- Денисов В.П., Стойко Т.Г., Ермаков О.А. 1990. Динамика южной границы ареала рыжеватого суслика в Поволжье // Тез. докл. 5 съезда Всесоюз. териол. о-ва. — М. С. 127-128.
- Дикарева Т.В., Опарин М.Л. 2002. Растительность северной части сухих степей Заволжья и ее антропогенные производные на залежах и пастбищах // Поволжский экол. журн. № 3. С. 199-216.
- Динесман Л.Г. 1960. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. — М. 160 с.
- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б. 2000. Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоол. журн. Т. XXIX, № 4. С. 388-396.
- Доброхотов П.Б., Малыгин В.М. 1982. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. LXIV, № 3. С. 436-439.
- Елпатьевский В.С., Ларина Н.И., Голикова В.Л. 1950. Млекопитающие Саратовской области // Учен. зап. Сарат. ун-та. — Саратов. Т. XXVI. С. 59-65.
- Ермаков О.А., Тутов С.В. 2000. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // Зоол. журн. Т. 79, № 4. С. 503-509.
- Ерофеев П.В. 1930. Материалы о грызунах Заволжья (по исследованиям 1926 и 1927 гг.) // Бюл. Средневож. краев, станции защиты растений от вредителей при Крайземуправлении за 1926-1928 гг. — Самара. С. 72-78.
- Зайдельман Ф.Р., Тюльпанов В.И., Ангелов Е.Н., Давыдов А.И. 1998. Почвы мочарных ландшафтов — формирование, агроэкология и мелиорация. — М. С. 1-160.
- Злотокрылин А.Н. 2003. Климатическое опустынивание. — М. 246 с.
- Зонн С.В., Чернышев Е.П., Рунова Т.Г. и др. 1994. Степи Русской равнины: состояние, рационализация аграрного освоения. — М. С. 1-212.
- Ильин В.Ю., Ермаков О.А., Лукьянов С.Б. 1996. Новые данные по распространению млекопитающих в Поволжье и Волго-Уральском междуречье // Бюл. МОИП. Сер. биол. Т. ПО. Вып. 2. С. 30-37.
- Козлов П.С. 1929. Биология степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) Вольского округа // Труды Вольского окружного научно-образовательного музея. — Вольск. 26 с.
- Ларина Н.И., Голикова В.Л., Денисов В.П., Девишев Р.А. 1968. Видовой состав и распространение млекопитающих // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. — Саратов. С. 105-132.
- Михайлов В.Н., Рычагов Г.И., Повалишников Е.С. 1998. Являются ли недавний подъем Каспийского моря и его последствия природной катастрофой // Вестник РФФИ. № 4. С. 51-60.
- Новоузенский уезд в естественно историческом и хозяйственном отношении. 1912. — Новоузенск. Т. 1. С. 1-257. Т. 2. С. 1-302.
- Опарин М.Л., Опарина О.С. 2000. Изменение ареалов сусликов (*Spermophilus pygmaeus* Pall., *S. major* Pall., *S. fulvus* Licht.) в саратовском Заволжье в двадцатом столетии // Вопросы степеведения. — Оренбург. С. 137-142.
- Опарин М.Л., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Шаповалов А.С. 2001. К распространению темной мышовки *Sicista severtzovi* Ognev, 1935 (Mammalia) на Русской равнине // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России: Материалы конференции, посвященной 250-летию Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. — М. С. 121-123.
- Орлов Е.М. 1929. Желтый суслик // Матер. к познанию фауны и флоры Нижнего Поволжья. № 4. — Саратов. С. 3-112.
- Орлов Е.М., Кайзер Г.А. 1933. Охотпромысловое значение Приерусланских песков АССР немцев Поволжья // Учен. зап. СГУ. Т. 10. Вып. 2. С. 111-158.
- Отчет отдела животноводства Саратовского областного управления сельского хозяйства. 1984. С. 1-48.
- Отчет управления животноводства Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. 2000. С. 1-34.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М. С. 1-287.

- Сажин АН. 1993. Природно-климатический потенциал Волгоградской области. Научное исследование природно-климатических ресурсов области за 100-летний период. — Волгоград. С. 1-28.
- Серебрянников М.К. 1926. Материалы по экологии и систематике грызунов Самарской губернии // Ежегодник зоолог, музея АН СССР. Т. XXVII. Вып. 1. С. 337-346.
- Соколова Т.А., Сиземская М.Л., Толпешта И.И., Сапанов М.К., Субботина И.В. 2001. Динамика солевого состояния целинных почв полупустыни Северного Прикаспия в связи с многолетними колебаниями уровня грунтовых вод // Экологические процессы в аридных биогеоценозах: Доклады на XIX ежегодных чтениях памяти академика В.Н. Сукачева. — М. С. 113-132.
- Строганова А.С. 1952. Фауна млекопитающих орошаемых земель и лесных насаждений Валуйской опытно-мелиоративной станции (Сталинградская обл.) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 11. С. 214-234.
- Строганова А.С. 1954. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 16. С. 30-116.
- Структура посевных площадей. 1984. Отчет Саратовского областного управления сельского хозяйства. С. 1-59.
- Структура посевных площадей. 2000. Отчет Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. С. 1-65.
- Титкова Т.Б. 2003. Изменения климата полупустынь Прикаспия и Тургая в XX в. // Известия АН. Сер. геогр. № 1. С. 106-112.
- Тихонов В.Е. 2000. Ритмичность метеорологических факторов и биоклиматический потенциал в степной зоне Урала // Вопросы степеведения. — Оренбург. С. 93-101.
- Трофимов И.А., Трофимова Л.С., Опарин М.Л., Опарина О.С. 2001. Особенности восстановления степной растительности на залежах и пастбищах в саратовском Заволжье // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. — М. С. 15-38.
- Формозов А.Н. 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География наземных животных и методы ее изучения. — М.-Л. С. 172-197.
- Формозов А.Н., 1962. Изменение природных условий степного Юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. — М. С. 114-161.
- Ходашова К.С. 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. — М. С. 1-168.
- Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Касаткин М.В. 2002. Смешанные поселения рыжеватого (*Spermophilus major* Pall.) и желтого (*S. fulvus* Licht.) сусликов в зоне совместного обитания // Поволжский экол. журн. № 1. С. 82-84.

Шляхтин Г.В., Белянин А.Н., Беляченко А.В. и др. 2001. Обзор фауны млекопитающих Саратовской области // Известия Саратовского гос. университета. Сер. биол. — Саратов. С. 378-481.

Щепотьев Н.В., 1975. Очерк распространения и стадийного размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Материалы к познанию фауны и флоры СССР (МОИП). Отд. зоол. Вып. 49 (64). С. 62-97.

SUMMARY

Dynamics of the rodent populations of typical and dry steppes Zavolzhja in XX century is investigated.

It is established, that the increase in an abundance and number of the species concerning to wood and taiga faunistic complexes, and also reduction of an abundance and number of steppe and deserted species are connected with wetting of climate and to regenerative processes in steppe ecosystems, developed under influence of sharp reduction of intensity of agricultural loadings.

Both natural, and anthropogenous factors promote increase in quantity of mesophytic elements in steppe habitats.

In our opinion, in the investigated territory these factors operate is interconnected and cause observed changes of a faunistic complex of rodents.

УДК 591.151/158:599.323.4

СТРУКТУРА МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ M^3 СЕРЫХ ПОЛЕВОК (*MICROTUS* SCHRANK, 1798)

А.А. Поздняков

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, e-mail: mammal@eco.nsc.ru

A.A. Pozdnyakov. The structure of morphotype variation of M^3
in grey voles (*Microtus* Schrank, 1798)

Изучена билатеральная асимметрия морфотипов AP одиннадцати видов серых полевок *Microtus* s. lato. Показано, что почти все морфотипы связаны друг с другом сетью асимметричных сочетаний, которую можно рассматривать как структуру морфотипической изменчивости. Выявлено, что основу структуры для 8 видов полевок задает четверка морфотипов 0B2-0B3-1B2-1B3, а для 7 видов наибольшую долю составляет пара 0B2-0B2. Спектр морфотипической изменчивости у полевок из более теплых регионов смещен в сторону более простых морфотипов, а у полевок из более холодных регионов — в сторону более сложных морфотипов. Учитывая, что в преобладающих по частоте асимметричных парах сочетаются наиболее близкие по строению варианты морфотипов, а также сходство ядра схемы у большинства видов, можно предположить наличие единой эпигенетической системы, обуславливающей морфотипическую изменчивость серых полевок.

Строение жевательной поверхности коренных зубов полевок представляет значительный научный интерес в плане изучения их морфологии, таксономии и филогении. Наличие большого спектра морфотипической изменчивости третьего верхнего M^3 и первого нижнего M^1 коренных зубов, с одной стороны, затрудняет идентификацию видовой принадлежности части особей (особенно это касается иско-

паемых форм), а с другой стороны, учитывая гомологическую изменчивость морфотипов (Ангерман, 1973), позволяет предположить наличие общей причины, обуславливающей морфотипическую изменчивость различных видов полевок.

Изменчивость может быть обусловлена генетическими и негенетическими причинами (Майр, 1971), в том числе и комплексом этих причин. Однако в случае морфотипической изменчивости в качестве рабочей гипотезы можно рассматривать лишь два варианта: либо наличие генетической обусловленности отдельных морфотипов, некоторое основание чему приводится в литературе (Большаков и др., 1980), либо наличие эпигенетической обусловленности, чему также имеются основания (Смирнов, Васильев, 1979; Ковалева и др., 2002).

Обоснование эпигенетической обусловленности морфотипической изменчивости возможно путем анализа билатеральной асимметрии морфотипов, известной как среди современных, так и ископаемых форм (Малева, 1982). Наличие асимметрии объясняется сбоями в ходе онтогенеза, т.е. эпигенетическими причинами. Действительно, если считать, что форма жевательной поверхности зуба обусловлена генотипом (а генотип у особи один), то иной причины появления асимметрии просто не может быть.

Целью данной работы является анализ билатеральной асимметрии M^1 серых полевок.

Материал и методика

Изучена морфотипическая изменчивость A^3 серых полевок *Microtus* s.lato, коллекции которых хранятся в Зоомузее ИСЭЖ СО РАН, Зоомузее МГУ и ЗИН РАН. В анализ включены лишь те виды, совокупная выборка по которым превысила 100 экз.

Методика классификации морфотипов, подробно опубликованная ранее (Поздняков, 1993), является развитием аналогичных методик, используемых другими исследователями (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Круковер, 1989). В соответствии с нашей методикой каждый класс морфотипов получает буквенно-цифровое обозначение. Буквы обозначают количество замкнутых полей. Так как передняя непарная петля и талонус имеются в единственном числе, то подсчитывается количество замкнутых треугольников, а также различных вариантов их слияния, которые обозначаются следующими буквами: один замкнутый треугольник — Y, два — A, три — B, четыре — C, пять — D. Наиболее часто встречаются варианты со слитыми первым

и вторым (I-II) треугольниками (а и б), а также четвертым и пятым (IV-V) — Е. Цифрами обозначается количество выступающих углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса (слева и справа от буквы соответственно). В этом случае мы получаем трехмерную основу для классификации морфотипов, в качестве направлений усложнения формы в которой можно рассматривать увеличение количества 1) замкнутых полей, 2) выступающих углов на лабиальной стороне и 3) выступающих углов на лингвальной стороне талонуса.

Результаты и обсуждение

Анализ сочетаемости морфотипов M^3 на левой и правой сторонах (количество видов и размер выборок приведены в таблице) показал, что почти все морфотипы связаны друг с другом сетью асимметричных сочетаний (рис. 1-11). Можно сказать, что указанные схемы отражают структуру морфотипической изменчивости. В них можно выделить тренд от простого морфотипа до сложного через модальный по линии частот преобладающих асимметричных сочетаний. Путем сравнения этих трендов попробуем выяснить специфические особенности структур изменчивости разных видов полевок.

Характеристика изменчивости M^3 серых полевок

Вид	n	N_m	N	P_{as}
<i>M. juldaschi</i>	129	17	38	38.0
<i>M. paradoxus</i>	118	13	35	39.0
<i>M. arvalis</i>	228	16	32	22.4
<i>M. agrestis</i>	216	12	21	16.0
<i>M. oeconomus</i>	2572	32	135	30.0
<i>M. mongolicus</i>	216	6	19	18.6
<i>M. fortis</i>	490	12	29	13.7
<i>M. maximowiczi</i>	602	17	38	17.6
<i>M. middendorfi</i>	320	16	45	23.6
<i>M. hyperboreus</i>	123	15	32	30.2
<i>M. stenocranius</i>	415	13	29	23.0

Примечание, n — величина выборки; N_m — количество выявленных морфотипов; N — количество различных сочетаний морфотипов; P_{as} — показатель асимметрии.

Так, для памирской полевки *M. juldaschi* Severtzov выявляется ряд $1a1 - 1A1 - 1A2 - 0B2$, в котором преобразование формы исходного простого морфотипа происходит сначала путем обособления первых двух треугольников, затем появлением второго зубца на лингвальной стороне талонуса, а затем — обособлением треугольника на лабиальной стороне (рис. 1).

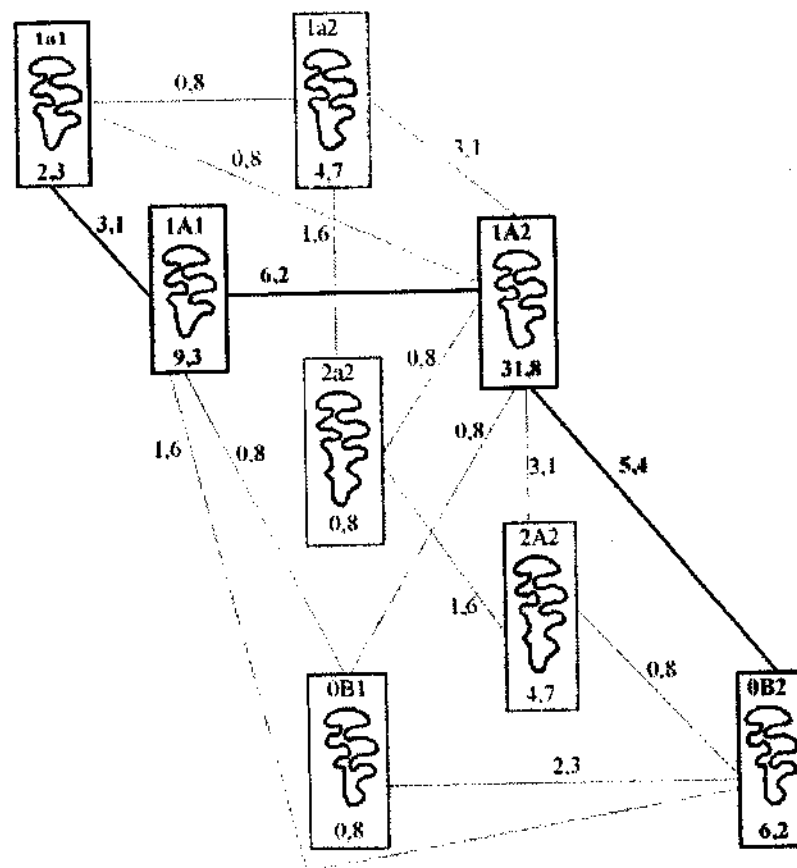


Рис. 1. Структура морфотипической изменчивости памирской полевки. На этом и следующих рисунках числа в рамках показывают частоту симметричных пар морфотипов, а числа над линиями, соединяющими разные морфотипы, — частоту данных асимметричных сочетаний морфотипов. Выделены морфотипы и асимметричные пары, составляющие тренд усложнения морфотипов

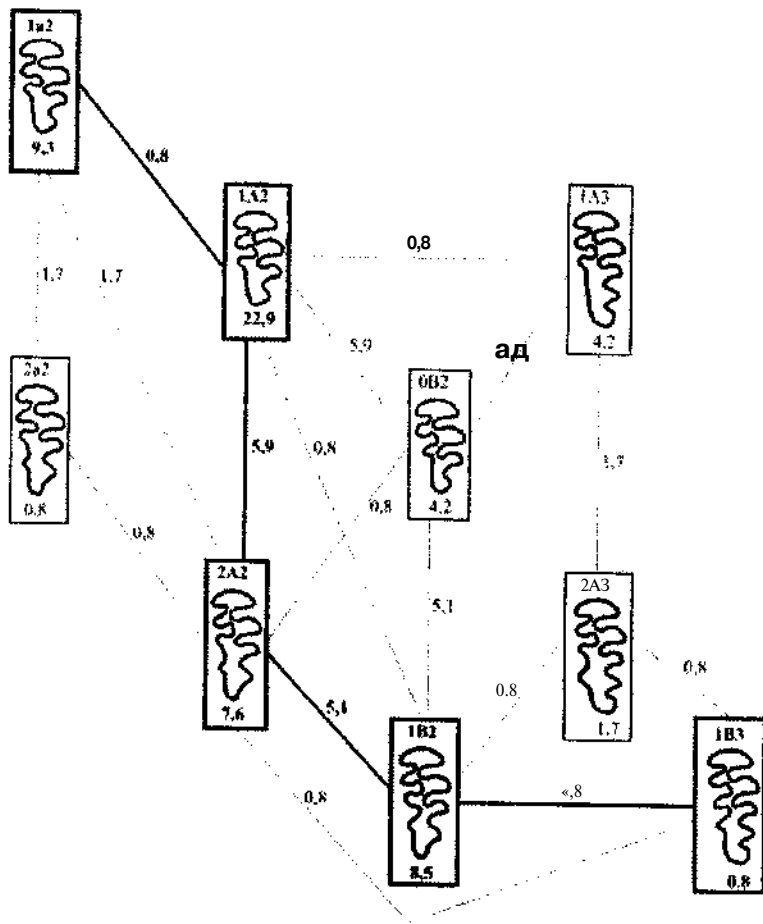


Рис. 2. Структура морфотипической изменчивости копетдагской полевки

Для копетдагской полевки *M. paradoxus* Ognev et Neptner выделяется ряд 1a2 — 1A2 — 2A2 — 1B2 — 1B3, характеризующийся обособлением двух первых треугольников, затем появлением второго зубца на лабиальной стороне талонуса, затем обособлением треугольника на лабиальной стороне и появлением третьего зубца на лингвальной стороне талонуса (рис. 2).

Для обыкновенной полевки можно выделить ряд 1Y3 — 1A2 — 0B2 — 1B2 — 1B3, характеризующийся обособлением второго, затем

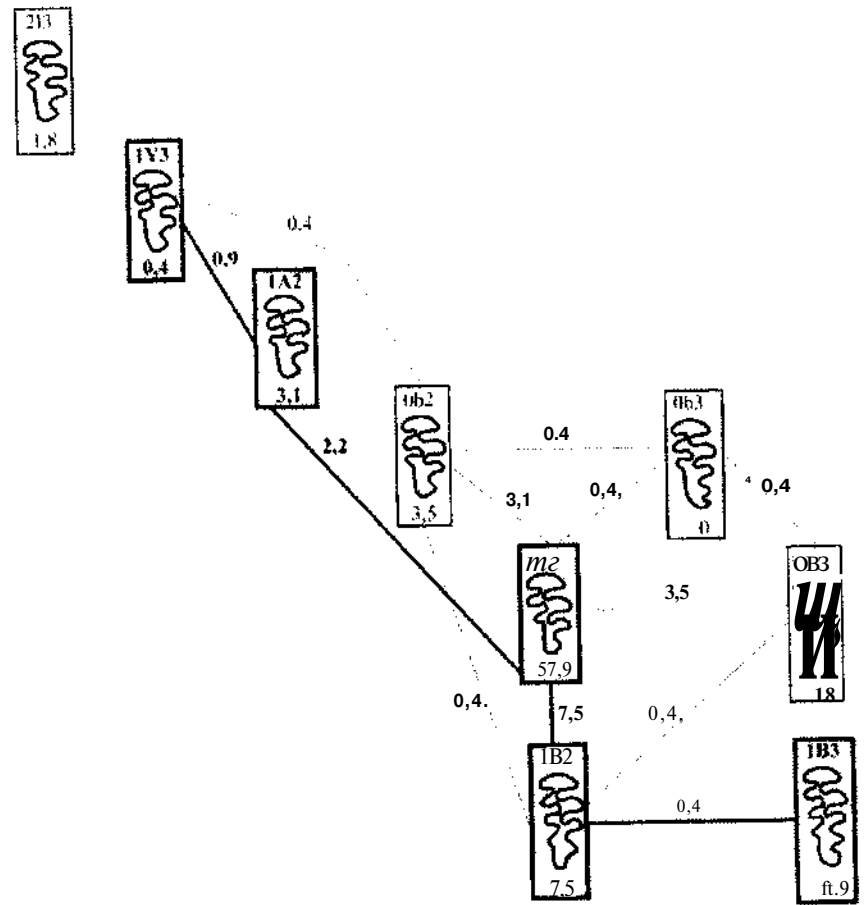


Рис. 3. Структура морфотипической изменчивости обыкновенной полевки

третьего треугольника, затем появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса (рис. 3).

Для пашенной полевки *M. agrestis* Linnaeus выделяется ряд 0B2 — 0B3 — 1B3, характеризующийся появлением дополнительных углов на лингвальной и лабиальной сторонах талонуса (рис. 4).

Для полевки-экономки *M. oeconomus* Pallas выявляется ряд 1Y3 — 1A2 — 0B2 — 1B2 — 1B3 — 1C2, характеризующийся обособлением треугольников на лингвальной и лабиальной сторонах,

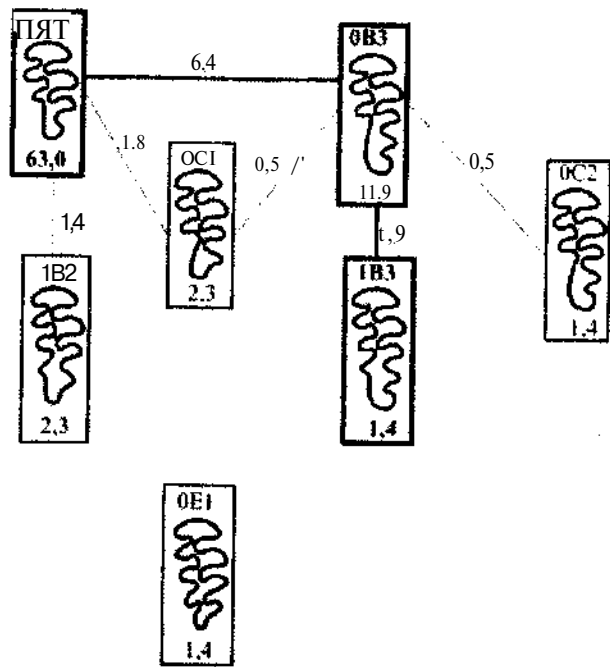


Рис. 4. Структура морфотипической изменчивости пашенной полевки

затем появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса, а затем — обособлением треугольника на лингвальной стороне (рис. 5).

Для монгольской полевки *M. mongolicus* Radde выделяется ряд 1А2 — 0В2 — 0В3 — 1В3, характеризующийся обособлением третьего треугольника, а затем появлением дополнительных углов на лингвальной и лабиальной сторонах талонуса (рис. 6).

Для восточной полевки *M. fortis* Buchner выделяется ряд 1А2 — 0В2 — 1В2 — 1В3, характеризующийся обособлением третьего треугольника, а затем появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса (рис. 7).

Для полевки Максимовича *M. maximowichi* Schrenk отмечается ряд 1А2 — 0В2 — 0В3 — 1В3 — 2В3, характеризующийся обособлением третьего треугольника, затем появлением дополнительных углов на лингвальной и лабиальной сторонах (рис. 8).

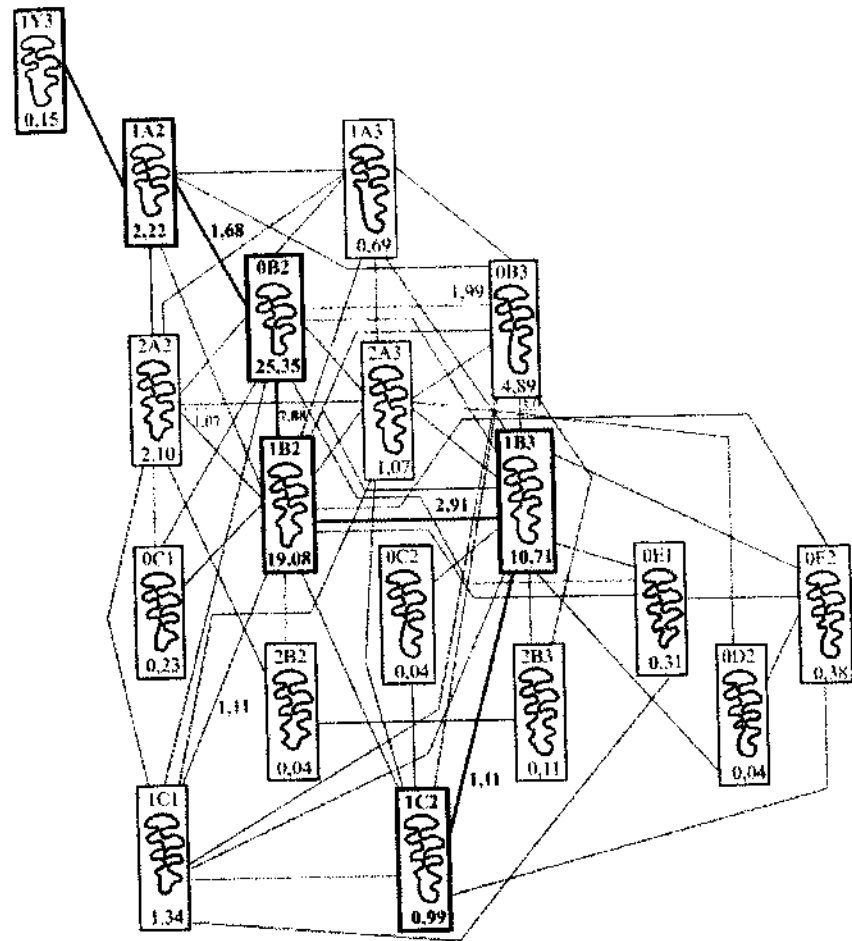


Рис. 5. Структура морфотипической изменчивости полевки-экономки. Чтобы разгрузить рисунок, указаны доли асимметричных пар, превышающие 1%

Для полевки Миддендорфа *M. middendorffi* Poljakov выделяется ряд 0В2 — 1В2 — 1В3 — 0Е2 — 0Д2, характеризующийся появлением дополнительных углов на лабиальной и лингвальной сторонах талонуса, затем обособлением четвертого и пятого треугольников с образованием единого ромбоидного поля с последующим их обособлением (рис. 9).

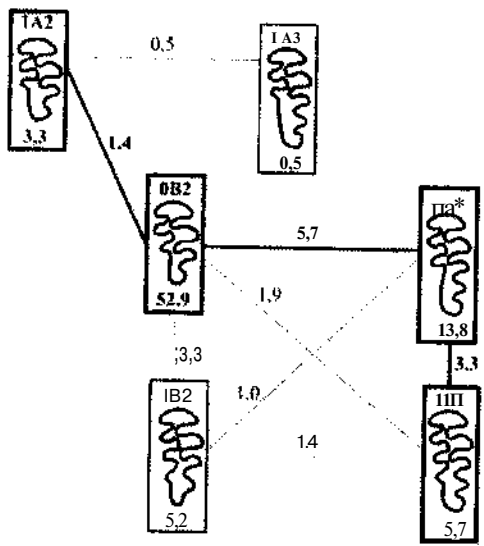


Рис. 6. Структура морфотипической изменчивости монгольской полевки

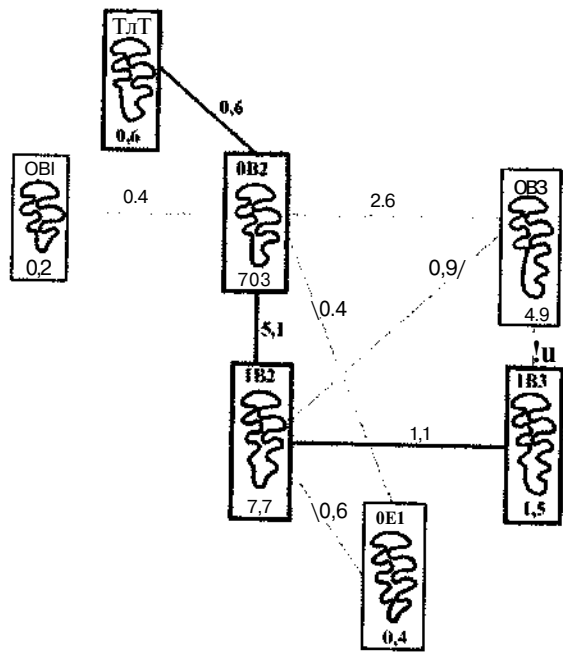


Рис. 7. Структура морфотипической изменчивости восточной полевки

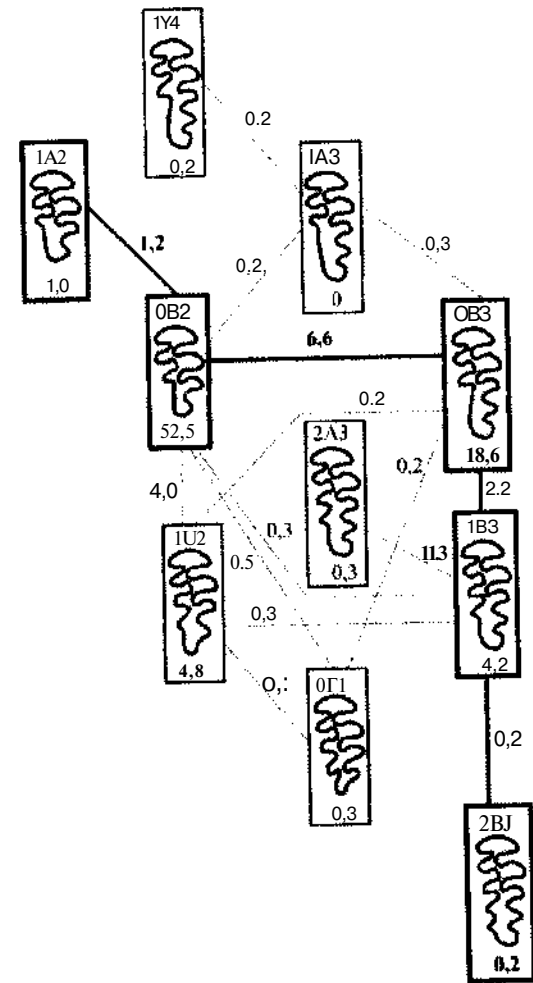


Рис. 8. Структура морфотипической изменчивости полевки Максимовича

Для северосибирской полевки *M. hyperboreus* Vinogradov отмечается ряд 1B2 — 1B3 — 0E2 — 1E2, характеризующийся появлением угла на лингвальной стороне, затем обособлением четвертого и пятого треугольников с образованием единого ромбоидного поля, а затем появлением дополнительного угла на лабиальной стороне талонуса (рис. 10).

