РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

УДК 591.471.4:599.323.4

ЧЕПРАКОВ Михаил Иванович

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА LEMMUS В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

03. 00.08 - зоология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург 1993

Работа выполнена в лаборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научные руководители: академик РАН, доктор биологических наук, профессор В. Н. Большаков
доктор биологических наук, старший научный сотрудник Э. А. Гилева

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Л. М. Сюзюмова
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Ю. А. Кузьминых

Ведущая организация: Уральский государственный университет им. А. М. Горького

Защита состоится "16" XI 1993 г. в 13.00 часов на заседании специализированного совета Д 002.05.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620219, Екатеринбург, ГСП 511, 8 марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан "15" X 1993 г.

Ученый секретарь специализированного совета, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник М. Г. Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы . Точка зрения С. И. Огнева (1948) о существовании в пределах Евразии трех видов рода Lemmus Link, 1795: норвежского (Lemmus lemmus Linnaeus, 1758), сибирского (L. sibiricus Kerr, 1792) и амурского (L. amurensis Vinogradov, 1924) леммингов господствовала в отечественной литературе после выхода в свет его монографии до середины восьмидесятых годов (Виноградов, Громов, 1952, Бобринский и др., 1965, Соколов, 1977, Каталог млекопитающих СССР, 1981). В конце 70-ых - начале 80-ых годов проводятся интенсивные кариологические исследования и эксперименты по гибридизации. Результаты подвели авторов к выводу о видовой самостоятельности желтобрюхого лемминга - L. chrysogaster Allen, 1903, которого до недавнего времени считали подвидом сибирского (Гилева и др., 1984, Покровский и др., 1984). Межвидовые различия в размерах и пропорциях тела и черепа довольно слабы и выступают достаточно отчетливо лишь на сериях. Однако эти признаки широко используются в систематике леммингов и пригодны для распознавания форм рода (Виноградов, 1925, Огнев, 1948, Громов, Поляков, 1977). Отсюда ясна актуальность проведения работы по оценке уровня морфологической дифференциации палеарктических представителей рода настоящих леммингов на основе изучения различных форм изменчивости.

Цель и задачи. Цель работы заключалась в оценке уровня морфологической дифференциации представителей всех палеарктических видов рода Lemmus на основе изучения различных форм морфометрической изменчивости на материале, собранном в лабораторных условиях.

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Изучить индивидуальную, возрастную и сезонную изменчивость морфометрических показателей палеарктических представите-

лей рода настоящих леммингов.

2. В процессе изучения этих форм изменчивости выявить видоспецифические особенности в величине морфометрических признаков и их изменчивости, а также оценить таксономическую значимость разных морфометрических показателей.

3. Провести оценку уровня различий между основными палеарктическими представителями рода на основе совокупности наиболее таксономически ценных морфометрических признаков.

4. Изучить морфотипическую изменчивость зубов леммингов и использовать выявленные при этом особенности форм для оценки степени морфологической дифференциации.

5. Оценить возможное влияние лабораторных условий на проявление изучаемых форм изменчивости и на величину морфометрических показателей.

Научная новизна. На материале, собранном в лабораторных условиях, у настоящих леммингов впервые на большом количестве признаков были изучены такие основные формы внутригрупповой изменчивости как индивидуальная, сезонная и возрастная. На основании изучения индивидуальной и сезонной изменчивости впервые проведена оценка таксономической значимости морфометрических признаков. По комплексу краниометрических признаков, наиболее таксономически ценных, был оценен уровень морфологической дифференциации между основными палеарктическими представителями настоящих леммингов. Изучена морфотипическая изменчивость зубов в лабораторных колониях леммингов и проведена оценка уровня различий между сравниваемыми формами по рисунку жевательной поверхности коренных зубов. Впервые изучено влияние лабораторных условий на проявление различных формы внутригрупповой изменчивости леммингов, на величину морфометрических показателей и на различия между формами по этим показателям.

Практическая значимость. Результаты работы могут быть

использованы в прикладных исследованиях по систематике леммингов.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались и обсуждались на отчетных сессиях Института экологии растений и животных (1981-1990), на III, IV и V съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982, 1986, 1990), на первом Всесоюзном совещании по проблемам зоокультуры (Москва, 1986), на VII Всесоюзном совещании по грызунам (Нальчик, 1988).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 21 работа.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 183 страницах машинописного текста. Состоит из введения, шести глав и выводов, иллюстрирована 7 рисунками и 36 таблицами. Список литературы включает 228 источников.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Работа выполнена на материале, собранном в 1977-1985 годах в виварии лаборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животных УрО РАН.

Норвежский лемминг завезен из Лапландского заповедника (Кольский п-ов). Основатели: 13 самок и 11 самцов. Сибирский лемминг (L. s. sibiricus - номинативный подвид) был отловлен в устье реки Черной (Большеземельская тундра). Основатели: 3 самки и 5 самцов. Желтобрюхий лемминг был пойман в окрестностях поселка Западный (п-ов Чукотка). Основатели: 7 самок и 4 самца. Амурского лемминга отлавливали в окрестностях поселка Чульман (Якутия). Основатели: 4 самки и 3 самца. У сибирского лемминга с о-ва Врангеля (L. s. portenkoi Tschernyavsky, 1967) основателями стали 5 самок и 2 самца.

Животных содержали в стандартных условиях (Покровский, Большаков, 1979). В период сбора материала в виварии имели место сезонные изменения внешних факторов. Среднемесячные значения тем-

пературы воздуха колебались от 12,1-12,4 в январе-марте до 19,5 градусов С в июле. Длина светового дня менялась от 9,0 час в ноябре-январе до 17,5 час в июне. С сентября по май рацион животных состоял из свежей моркови, зеленого мха и овса, в летние месяцы вместо моркови давали свежескошенную траву.

Автор принимал непосредственное участие в разведении леммингов, уходе за ними и обработке коллекционных сборов. В работе использованы экстерьерные и краниометрические промеры более 2 тысяч 200 леммингов и интерьерные промеры более 600 экземпляров.

Измерения морфометрических признаков проводили по общепринятой методике (Виноградов, Громов, 1952, Чернявский, 1967, (Шварц и др., 1968). Величину индивидуальной изменчивости оценивали на основе коэффициентов вариации.

Материал разбили на 14 возрастных классов (таблица 1).

Сезонную динамику показателей мы анализировали на трехмесячных животных 3 видов. Сезоны были взяты календарные. Количество животных по сезонам для экстерьерных признаков у норвежского: от 20 до 30 - для самцов и от 17 до 24 - для самок; у сибирского: от 20 до 36 и от 15 до 43, соответственно; у желтобрюхого: от 46 до 73 и от 33 до 70. Для краниометрических - у норвежского: от 24 до 30 и от 19 до 23; у сибирского: от 16 до 34 и от 12 до 42; у желтобрюхого: от 45 до 68 и от 31 до 70. Для интерьерных - у норвежского: от 14 до 19 и от 5 до 15; у сибирского: от 17 до 32 и от 6 до 38; у желтобрюхого: от 16 до 51 и от 14 до 53.

Результаты измерений обрабатывали с помощью методов математической статистики. Применяли трехфакторный дисперсионный анализ с постоянными эффектами (Гласс,Стэнли, 1976). Долю вклада (степень влияния) того или иного фактора или взаимодействия факторов оценивали через значения средних квадратов, определяемых в дисперсионном анализе (Рокицкий, 1973).

Для оценки значимости попарных различий между средними

Таблица 1

Величина выборок в возрастных классах для экстерьерных и краниометрических признаков леммингов

Возраст	Норвежский (экстерьерные / краниометрические)	Сибирский (экстерьерные / краниометрические)	Желтобрюхий (экстерьерные / краниометрические)	Амурский (экстерьерные / краниометрические)
Дни				
1	4 / -	9 / -	4 / -	- / -
5	4 / -	4 / -	4 / -	4 / -
10	13 / 11	8 / 9	2 / 8	4 / 6
15	26 / 32	15 / 19	23 / 27	14 / 14
20	24 / 28	15 / 13	17 / 22	9 / 7
25	17 / 19	9 / 4	36 / 28	- / -
30	37 / 51	26 / 28	52 / 60	9 / 10
Месяцы				
1,5-2	121 / 100	39 / 35	109 / 89	4 / 5
3-4	260 / 258	220 / 225	502 / 505	8 / 8
5-6	117 / 110	44 / 44	58 / 60	5 / 6
7-8	58 / 59	31 / 30	37 / 41	9 / 8
9-10	31 / 32	10 / 12	25 / 25	4 / 4
11-12	16 / 16	13 / 15	11 / 11	4 / 4
13 и >	9 / 9	7 / 8	23 / 25	3 / 3

использовали метод множественных сравнений Шеффе (Гласс, Стэнли, 1976). При выявлении суммарных различий между изучаемыми формами леммингов вычисляли расстояние Махаланобиса (D^2, Афифи, Эйзен, 1984).

При сравнении морфометрических характеристик леммингов из природных популяций и из лабораторных колоний использовали данные по лабораторным животным старше 6 месяцев. Объемы выборок

для экстерьерных и краниометрических признаков у норвежского - 114/116, у сибирского с материка - 61/65, у сибирского с острова Врангеля - 36/22, у желтобрюхого - 97/102 и у амурского - 20/19. Величина выборок из природы (данные из литературы) менялась в пределах 7-213.