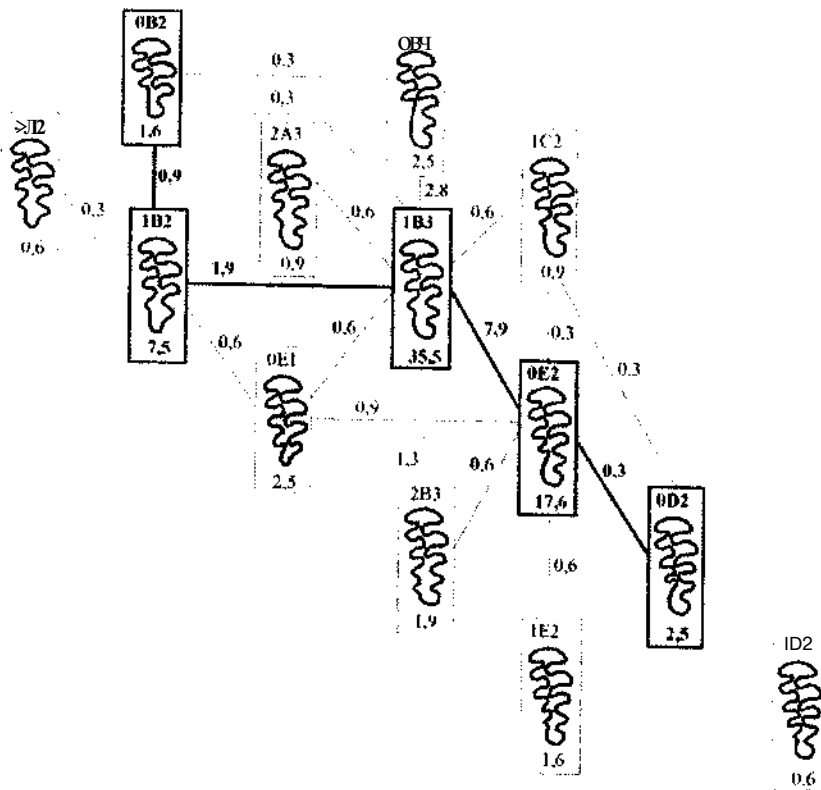


Рис. 9. Структура морфотипической изменчивости полевки Мидцендорфа

Для узкочерепной полевки *M. gregalis* Pallas проявляется ряд 1A2 — 0B2 — 1B2, характеризующийся обособлением третьего треугольника, а затем появлением дополнительного угла на лабиальной стороне талонуса (рис. 11).

Можно отметить, что основу схемы для 8 видов полевок задает четверка морфотипов 0B2-0B3-1B2-1B3, а для 7 видов наибольшую долю составляет пара 0B2-0B3. Однако в трендах усложнения морфотипов выявляются специфические особенности. Так, у одних видов морфотип 0B2 чаще встречается в асимметричных сочетаниях с морфотипом 0B3, который отличается от 0B2 наличием дополнительного зубца на лингвальной стороне талонуса; у других видов морфотип 0B2 чаще сочетается с морфотипом 1B2, который отличается наличием

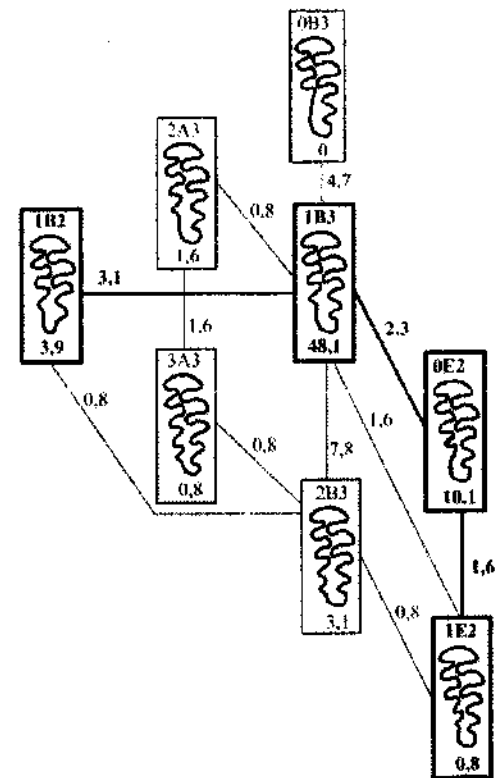


Рис. 10. Структура морфотипической изменчивости северосибирской полевки

дополнительного зубца на лабиальной стороне талонуса. Есть также различия в составе морфотипов начала или конца тренда; так, у полевок из более теплых регионов спектр смещен в сторону более простых морфотипов (см. рис. 1, 2), а у полевок из более холодных регионов — в сторону более сложных морфотипов (см. рис. 9, 10).

Также можно отметить, что в преобладающих по частоте асимметричных парах сочетаются наиболее близкие по строению варианты морфотипов, хотя при очень большом объеме выборки выявляются и пары с более сильными различиями (см. рис. 5). Этот факт свидетельствует в пользу эпигенетического характера морфотипической изменчивости. Хотя некоторые морфотипы не были выявлены в асимметричных парах [213 в случае обыкновенной полевки (см. рис. 3),

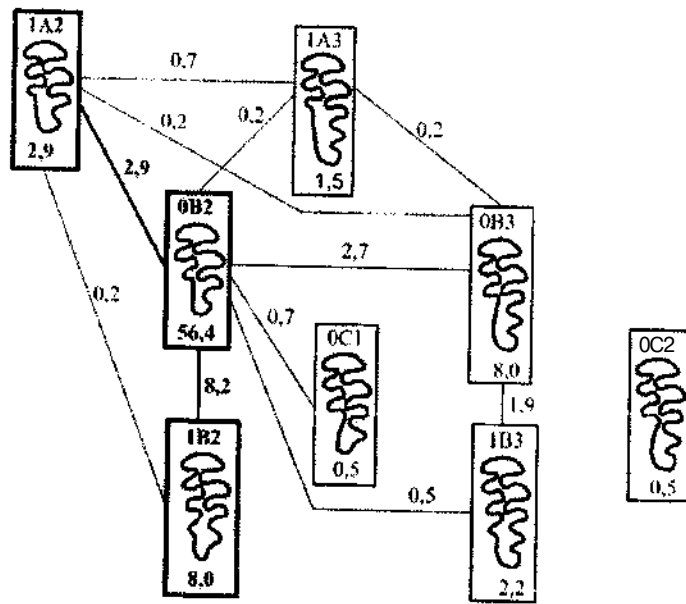


Рис. И. Структура морфотипической изменчивости узкочерепной полевки

0E1 в случае пашенной полевки (см. рис. 4), 1D2 в случае полевки Мидсендорфа (см. рис. 9), 0C2 в случае узкочерепной полевки (см. рис. 11)], но это можно объяснить редкостью морфотипа и недостаточной величиной выборки. Вполне можно ожидать, что при увеличении объема выборки будут обнаружены асимметричные пары с участием указанных морфотипов.

Учитывая сходство ядра схемы у большинства видов, можно предположить наличие единой эпигенетической системы, обуславливающей морфотипическую изменчивость серых полевок, что позволяет рассматривать род *Microtus* как единое образование. А выявленные специфические особенности для разных видов полевок отражают, видимо, как лабильность эпигенетической системы в зависимости от внешних факторов, так и результаты ее перестройки в процессе видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

Ангерманн Р. 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3. — Новосибирск. С. 104—118.

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

Васильева И.А. 1978. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности M^1 у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 5 (7). С. 96-101.

Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М. 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 1. С. 111-117.

Круковер А.А. 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. — Новосибирск. 38 с.

Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. — М. 454 с.

Малеева А.Г. 1982. Симметрия и асимметрия строения жевательной поверхности коренных зубов у полевок на примере степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) // Морфология и систематика млекопитающих. С. 23-37.

Поздняков А.А. 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы "*maximoviczi*" (*Rodentia*, *Arvicolidae*): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 114-125.

Смирнов Н.Г., Васильев А.Г. 1979. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности M^1 водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) для изучения популяционной изменчивости // Популяционная экология и изменчивость животных. — Свердловск. С. 54-63.

SUMMARY

The bilateral asymmetry of morphotype of M^1 of 11 species of *Microtus* s. lato is investigated. It is shown, that almost all morphotypes are joined with each other by a network of asymmetric combinations, which can be considered as structure of morphotypic variability. It is revealed, that the basis of structure for eight species of voles is integrated by the four morphotypes 0B2-0B3-1B2-1B3, and for seven species the most frequency is made with pair 0B2-0B2. The spectrum of morphotypic variability of voles from warmer regions towards more simple morphotypes, and at ones from colder regions is modified towards more complex morphotypes. Taking into consideration, that prevailing on frequency asymmetric pairs is formed by similar variants of morphotypes on a structure, and also the core of the structure at the most of species is similar, it is possible to suppose the presence of the total epigenetic system causing morphotypic variability voles.

УДК 599.323.4

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ХОМЯКОВЫХ CRICETINAE (RODENTIA, MUROIDEA), ОСНОВАННЫЕ НА СТРОЕНИИ СЛУХОВЬЕК БАРАБАНОВ

Е.Г. Потапова

Институт проблем экологии и эволюции РАН,
Москва, 119071, Ленинский пр., 33, e-mail sev7n@orc.ru

**E.G. Potapova. Phylogenetic relationships of Palaearctic hamsters
Cricetinae (Rodentia, Muroidea), based on the structure
of auditory bullae**

На основе сравнительного анализа слуховых барабанов построена схема филогенетических взаимоотношений палеарктических хомяковых (Cricetidae). Выделены 5 линий развития. Две из них представлены наиболее генерализованными формами *Phodopus* и *Urocrinetus*, третья объединяет роды *Cricetulus*, *Allocricetulus* и *Tsherskia*, для которых характерно сходство базовой конструкции и общие тенденции развития слуховых барабанов, четвертую образует род *Mesocricetus*. Эта ветвь имеет тесные связи с линией *Cricetulus*, но развивалась независимо и во многом параллельно ей. Положение рода *Cricetus* неопределённо: его можно рассматривать как ответвление линии *Cricetulus* или объединить с *Mesocricetus*. К пятой ветви отнесён *Calomyscus*, который занимает наиболее обособленное положение среди хомяков Палеарктики. Он сохранил наиболее примитивный тип косточек, но достиг высокой специализации внутренней стенки барабана, причём нетипичной для других палеарктических хомяковых. В линии, приведшей к становлению остальных Cricetidae, эволюционные преобразования прежде всего затронули слуховые косточки, не изменив примитивный план строения внутренней стенки. Приведены результаты предварительного кладиического анализа.

Введение

Палеарктические хомяки представляют собой хорошо очерченную компактную монофилетическую группу мышеобразных грызунов, которой чаще всего придают ранг подсемейства, реже — семейства. Род *Calomyscus* — единственный, чья принадлежность к данной группе вызывала сомнения. Неоднократно подчёркивалось морфологическое (Аргиропуло, 1933; Воронцов, 1959, 1982; Воронцов, Потапова, 1979; Павлинов, 1980; Wahlert, 1984) и молекулярно-генетическое (Jansa et al., 1999; Michaux and Catzeflis., 2000; Michaux, et al., 2001; Лебедев и др., 2003) своеобразие этого рода. На основании морфологического сходства его сближали с группой североамериканских хомяков *Reithrodontomyini* или рассматривали как прямых потомков *Cricetodontini*. К настоящему времени превалирующей становится точка зрения, согласно которой род *Calomyscus* рассматривается как группа, независимая в своём развитии от группы палеарктических хомяковых и имеющая с последней равноценный таксономический ранг — трибы *Calomyscini* и *Cricetini* (Воронцов, Потапова, 1979) или подсемейства *Calomyscinae* и *Cricetinae* (Павлинов, 2003) соответственно.

Для других родов палеарктических хомяков устойчивых надродовых группировок не выявлено. Основанные на многочисленных морфологических, кариологических и молекулярно-генетических исследованиях представления о межродовых связях *Cricetinae* весьма противоречивы (Воронцов, 1957, 1967, 1982; Fahlbusch, 1969; Раджабли, 1975; Картавцев и др., 1981; Картавцева, 2002; Лебедев и др., 2003). Чаще всего высказывается мнение о близости *Allocricetulus*, *Cricetulus* и *Tsherskia* и о морфологическом своеобразии и независимости развития *Mesocricetus*, хотя есть данные, объединяющие *Mesocricetus* и *Cricetus*. Противоречивы трактовки положения рода *Cricetus*, который, согласно кариологическим и молекулярно-генетическим данным, близок к группе *Cricetulus-Allocricetulus*, тогда как некоторые палеонтологические и морфологические материалы эту связь отрицают. Одни исследователи говорят об обособленности *Phodopus*, другие объединяют их с группой *Allocricetulus*, *Cricetulus* и *Tsherskia*. Таким образом, вопрос о филогенетических отношениях хомяков Палеарктики остаётся открытым.

Анализ строения костного среднего уха в разных группах грызунов вполне успешно применялся для обсуждения проблем филогении и систематики (Павлинов, 1980a; Lavocat and Parent, 1985; Павлинов

и др., 1990; Потапова, 1998, и др.). Цель данной работы — проанализировать разнообразие строения слуховой капсулы, выяснить направления и пути её специализации у хомяков Палеарктики и построить схему филогенеза данной группы, отражающую эволюцию слухового анализатора.

Материал и методы

В работе использован материал из коллекций Зоомузея МГУ и Зоологического музея РАН. Детально проанализировано строение слуховой капсулы у следующих видов Cricetidae: *Allocricetulus curtatus* Allen, 1925, *A. evermanni* Brandt, 1859, *Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905, *Cricetulus barabensis* Pallas, 1773, *C. longicaudatus* Milne-Edwards, 1867, *C. migratorius* Pallas, 1773, *C. pseudogriseus* Ischakova, 1974, *Cricetulus (Urocrinetus) kamensis* Satunin, 1903, *Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758, *Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839, *M. brandti* Nehring, 1898, *M. raddei* Nehring, 1894, *Phodopus sungorus* Pallas, 1773, *Ph. roborovskii* Satunin, 1903, *Tscherskia triton* Winton, 1899. Проведён предварительный кладистический анализ с помощью пакета PAUP 3.1.1 (Swofford, 1993) методом максимальной парсимонии на 54 признаках (без взвешивания и взвешенных), отражающих строение слуховой капсулы и слуховых косточек. Трансформации тех признаков, для которых ясна направленность изменений, расценивались как необратимые. В качестве внешней группы использовали гипотетическую форму с плезиоморфным состоянием всех признаков. Устойчивость топологии полученных деревьев тестировали с помощью бутстрэп-анализа (100 повторностей).

Результаты

Общность строения и размах изменчивости отдельных параметров слуховой капсулы

Слуховой барабан

В составе слуховой капсулы выделяют петро-мастоидный и тимпанальный отделы. Первый образует костный чехол внутреннего уха — улитки (петрозный отдел) и полукружных каналов (мастоид), второй формирует костную стенку полости среднего уха и наружного слухового прохода. Один из способов формирования барабанного пузыря (вероятно, типичный для грызунов) связан с «разрастанием» барабанного кольца (Moore, 1981). Формирующаяся костная пластинка

подворачивается внутрь и охватывает промонториум, плотно смыкаясь с его основанием (подошвой) и образуя вместе с ним внутреннюю стенку барабанной полости. Разрастающиеся вверх ножки барабанного кольца обрастают слуховой проход и формируют его стенки.

Слуховые барабаны у палеарктических хомяковых Cricetinae, морфологически генерализованы. Прежде всего это проявляется в неполном развитии барабанного пузыря, который сзади полностью не окостеневает. Он неплотно примыкает к петрозному основанию и легко отделяется от него. С мастоидом он полностью срастается только над шиловососцевидным отверстием, где образует тимпано-мастоидный мостик (рис. 1). На остальном участке зоны контакта барабанного пузыря и мастоида между ними остаётся более или менее широкая тимпано-мастоидная щель.

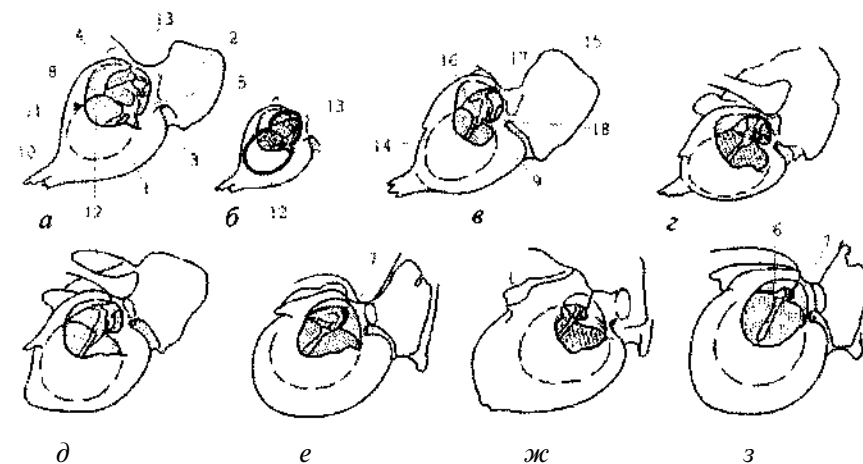


Рис. 1. Слуховые барабаны Cricetinae:

a — *Calomyscus bailwardi*, *б* — *Phodopus roborovskii*, *в* — *Cricetulus (Urocrinetus) kamensis*, *г* — *Cricetulus barabensis*, *д* — *Tscherskia triton*, *е* — *Cricetus cricetus*, *ж* — *Mesocricetus auratus*. Обозначения: / — барабанный пузырь bulla tympani; 2 — мастоид mastoideum; 3 — тимпано-мастоидная щель fissura tympanomastoidea; 4, 5 — восходящие ветви os tympanicum (4 — передняя, 5 — задняя); 6, 7 — их разросшиеся костные пластинки (6 — передняя, 7 — задняя); 8, 9 — клювовидные отростки: передний (8), задний (9); 10 — вырост вершины барабанного пузыря; // — слуховой проход; 12, 13 — барабанная перепонка tympanum: натянутая часть pars tensa (12), ненапрянутая часть pars flaccida (13); 14 — линия крепления барабанного кольца annulus tympanicus; 15 — мастоидный бугор; 16 — молоточек malleus; 17 — наковальня incus; 18 — тимпано-мастоидный мостик.

Наиболее существенные в филогенетическом плане различия морфологии слуховой капсулы у палеарктических хомяков связаны со строением слуховых косточек и с разной степенью развития барабанного пузыря, что прежде всего проявляется в строении его внутренней стенки и оформлении наружного слухового прохода. Строение внутренней стенки отражает характер взаимоотношений барабанного и петрозного отделов и относится к базовым характеристикам слуховой капсулы. У палеарктических хомяковых оно представлено сразу несколькими вариантами в начальной стадии их формирования, тогда как у грызунов с морфологически продвинутыми слуховыми барабанами оно оказывается единообразным в пределах таксона такого же ранга или даже выше, причём специфичным для разных таксономических групп.

Разнообразие в строении слуховой капсулы Cricetinae проявляется в её положении, наклоне, размерах и форме, в особенностях прохождения стапедиальной артерии, в форме и высоте промоториума, в положении круглого и овального окон, в степени и способе пневматизации барабанов, в строении слуховых косточек и т.п., однако различия, как правило, весьма незначительны. Они зачастую проявляются лишь на уровне тенденций и становятся понятными только тогда, когда известно полноценное проявление признака в какой-нибудь специализированной группе.

Слуховая капсула бывает опущена так, что ось жевательной поверхности коренных проходит на уровне середины слухового прохода (*Urocrinetus*, *Cricetulus*, *Alloccricetulus*, *Tscherskia*) или приподнята так, что эта ось оказывается на уровне края барабанного пузыря или даже ниже (*Phodopus*, *Mesocricetus*, *Cricetus*). Размеры барабана увеличиваются в ряду *Phodopus*, *Urocrinetus*, *Calomyscus* — *Cricetulus* — *Alloccricetulus* — *Mesocricetus*, *Cricetus* — *Tscherskia*. У *Phodopus*, *Urocrinetus*, *Calomyscus* барабаны очень маленькие, невздутые, широко расставленные снизу; они чуть крупнее у *Cricetulus*, немного увеличены у *Alloccricetulus*, умеренно вздуты у *Mesocricetus* и *Cricetus* и сильно увеличены у *Tscherskia*. Форма и наклон барабанного пузыря связаны со степенью его вздутия. У *Phodopus*, *Urocrinetus*, *Calomyscus* он конусовидной формы с вытянутым вперёд наружным выростом, наклонён к продольной оси черепа и в парасагитальной, и в горизонтальной плоскости. По мере вздутия барабаны становятся более округлыми, направленный вперёд вырост исчезает, угол их наклона в горизонтальной плоскости уменьшается. У *Tscherskia* капсула округлая, почти шаровидная.

Внутренний край задней стенки барабанного пузыря проходит на уровне или немного позади круглого окна, которое поэтому открывается (полностью или частично) в тимпано-мастоидную щель. Даже у видов с вздутыми барабанами (*Tscherskia*, *Cricetus* и *Mesocricetus*) этот край остаётся на том же уровне, а стенка, раздуваясь назад, образует небольшой карман, который нависает над тимпано-мастоидной щелью (рис. 2).

Наружный слуховой проход широкий. Внутри группы представлены все стадии обрастания слухового прохода восходящими ветвями os tympanicum. У наиболее генерализованных форм эти ветви не сходятся, между ними остаётся широкий промежуток, у других форм — это уже довольно узкая щель, но у большинства они смыкаются в верхнезаднем углу слухового прохода. Передняя восходящая ветвь всегда длиннее задней. Передний клювовидный отросток, как правило, небольшой, но может быть средних размеров или отсутствовать совсем (см. рис. 1). Задний отросток всегда относительно крупный. Верхняя стенка слухового прохода (она же — наружная стенка эпимпанального кармана) исходно образована ненапрянутой частью барабанной перепонки. По мере специализации она может заменяться костной пластинкой. Этот процесс только намечен у *Alloccricetulus*, более полно выражен у *Tscherskia* и *Cricetus* и практически завершён у *Mesocricetus*. Это происходит путём разрастания либо только задней восходящей ветви (*Tscherskia*) либо одновременно и задней и передней ветви (*Cricetus*, *Mesocricetus*). В результате pars flaccida постепенно редуцируется, но никогда не исчезает совсем, а слуховые косточки, которые исходно видны через отверстие слухового прохода, оказываются закрыты снаружи пластинками восходящих ветвей. Барабанное кольцо annulus tympani представляет собой гребень, расположенный изнутри на покровной стенке барабанного пузыря, которая вдоль линии крепления кольца имеет губчатую структуру. Ширина гребня варьирует. Барабанная полость без перегородок.

Оформления внутренней стенки барабанной полости весьма разнообразно (см. рис. 2). Наиболее типичным для Cricetidae является первый вариант (условно-«мышинный»), при котором ось барабанной капсулы практически параллельна оси промоториума. Этот вариант характерен для *Cricetulus*, *Alloccricetulus*, *Tscherskia*. Он также представлен у многих североамериканских и неотропических хомяков, а также мышинных Murinae. В этом варианте между погнутой краями стенок в передней части барабанного пузыря ос-

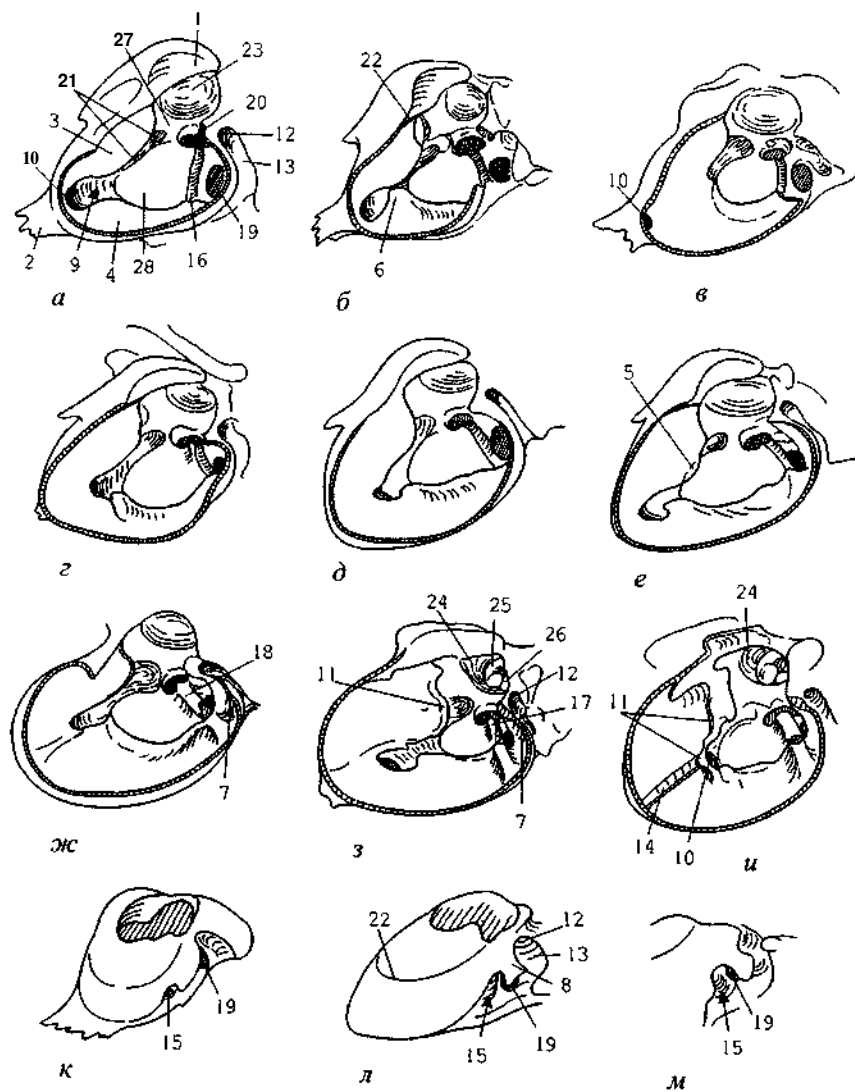


Рис. 2. Строение внутренней стенки барабанной полости:
 а - *Phodopus roborovskii*; б - *Cricetulus (Urocricetus) kamensis*; в - *Calomyscus bailwardi*; г - *Cricetulus barabensis*; д - *Allocricetulus curtains*; е, м - *Al. evermanni*; ж - *Tscherskia triton*; з - *Cricetus cricetus*; и - *Mesocricetus auratus*; к - *Phodopus sungorus*; л - *Cr. migratorius*. Наружная стенка удалена. Вид сбоку и немного снизу. 1 - передняя восходящая ветвь барабанной кости *os tympanicum*; 2 - наружный вырост вершины барабанного пузыря; 3, 4 - верхняя (3) и нижняя (4) ветви внут-

ренней стенки барабанного пузыря; 5, б - встречные выросты этих ветвей, соответственно; 7 - карман задней стенки барабанного пузыря, 8 - вырост задней стенки барабанной капсулы; 9 - щель между ветвями внутренней стенки барабанного пузыря; 10 - отверстие для выхода слуховой трубы *tuba auditiva*; // - отогнутый край верхней ветви внутренней стенки *bulla tympani*; 12 - шиловосцевидное отверстие *for. stylomastoideum*; 13 - тимпано-мастOIDная щель; 14 - передняя перегородка (гребень) барабанной полости; /5 - входное отверстие стременной артерии 16 - желобок для *a. stapedialis*; 17 - вырост стенки промоториума, защищающий *a. stapedialis*; 18 - костный чехол (трубка) *a. stapedialis*; 19 - круглое окно (= окно улитки) *fenestra rotunda* (= *fen. cochleae*); 20 - овальное окно (= окно преддверия) *fenestra ovalis* (= *fen. vestibuli*); 21 - ямка для напрягателя барабанной перепонки *fossa m. tensor tympani*; 22 - барабанной кольцо *annulus tympanicus*; 23 - ямка для *malleus* и *incus*; 24 - эпитимпанальная камера, 25, 26 - полукружные каналы: передний (25) и боковой (26) *canalis semicircularis anterior et lateralis*; 27 - лицевой канал *canalis facialis*; 28 - костный купол улитки (= промоториум) *cupula cochleae* (= *promontorium*)

тается щель, которая ориентирована вдоль оси промоториума и располагается либо напротив его вершины, либо выше неё. Верхняя ветвь внутренней стенки заходит в промежуток между промоториумом и лицевым каналом (незначительно или довольно далеко), а её край практически параллелен оси промоториума.
 В промежутке (в ямке) между этой ветвью и стенкой промоториума открыто лежит длинный крупный *m. tensor tympani*. Эта ветвь может образовывать широкий вырост в направлении улитки (у *Urocricetus*, *Allocricetulus*, *Tscherskia*), который частично накрывает *t. tensor tympani* и делит ямку на две части. В этом случае часть ямки между задним краем этой ветви и овальным окном соответствует «ямке напрягателя барабанной перепонки», но мускул не оканчивается в ней, а лишь пересекает её. Слуховая труба выходит между подошвой улитки и барабанным пузырем у места соединения ветвей внутренней стенки барабанной капсулы. Если ветви не смыкаются, выход *tuba auditiva* расположен у самой вершины барабанной капсулы (*Phodopus*, *Urocricetus*). Если они соединяются перед слуховой трубой, отверстие для ее выхода смещается назад (*Cricetulus*, *Allocricetulus*, *Tscherskia*). Нижняя ветвь внутренней стенки всегда вплотную подходит к промоториуму и даже налегает на него снизу. Иногда у вершины улитки она образует небольшой (например, у *Cricetulus*) или довольно крупный (у *Urocricetus*) вырост, который частично замыкает сзади отверстие для выхода слуховой трубы.