Для того, чтобы оценить скорость (интенсивность) возрастных изменений какого-либо признака вычисляли величину относительного прироста в процентах (Minot, 1913).

Для изучения возрастной изменчивости формы жевательной поверхности коренных зубов леммингов использовали способ прижизненного получения отпечатков зубов грызунов (Оленев, 1980). Было сделано 83 слепка зубов у 23 желтобрюхих леммингов в возрасте от 10 дней до 12-14 месяцев. Для анализа морфотипической изменчивости коренных зубов использовали зубы леммингов в возрасте старше 3 месяцев. Количество исследованных зубов для норвежского составило 231, для желтобрюхого - 196, для сибирского с материка - 131, для сибирского с острова Врангеля - 72, для амурского - 80. Всего было изучено около 700 зубов. Рисунки зубов сделаны с помощью аппарата РА-6 при постоянном увеличении. Оценку значимости различий по частоте встречаемости морфотипов зубов проводили с помощью G-критерия (Sokal, Rohlf, 1981).

Глава 2. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В этой главе с помощью дисперсионного анализа мы оценили влияние на величину индивидуальной изменчивости морфометрических признаков таких факторов, как "вид", "признак", "возраст" и "пол". Для экстерьерных признаков установлено только влияние факторов "возраст" и "признак". Различия между видами и полами незначимы.

Коэффициент вариации длины тела леммингов в лаборатории

(7,6%) выше, чем длины стопы (6,2%) и ниже, чем длины хвоста (12,6%, P<0,05). У большинства других грызунов изменчивость длины хвоста также выше, чем длины тела и стопы (Sumner, 1920, 1924, Robbins et al., 1980). Индивидуальная изменчивость экстерьерных индексов: хвоста (13,7%) и стопы (7,5%) близка к изменчивости промеров. Чем больше величина признака, тем меньше его коэффициент вариации (Pearson, Devin, 1924, Lowrens, Latimer, 1957). Большая изменчивость длины хвоста по сравнению с длиной тела, возможно, определяется этой зависимостью. Индивидуальная изменчивость больше в случае тех признаков, которые сильнее меняются с возрастом (Виноградов, 1922). Различия в изменчивости длины хвоста и стопы, возможно, связаны с различиями в скорости роста этих признаков. У хвоста она выше.

С возрастом индивидуальная изменчивость экстерьерных признаков у леммингов падает. У других млекопитающих также происходит уменьшение величины изменчивости морфологических признаков с возрастом (Яблоков, 1966, Chai, 1957, Robbins, 1973). Величина коэффициентов вариации большинства промеров черепа с возрастом также снижается. Однако существуют такие признаки, индивидуальная изменчивость которых с возрастом увеличивается. Это приводит к тому, что один и тот же промер, например, такой, как длина верхнего зубного ряда, у молодых животных является одним из наименее, а у старых - одним из наиболее изменчивых, или наоборот, как в случае с высотой мозговой части.

У леммингов в лаборатории коэффициенты вариации таких признаков, как длина диастемы (5,8%) и высоты в области костного неба (5,7%), превышают коэффициенты вариации других признаков (3,4-4,6%) кроме коэффициента вариации скуловой ширины (5,1%), значение которой промежуточное (при 5% уровне значимости достоверны различия, превышающие 1,0%). Индивидуальная изменчивость краниометрических индексов (3,5%) ниже изменчивости промеров

(4,5%, P<0,05). Наиболее таксономически ценными являются черепные индексы и промеры, связанные с мозговой частью, так как имеют наименьший уровень индивидуальной изменчивости. Таксономическая ценность тех признаков выше, коэффициент вариации которых ниже (Шварц, 1963).

Для краниометрических признаков влияние фактора "вид" значимо (P<0,05). Среднее значение коэффициента вариации промеров черепа для старых животных у амурского (2,6%) ниже, чем у других видов (4,2-4,7%, P<0,01). Такое же среднее у основателей колеблется в пределах от 3,6 до 4,4 % и не отличается у разных форм. Среднее значение коэффициента вариации промеров черепа в природе, высчитанное по литературным данным, меняется от 4,3% до 6,0% и сходно у разных форм (Чернявский, 1967, 1984, Kratochvil et al., 1977, P>0,05). Низкая индивидуальная изменчивость у лабораторных амурских леммингов, на наш взгляд, есть своеобразная реакция на лабораторные условия, так как у молодых особей среднее значение коэффициента вариации промеров черепа (5,1%) сходно со значением у животных в природе (6,0%, P<0,05).

В целом виды леммингов не различаются по изменчивости интерьерных признаков. Индивидуальная изменчивость веса печени (29,7%) и надпочечника (28,4%) одинакова, больше, чем веса сердца (20,6%) и почки (19,3%) и меньше, чем веса тимуса (42,7%, разность для P=0,05 равна 7,0%). Изменчивость веса семенника (39,5%) близка к изменчивости тимуса. Индивидуальная изменчивость интерьерных индексов колеблется от 13,9% до 37,7% и ниже (21,7%), чем изменчивость промеров (27,2%, P<0,01). Коэффициенты вариации веса тела и интерьерных индексов в природных популяциях мы оценивали на основе литературных данных (Кривошеев, Уманцева, 1979, Ельшин, 1980, Чернявский, Кирющенко, 1981, Катаев, 1983). Значимые различия с уровнем изменчивости в лаборатории отсутствуют.

Половые различия в изменчивости признаков, изученных нами, выражены слабо и имеют противоположную направленность для краниометрических и интерьерных показателей.

Глава 3. СЕЗОННАЯ, ПОЛОВАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ТРЕХМЕСЯЧНЫХ ЛЕММИНГОВ

При анализе сезонной динамики экстерьерных признаков мы установили, что в среднем у леммингов в виварии наблюдаются более мелкие размеры тела летом (109,5 мм), чем в другие сезоны (112,3-114,6, $P<0,05$). Сезонная изменчивость кондилобазальной длины и веса тела аналогична изменчивости длины тела. Сезонная динамика размеров леммингов противоположна той, которая наблюдается у большинства других грызунов как в лаборатории, так и в природе (Покровский, 1963, Покровский, Большаков, 1979, Reichstein, 1959, Pelican, 1967, Perin, 1979).

Как и у большинства грызунов, у леммингов в природе ранние, весенние генерации растут быстрее более поздних (Кошкина, Халанский, 1961, Кирющенко, 1985). Следовательно, сезонная изменчивость размеров тела и черепа у леммингов в виварии отличается не только от изменчивости большинства других грызунов в лаборатории, но и от изменчивости у самих леммингов в природе. Для других грызунов также отмечали случаи, когда сезонная изменчивость в лаборатории отличалась от изменчивости в природных популяциях (Hubert, Demarne, 1981, Stewart, Barnet, 1983).

Возможно, что сезонная динамика размеров леммингов в лаборатории определяется сезонными колебаниями фотопериода и температуры. Вычисление коэффициентов корреляции размеров тела и черепа леммингов со среднемесячными значениями длины светового дня и температуры показало, что корреляция во всех случаях является значимой и отрицательной (r меняется от -0,53 до -0,87). Для

большинства грызунов отмечали положительную корреляцию скорости роста и размеров как с температурой в пределах предпочитаемой , так и с длиной светового дня (Reichstein, 1964, Riading, 1966 Pinter, 1968, Barthess, Wade, 1985). У настоящих леммингов мы видим принципиально иную реакцию на действие этих факторов. В условиях упрощенной среды, в лаборатории, температура и длина светового дня могут являться основными факторами, определяющими изменение размеров и скорости роста леммингов по сезонам, тогда как в природе основными факторами могут быть плотность популяции и доступность и качество кормов.

При общем сходстве реакции леммингов на сезон у отдельных видов существуют особенности сезонной динамики длины тела: у норвежского лемминга значения летом и осенью одинаковые и меньшие, чем зимою и весной, у сибирского - летом меньше, чем осенью на уровне тенденции, у желтобрюхого - летом меньше, чем зимою, а весною и осенью - промежуточные. Видовые особенности сезонной динамики кондилобазальной длины и веса тела аналогичны изменениям длины тела. Мы рассматриваем эти видовые особенности как своеобразную реакцию на лабораторные условия. Они достаточно устойчивы и проявляются сходным образом для разных признаков. Сезонные различия в пропорциях тела и черепа леммингов определяются только различиями в размерах и в скорости роста по сезонам.

Сезонные изменения индексов сердца и печени сходны у разных видов. В среднем у леммингов в виварии индекс сердца максимален весной и минимален осенью. В природе у леммингов, как и у других грызунов, индекс сердца снижается от весны к лету и повышается от лета к осени, достигая максимума зимой (Копеин, 1958, Кривошеев, Уманцева, 1979). Индекс печени у леммингов в виварии минимален летом, а максимален зимою и весною. В природе же у леммингов индекс печени, как и у других грызунов, наиболее высок летом (Копеин, 1958, Кирющенко, 1986). Таким образом, сезонная динами-

ка индексов сердца и печени у леммингов в виварии отличается от их динамики в природных популяциях. На наш взгляд, сезонная изменчивость индекса печени у леммингов в виварии определяется сменой кормов.