ренней стенки барабанного пузыря; 5, б - встречные выросты этих ветвей, соответственно; 7 - карман задней стенки барабанного пузыря, 8 - вырост задней стенки барабанной капсулы; 9 - щель между ветвями внутренней стенки барабанного пузыря; 10 - отверстие для выхода слуховой трубы *tuba auditiva*; // - отогнутый край верхней ветви внутренней стенки *bulla tympani*; 12 - шиловосцевидное отверстие *for. stylomastoideum*; 13 - тимпано-мастOIDная щель; 14 - передняя перегородка (гребень) барабанной полости; /5 - входное отверстие стременной артерии 16 - желобок для *a. stapedialis*; 17 - вырост стенки промоториума, защищающий *a. stapedialis*; 18 - костный чехол (трубка) *a. stapedialis*; 19 - круглое окно (= окно улитки) *fenestra rotunda* (= *fen. cochleae*); 20 - овальное окно (= окно преддверия) *fenestra ovalis* (= *fen. vestibuli*); 21 - ямка для напрягателя барабанной перепонки *fossa m. tensor tympani*; 22 - барабанной кольцо *annulus tympanicus*; 23 - ямка для *malleus* и *incus*; 24 - эпитимпанальная камера, 25, 26 - полукружные каналы: передний (25) и боковой (26) *canalis semicircularis anterior et lateralis*; 27 - лицевой канал *canalis facialis*; 28 - костный купол улитки (= промоториум) *cupula cochleae* (= *promontorium*)

Морфологическое разнообразие этого типа связано прежде всего с разрастанием стенок барабанного пузыря. Оно проявляется в том насколько далеко назад над промонториумом заходит верхняя ветвь внутренней стенки, насколько близко она подходит к промонториуму, образует ли она вырост в направлении улитки, а также насколько существенно слияние обеих ветвей, от которого зависит положение отверстия для выхода слуховой трубы.

Второй вариант строения внутренней стенки (представлен у *Mesocricetus*) можно назвать «глиридным», или «сциуридным», поскольку в нём присутствуют элементы, характерные для оформления стенки у соневых и беличьих. Передняя ветвь проходит под углом к оси промонториум (условно — снизу вверх). До его вершины она не доходит и незначительно проникает в пространство над ним. Вырезка между ветвями внутренней стенки практически не выражена, так как они срастаются впереди слуховой трубы почти по всей длине, поэтому слуховая труба выходит через петротимпанальную щель очень близко к улитке. На месте смыкания ветвей может образовываться невысокая перегородка (*M. auratus*), которая идёт от края отверстия tuba auditiva к вершине барабанного пузыря и по положению соответствует передней барабанной перегородке беличьих и соневых (см. рис. 2). Край верхней ветви, включая и край отверстия для выхода слуховой трубы, в той или иной степени отогнут наружу и образует подобие гребня, похожего на вертикальный гребень беличьих, который отгораживает переднюю часть барабанного пузыря.

Третий тип оформления внутренней стенки (у *Calomyscus*) условно можно назвать «гербилидным», или «диподидным» в силу определённого сходства с таковым песчанок и тушканчиков. Для него характерно то, что барабанная кость накрывает вершину промонториума, и ветви ее внутренней стенки смыкаются друг с другом позади слуховой трубы до самой улитки, в результате чего tuba auditiva выходит наружу не через петро-тимпанальную щель, а через отверстие в барабанной кости. Оно расположено у вершины барабанной капсулы в основании наружного выроста. Верхняя ветвь почти не заходит в пространство над промонториумом, так что ямка m. tensor tympani широкая.

Стременная (стапедиальная) артерия входит в капсулу в щель между промонториумом и стенкой барабанной капсулы. Чаще всего её входное отверстие располагается близко к задней стенке барабан-

ного пузыря и яремному отростку. В этом случае артерия проходит наклонно по отношению к оси промонториума (снизу — вплотную к краю круглого окна, сверху — отступя от него). У ряда форм (*Calomyscus* и, особенно, *Phodopus*) входное отверстие заметно смещено вперёд, артерия пересекает промонториум поперёк его оси на расстоянии от края круглого окна. Как правило, она проходит в желобке, но у некоторых форм с наиболее вздутыми барабанами (*Mesocricetus*, *Cricetus*, *Tscherskia*) верхний край стенки промонториума в области овального окна образует костную трубку. Лицевой канал снизу не замкнут.

Промонториум удлиненный, невысокий, со сглаженным рельефом. Есть небольшие межвидовые различия в относительных размерах, высоте и длине купола улитки и расположении её стержня (modiolus). Поскольку промонториум расположен под углом к лицевому каналу, расстояние между ними на уровне вершины промонториумом всегда достаточно большое. Круглое и овальное окна крупные. Овальное окно направлено латерально, круглое — каудо-латерально. Овальное окно чаще всего открывается в неглубокой ямке, которая спереди (а иногда и сзади) ограничена невысоким гребнем.

Мышцы слуховых косточек крупные. Напрягатель барабанной перепонки musculus tensor tympani проходит вдоль верхней стенки промонториума и оканчивается близко к его вершине. Стременная мышца m. stapedius проходит под лицевым каналом и выходит в тимпано-мастоидную щель. У одних видов он проходит почти горизонтально и оканчивается выше отверстия круглого окна, у других — заметно наклонён и располагается в ямке позади круглого окна. Мозжечковый намёт высокий.

Пневматизация слуховой капсулы у хомяковых незначительная и в основном осуществляется за счёт увеличения барабанного пузыря. Он немного вздут уже у *Allocricetulus*, в большей степени — у *Mesocricetus* и *Cricetus* и максимально — у *Tscherskia*. Эпитимпанальная камера, как правило, представлена неглубокой эпитимпанальной ямкой, иногда увеличенной в высоту (*Tscherskia*). Снаружи она закрыта перепонкой pars flaccida. Вздутие этой ямки изнутри слуховых косточек приводит к образованию среднего размера воздушной камеры, в которой оказываются часть арки, ампула переднего и ампула бокового полукружных каналов (*Mesocricetus* и *Cricetus*). Мастоид не пневматизирован, в крайнем случае, кость вокруг полукружных каналов приобретает губчатую структуру. Парафлоккулярная ямка крупная и глубокая.

Слуховые косточки

У всех палеарктических хомяков ось вращения косточек наклонена относительно продольной оси черепа. Рукоятка молоточка идет под углом к оси вращения (рис. 3). Шейка молоточка изогнута вперед и одновременно отогнута внутрь. Передний отросток длинный, в основании широкий, имеет вид изогнутой тонкой костной пластины с уплотненным верхним краем. Мускульный отросток крупный, расположен на шейке у основания рукоятки и отогнут вперед по ходу мускула. Киль рукоятки неширокий, в центральной части истончен, по краю плотный. Наковальня очень маленькая, ее длинный отросток короче шейки молоточка, короткий отросток маленький. Стремечко с выпуклой подошвой, его мускульный отросток расположен на ножке, ниже головки.

Разнообразие в строении косточек в первую очередь связано с наличием или отсутствием бокового нароста, а также с наклоном рукоятки молоточка относительно оси вращения (рис. 3, *p*), со степенью изгиба и наклона внутрь его шейки, с размерами головки молоточка и латерального отростка, и с относительными размерами наковальни и ее короткого отростка. Хорошо развитый боковой нарост (такой же, как у американских хомяков и незомииин) есть только у *Calomyscus* (Павлинов, 1980). В ряде случаев сохраняется его рудимент в виде небольшого выступа на границе шейки и рукоятки молоточка (у *Urocrinetus* и иногда у *C. longicaudatus*). У некоторых видов рода *Cricetulus*, не имеющих нароста, за него можно принять основание мускульного отростка или вырост задней стенки кия *manubrium*.

/ — головка молоточка *caput mallei*; 2 — шейка молоточка *collum mallei*; 3 — передний отросток молоточка *pr. anterior mallei*; 4, 5 — киль (= ребро) переднего отростка молоточка: дорсальный (4), медиальный (5) *crista mallei: dorsalis, intermedius*; 6 — рукоятка молоточка *manubrium mallei*; 7 — её подошва *basis manubrii mallei*; 8 — её киль *lamina manubrii*; 9 — латеральный выступ молоточка *pr. lateralis mallei*; 10 — боковой нарост молоточка; // — рудимент бокового нароста; 12 — мускульный отросток для крепления *m. tensor tympani pr. muscularis m. tensor tympani*; 13 — вырост задней стенки кия *manubrium*; 14 — сустав между наковальней и молоточком *articulatio incudomallearis*; 15 — наковальня *incus*; 16 — тело наковальни *corpus incudis*; 17 — короткий отросток наковальни *pr. brevis incudis*; 18 — длинный отросток наковальни *pr. longum incudis*; 19 — стремечко *stapes*; 20 — головка стремечка *caput stapedis*; 21 — ножки стремечка; 22 — подошва стремечка — *basis stapedis*; 23 — мускульный отросток для крепления стременного мускула — *pr. muscularis m. stapedius*

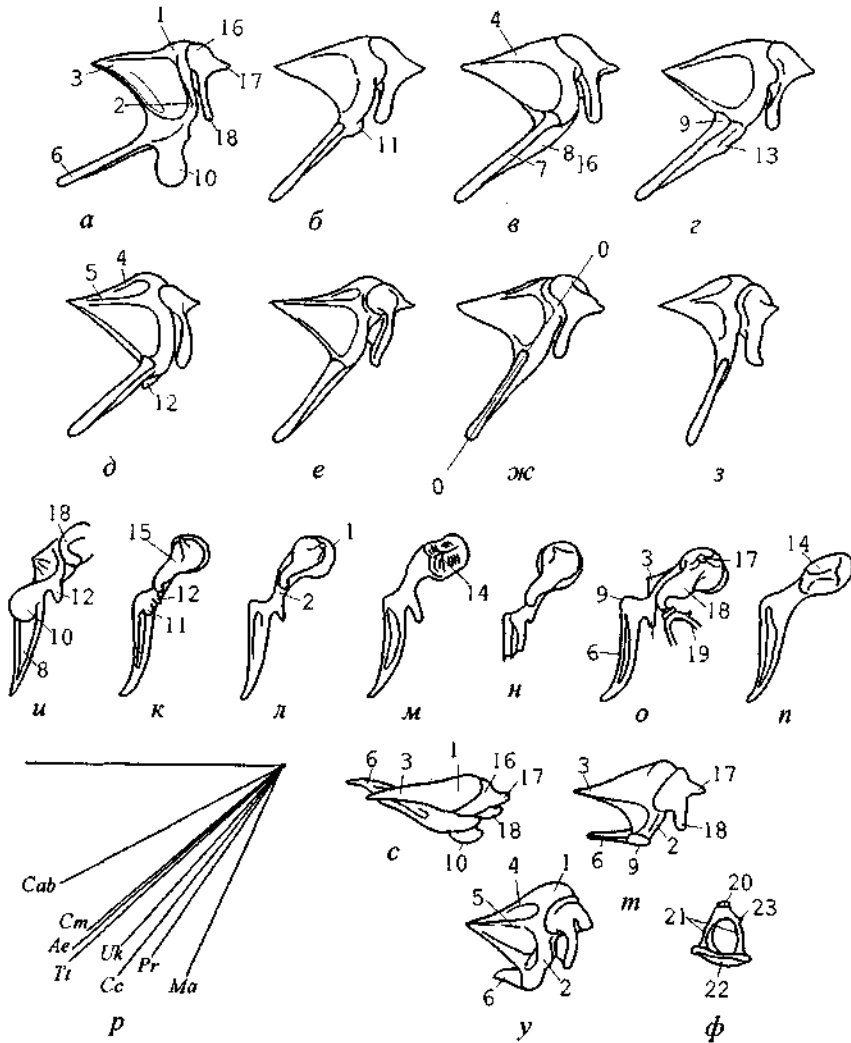


Рис. 3. Строение слуховых косточек:

a, u, c — *Calomyscus bailwardi*; *б, к* — *Cricetulus (Urocrinetus) kamensis*; *в, л, м* — *Cricetulus migratorius*; *з* — *Allocricetulus evermanni*; *д, о, у* — *Cricetus cricetus*; *ж* — *Phodopus roborovskii*; *н* — *Ph. sungorus*; *з, н, ф* — *Mesocricetus auratus*. *a-з* — сбоку, параллельно подошве рукоятки молоточка; *u-n* — сзади, со стороны наковальни, параллельно килу рукоятки молоточка; *c-у* — сверху, перпендикулярно плоскости подошвы рукоятки молоточка; *ф* — стремечко; *p* — наклон рукоятки молоточка (ось 0-0) относительно оси вращения

У *Calomyscus* косточки можно отнести к горизонтальному типу, а у остальных — к промежуточному, так как рукоятка молоточка у них заметно наклонена относительно оси вращения. Небольшой наклон рукоятки есть уже у *Calomyscus*. Угол наклона увеличивается в ряду *Calomyscus* — *Cricetulus*, *Allocricetulus* — *Tscherskia* — *Urocrucetus*, *Phodopus*, *Cricetus* — *Mesocricetus*. У последних членов этого ряда строение косточек приближается к вертикальному типу. Изгиб шейки молоточка вперёд, который обеспечивает более параллельное расположение рукоятки молоточка относительно оси вращения, в этом ряду уменьшается, а наклон шейки внутрь, наоборот, увеличивается. У *Calomyscus*, *Cricetulus* шейка лишь немного повёрнута внутрь и проходит почти параллельно или под очень небольшим углом к плоскости подошвы *manubrium*, тогда как у *Cricetus* (см. рис. 3) этот угол составляет уже больше 45°. Головка молоточка, как правило, небольшая и плавно переходит в киль переднего отростка, нижний край которого расположен на линии вращения косточек. У *Mesocricetus*, *Cricetus* и особенно у *Tscherskia* головка заметно увеличена и заметно поднята над осью вращения, поэтому в центральной части переднего отростка молоточка, вдоль оси вращения косточек, появляется другое уплотнение кости (срединный киль). Дорсальный киль при этом более короткий и менее широкий. У *Calomyscus* латеральный отросток не выражен. Шейка снаружи плавно переходит в рукоятку. У остальных этот отросток, как правило, небольшой или умеренно крупный. Есть определённая, хотя и не строгая, прямая зависимость между размерами латерального угла и наклоном внутрь шейки молоточка. Кроме того, у хомяковых прослеживается соответствие между углом наклона рукоятки молоточка и размерами длинного отростка наковальни. У видов с более вертикальным положением рукоятки длина длинного отростка наковальни больше.

Направления развития слуховой капсулы и разнообразие её строения у хомяков Палеарктики

Морфологическая специализация слуховой капсулы у *Cricetinae* связана с развитием и увеличением барабанного пузыря и с усилением пневматизации капсулы в целом. Вариант наиболее генерализованного строения слуховой капсулы характерен для *Phodopus* (см. рис. 1-3). Слуховая капсула имеет минимальные размеры, не вздута. Барабанный пузырь небольшой, его вершина оканчивается длинным узким наружным выростом. Ветви внутренней стенки не смыкаются,

и потому слуховая труба выходит у самой вершины барабанной капсулы. Черты морфологической продвинутое™ проявляются в том, что верхняя ветвь подходит близко к промонториуму, иногда даже вплотную к нему, а у некоторых экземпляров *P. sungorus* бывает выражен вырост нижней ветви внутренней стенки. Кроме того, почти весь край слухового прохода образован барабанной костью, и хотя ее восходящие ветви не смыкаются, щель между ними уже довольно узкая. Промонториум невысокий, но ямки над ним глубокие. В отличие от многих других родов у *Phodopus* капсула приподнята и лежит выше жевательной поверхности коренных. Входное отверстие стапедальной артерии сдвинуто вперёд. Артерия пересекает промонториум в желобке, заметно отступя от края круглого окна.

Другой генерализованный вариант слуховой капсулы представлен в подроде *Urocricetus*, который заметно отличается от такового номинативного подрода *Cricetulus*. Он, как и предыдущий, сочетает в себе примитивные черты с продвинутыми. Слуховые барабаны не вздуты, имеют конусовидную форму, но, в отличие от барабанов у *Phodopus*, расположены довольно высоко, выше уровня жевательной поверхности коренных, и в горизонтальной плоскости ориентированы более параллельно друг другу. Задняя стенка барабанного пузыря недоразвита в большей степени, чем у *Phodopus*. Её край практически не загибается внутрь и доходит лишь до середины круглого окна, выходное отверстие которого открывается в тимпано-мастоидную щель и хорошо видно через нее снаружи. Вершина барабанного пузыря образует довольно крупный вырост. Генерализованное состояние проявляется и в строении слуховых косточек. Они сохраняют рудимент бокового нароста, хотя уже относятся к промежуточному типу, и угол наклона рукоятки молоточка к оси вращения у них сопоставим с таковым у *Cricetulus*. По оформлению слухового прохода и по строению внутренней стенки слуховые барабаны у *Urocricetus* более продвинуты, нежели у *Phodopus*. Хотя восходящие ветви не смыкаются друг с другом, передняя ветвь более широкая и частично закрывает передний отросток молоточка (см. рис. 1). Внутренняя стенка барабанного пузыря — «мышинного типа», однако обе её ветви разрастаются в большей степени и довольно плотно обрастают промонториум. У *Urocricetus* проявляется тенденция к замыканию отверстия слуховой трубы сзади за счёт наличия крупного выроста нижней ветви, а также широкого, направленного к вершине промонториума выроста верхней ветви (см. рис. 2). Последний частично накрывает жело-

бок, в котором проходит напрягатель барабанной перепонки, и хотя ветви ещё не срастаются друг с другом, тенденция к их соединению позади слуховой трубы налицо. Строение промоториума, наоборот, более примитивно. Он крупный, широкий, с гладкой поверхностью, относительно слабо выпуклый, с плохо выраженным рельефом верхней стенки. Стапедальная артерия входит в барабан сзади, но при этом немного отступая от края круглого окна, правда, не так сильно, как у *Phodopus*, и проходит наклонно.

У остальных хомяковых варианты конструкции слуховой капсулы морфологически более специализированы. Они различаются главным образом оформлением внутренней стенки и разными тенденциями пневматизации слуховой капсулы. Хомяков *Cricetulus*, *Allocricetulus* и *Tsherskia* можно объединить в одну группу. Они существенно различаются по уровню специализации слуховой капсулы, но сходны друг с другом по строению базовых структур и тенденциями развития. Строение внутренней стенки у них — «мышинного» типа. У всех верхняя ветвь внутренней стенки заходит в пространство над промоториумом. В отличие от *Phodopus* барабаны низко опущены, а стапедальная артерия входит в капсулу сзади и направлена под углом к оси промоториума (снизу — непосредственно по краю круглого окна, сверху — отступая от него). Вершина пузыря у всех членов данной группы, включая наиболее генерализованного *Cricetulus*, раздута, и ветви внутренней стенки срастаются впереди слуховой трубы, так что отверстие, через которое она выходит, расположено на медиальной стенке и смещено назад ближе к вершине промоториума (см. рис. 2). Наружного выроста на вершине нет. Промоториум невысокий, рельеф его верхней стенки выражен слабо, ямки над ним неглубокие.

Морфологический ряд *Cricetulus* — *Allocricetulus* — *Tsherskia* отражает усиление пневматизации слуховой капсулы, сначала за счёт вздутия барабанного пузыря, а затем ещё и за счёт увеличения размеров эпителипанального кармана и губчатой пневматизации мастоида. В этом ряду можно наблюдать: а) формирование стенки наружного слухового прохода путем разрастания и смыкания восходящих ветвей тимпаникума с последующим окостенением верхней стенки (сопровождающимся редукцией *pars flaccida*) в результате увеличения размеров главным образом задней ветви (у *Tsherskia*); б) значительное увеличение размеров барабанного пузыря; в) изменение его формы от конусовидной к почти округлой; г) увеличение высоты эпители-

панальной ямки, сопровождающееся д) изменением формы и размеров головки молоточка, е) формирование костной трубки стапедальной артерии (у *Tsherskia*).

У *Cricetulus* слуховая капсула генерализованного типа, конусовидной формы, с немного вздутой вершиной, без наружного выроста (иногда могут сохраняться его рудименты, например, у *C. barabensis*). Задняя стенка проходит на уровне круглого окна. Между восходящими ветвями *os tympanicum* остается умеренно широкая щель. Рельеф внутренней стенки барабанной полости сглаженный. Промоториум низкий. Трубка лицевого канала едва намечена. Ямка овального окна неглубокая, ограничивающих ее гребней нет. Стапедальная артерия входит в капсулу сзади и пересекает промоториум в желобке по краю круглого окна почти перпендикулярно его оси. Слуховые косточки промежуточного типа. Молоточек с одинарной головкой. Бокового нароста нет, но у некоторых видов (*C. longicaudatus*, *pseudogriseus*, иногда у *barabensis*) основание мускульного отростка, сдвинутого в сторону наковальни, имитирует его наличие.

По сравнению с *Cricetulus* у *Allocricetulus* слуховая капсула расположена более вертикально. Барабанный пузырь заметно раздут, более округлой формы, спереди подходит близко к алисфеноиду. Восходящие ветви барабанной кости практически сходятся над слуховым проходом, щель между ними узкая. Наметилась незначительная редукция *pars flaccida*. Задняя стенка барабанного пузыря дальше смещена назад и даже образует вырост, который практически смыкается с мастоидом. У *A. curtatus* внутренняя стенка барабана, как у *Cricetulus*. У *A. eversmani* её верхняя ветвь доходит до вершины улитки. Промоториум более выпуклый. Стапедальная артерия входит в барабан гораздо ближе к яремному отростку и идёт более наклонно к оси промоториума, снизу по самому краю круглого окна. Слуховые косточки, как у *Cricetulus*.

У *Tsherskia* слуховые барабаны самые крупные среди палеарктических хомяков, низко опущены. Барабанный пузырь округлой формы, очень сильно вздут, спереди почти смыкается с алисфеноидом. Снизу барабаны сближены, и их оси практически параллельны. Задняя стенка тимпаникума проходит позади круглого окна и образует небольшой задний карман, нависающий над тимпано-мастоидной щелью. Слуховой проход полностью образован барабанной костью, его верхняя стенка частично окостеневает. *Pars flaccida* заметно редуцирована. Верхняя ветвь внутренней стенки до улитки не доходит,

хотя образует по направлению к ней широкий вырост. Выход слуховой трубы далеко отстоит от вершины барабана, но щель между ветвями его внутренней стенки длинная. Стапедиальная артерия проходит под углом к оси промоториума, частично в костной трубке. Ее входное отверстие расположено сзади. Промоториум невысокий. Эпитимпанальной камеры нет, но эпитимпанальная ямка увеличена в высоту. Слуховые косточки промежуточного типа, но переходные к вертикальному. Рукоятка молоточка повернута под большим углом к оси вращения. Головка молоточка заметно увеличена и образует выступ. Передний отросток с двумя гребнями — по верхнему краю и по линии оси вращения косточек.

К этому же типу можно было бы отнести и слуховую капсулу *Cricetus*, по крайней мере по ключевым параметрам строения внутренней стенки барабанного пузыря (таким как, наличие длинной щели между ветвями внутренней стенки) и параллельному положению верхней ветви относительно оси промоториума. Однако по положению в черепе, по деталям строения внутренней стенки, по степени и особенностям пневматизации, по уровню специализации слухового прохода она заметно отличается от капсулы хомяков группы *Cricetulus*.

У *Cricetus* слуховая капсула расположена выше жевательной поверхности коренных, умеренно вздута. Верхняя стенка слухового прохода частично окостеневает (см. рис. 1), pars flaccida заметно редуцирована. Промоториум невысокий и довольно короткий, возможно поэтому барабанный отдел выглядит смещённым вперёд относительно улитки, а верхняя ветвь лишь незначительно проникает в пространство над промоториумом и, как правило, не подходит к нему вплотную. Ямка напрягателя барабанной перепонки крупная. Край верхней ветви бывает немного отогнут наружу, у самой вершины капсулы вдоль линии смыкания ветвей иногда формируется короткий гребень. Отверстие слуховой трубы расположено на медиальной стенке, на удалении и от вершины капсулы, и от вершины улитки. Задняя стенка немного раздута и образует карман. Как и у хомяков группы *Cricetulus*, стапедиальная артерия входит в капсулу близко к краю круглого окна и пересекает улитку в желобке под углом к её оси. Иногда в области овального окна образуется небольшой костный вырост, частично накрывающий артерию. Пневматизация затронула не только барабанный, но и эпитимпанальный отдел. В нём образовалась небольшая камера, в которую частично заходят полукружные каналы. Слуховые косточки промежуточного типа. Головка молоточ-

ка увеличена. Передний отросток с гребнями по верхнему краю и по линии оси вращения косточек. Многие особенности строения слуховой капсулы подвержены индивидуальной изменчивости и не всегда бывают чётко выражены.

Особый вариант строения слуховой капсулы характерен для *Mesocricetus*, внутренняя стенка у которого «сциуридного» типа (см. выше). Слуховые барабаны высоко подняты, умеренно вздуты. Восходящие ветви барабанной кости полностью охватывают слуховой проход. Его верхняя стенка частично окостеневает за счёт разрастания обеих восходящих ветвей tympanicum, pars flaccida заметно редуцирована. Вершина барабанного пузыря вздута, наружного выроста нет; ветви его внутренней стенки полностью смыкаются впереди слуховой трубы, выходные отверстия которой смещены назад к вершине промоториума. Верхняя ветвь широкая, проходит под углом к оси промоториума и, как правило, до его стенки не доходит, хотя иногда (отмечено у *M. auratus*) она образует вырост к вершине промоториума. Некоторые детали рельефа внутренней стенки барабанной полости (определяющие специфику «сциуридного» типа) аналогичны таковым *Cricetus*, но выражены более чётко. Край верхней ветви в той или иной степени отогнут наружу, в барабанную полость; иногда вдоль линии смыкания ветвей впереди отверстия слуховой трубы формируется гребень (см. рис. 2). Промоториум умеренно выпуклый. Стапедиальная артерия, как и у хомяков группы *Cricetulus*, входит в капсулу сзади, близко к краю круглого окна и направлена под углом к оси промоториума, однако в области овального окна она заключена в костную трубку. Как и у *Cricetus*, пневматизация слуховой капсулы осуществляется не только за счёт увеличения барабанного пузыря, но и за счёт вздутия эпитимпанального кармана, а также губчатой пневматизации мастоида. В результате формируется небольшая эпитимпанальная камера, которая включает ампулы и часть арок переднего и бокового полукружных каналов. Слуховые косточки промежуточного типа. Головка молоточка крупная с выступом. На переднем отростке два гребня. Мускульный отросток не выражен. Короткий отросток наковальни очень мал. Чёткость проявления признаков подвержена межвидовой и внутривидовой изменчивости. Наиболее полно вся совокупность описанных черт выражена у *M. auratus*.

И, наконец, еще один вариант строения слуховой капсулы среди хомяков Палеарктики встречается только у *Calomyscus*. Слуховые барабаны этого рода обладают конструктивным сходством с таковы-

ми малагаскарских *Mastomys*, а также американских группы *Vadimus*. Сходство именно с этими группами хомяковых (в широкой трактовке семейства) было отмечено и по другим морфологическим показателям: по строению зубов, желудка и др. (Thomas, 1920; Артуролуц, 1933; Stehlin and Schaub, 1950–1951; Воронцов, 1957, 1967). Из палеарктических хомяков барабаны *Calomyscus* морфологически ближе всего к барабанам *Urosciscetus* и, отчасти, *Phodopus*.

По внешним признакам слуховая капсула *Calomyscus* наиболее близка к генерализованному типу, но по строению внутренней стенки она высоко специализирована и отличается от капсулы других палеарктических хомяков. Она низко опущена (как в группе *Cricetulus*). Барабанный пузырь конусовидной формы, вздут минимально; его вершина снаружи вытнута в трубку, а нижняя стенка сзади проходит вплотную к промоториуму на уровне его нижней стенки. Задняя стенка расположена на уровне круглого окна. Восходящие ветви барабанной кости не смыкаются. Передняя ветвь спереди довольно широкая, с хорошо выраженным передним клововидным отростком. Задняя ветвь короткая. *Part fasciata* крупная. Вход стапедальной артерии смещен вперёд; артерия пересекает промоториум поперёк его оси, заметно отступив от края круглого окна (как у *Rhodopus*). Внутренняя стенка оформлена по особому «диплоидному» типу. Барабанная кость смыкается позади слуховой трубки, доходит до вершины промоториума и даже налегает на нее. Её верхняя ветвь проходит под углом к оси промоториума далеко от его стенки и в пространство над ним заходит незначительно, поэтому ямка натягателя барабанной перепонки крупная. Слуховая труба выходит через отверстие в барабанной кости у вершины барабана. Слуховые косточки можно отнести к горизонтальному типу, хотя рукоятка молоточка уже повернута относительно оси вращения; правда, угол поворота по сравнению с таковыми других палеарктических хомяковых минимальный. Молоточек с хорошо развитым боковым наростом. Эпигимпанальный и мастойдный отделы не пневматизированы.

Обсуждение

Филогенетические реконструкции

Основное отличие в строении слуховой капсулы палеарктических хомяковых от таковой американских хомяков и малагаскарских неомнин связано с отсутствием бокового нароста на молоточке. Размер

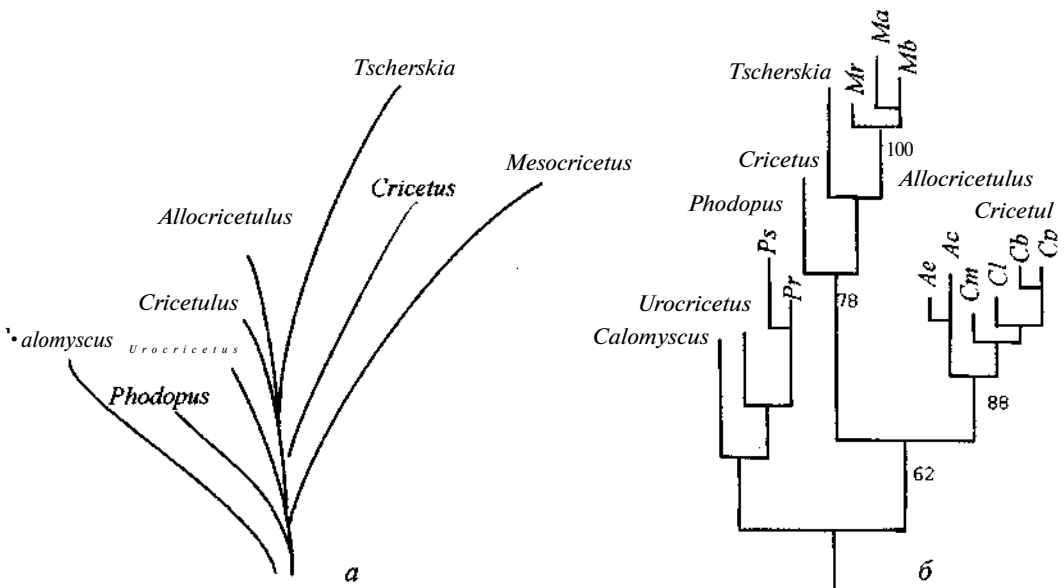


Рис. 4. Схема семофилеза слуховой капсулы Cricetidae (a) и одно из трёх парсимониальных деревьев (б), полученных на основе анализа 54 признаков её строения (без взвешивания, и для большинства признаков с запретом реверсий), выполненного с помощью пакета PAUP 3.1.1 (Swofford, 1993).