Сезонная изменчивость индексов сердца и почки у самцов и самок леммингов различается. Индекс сердца у самцов осенью меньше, чем весною ($P<0,05$). У самок нет сезонных различий. Индекс почки у самцов весною и летом больше, чем осенью и зимой ($P<0,05$). У самок этот индекс летом больше, чем в другие сезоны ($P<,05$).

В целом у леммингов сезонная изменчивость индекса надпочечника в виварии не выражена ($P<0,05$). По данным из природных популяций для этого индекса отмечено осеннее повышение, как и у других грызунов (Копеин, 1958). Это повышение связано с приспособлением к низким температурам (Шварц и др., 1968). Видимо, сезонные перепады температуры в виварии были слабы для того, чтобы вызвать реакцию надпочечников у леммингов.

Индекс тимуса в целом у леммингов осенью больше, чем весною ($P<0,05$). Известно, что увеличение размеров тимуса происходит в период уменьшения веса семенников (Kendall, Twigg, 1981). У леммингов в виварии вес семенников осенью меньше, чем весною ($P<0,05$), то есть соответствие налицо.

Известно, что активность репродуктивной системы у большинства грызунов в первую очередь зависит от длины светового дня (Clark, 1977, Petterburg et al., 1984). У самцов леммингов активность генеративной системы, оцениваемая по относительному весу семенников, в виварии наиболее высока весною и летом, то есть наблюдается та же закономерность, что и у других грызунов.

Анализ вклада различных факторов вариации в общую изменчивость показал, что наиболее диагностически ценными среди экстерьерных признаками являются индексы хвоста и стопы (вклад фактора "вид" достигает 48-54%). Среди краниометрических - приз-

наки, связанные с мозговой частью (70-90%). Среди интерьерных - вес надпочечника (71%), индексы сердца (50%) и семенника (61%). Из всех изученных признаков наиболее таксономически ценными являются промеры и индексы, связанные с мозговой частью черепа.

Доля вклада фактора "пол" наиболее высока для длины и индекса хвоста (40-60%), индексов диастемы, длины верхнего зубного ряда (29-35%), веса тела, почки, индексов надпочечника и тимуса (33-66%). Доля вклада фактора "сезон" наиболее высока для длины тела и индекса стопы (27-28%), кондилобазальной длины, длины диастемы, длины верхнего и нижнего зубных рядов, скуловой ширины и высоты в области костного неба (30-67%), веса и индекса печени и индекса почки (38-54%).

Глава 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ТЕЛА И ЧЕРЕПА, ВОЗРАСТНАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛЕММИНГОВ

Продолжительность роста. Длина тела, кондилобазальная длина и большинство промеров черепа у леммингов в среднем увеличиваются до 7-8 месяцев, раньше всего прекращается рост межглазничной ширины (в 15 дней) и длины стопы (в 30 дней). Раннее прекращение роста межглазничной ширины свойственно полевкам (Виноградов, 1922, Gebczinska, 1967).

Скорость роста. У леммингов, как и у хомяков и полевок (Свириденко, 1969, Мейер, 1980, Hubert, Adam, 1975), в возрасте до месяца длина хвоста растет быстрее длины стопы, длина стопы быстрее длины тела, в возрасте старше месяца длина хвоста и тела имеют сходную скорость роста, длина стопы не увеличивается.

У леммингов проявляются такие общие для всех грызунов особенности роста черепа (Серебренников, 1931, Engels, 1979), как более быстрый рост лицевой части и промеров, связанных с нею, по сравнению со всеми другими частями и промерами и такая отличи-

тельная особенность роста черепа полевок (Виноградов, 1922), как наименьшая скорость роста межглазничной ширины.

Межвидовые различия. Леммингн различаются общими размерами. у амурского они меньше, чем у норвежского, у которого меньше, чем у двух других видов. Межвидовые различия в продолжительности и интенсивности роста длины хвоста по сравнению с ростом длины тела приводят к различию в индексах хвоста: у сибирского и желтобрюхого он ниже, чем у двух других видов. По интенсивности роста промеров черепа виды леммингов проявляют значительное сходство. Большинство видовых особенностей в пропорциях черепа у леммингов проявляются начиная с 10 дневного возраста.