Длина ветвей отражает уровень морфологической специализации слуховых барабанов (a) или уровень различий (б). Цифры соответствуют показателям bootstrap-поддержки соответствующих узлов (%). Сокращения: Ac — *Allocricetulus curtatus*, Ae — *A. evermanni*, Cb — *Cricetulus barabensis*, Cl — *C. longicaudatus*, Cm — *C. migratorius*, Cp — *C. pseudogriseus*, Ma — *Mesocricetus auratus*, Mb — *M. brandtii*, Mr — *M. raddei*, Ps — *Phodopus sungorus*, Pr — *P. roborovskii*

нароста в принципе коррелирует с увеличением угла наклона рукоятки (чем больше наклон рукоятки, тем меньше размеры бугорка), и потому косточки с наростом можно считать конструктивно исходными для косточек без него. Увеличение угла наклона рукоятки связано с повышением остроты слуха и отражает адаптивную специализацию слухового анализатора. Другие проявления уровня морфологической продвинутости слуховой капсулы касаются формирования стенок слухового прохода, степени развития барабанного пузыря и уровня пневматизации слуховой капсулы. В морфологически генерализованных группах, к которым относится и рассматриваемый таксон, в развитии этих признаков велика роль параллелизмов. Разрастание и смыкание восходящих ветвей *os tympanicum*, формирование костной стенки слухового прохода и связанное с этим изменение площади барабанной перепонки, увеличение размеров барабанного пузыря и полное смыкание его задней стенки с петромастоидом, образование полостей в эпитимпанальной части и мастоиде могут развиваться независимо, поэтому сходство по этим параметрам можно расценивать и как синапomorphic, и как отражение параллелизма. При построении схемы семофилеза слуховой капсулы в тех ситуациях, когда было необходимо сделать выбор в пользу той или другой оценки, мы рассматривали сходство этих параметров как параллелизм. Другие особенности напрямую не связаны с уровнем специализации. Сходство по ним с большей вероятностью можно считать обусловленным исторической преемственностью. К ним, в первую очередь, можно отнести детали строения внутренней стенки. Именно эти параметры мы рассматривали как ключевые при построении схемы филогенетических отношений, а также учитывали положение капсулы в мозговой коробке и положение входного отверстия стременной артерии.

Наиболее вероятный семофилез слуховой капсулы палеарктических хомяковых представлен на рис. 4. Примитивное строение слуховых косточек и внешних параметров слуховой капсулы, наряду с особым строением внутренней стенки барабанной полости, ставит род *Calomyscus* в обособленное положение среди палеарктических *Cricetidae*. Морфологически он ближе к американским хомяковым и мадагаскарским незомиинам, что можно трактовать как свидетельство родства, но с большей вероятностью — как результат параллельного развития. Его нельзя рассматривать как форму, исходную для *Cricetidae*, ввиду высокой специализации внутренней стенки барабана, не типичной для других палеарктических хомяковых. В качестве морфо-

логической основы для линии, ведущей к *Calomyscus*, мог служить вариант слуховой капсулы, аналогичный варианту, свойственному американским хомяковым, например *Baiomys*. Развитие слуховой капсулы в этой линии сопровождалось изменением внутренней стенки на фоне сохранения примитивного типа косточек. В линии, ведущей к палеарктическим *Cricetidae*, эволюционные преобразования, наоборот, прежде всего коснулись слуховых косточек, на первых этапах не затронув примитивный тип строения внутренней стенки.

Слуховые барабаны *Phodopus* и *Cricetulus* во многом похожи, однако различия в положении капсулы в черепе и прохождении *a. stapediales*, а также в тенденциях развития барабанов, позволяют считать более вероятным независимое развитие этих групп. Для *Phodopus* характерна тенденция к разрастанию внутренней стенки барабанного пузыря при практически полном отсутствии вздутия. В результате ветви *os tympanicum* у них более широкие и плотнее прилегают к промоториуму, а слуховая труба выходит у вершины. У *Cricetulus*, наоборот, вздутие более значительное, тогда как разрастание стенок менее выражено. Отсюда в целом более широкая щель между верхней ветвью и промоториумом и смещение выходного отверстия слуховой трубы назад.

Слуховая капсула подрода *Urocrinetus* по внешнему строению и строению слуховых косточек относится к наиболее генерализованному типу, но с признаками определенной специализации в строении внутренней стенки. По деталям внешнего строения, по степени пневматизации, по положению стапедальной артерии она похожа на капсулу *Phodopus*; по положению к мозговой коробке сходна с *Cricetulus*; по исходному типу строения внутренней стенки близка к обоим названным родам, а по тенденциям её развития напоминает *Calomyscus*. У *Urocrinetus* ярко проявляется тенденция к замыканию отверстия слуховой трубы сзади, которая в полной мере реализована у *Calomyscus*. Основу для такого пути развития можно найти в строении капсулы и *Phodopus*, и *Cricetulus*; однако в линии *Cricetulus* преобразования внутренней стенки связаны прежде всего с объединением её ветвей не позади, а впереди выхода слуховой трубы. Всё это заставляет рассматривать подрод *Urocrinetus* как самостоятельную линию базального уровня ветвления, в которой слуховая капсула развивалась в том же направлении, что и капсула *Calomyscus*.

Сходство в строении базовых структур и общность тенденций развития слуховой капсулы позволяют отнести *Cricetulus*, *Allocri-*

tulus и *Tsherskia* к одной филетической линии, которую условно можно назвать «крицетулюсной». Основываясь на ключевых параметрах слуховой капсулы, к этой же линии можно отнести и *Cricetus*. Однако, учитывая морфологическое своеобразие этого рода и его определённое и, по-видимому, параллельное сходство с *Mesocricetus* (в первую очередь, по положению слуховой капсулы и по тенденциям её пневматизации), можно рассматривать этот род в качестве базального ответвления «крицетулюсной» ветви, развивающегося параллельно и с *Mesocricetus*, и с *Tscherskia*.

Самостоятельную линию развития представляет *Mesocricetus*. Она тесно связана с линией *Cricetulus* (о чем свидетельствует сходство в формировании выхода слуховой трубы и в особенностях прохождения стременной артерии) и в принципе может быть объединена с ней. Однако различия в способах формирования внутренней стенки барабанной полости и в особенностях пневматизации слуховой капсулы говорят о независимом, хотя во многом параллельном, эволюционном развитии этих групп. Наиболее вероятной представляется дивергенция этих линий на стадии, предшествующей ответвлению *Cricetus*. Параллельно в этих линиях проходило: а) формирование наружного слухового прохода (постепенное окостенение верхней стенки, редукция pars flaccida), б) преобразование слуховых косточек (укрупнение головки молоточка, появление дополнительного кия, увеличение угла наклона рукоятки) и в) образование костной трубки стапедиальной артерии. Кроме того, сходство в строении слуховой капсулы *Cricetus* и *Mesocricetus*, которое проявляется в особенностях её пневматизации и в некоторых деталях строения внутренней стенки (в частности, в наличии отогнутого края и переднего гребня) также можно рассматривать как параллельное.

Результаты предварительного кладистического анализа (рис. 4, б), основанного на признаках, использованных выше для описания разнообразия слуховой капсулы, вполне согласуются с предложенной схемой семофилеза. Основное отличие заключается в том, что формы с наиболее специализированной слуховой капсулой (*Cricetus*, *Mesocricetus*, *Tsherskia*) составили единую кладу, причём с довольно высоким уровнем бутстрэп-поддержки. Однако анализ признаков показал, что в основе этого объединения лежат апоморфии по тем признакам, которые были оценены нами как параллельно развивающиеся. Взвешивание признаков несколько меняет топологию деревьев, увеличивая неопределённость положения *Cricetus* и *Tscherskia*

относительно *Mesocricetus*. Встречающееся на иарсимониальных деревьях объединение генерализованных форм (*Calomyscus*, *Urocrinetus* и *Phodopus*) (например, на рис. 4, б), не достоверно и на бутстрэп-кладограмме не проявляется.

Результаты проведённого анализа подтверждают высокую морфологическую специфичность рода *Calomyscus* и согласуются с предположением о независимом развитии этого рода относительно других хомяков Палеарктики. Они также свидетельствуют об обособленном положении *Mesocricetus*, монофилии *Allocricetulus* и *Cricetulus* и самостоятельности рода *Phodopus*. Кроме того, морфологическое своеобразие подрода *Urocrinetus* говорит о его обособленности относительно других видов *Cricetulus* и о правомочности выделения его в отдельный род, что согласуется с выводами, сделанными на основе анализа молекулярных данных (Лебедев и др., 2003). Положение *Cricetus* по полученным данным остаётся неопределённым.

Благодарности

Автор признателен сотрудникам Зоологического музея МГУ и Зоологического института РАН за предоставление материалов. Особую благодарность автор выражает сотруднику ИПЭЭ РАН В.С. Лебедеву за помощь в проведении кладистического анализа и обсуждении его результатов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 03-04-48958) и НШ № 1808.2003.4, а также программы РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

ЛИТЕРАТУРА

- Аргиропуло А,И. 1933. Роды и виды хомяков (Cricetinae) Палеарктики // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 1. № 3-4. 242 с.
- Воронцов Н.Н. 1957. Строение желудка и соотносительное развитие отделов кишечника хомяков (Cricetinae, Rodentia, Mammalia) Палеарктики и Нового Света // Докл. АН СССР. Т. 117. Вып. 3. С. 526-529.
- Воронцов Н.Н. 1959. Систематика хомяков (Cricetinae) мировой фауны и их филогенетические связи // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. Т. 64. № 5. С. 134-137.
- Воронцов Н.Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышьеобразные). — Новосибирск. 232 с.
- Воронцов Н.Н. 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. 1. Морфология и экология. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6. — Л. 452 с.

- Воронцов Н.Н., Потапова Е.Г. 1979. Систематика мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Cricetidae). 2. Положение *Calomyscus* в системе Cricetinae // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 9. С. 1391-1397.
- Картавец Ю.Ф., Картавец И.В. и Воронцов Н.Н. 1981. Популяционная генетика и геогеография диких млекопитающих. 5. Генетические дистанции между представителями различных родов палеарктических хомячков (Rodentia, Cricetidae) // Генетика. Т. 20. № 6. С. 961-967.
- Картавец И.В. 2002. Проблемы кариосистематики и филогении грызунов Палеарктики: Автореф. докт. дисс. — Владивосток. 50 с.
- Лебедев В.С., Иванова К.В., Павлова Н.К., Полтораус А.Б. 2003. Молекулярная филогения палеарктических хомячков // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих: Материалы междунар. совещания. — СПб. С. 114-118.
- Павлинов И.Я. 1980. Систематическое положение мышевидных хомячков *Calomyscus* Thomas, 1905 (Rodentia: Cricetidae) по данным строения слуховых костей // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 2. С. 312-316.
- Павлинов И.Я. 1980а. Эволюция и таксономическое значение строения костного среднего уха в подсемействе песчанок Gerbillinae (Rodentia: Cricetidae) // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. Т. 85, № 4. С. 20-33.
- Павлинов И.Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. — М. 297 с. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 46.)
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. Песчанки мировой фауны. — М. 368 с.
- Потапова Е.Г. 1998. Пути преобразования костного среднего уха тушканчиковобразных (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 1. С. 80-97.
- Раджабли С.В. 1975. Кариологическая дифференциация хомячков Палеарктики (Rodentia, Cricetidae) // Докл. АН СССР. Т. 225. № 3. С. 697-700.
- Fahlbusch V. 1969. Pliozane und Pleistozane Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen // Acta zool. crac. Vol. 14. № 5. P. 99-137.
- Jansa S.A., Goodman S.M., Tucker P.K. 1999. Molecular phylogeny and biogeography of the native rodents of Madagascar (Muridae: Nesomyinae). A test of the single-origin hypothesis // Cladistics. Vol. 15. № 3. P. 253-270.
- Lavocat R., Parent J.-P. 1985. Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil and living rodents // Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis. W.P. Luckett and J.-L. Hartenberger (eds.). N. Y., Lnd.: Plenum Press. P. 333-354.
- Michaux J., Catzeflis F. 2000. The bushlike radiation of muroid rodents is exemplified by the molecular phylogeny of the LCAT nuclear gene // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 17. № 2. P. 280-293.
- Michaux J., Rezes A., Catzeflis F. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents // Mol. Biol. Evol. Vol. 18. № 11. P. 2017-2031.

- Moore W.J. 1981. The mammalian skull. Lnd, N.-Y.: Cambridge Univ. press. 369 p.
- Stehlin H.G., Schaub S. 1950-1951. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager/7 Schweiz. Pal. Abhandl. Bd 67. S. 2-385.
- Swofford D.L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Vol. 3.1.1. Computer program. Smithsonian Institution, Washington (DC).
- Thomas O. 1920. The new species of *Calomyscus* II Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. Vol. 26. № 4. P. 938-940.
- Wahlert J.H. 1984. Relationships of the extinct rodent *Cricetops* to *Lophiomys* and the Cricetinae (Rodentia, Cricetidae) // Amer. Mus. Novitates. 1984. №-2784. P. 1-15.

SUMMARY

The most possible scenario for the phylogeny among all native genera of Old World hamsters inferred from the middle ear morphology is presented. The genus *Calomyscus* takes the most isolated position in this group. The remaining genera composed in four independent lineages. The most generalities are *Phodopus* and *Urocrictetus*. Genera *Allocrictetus*, *Cricetulus*, *Tscherskia* may be grouped in one lineage inspite of extreme morphological diversity. The genus *Mesocricetus* also represents independent line that seems to be close related to the *Cricetulus* phylum. On the cladogram based on the middle ear morphology, *Cricetus*, *Mesocricetus* and *Tscherskia* demonstrate more close affinity. The relationships and position of *Cricetus* are unclear.

УДК 599-14

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА У МАЛЫХ
(СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ) СЛЕПЫШЕЙ,
NANNOSPALAX PALMER, 1903 (RODENTIA)

А.Ю. Пузаченко

Институт географии РАН,
109017, Москва, Старомонетный пер., 29, e-mail: puzak@newmail.ru

**A. Yu. Puzachenko. Variability of the skull in the lesser
(Mediterranean) mole rats, *Nannospalax* Palmer, 1903 (Rodentia)**

Исследовали изменчивость 31 краниометрического признака у всех морфологических видов малых слепышей (*Nannospalax* Palmer, 1903: *N. ehrenbergi*, *N. nehringi*, *N. leucodori*). Результаты морфометрического анализа (многомерное шкалирование, кластерный анализ) соответствуют системе рода, предложенной В.А. Топачевским (1969). Подтверждена существенная морфологическая дифференциация между *N. ehrenbergi* и парой «*N. nehringi* — *N. leucodon*» и между *N. nehringi* и *N. leucodon*. Морфологически *N. ehrenbergi* ближе к *N. nehringi*, чем к *N. leucodon*. Географическая изменчивость обнаружена у *N. nehringi* и *N. leucodon*; географические формы соответствуют ранее описанным подвидам: *N. l. leucodon*, *N. l. monticola*, *N. n. nehringi*, *N. n. cilicicus*. Максимальные различия между морфологическими формами обнаружены по максимальной и основной длине черепа, длине нёба и лицевого отдела, мастоидной ширине, скуловой ширине, ширине роострума, ширине основания черепа между *fossae glenoidea*, длине зубных рядов и др. Половой диморфизм у *N. leucodon* и *N. ehrenbergi* выражен слабо, а у *N. n. nehringi* затрагивает практически все отделы черепа. Показаны различия в проявлении диморфизма между географическими формами. Структура изменчивости в роде *Nannospalax* не остается постоянной и выражается в виде уменьшения числа независимых компонент изменчивости (размерности модели многомерного шкалирования) и снижении энтропии на нижних, наиболее молодых иерархических уровнях

(вид, подвида). Основная особенность палестинского слепыша *N. ehrenbergi*, для которого получены максимальные значения энтропии Шеннона, состоит в расширении базиса размерной изменчивости, затрагивающем сустав нижней челюсти, зубные ряды и ряд других функционально нагруженных структур. Высокие величины выравненное™ и низкие величины энтропии Кульбака (модель равномерного распределения), полученные для этого вида, служат указанием на удаленность «системы» от состояния равновесия.

В семействе Spalacidae Gray, 1821 систематики выделяют один или два рода. После таксономической ревизии семейства В.А. Топачевским (Топачевский, 1969) в русскоязычной литературе принято разделять крупных (и по ряду признаков черепа более специализированных к роющему образу жизни) слепышей *Spalax* Güldenstäedt, 1770 и мелких, относительно менее специализированных *Nannospalax* Palmer, 1903. В настоящее время этой точки зрения придерживаются многие, если не большинство систематиков (Павлинов, Россоломо, 1987; Corbet, Hill, 1986; Wilson, Reeder, 1993; Nowak, 1997; Mitchell-Jones et al., 1999, и др.). В то же время значительным числом исследователей род *Spalax* рассматривается как единственный рецентный род семейства (Honacki et al., 1982; Kivanc, 1988; Savič, Nevo, 1990; Harrison, Bates, 1991; Nevo et al., 1995).

В системе, предложенной В.А. Топачевским, основанной только на морфологических (краниальный и посткраниальный скелет) критериях и, отчасти, палеонтологических данных, род *Nannospalax* включает 3 вида: слепыш Неринга (*N. nehringi* Satunin, 1898), белозубый слепыш (*N. leucodon* Nordmann, 1840) и палестинский слепыш (*N. ehrenbergi* Nehring, 1898). Слепыши Неринга и белозубый объединены в подрод *Mesospalax* Mehely, 1909 и противопоставлены палестинскому слепышу, отнесенному к подроду *Microspalax* Nehring, 1897 (Топачевский, 1969). Разделение рода *Nannospalax* на два подрода не нашло широкого признания в силу неясности таксономических отношений между балканскими, малоазийскими и ближневосточными слепышами. Крайней точки зрения придерживаются исследователи, которые объединяют всех крупных слепышей этого рода в один вид или надвид *Spalax leucodon*, а мелких — в надвид *S. ehrenbergi*, возможно, более чем с тремя десятками «биологических», «хромосомных» видов (Savič, Soldatovic, 1984; Savič, Nevo, 1990; Nevo, 1986; Nevo et al., 1995; Harrison, Bates, 1991).

Ареал белозубого слепыша расположен в юго-восточной Европе, слепыша Неринга — в Малой Азии и Закавказье, палестинского сле-

пыша — в Малой Азии, на Ближнем Востоке и северо-востоке Африки (рис. 1). На юге центральной Турции ареалы последних двух видов перекрываются (Nevo et al, 1995).

Внутривидовая систематика рода весьма запутанна. В литературе описано более 13 «морфологических» подвидов у *N. leucodon*, 7—9 — у *N. nehringi* и 5 — у *N. ehrenbergi*. Значительную проблему при принятии той или иной таксономической схемы представляет широкий хромосомный полиморфизм («робертсоновский веер»), выявленный в 70—90-х годах у всех видов рода, поэтому представления о видовой и внутривидовой таксономии слепышей во многом определяются тем, какой концепции вида придерживается тот или иной автор.

Несмотря на ряд серьезных морфометрических исследований, проведенных с применением методов многомерной статистики (Пешев и др., 1988; Auffray et al., 1999; Nevo et al., 1988; Nevo, Beiles, 1989; Corti et al, 1996, и др.), комплексного морфометрического анализа рода *Nannospalax* не проводилось.

В России объем коллекционных материалов по данной группе невелик. Только в самое последнее время в Зоологическом музее МГУ (ЗММГУ, Москва) была укомплектована коллекция, включающая всех представителей рода. Эта коллекция и коллекция Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург) позволяют провести генерализованный анализ изменчивости черепа *Nannospalax*.

Основной задачей работы являлось систематическое описание краниологической изменчивости в роде *Nannospalax* от уровня «надвидовых» таксонов до уровня полового диморфизма. Также была предпринята попытка количественного измерения морфологического разнообразия с использованием в качестве меры нормированной энтропии Шеннона. Поскольку предметом данной работы является морфологическая изменчивость, то в качестве базовой схемы была принята система рода по В.А. Топачевскому. При этом, хотя такая гипотеза не исключена, в работе не предполагалось, что данная система отражает филогенетические связи внутри рода.

Содержание основной тестируемой гипотезы состояло в предположении единой структуры краниологической изменчивости для всех иерархических уровней от надвидового до субвидового. Альтернатива предполагает, что существуют, по крайней мере, некоторые структуры черепа, изменчивость которых специфически связана с каким-либо конкретным уровнем иерархии.

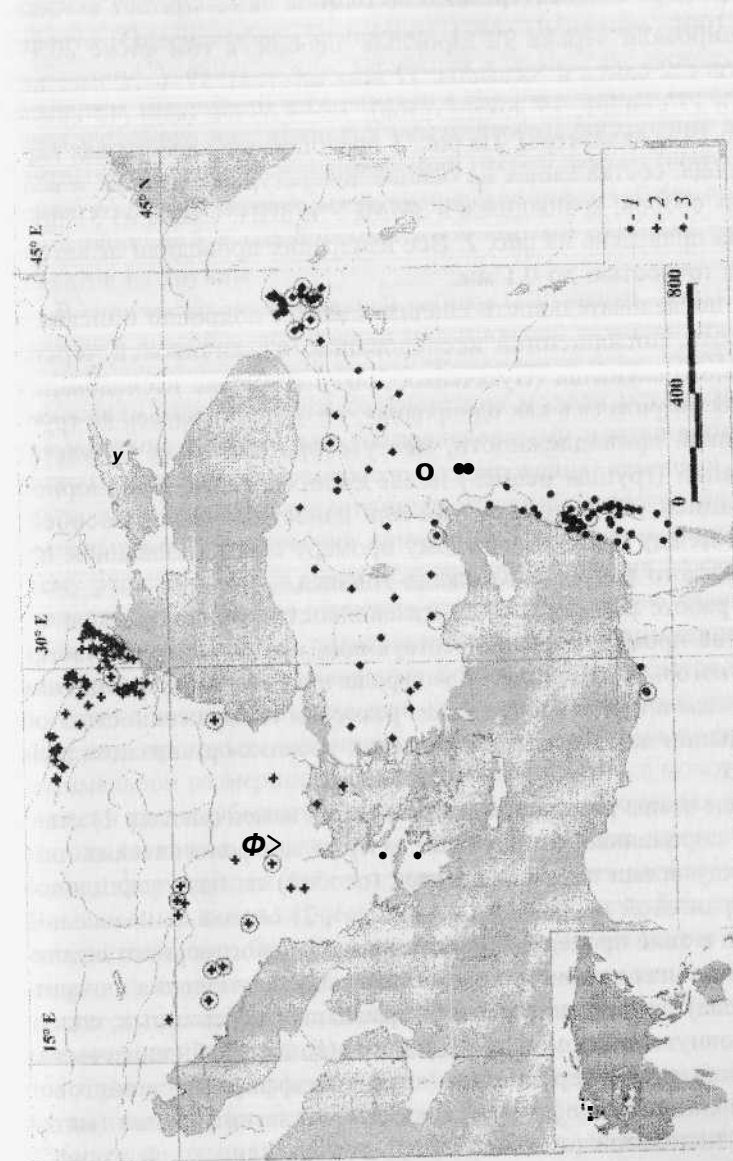


Рис. 1. 1 — *N. leucodon*; 2 — *N. nehringi*; 3 — *N. ehrenbergi*; 4 — *N. leucodon* ssp. nov.; 5 — *N. nehringi* ssp. nov.; 6 — *N. ehrenbergi* ssp. nov.; 7 — *N. leucodon* ssp. nov.; 8 — *N. nehringi* ssp. nov.; 9 — *N. ehrenbergi* ssp. nov.

Анализировали черепа 92 взрослых¹ особей, в том числе 20 — *N. ehrenbergi* (12 самок и 8 самцов, 12 локалитетов), 37 — *N. nehringi* (20 самок и 17 самцов, 14 локалитетов), 35 — *N. leucodon* (12 самок и 23 самца, 19 локалитетов). На рис. 1 представлена кадастровая карта ареала рода, составленная на основе литературных данных и коллекционных сборов, хранящихся в ЗММГУ и ЗИН. Схема из 31 промера черепа приведена на рис. 2. Все измерения проводили штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Общая последовательность анализа данных подробно описана в нашей работе, посвященной исследованию изменчивости черепа обыкновенного слепыша (Пузаченко, 2001). В начале исследования выборка рассматривалась как однородная, т.е. не разбивалась на группы по видовой принадлежности, месту сбора или полу. Результат классификации (группы особей) после сопоставления с априорной классификацией (таксономической или известным полом особей) сравнивали между собой по каждому промеру с использованием непараметрического критерия Краскела-Уоллиса.

В этой работе под структурой изменчивости понимается количество и состав промеров и соответствующих им элементов и частей черепа, по которым наблюдается морфологическая дифференциация по абсолютным и/или относительным размерам и выраженность этой дифференциации на разных иерархических уровнях организации рода *Nannospalax*.

Основные этапы решения задачи описания изменчивости: 1) стандартизация переменных и получение матриц морфологических дистанций между всеми парами объектов (особей) на базе евклидовой метрики и ранговой корреляции Кендалла²; 2) оценка минимальной размерности в ходе процедуры неметрического многомерного шкалирования (начальная конфигурация — результат применения алгоритма Торнгенсена) и получение новых формальных переменных, содержащих основную информацию об изменчивости; 3) биологическая интерпретация новых переменных (анализ коэффициентов ранговой корреляции Спирмена, $r_{\%}$); 4) иерархическая классификация (метод UPGMA) с использованием переменных, полученных на этапе 2,

¹ Возраст оценивали по степени стертости моляров (Топачевский, 1969).

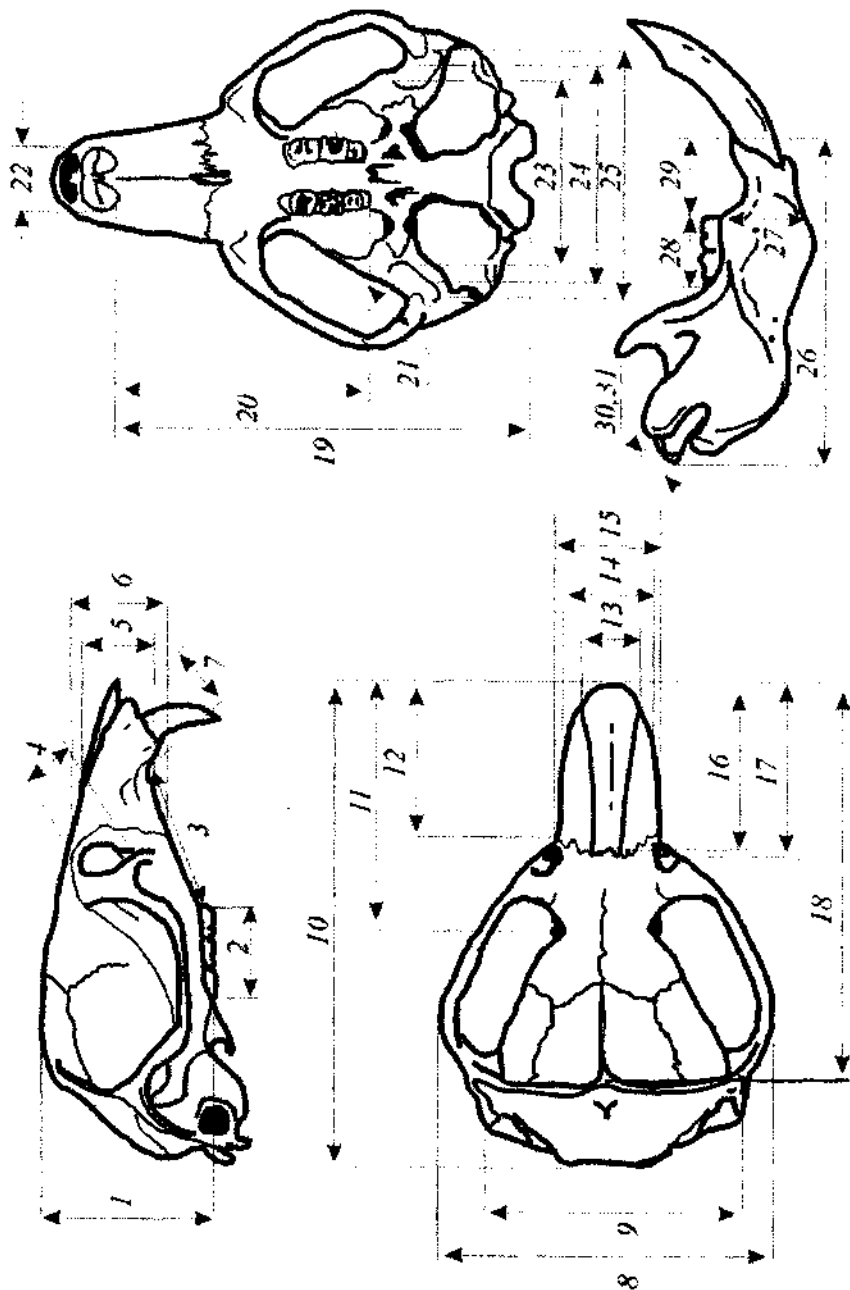
² Элементы (r_{ij}) корреляционной матрицы преобразовывались в дистанции по формуле:

$$D_{ij} = \sqrt{1 - r_{ij}}.$$

включая тестирование гипотезы о «стохастической природе» изменчивости (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989; Пузаченко, 2001); 5) если необходимо, уточнение классификации в процедуре дискриминантного анализа (например, когда имеются так называемые «висячие» кластера из одного или немногих экземпляров), построение дискриминантных функций для идентификации особей неизвестного происхождения; 6) сопоставление методом перекрестных таблиц полученных классификаций с различными априорными схемами разделения объектов на группы.

В отличие от нашей ранней работы (Пузаченко, 2001) здесь был применен другой метод оценки минимальной размерности для модели многомерного шкалирования (Куприянова и др., 2003). Вначале вычисляли стрессы (мера соответствия модели исходным данным) для матрицы с нормально распределенными дистанциями. Размерность (число осей многомерного шкалирования) изменяли от 1 до 15. Затем вычисляли 15 аналогичных значений стрессов для матрицы реальных морфологических дистанций. При прочих равных наилучшему решению задачи многомерного шкалирования должно соответствовать минимальное значение стресса. Последнее означает, что в пространстве с данной размерностью, которое существенно меньше, чем число исходных переменных признаков, достигается максимально точное воспроизведение взаимоположения объектов относительно матрицы исходных дистанций. Основная проблема на пути поиска оптимальной размерности состоит в том, что стресс монотонно, практически гладко убывает с ростом размерности. Основная идея нашего метода состоит в том, что наблюдаемые значения стрессов сравниваются с формальным стандартным эталоном для данного числа осей. Эталоном являются стрессы для матрицы со случайно варьирующими дистанциями. При равных условиях стандартизации переменных величина стресса всегда максимальна для стохастической модели и остается практически неизменной для выборок, содержащих более 30 объектов-наблюдений (Пузаченко, 2001).

Сравнение проводится методом линейной регрессии, в которой независимая переменная представлена набором стрессов для стохастической модели. Затем на графике стандартизованных отклонений от модели регрессии ищется глобальный минимум. Соответствующая ему размерность является искомой (рис. 3). Использование стандартизованных отклонений позволяет дать статистическую оценку полученному результату.



Наряду с глобальным минимумом могут существовать и локальные. В случае их хорошей визуальной выраженности (рис. 3, *a*) целесообразно рассмотреть гипотезу о присутствии в выборке иерархии. Число осей шкалирования не может быть больше числа исходных переменных, соответственно данный метод осмысленно применим лишь тогда, когда число признаков больше 6—10.

Кроме иерархического кластерного анализа, в ряде случаев мы применяли классический вариант дивизионной классификации методом « \wedge -средних» (Hartigan, Wong, 1979). Выбор оптимального числа классов базировался на оценке «средней доли внутриклассовой дисперсии», рассчитанной относительно «средней» полной дисперсии по каждой переменной (там же). При прочих равных условиях оптимальному числу кластеров должен соответствовать минимум этой величины. Эта задача по структуре аналогична поиску минимальной размерности и решалась нами аналогично. Здесь вместо «эталонных» стрессов вычисляли значения показателя (2-15 кластеров) для модели с нормально распределенными данными, а затем в модели линейной регрессии определяли глобальный минимум стандартизованных отклонений.

Количественный показатель морфологического разнообразия (мера энтропия Шеннона) вычисляли для каждой из осей многомерного шкалирования при числе градаций переменной $k = \log_2(\llcorner)$ (и — объем выборки). В силу ортогональности осей конечную величину

Рис. 2. Схема промеров черепа малых слепышей:

1 — высота черепа (CPSH); 2 — длина верхнего зубного ряда (TUL); 3 — длина верхней диастемы (DUL); 4 — высота предглазничного отверстия (FRNFRH); 5, 6, 7 — высота роострума в средней части (RSMEH), максимальная (RSMAN) и минимальная (RSMIH); 8 — скуловая ширина (SKW); 9 — мастоидная ширина (MSW); 10 — максимальная длина черепа (ML); 11 — длина лицевого отдела (FCL); 12 — длина роострума (RSL); 13, 14, 15 — ширина роострума минимальная (RSMIW), в средней части (RSMEW), максимальная (RSMAW); 16, 17 — длина носовых костей минимальная (по шву, NSMIL), максимальная (NSMAL); 18 — «назо-париетальная» длина черепа (NFPL); 19 — основная длина черепа (BL); 20 — длина твердого неба (PL); 21 — длина сочленовной ямки (FRCNL); 22 — совместная ширина верхних резцов (INCW); 23, 24, 25 — ширина основания черепа между сочленовными ямками (минимальная — FRCNMIW, средняя — FRCNMEW, максимальная — FRCNMAW); 26, 27 — длина (MNDL) и высота нижней челюсти (MNDH); 28 — длина нижнего зубного ряда (TDL); 29 — длина нижней диастемы (DDL); 30, 31 — длина (CONDL) и ширина (CONDW) сочленовной головки

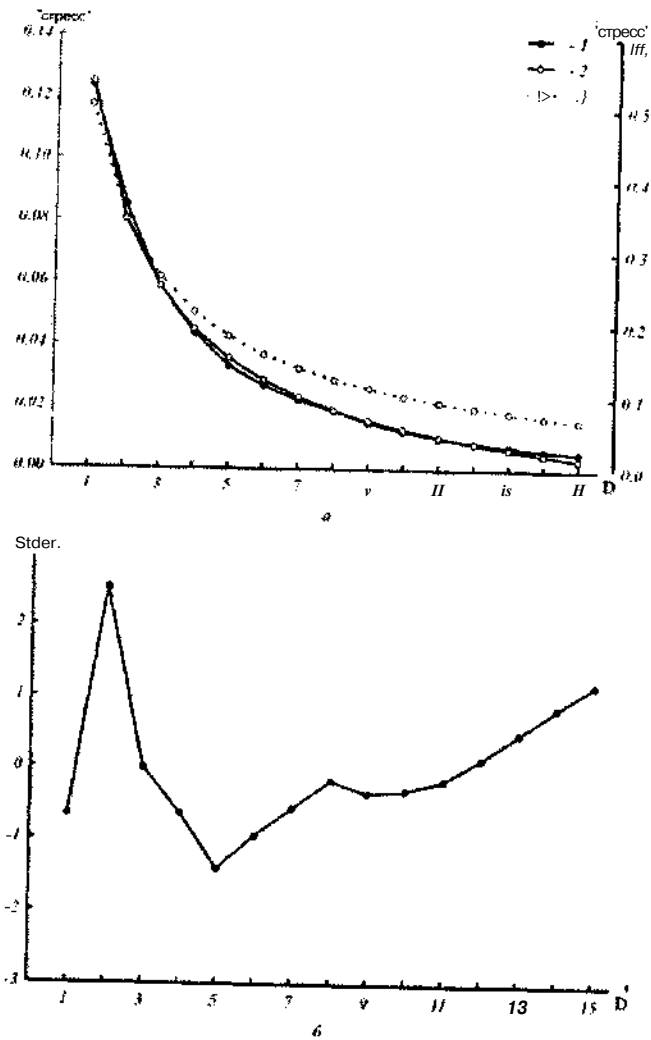


Рис. 3. Оценка минимальной размерности для матрицы евклидовых дистанций в процедуре многомерного шкалирования.

a — изменения показателя «стресса» в зависимости от числа осей (*D*) многомерного шкалирования: 1 — наблюдаемые «стрессы», 2 — аппроксимированные значения в модели линейной регрессии, 3 — стрессы для модели стохастической изменчивости (правая ось ординат).

b — стандартизованные отклонения (Std.err.) для модели линейной регрессии, виден глобальный минимум стандартизованных отклонений при размерности $D = 5$ ($p < 0.05$) и один локальный ($D = 1$)

разнообразия вычисляли как простую сумму по всем осям. Объемы кластеров, выделенных в результате классификации выборки, существенно различались. Вследствие этого величина меры Шеннона оказалась несопоставимой для разных выборок одного иерархического уровня классификации ($k_i - k_j > 1$, где i и j — разные кластеры), поэтому в работе использовался нормированный на $\log_2(A)$ безразмерный

показатель — выравненность (E): $E = \left[\frac{H_m}{\log_2 A} \right]$, где H_m — энтропия, m — число осей шкалирования (размерность).

Мерой расхождения двух распределений может служить средняя информация для различения двух альтернативных гипотез — энтропия Кульбака: $J = -\sum P_i \log \frac{P_i}{P_i^*}$, где p_i — наблюдаемая оценка частоты встречаемости i -го значения признака, P_i^* — аналогичная оценка для модельного распределения.

В качестве моделей в данной работе использовали нормальное и равномерное распределения. Нормальное распределение рассматривалось как «равновесное», т.е. характеризующее стабильное состояние «признака» при наличии ограничений на изменчивость. Равномерное распределение, для которого приблизительно равны частоты всех вариантов значений «признака», напротив, рассматривалось как «не равновесное», без существенного ограничения на изменчивость. Информационное разнообразие (энтропия Шеннона) и выравненность максимальны в случае, когда распределение значений «признака» близко к равномерному и стремится (в случае нормального распределения) к возможному в данных условиях минимуму. Чем выше эксцесс распределения, тем ниже энтропия Шеннона и выравненность.

Результаты

В случае матрицы евклидовых дистанций оценка оптимальной размерности модели шкалирования равна 5 (см. рис. 3), а для матрицы коэффициентов корреляций Кендалла — 3. Качество воспроизведения дистанций между особями (доля воспроизведенной дисперсии дистанций) составила соответственно 99 и 78%. Большинство промеров сильно и отрицательно скоррелированы с осью D1 (табл. 1). Ось D2 в основном воспроизводит изменчивость ширины рostrума (RSMEW) и ширины верхних резцов (INCW) и значительную часть изменчивости

Таблица 1

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между осями многомерного шкалирования и абсолютными промерами (D1-5) или нормированными на максимальную длину (K1-3)

Промер	D1	D2	D3	D4	D5	K1	K2	K3
MSW	-0.72	0.08	0.31	0.08	-0.10	0.17	-0.11	-0.20
SKW	-0.74	0.26	0.35	0.08	-0.03	-0.16	-0.17	0.42
RSMIW	-0.47	0.27	0.38	-0.36	0.22	-0.28	0.27	-0.59
RSMEW	-0.56	0.64	0.11	0.08	0.00	-0.74	-0.30	0.06
RMAW	-0.64	0.46	0.18	0.13	0.04	-0.58	-0.29	-0.11
RSMIH	-0.66	0.34	0.39	0.02	0.13	-0.49	0.13	0.05
RSMEN	-0.60	0.49	0.15	0.03	0.05	-0.57	-0.21	-0.17
RSMAN	-0.67	0.31	0.25	-0.02	-0.03	-0.30	-0.20	-0.13
NSMIL	-0.78	-0.09	0.16	-0.06	0.13	0.34	-0.23	-0.14
NSMAL	-0.76	-0.03	0.29	-0.09	0.04	0.33	0.02	-0.26
RSL	-0.70	0.17	0.30	-0.04	-0.06	-0.01	-0.09	0.11
FCL	-0.78	0.11	0.33	0.06	0.00	0.19	0.04	0.49
ML	-0.76	0.13	0.38	0.10	-0.04	0.10	0.15	0.13
BL	-0.78	0.13	0.39	0.08	-0.03	0.59	0.07	0.25
PL	-0.84	-0.06	0.32	0.06	0.02	-0.01	0.05	0.37
DUL	-0.76	0.18	0.32	-0.00	0.10	0.35	-0.24	0.00
CPSH	-0.83	-0.01	0.23	0.04	-0.00	0.27	0.02	0.02
NFPL	-0.80	0.12	0.33	0.04	0.03	0.31	0.04	-0.46
TUL	-0.58	-0.35	0.39	0.44	-0.14	-0.64	-0.36	-0.11
INCW	-0.52	0.63	0.05	0.12	0.01	-0.06	-0.32	-0.35
FRCNMIW	-0.73	0.12	0.12	0.13	0.22	-0.14	-0.31	-0.16
FRCNMEW	-0.76	0.13	0.18	0.16	0.08	0.03	-0.24	0.05
FRCHMAW	-0.74	0.10	0.24	0.13	-0.16	-0.49	-0.36	0.23
FRCNL	-0.55	0.50	0.13	0.30	-0.27	0.16	0.44	-0.35
FRNFRH	-0.51	-0.07	0.51	-0.19	-0.29	-0.24	0.31	-0.48
MNDH	-0.55	0.18	0.49	-0.15	0.29	0.36	0.08	-0.13
MNDL	-0.80	0.06	0.36	0.02	0.03	0.17	-0.02	0.12
DDL	-0.71	-0.02	0.27	-0.09	0.29	0.13	-0.10	-0.66
TDL	-0.58	-0.39	0.22	0.42	-0.09	-0.21	0.15	-0.27
CONDL	-0.53	0.31	0.36	-0.13	-0.42	0.37	0.23	0.01
CONDW	-0.73	-0.13	0.30	-0.07	-0.05	0.35	0.12	0.52

Примечание. Здесь и далее в тексте D1... — оси многомерного шкалирования для матрицы евклидовых дистанций, K1... — аналогичные оси для матрицы коэффициентов корреляции Кендалла.

длины суставной ямки (FRCNL) и некоторых промеров роstralного отдела черепа. Ось D3 воспроизводит часть изменчивости высоты предглазничного отверстия (FRNFRH); ось D4 содержит информацию об изменчивости зубных рядов, а D5 — длины сочленовной головки (CONDL). По условию метода выделенные компоненты изменчивости (в том числе для одних и тех же промеров) независимы.

Для относительных значений промеров (нормировка на максимальную длину черепа, ML) были получены коэффициенты корреляции Спирмена с осями шкалирования корреляционной матрицы (K1-3, табл. 1). Корреляционная метрика учитывает изменчивость пропорций или соотношений между промерами. Первая ось K1 в основном несет информацию об изменчивости ширины и отчасти высоты роstrума, длины верхнего зубного ряда и основной длины черепа. Ось K2 воспроизводит аналогичную изменчивость FRCNL и, в меньшей степени, ряда других промеров. Третья ось коррелирует с пропорциями минимальной ширины роstrума (RSMIW), ширины сочленовной головки (CONDW) и длины лицевого отдела черепа (FCL). Ось K3 сильно скоррелирована с абсолютными значениями промеров, что свидетельствует о том, что именно она описывает аллометрическую изменчивость. В то же время первая и основная по значимости ось практически не коррелирует с самими промерами и воспроизводит соответственно в основном независимую от размеров изометрическую изменчивость.

В результате классификации выделены два иерархических уровня и три кластера (рис. 4). По результатам теста Краскела-Уоллиса (непараметрический аналог дисперсионного анализа) было показано, что первый иерархический уровень детерминируется в основном осями шкалирования D1, K1 и K2. Соответственно на первом иерархическом уровне классификации статистически значимые различия между кластером 1, с одной стороны, и кластерами 2 и 3, с другой, выявлены по всем промерам. Относительно слабо (но все же статистически значимо при $p < 0.01$) они различаются только по длине зубных рядов и высоте предглазничного отверстия. Максимальные различия выявлены по скуловой ширине, ширине основания черепа (FRCNMIW, FRCNMEW, FRCHMAW), мастоидной ширине, длине нижней челюсти, высоте черепа, длине диастем, ширине роstrума (RSMEW, RMAW) и его максимальной высоте (RSMAN), длине роstrума и длине носовых костей, длине лицевого отдела (FCL, NFPL) и длине черепа (ML, BL, PL). По относительным значениям призна-

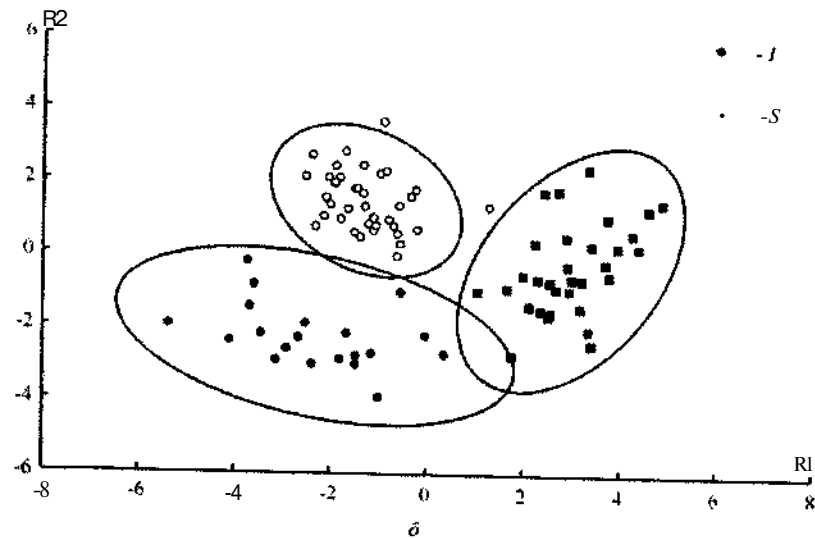
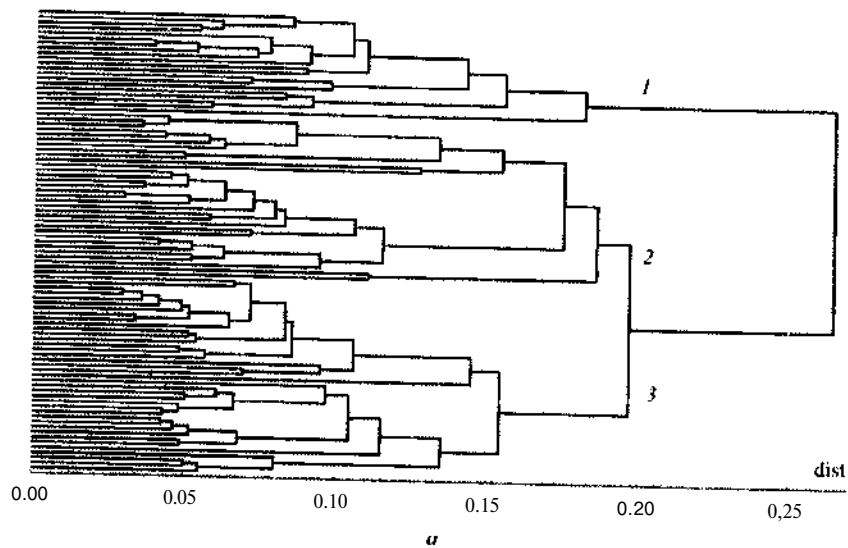


Рис. 4. Классификация выборки *Nannospalax* и взаимоположение кластеров в пространстве канонических переменных.

a — классификация с использованием в качестве переменных осей многомерного шкалирования; *dist* — дистанции, 1-3 — кластера.
b — положение кластеров в пространстве первых двух канонических переменных (R1, R2)

ков (индексам) различия между кластерами при $p < 0.01$ обнаружены для 12 промеров. Среди них наибольшее значение имеют скуловая ширина, зубные ряды, длина диастем, длина роstrума, высота нижней челюсти.

Второй уровень иерархической классификации детерминируется в основном осями D2, D4, D1, D3 (в порядке убывания значимости) и K1-2. Кластеры 2 и 3 статистически значимо ($p < 0.01$) различаются по ширине резцов, ширине роstrума в средней части, длине суставной поверхности, ширине сочленованной головки, длине костного нёба, нижней диастеме и зубным рядам. Среди индексов максимальные различия демонстрируют относительная ширина и высота роstrума (RSMEW, RSMAN, RSMEH), ширина резцов, FRCNL, длина твердого нёба, ширина сочленованной головки, длина челюсти.

Дискриминантный анализ на осях шкалирования D1-4, K1-2 продемонстрировал хорошее (X Вилкоксона = 0.05) качество разделения всех трех кластеров (рис. 4, *b*). С первой основной дифференцирующей канонической переменной (R1) в наибольшей степени коррелируют оси D2 ($r = 0.82$), K1 ($r = -0.69$), K2 ($r = -0.5$), а со второй (R2) — D1 ($r = -0.93$) и K3 ($r = 0.59$).

Проверка (методом перекрестных таблиц) соответствия формальной классификации (рис. 4, *a*) видовой системе рода, предложенной В. А. Топачевским (1969), продемонстрировала их практически полное совпадение. Кластер 1 идентифицирован как *N. ehrenbergi*, кластер 2 — *N. leucodon*, 3 — *N. nehringi*. Лишь 3 экз., попавшие в кластер 3, оказались принадлежащими белозубому слепышу, а не слепышу Неринга.

В иерархической классификации *N. ehrenbergi*, с одной стороны, и *N. nehringi*, *N. leucodon*, с другой, относительно обособлены. Такая конфигурация формально соответствует подродовой системе, принятой В.А. Топачевским. Однако данная схема разделения рода может не иметь прямого отношения к филогении, отражая лишь взаимоположение выборок в конкретном морфологическом пространстве. В табл. 2 приведена дискриминантная функция, позволяющая в 96.7% (объем обучающей выборки — 90%) верно определять видовую принадлежность.

По формальным соображениям в классификации, представленной на рис. 4, *a*, может существовать и еще один-два иерархических уровня в интервале межкластерных дистанций от 0.15 до 0.18. На этом интервале, по-видимому, происходит дихотомия внутри *N. leucodon*

Дискриминантная функция (κ Вилкоксона = 0.048) для разделения трех видов рода *Nannospalax*

Параметр	Коэффициенты		
	<i>N. ehrenbergi</i>	<i>N. leucodon</i>	<i>N. nehringi</i>
INCW	8.31	12.07	7.78
RSMEW	11.32	18.60	10.95
PL	-6.86	-9.82	-6.65
FRCNMAW	12.21	14.51	15.50
FRCNMIW	20.50	24.21	22.88
Коэффициент	-259.77	-389.85	-361.02

(кластер 2) и *N. nehringi* (кластер 3), однако в рамках данной классификации не удастся протестировать эту гипотезу.

«Оптимальное» число классов, полученное в рамках дивизионной классификации методом $\hat{\kappa}$ -средних, равно 4. При этом 2 из них соответствовали выборкам *N. ehrenbergi* и *N. leucodon*, а 2 — преимущественно самкам или самцам *N. nehringi*. Таким образом, если дихотомия (половой диморфизм) внутри выборки слепыша Неринга независимо подтверждается результатом дивизионной классификации, то для белозубого слепыша такого подтверждения нет, поэтому далее выборки белозубого слепыша, слепыша Неринга и палестинского слепыша анализировали отдельно по стандартной схеме, начиная с оценки минимальной размерности. Ниже приведены основные результаты этого этапа анализа данных.

У белозубого слепыша доля воспроизведенной дисперсии составила 99% для матрицы евклидовых дистанций (размерность 3) и 76% — матрицы коэффициентов корреляций (размерность 5). С первой осью D1 сильно скоррелированы все промеры; вторая ось частично воспроизводит изменчивость длины верхнего зубного ряда, минимальной ширины роостра и резцов, длины нижней диастемы; третья частично связана с шириной основания черепа (FRCNMIW, FRCNMEW, FRCNMAW) и длиной сочленовной головки. Коэффициенты корреляции отдельных индексов с осями K1-3 невелики. Максимальные значения получены для промеров роострального отдела, включая ширину резцов, нижней диастемы (ось K1), ширины основания черепа (K2). На дендрограмме (рис. 5, а) четыре особи выбор-

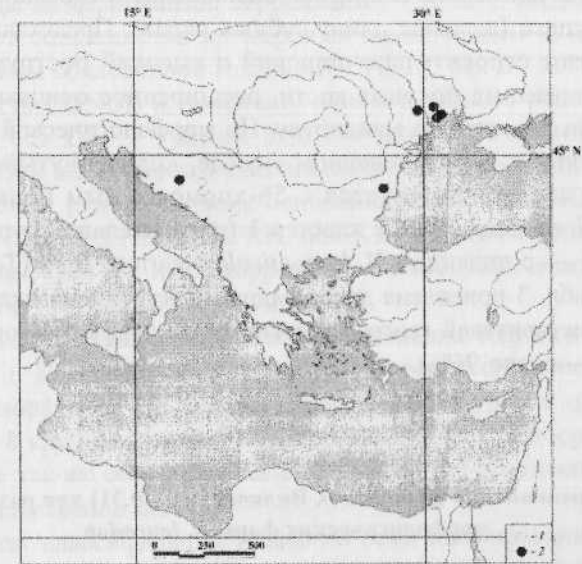
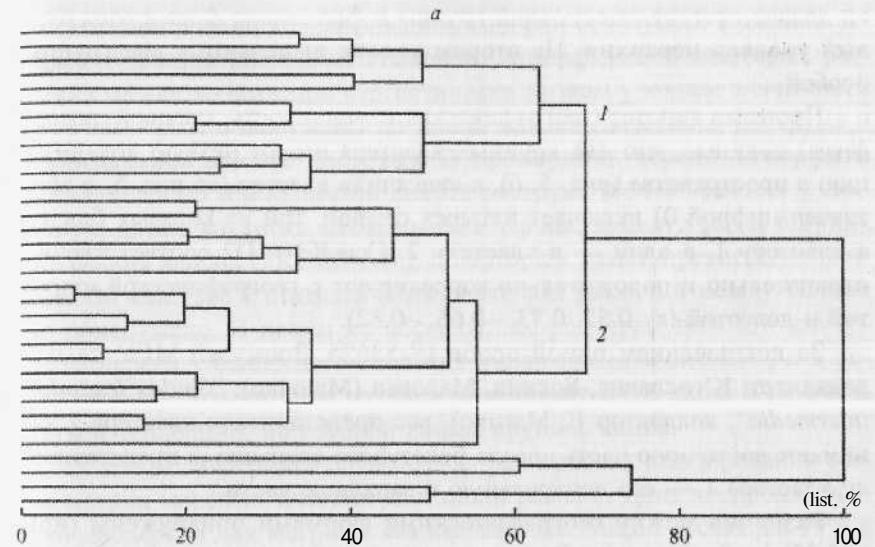


Рис. 5. Результаты классификации выборки *N. leucodon*.

а — классификация с использованием в качестве переменных осей многомерного шкалирования; *dist*, % — относительная дистанция; / и 2 — кластеры, соответствующие *N. I. monticola* и *N. I. leucodon*; 0 — «висячий кластер».

б — распространение представителей кластеров 1 и 2 в ареале белозубого слепыша

ки далеко отстоят от основной группы и формально формируют первый уровень иерархии. На втором уровне выделяются две группы особей.

Проверка гипотез (географическая изменчивость, половой диморфизм) показала, что два крупных кластера имеют четкую локализацию в пространстве (рис. 5, б), а «висячий» кластер (на рис. 5, а обозначен цифрой 0) включает четырех самцов, три из которых близки к кластеру 1, а один — к кластеру 2. Оси K1 и D2 соответственно отрицательно и положительно коррелируют с географической широтой и долготой (r : 0.57, 0.73, -0.66, -0.82).

За исключением одной особи (S-53625, Зоомузей МГУ, самка, локалитет: Югославия, Босния, Малован (Malovan); "*Spalax leucodon intermedia*"; коллектор Е. Martino), все представители кластера 2 занимают восточную часть ареала белозубого слепыша, а представители кластера 1 — его центральную и западные части.

Различия между географическими формами обнаружены (при $K/0.05$) по 9 промерам. В среднем экземпляры, относящиеся к кластеру 1, крупнее (включая длину зубных рядов). Представители кластера 2 имеют относительно широкий и высокий рострум, широкие резцы, удлиненные носовые кости, расширенное основание черепа, удлиненные диастемы и мандибулу. По морфологической характеристике (мелкий и, в определенном смысле, «продвинутый») и ареалу кластер 2 коррелируется с 56-хромосомным подвидом *N. I. leucodon* Nordmann, 1940, а кластер 1 (относительно крупный и «архаичный») — с подвидом *N. I. monticola* Nehring, 1898 (Топачевский, 1969). В табл. 3 приведена дискриминантная функция для идентификации представителей географических форм (эффективность дискриминации — около 96%).

Таблица 3

Дискриминантная функция (k Вилкоксона = 0.31) для разделения морфологических форм *N. leucodon*

Параметр	Коэффициенты	
	<i>N. I. monticola</i>	<i>N. I. leucodon</i>
TUL	36.98	32.33
FRCHMAW	16.91	16.25
Коэффициент	-338.38	-287.87

Нижние уровни классификации выборки белозубого слепыша отражают присутствие слабого полового диморфизма. В кластере 1 различия между полами при статистически низком уровне значимости ($p \approx 0.03-0.05$) обнаружены по длине нижней диастемы, рострума и минимальной высоте рострума. В пропорциях черепа диморфизм проявляется по минимальной высоте рострума (более высокий у самцов) и длине костного нёба, высоте черепа, зубного ряда, ширине основания черепа (FRCHMAW), по которым самки превосходят самцов. Во кластере 2 статистически значимых различий между полами не обнаружено. В целом по абсолютным размерам половой диморфизм черепа у белозубого слепыша выражен незначительно, и в подавляющем большинстве случаев речь может идти лишь о не очень четкой тенденции, по которой самцы крупнее самок.

У слепыша Неринга оптимальная размерность шкалирования обеих матриц морфологических дистанций равна 3. Доля воспроизведенной дисперсии для матрицы евклидовых дистанций составила 99% и для матрицы коэффициентов корреляций — 90%. С первой осью D1 коррелирует большинство промеров за исключением длины зубных рядов и длины сочленовной головки (CONDL); ось D2 воспроизводит изменчивость CONDL и, частично, нижнего зубного ряда, FRNFRH, NSMIL, а ось D3 — зубных рядов и длины сочленовной ямки (FRCNL). Ось K1 воспроизводит изменчивость пропорций лицевого отдела, зубных рядов, ширины основания черепа (FRCHMEW), ось K2 — CONDL, FRCNL, FRNFRH, ось K3 — высоты рострума, длины диастемы. Оси D2 и K2 коррелируют с географической широтой и долготой (r : -0.62, -0.56, -0.72, -0.70).

Результат* классификации выборки слепыша Неринга изображен на рис. 6, а. Классификация отражает прежде всего проявления полового диморфизма. На первом иерархическом уровне противопоставляются 8 крупных самцов и вся остальная часть выборки. На втором уровне так же обособляются самцы, которые противопоставляются преимущественно самкам.

Результат классификации только по осям шкалирования, коррелирующим с географическими координатами, разбивает выборку на 2 кластера (рис. 6, б), один из которых коррелируется с подвидом *N. n. nehringi* Satunin, 1898 (= *N. n. armeniacus*, Закавказье, северо-восточная Турция: *terra tipyca* — юг Карского вилайета Турции, западнее г. Игдыр и места впадения р. Арпачай (Ахурян) в р. Араке). Второй кластер коррелируется с подвидом

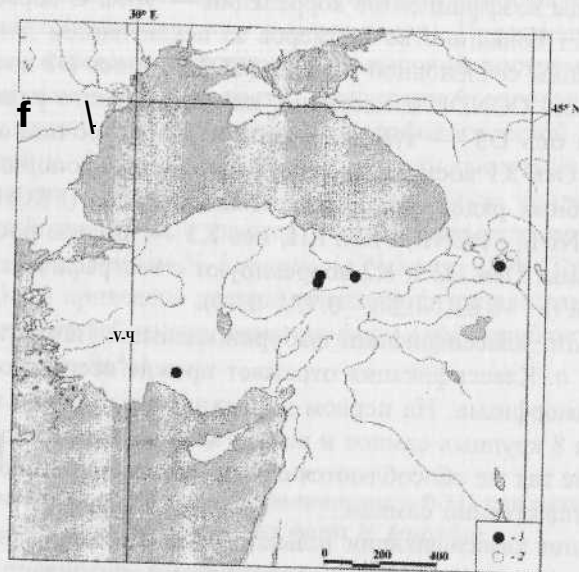
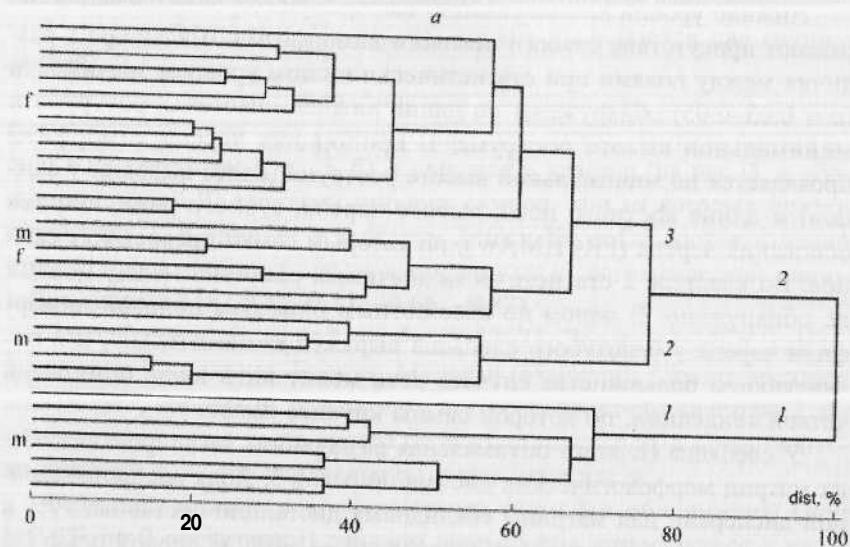


Рис. 6. Результаты классификации выборки *TV. nehringi*.

a — классификация с использованием в качестве переменных осей многомерного шкалирования: *m* — самцы, / — самки, 1–3 кластеры.