При изучении возрастной динамики подтвердились особенности строения черепа норвежского лемминга по сравнению с сибирским и желтобрюхим, выявленные при изучении сезонной динамики, такие как наименьший индекс высоты в области барабанных камер и наибольшие индексы межглазничной ширины и длины нижнего зубного ряда, также такие особенности строения черепа сибирского лемминга по сравнению с норвежским и желтобрюхим, как наибольшие индексы скуловой и затылочной ширины, высоты мозговой части и такие особенности желтобрюхого лемминга по сравнению с сибирским и норвежским как наименьшие индексы скуловой и межглазничной ширины и высоты мозговой части. Как показало сравнение в возрастном плане наиболее своеобразным строением черепа отличается амурский лемминг. Для него по сравнению с тремя другими видами характерны наибольшие индексы высоты в области барабанных камер и мозговой части и наименьший индекс длины диастемы. Кроме того, амурский лемминг имеет более низкий индекс скуловой ширины по сравнению с сибирским и норвежским леммингами, более высокий индекс межглазничной ширины по сравнению с сибирским и желтобрюхим, более высокий индекс затылочной ширины по сравнению с норвежским и желтобрюхим и меньший по сравнению с норвежским индекс длины

нижнего зубного ряда.

Чтобы оценить уровень различий между формами леммингов в целом по комплексу краниометрических признаков, мы провели вычисление расстояния Махаланобиса (D^2). Величины расстояний для животных старше 7-8 месяцев следующие:

	Норвежский	Сибирский	Желтобрюхий	Амурский
Норвежский	-	6,1	7,9	31,8
Сибирский	7,6	-	7,9	28,6
Желтобрюхий	9,0	8,0	-	19,9
Амурский	30,0	35,7	26,6	-

(вверху-справа расположены значения для относительных, внизу-слева - для абсолютных размеров черепа). В целом картины дифференциации видов совпадают. Наиболее близкими как по размерам, так и по форме черепа являются норвежский, сибирский и желтобрюхий лемминги. Величина расстояния между ними сходная (разность для P=0,05 равна 11,8 - для индексов и 17,2 - для промеров). Амурский лемминг является наиболее удаленным видом. Его дистанции превышает любое из расстояний между тремя другими видами. Включение в анализ в качестве самостоятельной единицы сибирского лемминга с острова Врангеля показало, что дистанции этой формы, полученные на основании промеров черепа и индексов, соответствуют дистанциям амурского (41.0 и 19,5 - с сибирским из материковых тундр, 41,4 и 23,9 - с желтобрюхим, 57,9 и 31,8 - с норвежским, 85,3 и 28,8 - с амурским).

Чтобы оценить, как соотносятся многомерные дистанции между формами с дистанциями внутрипопуляционными, нами высчитано множество расстояний Махаланобиса по промерам черепа между животными одного пола и возраста. Всего получено 265 таких расстояний. Среднее равно 3,6. Даже минимальные дистанции между формами оказались значимо больше, чем внутрипопуляционные ($P<0,05$).

Установлено, что расстояния Махаланобиса, полученные на

основании промеров черепа, между такими видами как пашенная (Microtus agrestis) и обыкновенная (M. arvalis) полевки и полевка-экономка (M. oeconomus) лежат в пределах от 28 до 38 единиц (Petsh, 1980). Таким образом, амурский лемминг и сибирский лемминг с острова Врангеля отличаются от других форм настоящих леммингов Палеарктики и друг от друга на уровне "хороших" видов, в то время, как различия между норвежским, желтобрюхим и сибирским леммингом с материка, хотя и существенно превышают внутрипопуляционные расстояния, но, в свою очередь, меньше "межвидовых". Уровень дифференциации по промерам черепа между этими формами, на наш взгляд, может быть оценен как межпопуляционный. В значительной степени на величину дистанций между формами леммингов непосредственно влияют различия в абсолютных размерах черепа. Норвежский, номинативный подвид сибирского и желтобрюхий наиболее схожи по размерам, а две другие формы наиболее далеки от трех первых и друг от друга. Кроме того, существенные различия в размерах влекут за собой закономерные изменения пропорций черепа. Такие особенности амурского лемминга, как наибольшие индексы высоты в области барабанных камер и мозговой части и наименьший индекс диастемы, тесно связаны с его мелкими размерами и придают его черепу ювенильный облик. Наименьший индекс межглазничной ширины и наибольший индекс высоты в области костного неба сибирского лемминга с острова Врангеля связаны с его наибольшими размерами и придают его черепу как бы облик более взрослого, старого животного.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ МОРФООБЛИКА ЛАБОРАТОРНЫХ КОЛОНИЙ ЛЕММИНГОВ И ПРОЯВЛЕНИЕ МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ НА ФОНЕ ЭТИХ ОСОБЕННОСТЕЙ

В этой главе на основе собственных материалов по лаборатор-

ным колониям и литературных данных по природным популяциям четырех видов настоящих леммингов проанализированы возможные причины особенностей морфооблика лабораторных колоний леммингов.