б — распространение двух морфологических форм (1, 2), выделенных по результатам классификации с использованием только тех осей шкалирования, которые коррелируют с географическими координатами: 1 — *N. n. cilicicus*, 2 — *N. n. nehringi*

N. n. cilicicus Mehely, 1909 (= *N. n. anatolicus*, *N. n. turcicus*) (Топачевский, 1969).

На фоне сильного полового диморфизма географическая изменчивость проявляется слабо и по небольшому числу промеров. Северо-восточная горная форма характеризуется относительно крупными размерами. Наиболее существенно она выделяется по длине лицевого отдела, твердого нёба, зубных рядов и ширине основания черепа (FRCNMIW, FRCHMAW). Различия по последним двум промерам таковы, что у *N. n. nehringi* сочленовные поверхности располагаются под меньшим углом друг к другу, чем у *N. n. cilicicus*. Это неизбежно должно приводить к различиям в механике рытья и жевательных движений. В табл. 4 приведена дискриминантная функция для различения морфологических подвидов (процент дискриминации — 97%).

Таблица 4

Дискриминантная функция (Я Вилкоксона — 0.29) для разделения морфологических форм *N. nehringi*

Параметр	Коэффициенты	
	<i>N. n. cilicicus</i>	<i>N. n. nehringi</i>
FRCHMAW	33.23	27.99
DDL	-8.77	-2.66
TDL	52.41	59.66
Коэффициент	-536.87	-520.37

Анализ полового диморфизма в пределах каждой из географических форм показал, что, по крайней мере, у *N. n. nehringi* он, вероятно, реализуется по схеме, описанной для обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Пузаченко, 2001). Как среди самцов, так и среди самок существует диморфизм размеров, чем, в частности, объясняется сложная структура дендрограммы на рис. 6, *a*. Статистически значимые различия между крупными и мелкими самцами обнаружены по 24, а у самок — по 7 промерам. По таким промерам, как максимальная длина носовых костей, скуловая ширина, длина лицевого отдела, длина верхней диастемы и ряду других, четко выражен хиатус между крупными и мелкими самцами. У самок эта форма изменчивости проявляется значительно слабее.

Морфометрическая характеристика видов и географических форм (подвидов) рода *Nannospalax* ($M \pm m$, Min-Max, N— объем выборки)

Промер	<i>N. ehrenbergi</i> (N=20)	<i>N. nehringi</i> (N=38)	<i>N. leucodon</i> (N=34)	<i>N. l. leucodon</i> (N=20)	<i>N. l. monticola</i> (N=14)	<i>N. n. cilicicus</i> (N=9)	<i>N. n. nehringi</i> (N=29)
ML	42.59±0.45 40.0°47.1	50.48±0.50 45.7-57.0	49.73±0.59 44.1-58.3	48.06±0.58 44.1-53.5	51.85±0.85 47.4-58.3	48.76±0.83 45.7-51.6	50.93±0.57 45.7-57.0
BL	34.61±0.37 32.6-38.4	41.35±0.45 36.8°17.0	40.65±0.48 36.7-48.0	39.41±0.46 36.7-45.0	42.22±0.77 38.50-48.0	39.97±0.76 37.1-42.8	41.71±0.52 36.8-47.0
FCL	22.03±0.32 19.8-24.7	27.88±0.45 23.1-34.5	27.07±0.52 21.6-35.3	25.84±0.49 21.6-30.7	28.82±0.86 25.0-35.3	25.82±0.56 23.1-27.8	28.52±0.51 24.3-34.5
PL	21.82±0.25 20.4-24.2	27.36±0.38 23.5-31.8	25.51±0.30 22.4-30.1	24.84±0.28 22.4-28.5	25.45±0.52 23.4-30.1	25.50±0.53 23.5-27.9	27.93±0.41 24.2-31.8
TUL	7.44±0.07 6.8-7.95	8.21±0.09 6.7-9.6	7.74±0.10 6.9-9.2	7.36±0.06 6.9-7.9	8.22±0.14 7.0-9.2	7.81±0.18 6.7-8.6	8.33±0.10 7.1-9.6
TDL	7.16±0.08 6.35-8.0	7.39±0.07 6.7-8.5	7.57±0.06 6.7-8.3	7.23±0.05 6.7-7.6	7.62±0.13 7.0-8.5	7.27±0.12 6.7-7.8	7.66±0.06 7.0-8.3
DUL	14.35±0.25 12.7-16.7	18.25±0.27 15.6-21.5	17.88±0.24 15.6-21.5	17.69±0.29 15.7-21.5	18.5±0.42 15.6-21.2	17.18±0.42 15.6-19.0	18.53±0.30 15.8-21.5
DDL	6.07±0.11 5.25-6.8	7.93±0.12 6.5-9.5	7.38±0.09 6.2-8.4	7.51±0.10 6.5-8.3	7.19±0.16 6.2-8.4	7.30±0.15 6.5-8.1	8.12±0.13 7.0-9.5
INCW	6.05±0.10 5.4-7.0	6.93±0.07 6.2-8.0	7.86±0.10 7.1-9.3	7.85±0.13 7.1-8.7	7.86±0.16 7.1-9.3	6.81±0.13 6.4-7.4	6.96±0.08 6.2-8.0
MSW	21.60±0.20 20.5-23.3	25.63±0.22 21.5-28.2	25.21±0.29 22.7-29.5	24.44±0.29 22.7-27.4	26.19±0.42 24.1-29.5	25.14±0.36 23.5-26.7	25.76±0.26 21.5-28.2
SKW	29.38±0.41 27.2-32.9	36.79±0.43 33.0-42.0	36.63±0.43 32.3-43.7	35.44±0.35 32.3-38.5	38.15±0.71 34.3°3.7	36.43±0.75 34.0-38.8	36.88±0.51 33.0-42.0
RSMEW	8.33±0.13 7.5-9.3	9.78±0.08 9.0-10.9	10.79±0.12 9.5-13.0	10.64±0.14 9.5-12.3	11.0±0.22 10.1-13.0	9.82±0.18 9.1-10.4	9.77±0.09 9.0-10.9
FRCNMIW	14.96±0.14 13.6-16.2	17.60±0.17 15.8-20.2	17.52±0.12 16.3-18.7	17.47±0.15 16.3-18.7	17.60±0.19 16.5-18.7	16.66±0.23 15.8-17.95	17.89±0.18 16.15-20.2
FRCHMAW	17.60±0.22 16.0-2±0.1	21.85±0.16 20.0-23.5	21.25±0.20 19.1-23.8	20.71±0.20 19.1-23.0	21.95±0.31 20.0-23.8	22.77±0.23 21.7-23.5	21.6±0.16 20.0-23.5
FRCNL	7.52±0.18 6.4-9.1	9.20±0.10 7.7-10.5	10.06±0.13 8.9-11.8	9.71±0.14 8.9-11.4	10.50±0.2 9.5-11.80	9.21±0.24 8.3-10.4	9.19±0.11 7.7-10.5

Половой диморфизм внутри каждой из размерных форм выявлен соответственно по 27 (крупные) и 11 (мелкие) промерам. В наибольшей степени различия между полами выражены по скуловой ширине, ширине и высоте роострума (RSMEW, RSMAN) и его длине, длине лицевого отдела, длине диастемы.

В рамках генеральной классификации (см. рис. 4), выборка *N. ehrenbergi* имеет сложную, но, по-видимому, случайную структуру. Тот же результат был получен и при индивидуальном анализе выборки. Оптимальная размерность шкалирования для корреляционной матрицы равна 4, а для матрицы евклидовых дистанций экстремально велика и равна 7. Ось D1 в основном воспроизводит изменчивость длины черепа (ML, BL, PL, NFPL), длины нижней диастемы и челюсти в целом, ширины и высоты роострума (RSMEW, RSMAN, RSMIN), скуловой ширины. Ось D2 коррелирует ($r > 0.5$) с длиной верхних зубных рядов, длиной сочленовной ямки и сочленовной головки, ось D3 — с длиной носовых костей, длиной нижнего зубного ряда, ось D4 — с мастоидной шириной (MSW), D5 — с нижней диастемой, D6 — с шириной основания черепа (FRCNMIW), шириной сочленовной головки (CONDW) и шириной роострума (RSMAN), D7 — с шириной основания черепа (FRCNMEW). Ось K1 описывает изменчивость пропорций высоты и ширины роострума (RSMIN, RSMEW) и длины верхней диастемы, ось K2 — длины сочленовной головки, ось K3 — высоты роострума и ширины основания черепа (FRCNMEW, RSMAN) и K4 — высоты черепа (CPSH). Результаты многомерного шкалирования указывают на высокое (относительно двух других видов рода) морфологическое разнообразие выборки палестинского слепыша.

Географическая изменчивость на нашем материале не обнаружена. Половой диморфизм выражен несколько сильнее, чем у белозубого слепыша, но гораздо слабее, чем у слепыша Неринга. Самцы и самки отличаются в основном по минимальной и максимальной высоте и длине роострума.

Морфометрическая характеристика всех форм, выделенных в результате классификации, представлена в табл. 5. В ней даны статистики только тех промеров, по которым значимые различия выявлены между большинством форм.

В наибольшей степени дифференцирован *N. ehrenbergi*. Существенно дифференцированы слепыши белозубый и Неринга. У первого вида подвиды различаются между собой в большей степени, чем подвиды слепыша Неринга.

Табл. 6 обобщает результаты анализа структуры изменчивости черепа слепышей рода *Nannospalax*, которой структура изменчивости представлена для каждого иерархического уровня от рода до уровня популяций (половой диморфизм). Так как половой диморфизм у белозубого слепыша выражен слабо, этот аспект изменчивости вида не отражен в табл. 6.

Таблица 6

Характеристика изменчивости черепа в роде *Nannospalax* по абсолютным и относительным значениям промеров

Промеры	Иерархический уровень													
	подродовой		видовой		подвидовой				популяционный (половой диморфизм)					
					<i>N. leucodon</i>		<i>N. nehringi</i>		1		2		3	
	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R
MSW	++	+				+							++	
SKW	++	++				+			+		++		+	
RSMIW	++	++					++				+		+	
RSMEW	++		++	++		+		++			+	++		
RSMAW	++		+	++									++	
RSMIH	++					+			++	+			++	
RSMEH	++		+	++				+					+	
RSMAN	++					+		+					++	
NSMIL	++					+	+						++	
NSMAL	++			+									++	
RSL	++	+						+			+	++		
FCL	++	++				+			+			++	++	
ML	++					+					+	++		++
BL	++					+					+	++		
PL	++	+	++	++				+				++		
DUL	++	++					++				+	++	++	
CPSH	++	+		+			++					++		
NFPL	++					+					+	++		
TUL	++	++	++	+	++			+						++
INCW	++		++	++			++							
FRCNMIW	++					+	+						+	
FRCNMEW	++												+	

Промеры	Иерархический уровень													
	подродовой		видовой		подвидовой				популяционный (половой диморфизм)					
					<i>N. leucodon</i>		<i>N. nehringi</i>		1		2		3	
	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R
FRCHMAW	++	+				+		+	+				++	+
FRCNL	++	++	++	++		++								
FRNFRH	+	+	+	+					+				+	
MNDH	++	++		+									++	
MNDL	++		++	++			++				+	++		
DDL	++	++	++	+					+				++	
TDL	+	++	++						+					++
CONDL	++		++						+				+	+
CONDW	++		++	++									++	
Доля промеров, %	100	47	52	40	29	37	19	30	10	3	35	94	23	
Число промеров	31	14	16	12	9	11	6	9	3	1	11	27	7	

Примечание. А — абсолютные размеры, R — пропорции. Уровень статистической значимости по критерию Краскела-Уоллиса: ++ — $p < 0.001$, + — $0.01-0.001$; 1 — *N. ehrenbergi*, 2 — *N. n. cilicicus*, 3 — *N. n. nehringi*.

На первом иерархическом уровне (род) дифференциация между *N. ehrenbergi* от пары «белозубый слепыш — слепыш Неринга» затрагивает все исследованные структуры черепа. Степень дифференциации заставляет серьезно относиться к гипотезе о наличии двух подродов у *Nannospalax*. В 47% (14 промеров) случаев между *Microspalax* и *Mesospalax* показаны четкие отличия не только по абсолютным размерам, но и по пропорциям (форме) черепа.

На втором «видовом» уровне иерархии дифференциация между белозубым слепышом и слепышом Неринга выражена существенно слабее, только по 16 (52%) промерам. В большей степени она затрагивает не общие размеры, а отдельные части черепа, такие как рострум, нижняя челюсть и др. Межвидовые различия пропорций черепа реализованы на существенно ином наборе промеров, чем на пре-

дыдущем иерархическом уровне. Относительное (по сравнению с изометрической изменчивостью) участие аллометрической изменчивости в дифференциации белозубого слепыша и слепыша Неринга больше, чем при дифференциации подродов. На «подвидовом» уровне иерархии морфологическая дифференциация выражена всего по 6-9 (29—30%) промерам, из которых лишь немногие играют существенную роль на предыдущем уровне.

Не остается постоянным и качественный аспект структуры изменчивости. Для «подродового» и «видового» уровней иерархии обнаруживаются свои, специфические структуры черепа, изменчивость которых, собственно, и позволяет выделить их в качестве самостоятельных уровней. Фактически только три промера (ширина рострума в средней части, длина верхнего зубного ряда, длина носовых костей) играют ту или иную роль в морфологической дифференциации на всех рассмотренных уровнях. К ним можно добавить длину нижнего зубного ряда, длину сочленовной ямки и нижней диастемы, ширину основания черепа (FRCHMAW), участвующих в дифференциации на двух иерархических уровнях.

Именно в силу этого в рассматриваемом примере не существует возможности в рамках одной многомерной модели и соответствующей ей классификации описать все реально существующие иерархические уровни.

Внутрипопуляционный уровень изменчивости, составной частью которого является половой диморфизм, может затрагивать различное число элементов и структур черепа. Эта форма изменчивости практически отсутствует у белозубого слепыша, слабо выражена у палестинского слепыша и у анатолийского подвида слепыша Неринга. В то же время у формы *N. n. nehringi* половому диморфизму подвержен практически весь череп. Черепа самцов и самок данного подвида различаются преимущественно по абсолютным размерам, а вклад аллометрической изменчивости сравнительно мал.

Помимо анализа собственно изменчивости, необходимо обратить внимание на те структуры черепа, которые демонстрируют стабильность на всех или большинстве иерархических уровней. В условиях существенного варьирования размеров черепа у *Nannospalax* стабильность проявляется в сохранении пропорций (относительно длины черепа): мастоидной ширины, «назопариетальной длины» и расстояния между центрами сочленовных ямок (FRCNMEW). Соответствующие отношения фиксированы на уровне рода.

Далее рассмотрим результаты измерения морфологического разнообразия (табл. 7). На первом уровне очень высокое значение выровненности получено для палестинского слепыша, на втором — для слепыша Неринга, на третьем — для географических форм, сопоставляемых с подвидами *N. n. nehringi* и *N. I. monticola*.

На рис. 7, а, б показано типичное изменение величин разнообразия, воспроизводимых осями многомерного шкалирования. Первая ось, как правило, воспроизводит основное разнообразие и характеризуется максимальной выровненностью и энтропией. Далее, по мере увеличения номера оси, выровненность и энтропия падают. Парал-

Таблица 7

Оценка морфологического разнообразия в роде *Nannospalax*

Иерархический уровень организации	K	m_D	m_K	E_D	J^p_{norm}	$J^p_{uniform}$	E_K	J^K_{norm}	$J^K_{uniform}$
<i>Nannospalax</i>	6	5	3	0.75	0.04	0.31	0.85	0.06	0.16
Подрод									
<i>N. ehrenbergi</i>	4	7	4	0.87	0.05	0.12	0.92	0.04	0.07
<i>N. nehringi</i> , <i>N. leucodon</i>	6	4	5	0.76	0.12	0.44	0.84	0.09	0.19
Вид									
<i>N. nehringi</i>	5	3	3	0.86	0.07	0.13	0.91	0.07	0.07
<i>N. leucodon</i>	5	3	5	0.79	0.11	0.27	0.90	0.06	0.12
Подвид									
<i>N. I. leucodon</i>	4	2	4	0.78	0.05	0.28	0.87	0.04	0.12
<i>N. I. monticola</i>	4	2	2	0.85	0.18	0.25	0.91	0.12	0.15
<i>N. n. nehringi</i>	5	4	2	0.85	0.06	0.19	0.92	0.05	0.09

Примечание, K — число градаций, m_D и m_K — размерность для матрицы евклидовых дистанций и корреляционной матрицы, E_D и E_K — выровненность, оцененная по матрице евклидовых дистанций (разнообразие размера черепа) и корреляционной матрице (разнообразие формы черепа), соответственно. J^p_{norm} , J^K_{norm} , $J^p_{uniform}$, $J^K_{uniform}$ — средняя на ось энтропия Кульбака для моделей нормального и равномерного распределений.

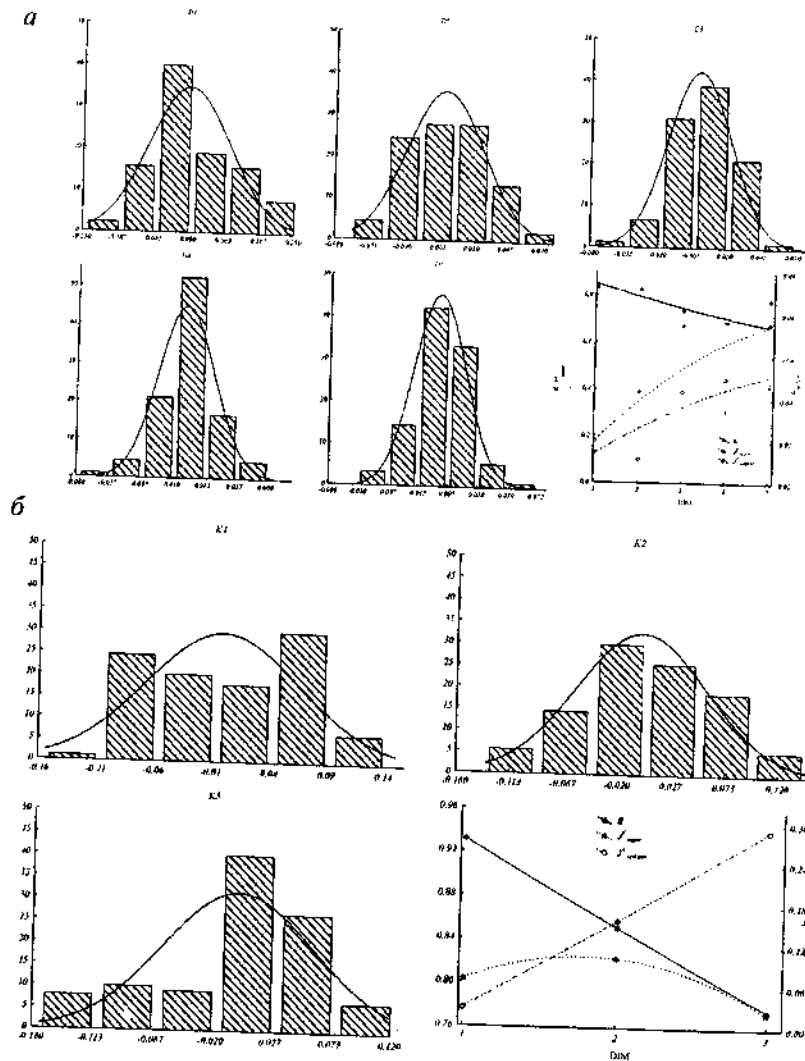


Рис. 7. Распределение значений осей многомерного шкалирования в модели, полученной для всей выборки (род *Nannospalax*), динамика выровненное™ (E) и энтропии Кульбака для нормального (J^{\wedge}_{orm} , $J\%_{orm}$) и равномерного ($J^{\wedge}_{uniform}$, $J\%_{от}$) распределений:

a — модель, описывающая изменчивость размеров черепа ($D1-D5$ — оси МШ);
 b — модель, описывающая изменчивость формы черепа ($K1-K3$ — оси МШ).
 1, 2, 3 — порядковый номер оси многомерного шкалирования

тельно растет энтропия Кульбака как для модели нормального, так и для равномерного распределений. Отклонение от равномерного распределения отражает снижение энтропии и, соответственно, выравнивания. Отклонение от нормального распределения обусловлено ростом эксцесса распределения. Таким образом, последние оси описывают стабильные («равновесные») компоненты изменчивости, а первые (в основном первая) — сильно варьирующие, нестабильные («неравновесные») компоненты. Для модели, описывающей изменчивость формы черепа на уровне рода (рис. 7, б) энтропия Кульбака для равномерного распределения демонстрирует низкие значения, что связано с существенно большей, по сравнению с размерной изменчивостью, изменчивостью формы черепа. Отметим, что во всех случаях оценка разнообразия размеров черепа оказалась ниже, чем «формы» (табл. 7).

Приведенная схема отражает лишь общие закономерности, обусловленные прежде всего особенностями самого метода анализа. Отклонения от нее могут нести информацию, имеющую биологический смысл. На рис. 8, а представлены распределения значений осей шкалирования, описывающих размерную изменчивость черепа палестинского слепыша. Здесь мы не видим четкой закономерности снижения выровненное™ (разнообразия) по мере роста номера оси. Разнообразие снижается от 2-й оси к 5-й, затем достигает максимума и вновь снижается на последней (7-й) оси. Первая ось характеризуется не самой высокой величиной энтропии. Энтропия Кульбака для равномерного распределения ожидаемо отрицательно коррелирует с выравниванием. Аналогичная мера для нормального распределения снижается от 1-й до 5-й оси, а затем растет.

Согласно модели сочетание высокой выровненное™ с низкой величиной энтропии Кульбака равномерного распределения может рассматриваться как индикатор неравновесного состояния, а минимальная выравнивание в сочетании минимумом энтропии Кульбака нормального распределения — как индикатор равновесного состояния. Таким образом, модель многомерного шкалирования позволяет выявить структуры черепа, которые в основном определяют относительно высокое морфологическое разнообразие, обнаруженное для палестинского слепыша. Их отображают промеры, коррелирующие с осями $D6$ и $D2$: FCL, TDL, TUL, CONDW, FRCNL, FRCNMIW. Из перечня промеров следует, что у данного вида относительно других слепышей рода снижены ограничения на изменчивость (отдельные

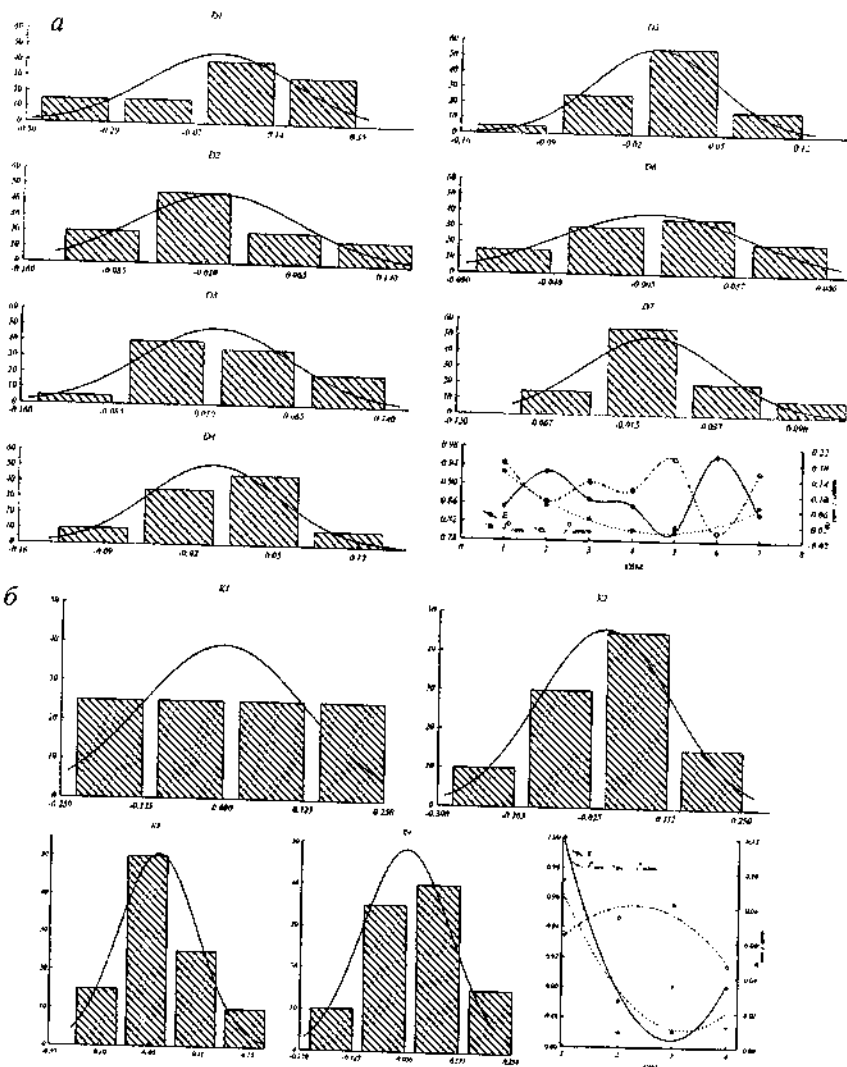


Рис. 8. Распределение значений осей многомерного шкалирования в модели, полученной для выборки слепыша Еринберга, динамика выровненное™ (E) и энтропии Кульбака для модели нормального (J_n^{norm} , J_n^{norm}) и равномерного (J_n^{uniform} , J_n^{uniform}) распределений:

a — модель, описывающая изменчивость размеров черепа (D1-D7 — оси МШ);
 б — модель, описывающая изменчивость формы черепа (K1-K4 — оси МШ).
 DIM — порядковый номер оси многомерного шкалирования

независимые ее компоненты, воспроизводимые осями D6 и D2) зубных рядов, челюстного сустава, угла между суставными поверхностями и длины лицевого отдела.

Ось 5 воспроизводит наиболее равновесную компоненту размерной изменчивости (минимум выровненное™, минимум энтропии Кульбака для нормального распределения). Эта ось воспроизводит значительную часть изменчивости нижней диастемы и промеров FRCNMEW, FRCNMAW.

Рис. 8, б иллюстрирует различия в воспроизведении осями МШ изменчивости формы черепа палестинского слепыша. В целом, разнообразие снижается по мере роста номера оси. Распределение значений первой оси соответствует модели равномерного и имеет максимальную энтропию и максимальную выровненность (1). Минимальная выровненность получена для оси 3.

Далее рассмотрим, как изменяется морфологическое разнообразие на разных иерархических уровнях, которые в данном случае совпадают с таксономическими (рис. 9, 10). Из рис. 9 следует, что по мере снижения иерархического уровня от рода к подвиду снижается размерность модели многомерного шкалирования (т.е. число независимых компонент изменчивости), которая определяет в основном величину энтропии. В случае размерной изменчивости зависимость близка к линейной. Из нее выпадает палестинский слепыш (подрод *Microspalax*), для которого получена «аномально» высокая величина разнообразия. На подвидовом уровне несколько выделяется *N. n. nehringi*, вероятно, за счет высокого уровня полового диморфизма. Снижение разнообразия формы черепа не описывается линейной зависимостью из-за низкого значения размерности (разнообразия) на уровне рода. Максимальным разнообразием формы черепа характеризуется род *Mesospalax*, а внутри него — белозубый слепыш. В первом случае это отражает факт различий по форме черепа между белозубым слепышом и слепышом Неринга, а во втором, вероятно, — различия между морфологическими подвидами белозубого слепыша.

Динамика выровненности и энтропии Кульбака не так очевидна (рис. 10). Генеральная тенденция состоит в росте выровненности, которая достигает максимума на видовом-подвидовом уровнях. Однако эта зависимость может рассматриваться лишь как тенденция. Энтропия Кульбака для нормального распределения имеет тенденцию к росту на нижних уровнях иерархии, в то время как эта же мера для равномерного распределения несколько снижается.

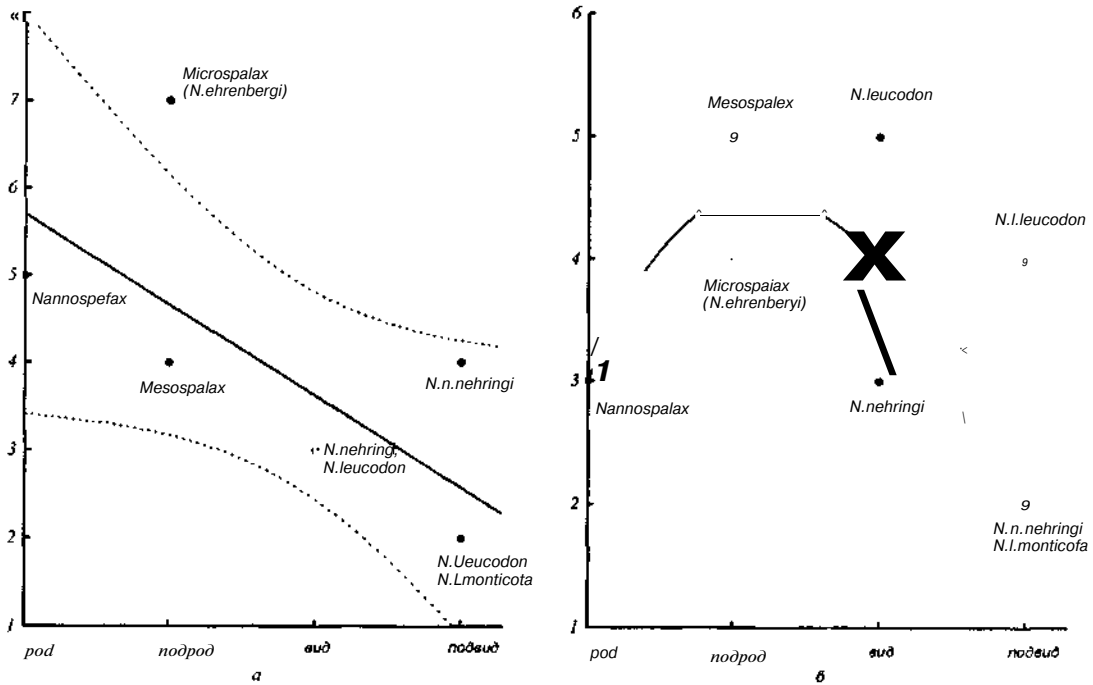


Рис. 9. Изменение размерности модели многомерного шкалирования, отражающее динамику разнообразия на разных иерархических уровнях (от рода до подвида):

a — размерность моделей, описывающих изменчивость размеров черепа; b — размерность моделей, описывающих изменчивость формы черепа; D_{djm} , K_{djm} — размерность (число осей) в моделях многомерного шкалирования для изменчивости размеров и формы, соответственно.