В целом у леммингов нет различий между животными из лаборатории и животными из природных популяций по длине тела, индексам зубных рядов, индексу затылочной ширины. Зато лабораторные животные имеют большие длину хвоста, стопы и их индексы, кондилобазальную длину и межглазничную ширину, индексы длины диастемы, высоты в области костного неба, межглазничной ширины и меньшие индексы скуловой ширины, высоты в области барабанных камер и мозговой части по сравнению с животными из природы ($P<0,05$). Подавляющее большинство особенностей морфооблика, которыми лемминги из лаборатории отличаются от животных из природы, присутствует у основателей. В тех случаях, когда эти особенности возникают за счет разнонаправленных изменений признака (у одних форм в неволе происходит его увеличение, а у других - уменьшение или признак не меняется) мы считаем их связанными с проявлением эффекта основателя. В тех же случаях, когда изменения морфометрических признаков имеют одну и ту же направленность у всех пяти форм (длина и индекс хвоста, межглазничная ширина и индексы скуловой ширины и высоты мозговой части), на наш взгляд, они являются результатом приспособления леммингов к лабораторным условиям, проявляющимся уже у основателей. Животным, привезенным из природы, требуется время для того, чтобы оставить после себя потомство и, соответственно, стать основателями, поэтому в группу основателей попадали, как правило, животные, прожившие в лаборатории не менее полугода. Нам представляется, что такого срока может быть достаточно для возникновения морфологических приспособлений у основателей, так как основателями чаще всего становились животные, еще не закончившие свой рост к моменту их привоза в лабораторию. Однонаправленность отклонений отдельных

морфологических признаков у основателей во всех пяти колониях по сравнению с животными из природы служит дополнительным косвенным доказательством в пользу возникновения этих отклонений в результате адаптации основателей к лабораторным условиям.

Известно, что повышение температуры окружающей среды приводит к увеличению длины хвоста у грызунов (Sommer, 1909, Ogle, 1934, Thorington, 1970). Увеличение длины и индекса хвоста у леммингов в лабораторных условиях может быть связано именно с более высокой температурой среды, так как температура воздуха в виварии значительно превышает температуру, которая зафиксирована в убежищах леммингов в природе (Кривошеев и др., 1975).

Считается, что очень сильное расширение скуловых дуг у леммингов по сравнению с полевками связано с прокладыванием ходов в снегу (Hinton, 1926). Уменьшение индекса скуловой ширины у леммингов в лаборатории может быть связано с ограничением их роющей деятельности, а увеличение межглазничной ширины и уменьшение индекса высоты мозговой части - коррелятивно связано с изменениями индекса скуловой ширины. У лабораторных крыс обнаружены такие же особенности строения черепа по сравнению с их дикими сородичами (Sorbe, Kruska, 1975).

Межвидовые различия по морфометрическим признакам в большинстве случаев достаточно устойчивы и проявляются также отчетливо на выборках из лаборатории, как и из природы. Некоторые межвидовые различия выявлены либо только на животных из природы, либо только на животных из лаборатории. Таксономическая ценность таких различий является спорной.

Глава 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЛЕММИНГОВ

Изменчивость формы жевательной поверхности первого нижнего

(M_1) и третьего верхнего (M^3) коренных зубов широко используется в систематике полевок (Ангерманн, 1973, Громов, Поляков, 1977, Большаков и др., 1980). Для настоящих леммингов характерна слабо выраженная изменчивость рисунка жевательной поверхности коренных зубов (Виноградов, 1925, Огнев, 1948, Громов, Поляков, 1977).

Анализ слепков зубов, взятых у одних и тех же желтобрюхих леммингов в различном возрасте, показал, что у отдельных особей рисунок жевательной поверхности коренных зубов может существенно меняться вплоть до трехмесячного возраста. Это касается таких признаков как положение вершин 1 внутреннего и 2 наружного входящих углов и глубины 3 внутреннего входящего угла в M^3.

Изучив диапазон изменчивости формы жевательной поверхности коренных зубов у разных видов и проанализировав данные по возрастной изменчивости у отдельных особей, мы пришли к выводу о возможности выделения нескольких морфотипов (рис. 1). Распределение частот морфотипов у разных видов леммингов представлено на рис. 2. Различия в частоте встречаемости морфотипов положения вершин 1 внутреннего и 2 наружного входящих углов значимы между сибирским леммингом с острова Врангеля и всеми другими формами, а также между норвежским и желтобрюхим, норвежским и сибирским с материка ($P<0,05$, рис. 2, А). По соотношению частот морфотипов строения передней непарной петли M_1 наибольшим своеобразием выделяется сибирский с острова Врангеля, (рис. 2, Б, $P<0,01$). Различия между норвежским, желтобрюхим и амурским леммингами недостоверны, а сибирский с материка значимо от них отличается. Соотношение морфотипов выраженности 3 внутреннего угла M^3 у желтобрюхого и обоих форм сибирского сходное. Норвежский лемминг отличается от других видов более выраженной складчатостью M^3, наименее выражена складчатость у амурского лемминга ($P<0,05$, рис. 2, В). Результаты, полученные на выборках из природных популяций в главном совпадают с полученными нами в лаборатории (Аб-