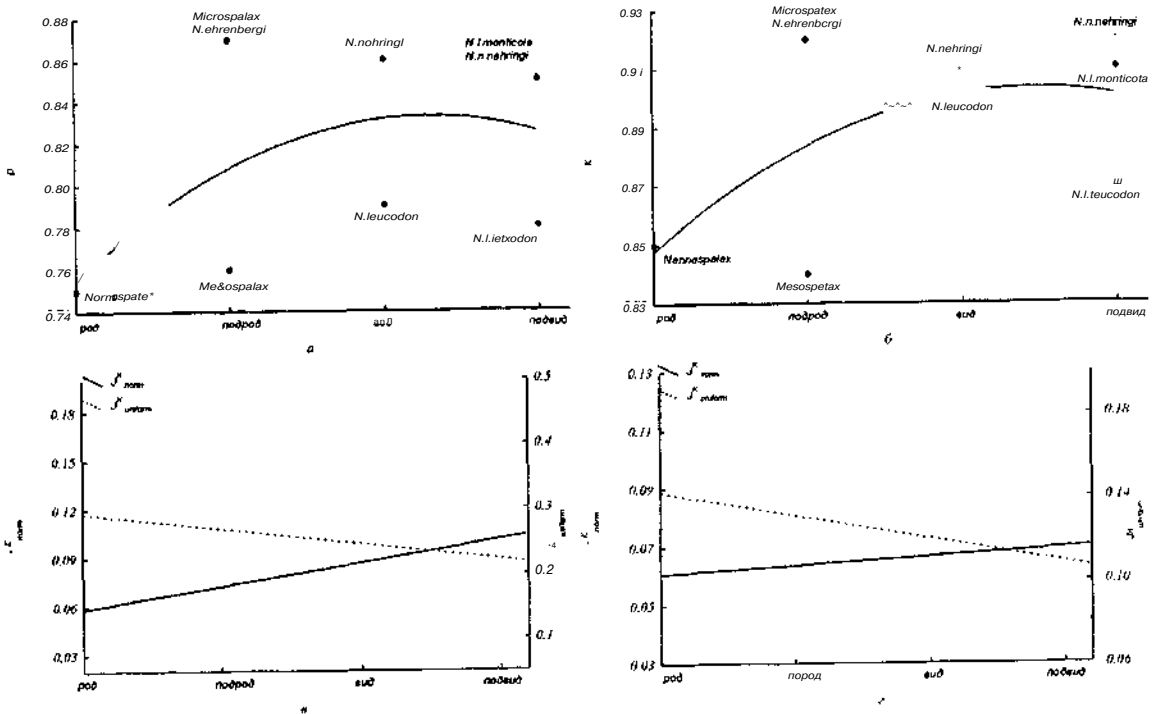


Рис. 10. Выровненность (E_j, E_k) и энтропии Кульбака для соответствующих моделей нормального (J^*_orm, J^*_orm) и равномерного ($J\%_orm, J\%_orm$) распределений на разных иерархических уровнях (от рода до подвида): $a, б$ — изменчивость размеров черепа, $в, г$ — изменчивость формы черепа

Результаты морфометрического анализа изменчивости черепа малых слепышей хорошо коррелируют с системой рода, предложенной В.А. Топачевским (1969). Подтверждена существенная морфологическая дифференциация между палестинским слепышом и парой «белозубый слепыш — слепыш Неринга». В многомерном морфологическом пространстве слепыш Неринга оказывается ближе к палестинскому (относительная дистанция 65%), чем белозубый. Относительная дистанция между слепышом Неринга и белозубым высока и для иерархической классификации составляет 59%.

Палестинский слепыш резко выделяется по величине морфологического разнообразия на фоне слепыша Неринга и, особенно, белозубого слепыша. С учетом степени морфологической дифференциации это может служить указанием на его высокий таксономический ранг в соответствии с таксономической гипотезой разделения рода на два подрода (Топачевский, 1969).

Географическая изменчивость обнаружена у белозубого слепыша и слепыша Неринга. Выделены четыре морфологические формы, имеющие четкую локализацию в географическом пространстве. У белозубого слепыша они соответствуют подвидам *N. I. leucodon* и *N. I. monticola*. Не исключена возможность существования и еще одной морфологической формы на западе видового ареала, подобно *N. I. leucodon*.

У слепыша Неринга также выявлены две географические формы, соответствующие *N. n. nehringi* и *N. n. cilicicus*. Морфологическая дифференциация между *N. I. leucodon* и *N. I. monticola* выше, чем между *N. n. nehringi* и *N. n. cilicicus*. Однако этот результат может быть отчасти обусловлен разной степенью проявления полового диморфизма у белозубого слепыша и слепыша Неринга.

У белозубого слепыша половой диморфизм выражен сравнительно слабо. У палестинского слепыша данная форма изменчивости выражена сильнее, но значимо проявляется только по трем признакам. У слепыша Неринга половой диморфизм затрагивает практически весь череп. Показаны отличия в проявлении диморфизма между географическими подвидами. Для всего рода в целом максимального развития половой диморфизм достигает у *N. n. nehringa*. Для этого подвида получены результаты предполагающие возможность существования еще одной формы популяционной изменчивости — внутривидового полиморфизма по тому типу, который обнаружен у обыкновенного слепыша (Пу-

заченко, 2001). Данная гипотеза должна быть проверена на материале, собранном в одной популяции (например, на серии, хранящейся в ЗИН).

Структура изменчивости в роде *Nannospalax* не остается постоянной по мере снижения иерархического уровня рассмотрения таксона от рода к виду: наблюдается прогрессивное уменьшение числа элементов и частей черепа, по которым происходит морфологическая дифференциация.

В пределе этот процесс должен привести к эволюционному «тупику», в котором возможности преобразований черепа становятся маловероятны. Поскольку заведомо «корреляция» между разными частями черепа не абсолютна, то реализуется возможность последовательного, поэтапного приближения системы к равновесному состоянию. Элементы черепа, достигшие равновесного состояния, выступают в качестве условий, ограничивающих число потенциально возможных преобразований неравновесных элементов, которые на каждом уровне иерархии формируют своеобразный «базис изменчивости». Чем ниже иерархический уровень, тем уже данный базис, тем больше ограничений изменчивости. Эта зависимость явно прослеживается в виде уменьшения числа независимых компонент изменчивости (размерности модели многомерного шкалирования) и снижении энтропии на нижних, наиболее молодых иерархических уровнях (вид, подвид). Внешне это выглядит как «исчерпание разнообразия» в большинстве отдельных эволюционных линий.

В нашей ранней работе (Pavlinov et al., 1993) на примере нескольких родов, относящихся к трем семействам грызунов, было продемонстрировано присутствие базиса изменчивости, по крайней мере, на уровне «вид-подвид». В результате анализа внутривидовой изменчивости обыкновенного слепыша (*S. microphthalmus*) было показано (Пузаченко, 2001), что одни и те же структуры черепа оказываются задействованы в разных формах изменчивости, начиная от индивидуальной онтогенетической и заканчивая полиморфизмом размера черепа внутри каждого пола. В целом перечисленные факты есть частные случаи параллелизма в проявлении изменчивости на разных уровнях иерархии организации таксона, показанного ранее для географической изменчивости (Россолимо, 1984).

Формально структура или базис изменчивости (число независимых компонент изменчивости) может сохраняться на всех иерархических уровнях только в отсутствие ограничений разнообразия или, что более реально, при слабом ограничении (только по допустимому мас-

штабу изменчивости). Это состояние будет соответствовать максимально возможной для таксона как «системы» удаленности от состояния равновесия и слабой внутритаксономической дифференцировки. Сохранение структуры изменчивости предполагает возможность описания всей иерархии в рамках одной формальной многомерной модели, например, такой, как модель многомерного шкалирования. В рассмотренном нами примере в рамках одной модели у *Nannospalax* удастся описать не более двух ближайших уровней иерархии, что явно указывает на нарушение базиса изменчивости.

Возможность схемы эволюционных преобразований, характеризующейся прогрессирующим снижением потенциальной возможности морфологической изменчивости, подтверждается результатами анализа эволюционных преобразований зубов в направлении роста гипсодонтии у представителей рода *Borsodia* (предки современных пеструшек) (Тесаков, Пузаченко, неопубл. данные).

В целом обнаруженная тенденция в изменчивость выравненности на разных уровнях иерархии свидетельствует в пользу гипотезы о большем отклонении от равновесного состояния «систем» на нижних (относительно молодых) уровнях (вид, подвид) по сравнению с верхним (более древними). Другими словами, род как «система» находится в состоянии, более приближенном к равновесию, чем подрод, вид и т.д. Эволюция на нижних иерархических уровнях не привела пока к серьезным перестройкам на уровне рода.

Наряду с эволюционным процессом, «целью» которого является самопроизвольное достижение системой состояния равновесия (в соответствии со вторым началом термодинамики), обязательно должен существовать процесс, обеспечивающий выход из «тупика равновесия» на основе случайной изменчивости, ограниченной «условиями» (подробнее см. Хазен, 2000, и др.). Для биологических самоорганизующихся систем «условия», определяющие разнообразие, связаны прежде всего с наследственностью, эпигенетическими ограничениями в онтогенезе (Черданцев, 2003) и с разнообразием окружающей среды. Основная особенность палестинского слепыша состоит в расширении базиса размерной изменчивости, затрагивающего сустав нижней челюсти, зубные ряды и ряд других функционально нагруженных структур, поэтому нельзя исключить, что относительно высокое морфологическое разнообразие в данном случае обусловлено частичным снятием ограничений на изменчивость и отражает протекающие в таксоне эволюционные процессы. Высокие величины выравненное™ и низкие

величины энтропии Кульбака, полученные для этого вида, формально служат указанием на удаленность «системы» от состояния равновесия.

Эта гипотеза соответствует результату исследования строения зубов *N. ehrenbergi* (Butler et al., 1993), которое продемонстрировало относительно высокий уровень внутривидовой (межпопуляционной) дифференциации, сформировавшийся за период около 1.2 млн лет (Tchemov, 1987). Вопреки мнению В.А. Топачевского (1969), по сравнению с другими представителями рода строение зубной системы палестинского слепыша не является примитивным (Savič, Nevo, 1990). Конкретные проявления современных микроэволюционных процессов и внутривидовой дифференциации описаны для этого вида в многочисленных работах международного коллектива исследователей под руководством Е. Nevo (Nevo, 1986; Nevo et al., 1988, 1995; Nevo, Beiles, 1989; Savič, Nevo, 1990, и др.). В самое последнее время в рамках таксона «палестинский слепыш» выделены 3 вида (*S. golani*, *S. carmeli*, *S. judaei*: Nevo et al., 2001).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 01-05-65448, № 02-04-48458).

ЛИТЕРАТУРА

- Кастлер Г. 1960. Алфавит теории информации // Теория информации в биологии. — М. С. 9-53.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 7. С. 839-851.
- Олдендерфер М.С., Блэшфилд Р.К. 1989. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. — М. С. 139-214.
- Орлов В.П., Булатова Н.Ш. 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. — М. 405 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 1987. Систематика млекопитающих СССР // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 25. — М. 284 с.
- Пешее Д., Мутев Д., Пешева М. 1988. Краниологични изледвания и полов диморфизъм при сляпото куче на Неринг *Nannospalax nehringi* Satunin (Spalacidae, Rodentia) от СССР // Научн. тр. Т. 26. Кн. 6. Биология. С. 225-231.
- Пузаченко А.Ю. 2001. Внутривидовая изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 3. 2001. С. 1-15.
- Россолимо О.Л. 1984. Сравнительный анализ географической изменчивости млекопитающих: Дисс. докт. биол. наук. — М. 635 с.

- Топачевский В.А. 1969. Слепышковые // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 3. — Л. 247 с.
- Хазен А.М. 2000. Разум природы и разум человека. — М. 606 с.
- Черданцев ВТ. 2003. Морфогенез и эволюция. — М. 360 с.
- Auffray J.-C., Renaud S., Alidert P., Nevo E. 1999. Developmental stability and adaptive radiation in the *Spalax ehrenbergi* superspecies in the Near-East // J. Evol. Biol. Vol. 12. P. 207-221.
- Butler P. M., Nevo E., Beiles A., Simson S. 1993. Variations of molar morphology in the *Spalax ehrenbergi* superspecies: adaptive and phylogenetic significance // J. Zool. Lond. Vol. 229. P. 191-216.
- Corbet G. B., Hill J. E. 1986. A world list of mammalian species. London: British Mus. (Nat. Hist.). 254 p.
- Corti M., Fadda C., Simson S., Nevo E. 1996. Size and shape variation in the mandible of the fossorial rodent *Spalax ehrenbergi* // Marcus L.F. et al. (eds.). Advances in morphometrics. New-York: Plenum Press. P. 303-320.
- Harrison D.L., Bates P.J.J. 1991. The mammals of Arabia. 2-nd ed. London: Harrison Zool. Mus. 354 p.
- Hartigan J.A., Wong M.A. 1979. Algorithm AS136: A K-means clustering algorithm // Appl. Statist. Vol. 28. P. 100-108.
- Honacki J.H., Kinman K.E., Koeppl J.W. 1982. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Kansas: Allen Press, Lawrence. 694 p.
- Kivane E. 1988. Geographic variations of Turkish *Spalax* species (Spalacidae, Rodentia, Mammalia). Ankara: Ankara Univ. 88 p.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanovicz W., Kristufek D., Reijnders P.J.H., et al. 1999. The Atlas of European mammals. London, Hong Kong: Academic Press, T & AD Poyser Ltd, Midas Printing Ltd. 484 p.
- Nevo E. 1986. Mechanisms of adaptive speciation at the molecular and organismal levels // Karlin S., Nevo E. (eds.). Evolutionary processes and theory. New-York: Academic Press. P. 439-474.
- Nevo E., Beiles A. 1989. Sexual selection and natural selection in body size differentiation of subterranean mole rats // J. Zool. Syst. Evolut.-forsch. Vol. 27. P. 263-269.
- Nevo E., Filipucci M. G., Redi C., Simson S., Heth G., Beiles A. 1995. Karyotype and genetic evolution in speciation of subterranean mole rats of the genus *Spalax* in Turkey // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 54. P. 203-229.
- Nevo E., Ivanitskaya E., Beiles A. 2001. Adaptive radiation of blind subterranean mole rats: Naming and revisiting the four sibling species of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel. Leiden: Backhuys Publishers. 200 p.
- Nevo E., Tchernov E., Beiles A. 1988. Morphometrics of speciating mole rats: adaptive differentiation in ecological speciation // Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. Vol. 26. P. 286-314.

- Nowak R.M. 1997. Walker's Mammals of the World. Online, version 5.1. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins Univ. Press. http://www.press.jhu.edu/books/walkers_mammals_of_the_world/vw-contents.html.
- Pavlinov I.Ja., Puzachenko A.Yu., Rossolimo O.L., Schenbrot G.I. 1993. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia) // Zh. Obsh. Biol. Vol. 54. № 3. P. 347-351
- Savič I., Nevo E. 1990. The Spalacidae: evolutionary history, speciation, and population biology // E. Nevo, A.O. Reig (eds.). Evolution of Subterranean mammals at the organismal and molecular levels. New-York: Alan R. Liss. P. 129-153.
- Savič I., Soldatović B. 1984. Karyotype evolution and taxonomy of genus *Nannospalax* Palmer, 1903, Mammalia, in Europe // Посеб. Изд. Срп. Акад. Наука и уметп. Од. прир. мат. наука. 560. 59. 104 p.
- Tchernov E. 1987. The age of the "Ubeidiya Formation", an early Pleistocene hominid site in the Jordan Valley, Israel // Isr. J. Earth Sci. Vol. 36. P. 3-30.
- Wilson D. E., Reeder D. A. M. (eds.). 1993. Mammal species of the world. A taxonomic and geographical reference. 2nd ed. Washington: Smiths. Inst. Press. 1206 p.

SUMMITRY

We have studied variability of 31 cranial characters in three morphological species of lesser (Mediterranean) mole rats (Rodentia, Spalacidae, *Nannospalax* Palmer, 1903: *N. ehrenbergi*, *N. nehringi*, *N. leucodon*). The results of nonparametric multivariate morphometric analyses (multidimensional scaling, cluster analyses) correspond with the taxonomic system by Topachevskii (1969). The significant morphological difference between *N. ehrenbergi* and pair «*N. nehringi* — *N. leucodon*», and also between *N. nehringi* and *N. leucodon* is confirmed. *N. ehrenbergi* is close to *N. nehringi* than to *N. leucodon* in the multidimensional morphological space. Geographical variability is discovered at *N. nehringi* and *N. leucodon*. These geographical forms correspond the subspecies (*N. I. leucodon*, *N. I. monticola*, *N. n. nehringi*, *N. n. cilicicus*) described before. The highest differences have been found in: maximal and basal length of skull, length of palate and facial part, mastoid width, zygomatic width, rostrum width, width of base of skull between *fossae glenoidea*, length of tooth rows and some others. The sexual dimorphism in *N. leucodon* and *N. ehrenbergi* is weakly marked, but in *N. n. nehringi* it is discovered in practically all parts of the skull. Differences in such dimorphism are found between geographical forms. Pattern of variability in genera *Nannospalax* is not stable. There are quick decrease of number of varying measures, decrease both Shannon's entropy and dimensionality of morphological space from the top to the low hierarchical levels («exhausting of morphological diversity»).

УДК 59: 569: 551.89

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЫБОРОК
ПЕРВЫХ НИЖНЕКОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК-
ЭКОНОМОК (*MICROTUS OECONOMUS* PALLAS, 1776)
УРАЛА

Т.В. Фадеева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

*T. V. Faddeva. ^pace-temporal morphological variation in the
samples of first lower molars of root vole (*Microtus oeconomus*
Pallas, 1776) from Urals*

По новой методике морфологического описания (Фадеева, Смирнов, 2001) исследованы 3 473 первых нижнекоренных зуба (M^1) ископаемых и современных полевок-экономок с территории Урала. Выявлена морфологическая дифференциация 40 исследованных выборок M^1 на три типа. Вероятно, это отражает специфичность генотипических характеристик популяций на территориях широтных подразделений Урала. На территории пермского Предуралья (юг северного и север среднего Предуралья) доминирующая и субдоминирующие группы морфотипов (2А-1А-2В) остаются неизменными от позднего плейстоцена до современности. На более южных территориях Предуралья (юг среднего и север южного Предуралья) при той же доминирующей группе субдоминанты иные (2А-3А-1А). Для современных приполярных зауральских и южноуральских выборок сочетания доминантов и субдоминантов различны. Для территорий Предуралья, где зафиксированы резкие колебания численности полевок-экономки в позднем плейстоцене и голоцене, установлены и количественные сдвиги «простых», «средних» и «сложных» групп морфотипов. Установлено, что в современных южноуральских и североуральских выборках количество L^1 со «сложными» морфотипами намно-

го больше, чем в современных среднеуральских выборках. Полевки-экономки первой половины позднего плейстоцена среднего и южного Предуралья имели значительно меньшие размеры M^1 по сравнению с размерами зубов полевок второй половины позднего плейстоцена и голоцена, где значимых размерных отличий не выявлено. В современных выборках значимо отличаются по размерам M^1 горные (сравнительно мелкие) и равнинные (сравнительно крупные) выборки, северные горные (сравнительно крупные) и более южные горные (сравнительно мелкие) выборки, южнопредуральские (сравнительно мелкие) и южнозауральские (сравнительно крупные) выборки.

Исследования динамики размерных показателей и количественных сдвигов долей морфотипов жевательной поверхности в выборках первых нижнекоренных зубов (M^1) полевок-экономки показали неоднородность направленности морфологических изменений в разных частях ареала распространения вида в период позднего плейстоцена—голоцена—современности. Так, для рассматриваемого временного отрезка тенденция увеличения количества M^1 с упрощенной структурой отмечена для полевок-экономок с территории Республики Коми (Кочев, 1993). Обратная тенденция — уменьшение количества «простых» по строению зубов — выявлена для территорий среднего Зауралья (Малеева, 1971), центральной и северной Украины (Рековец, 1985). Однонаправленных морфотипических изменений не обнаружено в ископаемых и современных выборках M^1 вида с территории Польши (Надаховский, 1982) — выборки «усложняются» в период от первой половины позднего плейстоцена к позднеледниковью и «упрощаются» далее к современности. На территории южного Предуралья (Смирнов и др., 1990) установлено небольшое «усложнение» выборок в первой половине позднего плейстоцена и «упрощение» к голоцену. На территории средней Сибири (Андренко, 1997) наблюдается резкое «усложнение» выборок зубов в конце атлантика и последующее «упрощение» в постантлантическом периоде. Большинство изученных выборок M^1 характеризуются увеличением среднего показателя длины зуба к современности, но имеются данные и об обратном процессе — на территории средней Сибири (Андренко, 1997) в голоцене средняя величина зуба постепенно уменьшается.

К настоящему времени накоплен значительный материал по историческому развитию полевок-экономок на территории Урала, где этот вид обнаружен почти во всех позднеплейстоценовых и голоценовых отложениях и сейчас распространен повсеместно. Существуют ли определенные закономерности хрономорфологических изменений в

выборках M_1 полевки-экономки на широтных отрезках Уральского географического региона и с чем связаны сдвиги размерных и морфотипических характеристик зубов?

Материал и методика

В работе исследованы 3 473 первых нижнекоренных зуба ископаемых и современных полевок-экономок с территории Урала (рис. 1) из коллекций музея, лаборатории исторической экологии, лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург), кафедры зоологии позвоночных и кафедры биогеоценологии и охраны природы Пермского государственного университета. Всего изучено 40 выборок зубов (табл. 1), в скобках обозначены радиоуглеродные датировки (по: Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1993; Ерохин, Чаиркин, 1995; Фадеева и др., 2000; Кузьмина и др., 2001; Фадеева, 2003): выборки *первой половины позднего плейстоцена*: 1 — пещера Серпиевская I, слой 3; 2 — пещера Игнатьевская, раскоп V, слой 9; 3 — пещера Игнатьевская, раскоп V, слой 8 низ, 4 — пещера Игнатьевская, раскоп V, слой 8 середина, 5 — пещера Игнатьевская, раскоп V, слой 8 верх (> 27 500 лет), 6 - грот Бобылек, слой 3 (> 33 000 лет); 7 • — грот Расик, колонка Б, слой 12 (> 38 400 лет); 8 — грот Расик, колонка Б, слой 11 (> 38 400 лет); 9 — пещера Серпиевская II, слой 3 (25 200 лет); выборки *второй половины позднего плейстоцена*: 10 — Пещера Прижим II, слои 1-7 (21 085 -16 650 лет); 11 — пещера Аракаево, слой 12 (15 739 лет); 12 — грот Бобылек, слой 2 (14 200 лет); 13 — пещера Игнатьевская, раскоп II, слой 2а, верх (14 038 лет); 14 — грот Расик, колонка Б, слой 10 (13 330-12 620 лет); 15 - грот Расик, колонка Б, слой 9; выборки *плейстоцен-голоценового рубежа, раннего голоцена*: 16 — пещера Верхнегубахинская, слой 2а; 17 — грот Большой Глухой, горизонт 13 (10 607 лет); 18 — грот Большой Глухой, горизонт 12; 19 — грот Расик, колонка Б, слой 8; 20 — грот Расик, колонка Б, слой 7; 21 — пещера Лобвинская, слой 56 (9 510 лет); 22 — камень Козий, слой 3 (9 467 лет); 23 — пещера Алексеевская, слой 2 (8 450-8 100 лет); 26, 27 — пещера Дыроватый Камень на р. Вишера, слои 3-4; выборки *среднего голоцена*: 28 — пещера Дыроватый Камень на р. Вишера, слой 2; выборки *позднего голоцена*: 24 — пещера Алексеевская, слой 1 (2 550—1 470 лет); 25 — грот Соколиный; 29 — пещера Дыроватый Камень на р. Вишера, слой 1; 30, 31 — навес Бажуково слой 1 низ, верх; *совре-*



Рис. 1. Местонахождения ископаемых и места отлова современных полевок-экономок.

Группы	Голоцек										Современность									
	Э1	Э2	Э3	Э4	Э5	Э6	Э7	Э8	Э9	Э10	Э11	Э12	Э13	Э14	Э15	Э16	Э17	Э18	Э19	Э20
1	6.2	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3
1B	0.94	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
1BC	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
2A	0.07	0.306	0.344	0.387	0.411	0.443	0.475	0.507	0.539	0.571	0.603	0.635	0.667	0.699	0.731	0.763	0.795	0.827	0.859	0.891
2AC	0.156	0.145	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1BC	0.12	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
3A	0.7	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
3BC	1.2	2.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
4AC	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
4BC	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
N	0.160	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
O	3.80	5.90	3.23	4.92	3.54	3.91	4.55	4.43	5.48	3.7	5.13	9.78	8.47	8.49	4.39	7.35	8.36	7.90	7.30	7.30
LMI	2.71±0.03	2.77±0.01	2.67±0.03	2.74±0.05	2.74±0.05	2.82±0.01	2.82±0.01	2.82±0.01	2.85±0.01	2.74±0.01	2.74±0.01	2.72±0.01	2.72±0.01	2.60±0.01	2.60±0.01	2.60±0.01	2.60±0.01	2.60±0.01	2.60±0.01	2.60±0.01

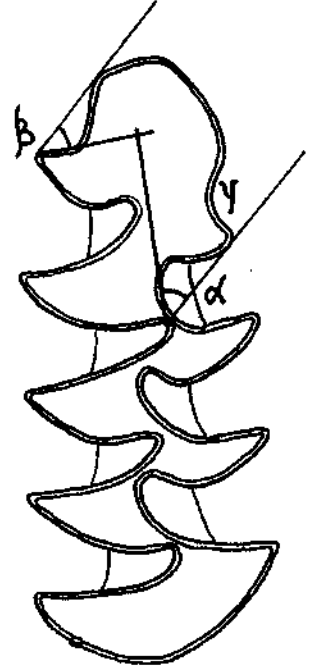


Рис. 2. Схема промеров углов непарной передней петли параконидного отдела M_x полевки-экономки: угол $у$ фиксирует степень нависания наружной стороны передней непарной петли; угол P характеризует глубину передне-внутренней выемки; углубление a на наружной стороне зуба (по: Фадеева, Смирнов, 2001)

группы условно разделены на три части: «простые», «средние» и «сложные» (рис. 3). Все виды статистических анализов были выполнены с помощью программы статистической обработки Statistica 6.0. Рисунки жевательной поверхности M , полевок-экономок сделаны автором с помощью рисовального аппарата PA-7.

Примечание к таблице. 1-40 — номера выборок (в тексте). 1A-4BC — буквенно-цифровые обозначения групп морфотипов (см. рис. 3). TV — количество M в выборке, D — индекс разнообразия (формула в тексте), LMI — средняя длина зуба.

Дифференциация выборок *M. ролевых-экономок Урала*
по морфотипическим характеристикам

Исследованные полярные рецентные выборки «Хадыта» (40 — здесь и далее номера выборки в таблице), «Лонгот-Юган» (39) относятся к западносибирскому подвиду (*M. o. hahlovi* Sealon, 1935), у которого примерно у 15 % популяции жевательная поверхность M_1 с 7 замкнутыми пространствами (Огнев, 1950). В выборке «Хадыта» 21.4 % зубов имеют 7 замкнутых эмалевых пространств, в выборке «Лонгот-Юган» таких зубов 5.8%. Близка по географическому положению и выборка «Красный Камень» (38), но установить ее подвиговую принадлежность сложно, т.к. данный район не входит в рамки географического пространства какого-либо выделенного подвида. В этой выборке зубы с 7 замкнутыми пространствами составляют ~ 2.4% от общего числа зубов. По существующей подвиговой систематике (Громов, Ербаева, 1995) южные рецентные выборки «Кувандык» (32), «Урал-Илек» (33), «Сасыкуль» (34) относятся к номинальному подвиду (*M. o. oeconotus* Pallas, 1776). Современные выборки Среднего Урала — «Кваркуш» (37), «Северный Басег» (36) с территории Пермской области, а также «Сабик-Шалинский район» (35) с территории Свердловской области по Н.А. Бобринскому и др. (1965) должны быть отнесены также к номинальному подвиду. Учитывая, что во всех других сводках данная территория не упоминается ни в одном списке распространения подвидов, можно предположить достаточно условное отнесение полевых-экономок с этой территории к подвиду *M. o. oeconotus* Pall. В этих выборках так же, как и в южных, зубы с 7 замкнутыми пространствами отсутствуют.

По результатам кластерного анализа M_1 полевки-экономки из исследованных местонахождений были выделены 3 типа выборок (рис. 4). Выборки 1 типа выделяются высоким индексом разнообразия, от 7.30 до 9.78, пары «доминант» — «субдоминант» различны. К этому типу относятся 6 рецентных выборок M_1 [(приполярноуральских (38, 39, 40) и южноуральских (32, 33, 34)], характеризующихся высокой долей зубов сложного строения. В южных выборках среди групп морфотипов не выщелается единственная доминантная — субдоминантная пара, наибольшее количество зубов зафиксировано для нескольких групп (от 3 до 6), и их долевые значения близки (разница не превышает 6%). В северных — доминирующая группа выде-

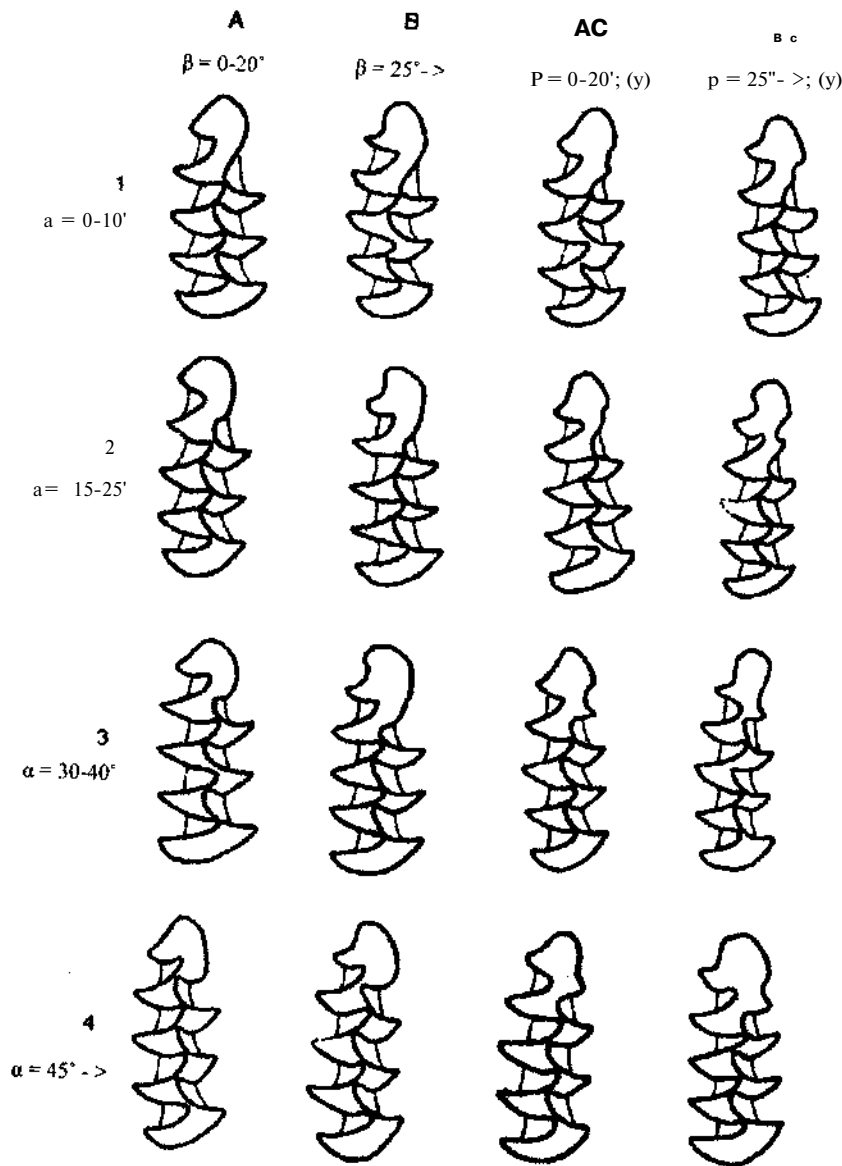


Рис. 3. Классификация вариантов строения жевательной поверхности первых нижнекоренных зубов полевки-экономки:

1А, 2А - «простые»; 1В, 1АС, 1ВС, 2В, 2АС, 2ВС, 3А, 3В, 4А, 4В - «средние»; 3АС, 3ВС, 4АС, 4В - «сложные» (по: Фадеева, Смирнов, 2001)

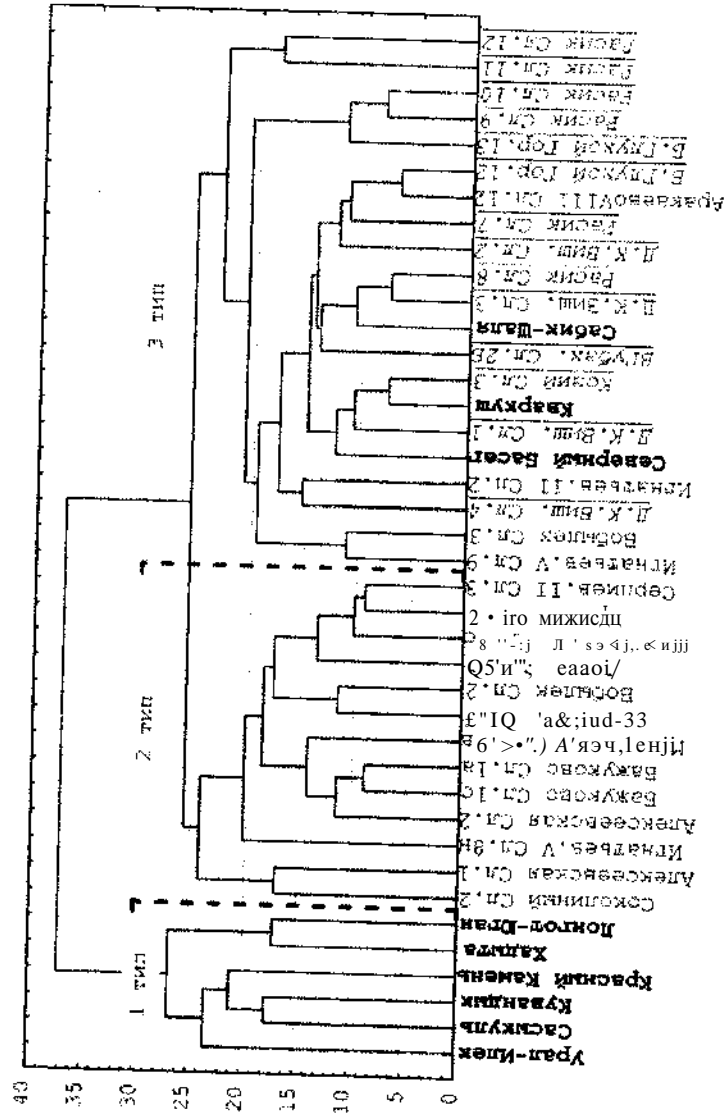


Рис. 4. Дендрограмма сходства выборок M_1 полевки-экономки, построенная на основании кластерного анализа частот вариантов строения (Урал-Илек — рецентные выборки; Рясик Сл. 10 — выборки из местонахождений пермского Предураля; Бобылек Сл. 2 — выборки из местонахождений Южного Урала, юга Среднего Предураля, Зауралья, приполярного Предураля).

ляется хорошо (3А — выборки 39, 40 и 2АС — выборка 38), субдоминирующих групп обнаружено по две в каждой выборке и они различны. Разница долевых значений доминирующей и субдоминирующих групп зубов также невелика и не превышает 11.1%.

2 тип включает ископаемые выборки из местонахождений Южного Урала, юга среднего Предураля, Зауралья, приполярного Предураля с малым индексом разнообразия, от 2.65 до 4.92, с доминирующей — субдоминирующей группами 2А-3А. Разница между долями зубов этих групп от 6.4% до 9.4% в выборках позднего голоцена (24, 25), от 13.5% до 17.3% — в выборках второй половины позднего плейстоцена (9, 10) и раннего голоцена (21) и от 15.4% до 34.9% в выборках первой половины позднего плейстоцена (1, 3, 4, 5, 6). Три ископаемые южнозауральские и среднепредуральские (юг) выборки (23, 30, 31), входящие в состав кластера 2, имеют доминант — субдоминантную пару групп 2А-1А, но в них доля группы морфотипов 3А высока — эти выборки отнесены к переходному подтипу.

К 3 типу отнесены все ископаемые и рецентные выборки из местонахождений пермского Предураля (север среднего и юг северного Предураля), которые характеризуются широким диапазоном индексов разнообразия (от 3.17 до 7.33). Доминирующая и субдоминирующая пара групп морфотипов в этих выборках выделяется четко — 2А-1А (7, 8, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 26, 27, 28, 36, 37). Разницы между долями этих групп составляют от 1.3% до 25%, и определенной однонаправленной временной динамики изменений этих значений не обнаружено. В двух выборках зафиксирована иная субдоминирующая группа 2В, а группа 1А является вторым субдоминантом (16, 29). Эти выборки относятся также к 3 типу, т.к. в подавляющем большинстве выборки с субдоминантом 1А имеют второй субдоминант 2В. В кластер 3 вошли 4 ископаемые южнопредуральские и среднепредуральские (юг) выборки (2, 6, 11, 13) с такой же доминантной и субдоминантной группами 2А-1А. Во всех этих выборках доля группы морфотипов 3А высока (второй субдоминант) по сравнению с группой выборок из пермского Предураля (в большинстве выборок 3 типа с этой территории второй субдоминант 2В), и они так же, как и выборки 23, 30, 31, отнесены к переходным. К этому же подтипу отнесена и среднезауральская рецентная выборка «Сабик-Шалы» (35), в которой доминант-субдоминант 2А-3А (как в выборках 2 типа), но доля 1А очень близка к доле 3А.

Таким образом, при подробном анализе частот групп морфотипов в ископаемых и рецентных выборках M_1 полевки-экономки Урала выясняется, что на территории пермского Предуралья (юг северного и север среднего Предуралья) доминирующая и субдоминирующие группы морфотипов (2А-1А-2В) остаются неизменными от позднего плейстоцена до современности, на более южных территориях Предуралья (юг среднего и север южного Предуралья) при той же доминирующей группе субдоминанты иные (2А-3А-1А). Для современных приполярных зауральских и южноуральских выборок сочетания доминантов-субдоминантов различны. Исходя из этих результатов и учитывая то, что рисунок жевательной поверхности — генетически детерминированный признак (Ларина, Еремина, 1982), можно предположить специфичность генотипических характеристик популяций полевок-экономок с территорий широтных подразделений Уральско-географического региона.

Временные сдвиги количественных соотношений, объединенных по степени сложности групп морфотипов M_1

Наибольшее количество выборок M_1 полевки-экономки изучено с широтных территорий западного макросклона Урала: юга северного Предуралья (далее в тексте и рисунках — I), севера Среднего Урала (II), юга Среднего Урала (III), севера Южного Урала (IV).

Среди ископаемых остатков мелких млекопитающих первой половины позднего плейстоцена полевка-экономка зафиксирована как «обычный вид» (1-9%) на территории II и как «очень многочисленный» (> 30%) на территориях III и IV. Наибольший процент «сложных» зубов зафиксирован в выборках этого периода с территории II (рис. 5). Для остальных двух территорий (III и IV), где обнаружены отложения этого временного отрезка, в выборках «сложные» зубы единичны, а зубы «простого» строения составляют немногим более половины от общего количества. Фиксируемая степень сложности выборок не годится для межширотного сравнения, учитывая запердельные радиоуглеродные датировки и возможную различную временную принадлежность выборок в пределах первой половины позднего плейстоцена.

В позднем валдае на территории II вид, по-видимому, отсутствует или крайне редок и становится «обычным» только к концу этого периода, в позднеледниковье. В отложениях территорий III и IV полевка-экономка «многочисленна» (10—29%). Все изученные выборки

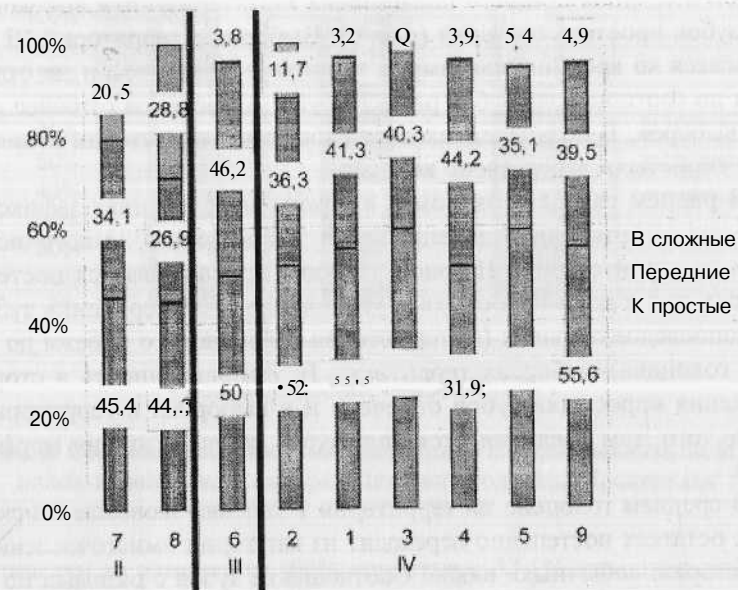


Рис. 5. Соотношение «простых», «средних» и «сложных» групп морфотипов M_1 полевки-экономки в выборках первой половины позднего плейстоцена морфотипов Предуралья



Рис. 6. Соотношение «простых», «средних» и «сложных» групп M_1 полевки-экономки в выборках второй половины позднего плейстоцена Предуралья

второй половины позднего плейстоцена характеризуются высокой долей зубов простого строения (рис. 6). Выборки с территорий III и IV относятся ко времени максимума ледника и практически не отличаются по соотношению зубов разных групп морфотипов от более древних выборок. В позднеледниковых выборках с территории II количество «простых» зубов очень велико.

В раннем голоцене экономка в ископаемых остатках зафиксирована как «очень многочисленный» на территории I, «многочисленный» на территории II. На рис. 7 хорошо прослеживается постепенное снижение доли «простых» и увеличение доли «средних» зубов в хронологических (от плейстоцен-голоценового рубежа до раннего голоцена) выборках территории II. Направленность в сторону снижения «простых» зубов отмечена и в выборках с территории I; кроме того, там увеличивается доля зубов со «сложными» морфотипами.

В среднем голоцене на территории I полевка-экономка в ископаемых остатках постепенно переходит из категории «многочисленных» в категорию «обычных» видов. Соотношение зубов с разными по степени сложности рисунками жевательной поверхности в выборке



Рис. 7. Соотношение «простых», «средних» и «сложных» групп M_1 полевок-экономки в выборках плейстоцен-голоценового рубежа и раннего голоцена Предуралья



Рис. 8. Соотношение «простых», «средних» и «сложных» групп M_1 полевок-экономки в выборках позднего голоцена Предуралья

практически не изменяется (60% «простых», 37,1% «средних» и 2,9% «сложных») по сравнению с раннеголоценовыми выборками.

В позднем голоцене вид «многочислен» и «обычен» в ископаемых фаунах с территориями I, II и «редок» (до 1%) и «обычен» в фаунах с территории III. На территории I значительно снижается доля зубов с «простым» строением (< 50%) за счет увеличения доли зубов «среднего» строения (рис. 8). На территории III доля «простых» очень велика (> 70%), и соотношение долей зубов сопоставимо с таковым в выборках позднеледниковья территории II.

Современные выборки с территорий Южного и Приполярного Урала заметно отличаются большей долей зубов «сложного» строения (рис. 9) от выборок Среднего Урала. По сравнению с позднеголоценовыми выборками с территории I к современности практических изменений не наблюдается, а на территории III количество зубов «простого» строения уменьшается.

Несмотря на отсутствие всех последовательных временных выборок с каждой исследованной широтной территорией, можно утверждать, что направленность хрономорфотипических изменений выборок M_1 полевок-экономок была различной на более северных и более южных из рассматриваемых территорий. Прежде всего, это связано с отсутствием (или крайне редкой встречаемостью) вида на территории II в максимуме ледниковья и начале позднеледниковья и постоянным

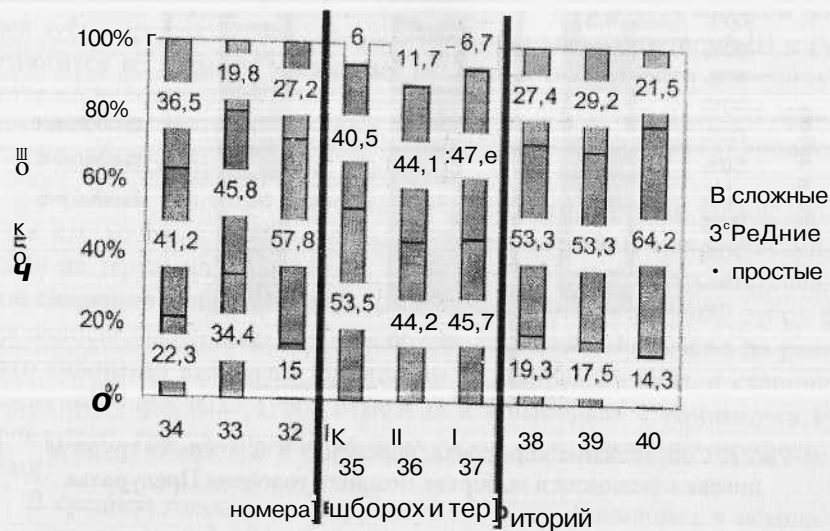


Рис. 9. Соотношение «простых», «средних» и «сложных» групп M_j полевки-экономки в современных выборках Урала:

32, 33, 34 — выборки Южного Урала; 35, 36, 37 — выборки Среднего Урала; 38, 39, 40 — выборки Приполярного Урала

обитанием вида на более южных территориях. В течение позднего плейстоцена на территориях III и IV сдвиги соотношений объединенных групп морфотипов были незначительны и имели флуктуирующий характер. Немногим более половины в этих выборках составляли зубы с упрощенным строением, а количество «сложных» не превышало 11,7%. Скорее всего, такое относительное постоянство соотношений групп морфотипов связано с отсутствием резких колебаний численности вида в позднем плейстоцене на этих территориях («очень многочисленный» и «многочисленный» вид). Существенный сдвиг соотношений групп морфотипов в выборках M_x вида с территории II от первой половины позднего плейстоцена до позднеледниковья, вероятно, результат резкого падения численности вида в максимуме ледниковья. К началу «роста» численности полевки-экономки в середине позднеледниковья в выборках фиксируется очень высокий процент «простых» зубов, который к современности с дальнейшим плавным ростом численности (вид «обычен» или «многочислен») постепенно падает до показателей первой половины позднего плейстоцена. Такой же процесс снижения доли «простых» зубов зафиксирован в выборках

голоцена-современности на территории I. Голоценовая история морфотипических изменений выборки M_j вида на территориях III и IV по данной методике практически не изучена. Имеющиеся данные по соотношению долей групп морфотипов в позднеголоценовых выборках и динамике численности вида с территории III (вид «очень многочислен» в среднем голоцене (грот Олений, слои 2, 2а — 4 840 лет, 5 440 лет, по: Смирнов, 1993), соотношения групп морфотипов не установлены, т.к. ~ 85% зубов принадлежат ювенильным особям, и «редок» или «обычен» в позднем голоцене, где «простых» зубов более 70%, возможно, подтверждают предположение о связи резких сдвигов групп морфотипов с резкими изменениями численности.

По данным В.Н. Большакова с соавторами (1980) основным направлением изменчивости выборки M_j полевки-экономки является постепенное увеличение частоты наиболее сложных вариантов к северу. Для M_j полевки-экономки по данным настоящего исследования установлено, что сложность выборки увеличивается от Среднего Урала к северу и к югу.

Динамика морфометрических изменений M_j во времени и пространстве

Полученные размерные данные по длине зуба (см. табл. 1) позволяют провести исследование хронологических изменений. Прежде всего это относится к выборкам с территории среднего и южного Предуралья, т.к. они характеризуют относительно большие отрезки геологического времени. Для проверки гипотезы одновременного равенства генеральных средних DMI применен однофакторный дисперсионный анализ ANOVA. В качестве фактора рассматривали геологическое время (уровни фактора - возраст датированных по радиоуглероду выборок и предполагаемые хронологические рамки для остальных выборок). При уровне значимости $p < 0.05$ различия оказались значимыми для средних DMI всех трех территорий (север среднего Предуралья — F (критерий Фишера) = 24.63 при $F_{st} = 2.18$; юг среднего Предуралья — $F = 4.73$ при $F_{st} = 3.32$; южное Предуралье — $F = 14.17$ при $F_{st} = 4.82$). Далее проводили попарное сравнение и достоверность отличий определяли по методу Шеффе. Для всех этих территорий выявлены достоверные отличия средних DMI ранневалдайских и поздневалдайских выборок, различия же между поздневалдайскими и голоценовыми выборками недостоверны. Таким образом, полевки-экономки из выборок первой половины позднего плей-

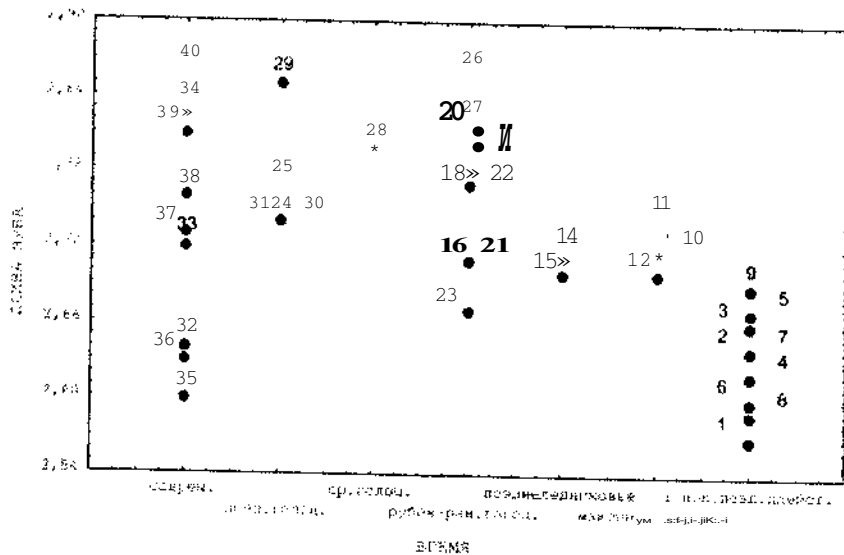


Рис. 10. Средние показатели длины L_1 полевок-экономок Урала в периоды позднего плейстоцена-голоцена-современности (расшифровка номеров выборок — в тексте)

стоцена среднего и южного Предуралья имели значительно меньшие размеры первого нижнекоренного зуба, чем в остальных геологически более молодых выборках (рис. 10). Значимые отличия между раннеголоценовыми и позднеголоценовыми выборками с восточного макросклона Южного Урала не выявлены.

Размеры $DM1$ в современных выборках (рис. 10) значительно отличаются ($F = 38.20$ при $F_{st} = 2.51$). Попарные сравнения методом Шеффе дают следующие результаты: а) в пределах широтных подразделений — значительно отличаются: выборки южного Предуралья (сравнительно мелкие зубы) и южного Зауралья (сравнительно крупнее); горная приполярная выборка (Красный Камень (38) — сравнительно мелкие зубы) с равнинными (Лонгот-Юган (39), Хадыта (40) — сравнительно крупные зубы) приполярного Зауралья; самая северная выборка среднего Предуралья (Кваркуш (37) — сравнительно крупные зубы) от более южных (Северный Басег (36), Сабик-Шалинский район (35) — сравнительно мелкие зубы); б) в пределах макросклонов — значительно отличаются: восточный макросклон — выборка Среднего

Урала (Сабик-Шалинский район (35) — сравнительно мелкие зубы) от выборок южного и приполярного Зауралья (Сасыкуль (34), Красный Камень (38), Лонгот-Юган (39), Хадыта (40) — сравнительно крупные зубы); западный — самая северная выборка (Кваркуш (37) — сравнительно крупные зубы) отличается от более южных горных (Северный Басег (36), Кувандык (32) — сравнительно мелкие зубы), но не отличается от южной равнинной [Урал-Илек (33)].

Благодарности

За возможность использовать в работе коллекционный материал автор очень признателен Н.Г. Ерохину, А.Г. Васильеву, И.А. Васильевой, Т.П. Коуровой, А.И. Шепелю, В.А. Акимову, Е.А. Кузьминой, Д.В. Пономареву. Особую благодарность выражаю член-корреспонденту РАН Н.Г. Смирнову за ценные рекомендации по данному исследованию и любезное предоставление для изучения больших, собранных им лично коллекций ископаемых полевок-экономок с территорий юга Среднего и Южного Урала.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ №02-04-49181.

ЛИТЕРАТУРА

- Андренко О.В. 1997. Эколого-фаунистический анализ полевок долины Среднего Енисея в позднем антропогене: Дисс. канд. биол. наук. — Красноярск. 232 с.
- Бигон М., Харпер Док., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. — М. 667 с.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. — М. 140 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб. 521 с.
- Ерохин Н.Г., Чаиркин С.Е. 1995. Лобвинская пещера — местоположение, стратиграфия, хронология // Н.Г. Смирнов (сост.), Г.И. Быкова, Н.Б. Гоцицкий (ред.): Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. — Екатеринбург. С. 3-16.
- Кочев В.А. 1993. Плейстоценовые грызуны Северо-Востока Европы и их стратиграфическое значение. — СПб. 113 с.
- Кузьмина И.Е., Смирнов Н.Г., Коурова Т.П. 2001. Фауны грызунов Южного Зауралья в позднем плейстоцене-голоцене // И.Л. Гольдберг, Т.В. Струкова, И.Б. Головачев (ред.). Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. — Екатеринбург. С. 121-127.

- Ларина Н.И., Еремина ИВ. 1982. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. — М. С. 56-68.
- Лозан М.Н. 1971. Грызуны Молдавии. Т. 2. — Кишинев. 186 с.
- Малева А.Г. 1971. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oesonotus* Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. — Свердловск. С. 25-35.
- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. — М.-Л. 706 с.
- Поздняков А.А. 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*taximowiczi*» (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 114-125.
- Рековец Л.И. 1978. Новый ископаемый подвид полевки-экономки (*Microtus oesonotus* Pall.) из позднего плейстоцена Украины // Докл. АН УССР, сер. Б. Вып. 7. С. 653-655.
- Рековец Л.И. 1985. Микротерофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. — Киев. 168 с.
- Смирнов Н.Г. 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене: Дис. докт. биол. наук. — Екатеринбург. 63 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. 1986. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. — М. 145 с.
- Смирнов И.Г., Большаков В.К., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.Н., Ольшванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. 1990. Историческая экология животных гор Южного Урала. — Свердловск. 244 с.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Коурова Т.П., Кузьмина Е.А. 2000. Мелкие млекопитающие многослойного местонахождения костных остатков в гроте Расик (Пермское Прикамье) // И.Л. Гольдберг, И.Б. Головачев, И.Н. Михайлова (ред.). Биосфера и человечество: Матер, конф. молод, учен, памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского, 24-28 апреля 2000 г. — Екатеринбург. С. 289-294.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. 2001. Форма и размеры первого нижнекоренного зуба ископаемых и современных полевок-экономок Пермского Предуралья // И.Л. Гольдберг, Т.В. Струкова, И.Б. Головачев (ред.). Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Матер, конф. молод, учен., 23-27 апреля 2001 г. — Екатеринбург. С. 258-265.
- Фадеева Т.В. 2003. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене // Н.Г. Смирнов (сост.), К.И. Ушакова (ред.). Четвертичная палеозоология на Урале. — Екатеринбург. С. 133-146.
- Nadachowski A. 1982. Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe. 109 p.

SUMMARY

3 473 recent and fossil first lower molars (M_1) of root-voles from Urals were studied using new method of morphological description (Fadееva, Smirnov, 2001). Among 40 studied samples of M_1 , three morphological types were distinguished. Probably it is the reflection of peculiarities of genotype characters of populations from different latitudinal subdivisions of Urals. At the Perm Pre-Urals (south of Northern and north of Middle Pre-Urals) dominant and subdominant morphotype groups (2A-1A-2B) remain unchanged on the time span from Late Pleistocene to the present. At the southerner territories of Pre-Urals (south of Middle and north of Southern Pre-Urals) subdominants are different while the dominant is the same (2A-3A-1A). For the modern Pre-Polar Trans-Urals and South Urals samples combinations of dominants and subdominants are different.

For the Pre-Urals territories, where abrupt fluctuations of root-voles numbers were registered in the Late Pleistocene and Holocene, quantitative shifts of "simple", "intermediate" and "complex" morphotype groups were revealed. It has been shown that in the recent samples from South and North Urals numbers of M_1 with "complex" morphotypes is much higher than in the recent Middle Urals samples. Root-voles of the first half of the Late Pleistocene from Middle and South Pre-Urals had much smaller M_1 size in comparison with that of voles of the second half of the Late Pleistocene and Holocene, where no significant size differences were revealed. In the recent samples statistically significant differences in size were revealed between samples from mountain (relatively small) and plain (relatively large) samples, northern mountain (relatively large) and southerner mountain (relatively small) samples, Southern Pre-Urals (relatively small) and Southern Trans-Urals (relatively large) samples.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	3
<i>А.В. Амбарян, Е.В. Котенкова.</i> Роль обонятельных сигналов в распознавании представителей своего и близкородственного видов у домовых мышей надвидового комплекса <i>Mus musculus</i> s. lato.....	5
<i>М.И. Баскевич, Н.М. Окулова, С.Г. Потапов, Н.А. Илларионова, Е.Ю. Крысанов, Н.А. Щипанов, М.Л. Опарин, А.А. Власов.</i> К вопросу о диагностике и распространении видов-двойников мышовок (Rodentia, Dipodoidea, <i>Sicista</i>) на территории Русской равнины и Кавказа.....	22
<i>Л.И. Галкина, Л.Ю. Епифанцева, Д.Е. Тараненко, С.А. Абрамов.</i> Роль эколого-географических факторов в процессе формообразования и морфологической дифференциации серых сурков (<i>Marmota baibacina</i> Kastschenko, 1899).....	41
<i>М.А. Ербаева.</i> Вымершие полевки Забайкалья и Северного Китая (Arvicolinae, Rodentia).....	55
<i>О.В. Жеребцова.</i> О ретракторах зашечного мешка у европейского суслика (<i>Spermophilus citellus</i> L.) и особенностях их морфогенеза у беличьих.....	72
<i>М.Л. Опарин.</i> Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX веке.....	82
<i>А.А. Поздняков.</i> Структура морфотипической изменчивости <i>M</i> ¹ серых полевок (<i>Microtus</i> Schrank, 1798).....	102
<i>Е.Г. Потапова.</i> Филогенетические взаимоотношения палеарктических хомяковых Cricetinae (Rodentia, Muroidea), основанные на строении слуховых барабанов.....	116
<i>А.Ю. Пузаченко.</i> Изменчивость черепа у малых (средиземноморских) слепышей, <i>Nannospalax</i> Palmer, 1903 (Rodentia).....	142
<i>Т.В. Фадеева.</i> Пространственно-временная морфологическая изменчивость выборок первых нижнекоренных зубов полевок-экономок (<i>Microtus oeconomus</i> Pallas, 1776) Урала.....	180

СИСТЕМАТИКА, ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

Труды Зоологического института РАН
Том 306

Редактор *Т. А. Асанович*

Оригинал-макет изготовлен *Т. А. Горлиной*

Подписано к печати 28.06.2005. Формат 60x84/16. Печать офсетная.
Бумага офсетная. Гарнитура Тайме. Печ. л. 11.86. Тираж 350 экз.

Типография ЦСИ
199020, СПб., ул. Циолковского, 11