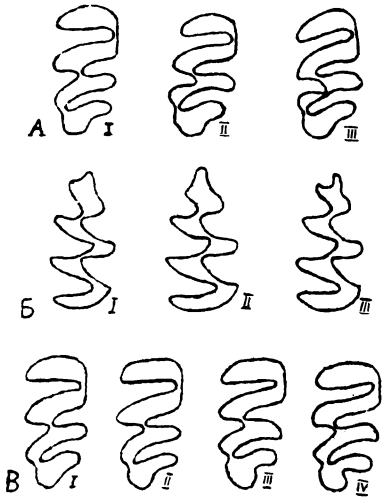

Рис. 1. Изменчивость рисунка жевательной поверхности коренных зубов леммингов. Морфотипы: А - положения вершин 1 внутреннего и 2 наружного входящих углов в M^3, Б - строения передней непарной петли M_1, В - выраженности 3 внутреннего входящего угла M^3

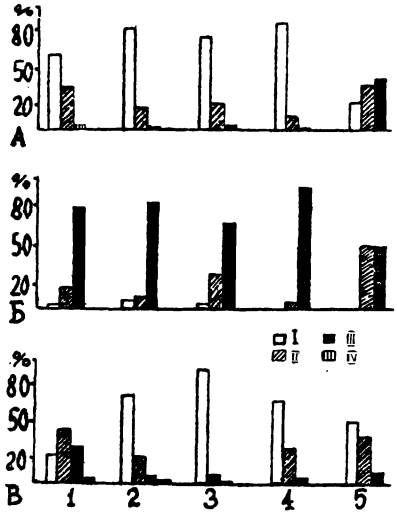

Рис. 2. Распределение морфотипов: А - положения вершин 1 внутреннего и 2 наружного входящих углов M^3, Б - строения передней непарной петли M_1, В - выраженности 3 внутреннего входящего угла M^3 в колониях норвежского (1), желтобрюхого (2), амурского (3) и сибирского (4 - номинативный подвид, 5 - подвид с острова Врангеля) леммингов

рамсон,1986).

Единой точки зрения на эволюционную направленность изменения формы жевательной поверхности у настоящих леммингов не существует. Ряд авторов считает, что раздельное поле на M^3 - это примитивный признак, а слитное - продвинутый (Абрамсон, 1986, Kowalskii, 1977, Koenigswald, Martin, 1984). По данным других авторов в течение плейстоцена преобладает тенденция к усложнению M^3 : расхождению входящих углов и разделению призм (Смирнов и др., 1986, Nadachowski, 1982). Кроме того, была отмечена тенденция к увеличению глубины 3 внутреннего входящего угла M^3 в течение плейстоцена (Смирнов и др., 1986). Ясно, что однозначный вывод относительно эволюционной продвинутости строения коренных зубов у той или иной из изученных форм затруднителен.

Представление об уровне различий между формами леммингов по морфотипическим признакам зубов можно составить, используя соображения, к которым пришли авторы работы по морфотипической изменчивости зубов полевок (Большаков и др., 1980). Они заключаются в в следующем: если различия между формами полевок носят количественный характер , то такой уровень может считаться подвидовым. Если же различия между формами полевок носят преимущественно качественный характер, то такой уровень дифференциации можно оценить как видовой. Так как морфотипические различия между леммингами носят преимущественно количественный характер, считаем, что их можно оценить как различия подвидового уровня.

ВЫВОДЫ

1. Исследования, проводимые с использованием материала, собранного в лабораторных условиях, когда точно известны дата рождения и возраст животных, позволили выявить такие особенности возрастных изменений и межвидовые различия, которые не могли

быть выявлены на материале взятом из природных популяций, а также позволили проследить изменения формы жевательной поверхности зубов в течение жизни отдельных особей и установить возможность существенных возрастных изменений этого признака.

2. В результате изучения внутри- и межвидовой изменчивости установлено, что у настоящих леммингов наибольшей таксономической ценностью обладают краниометрические признаки, а среди них те, которые связаны с мозговой частью черепа. Уровень отличий по морфотипической изменчивости зубов у представителей этого рода оценен как подвидовой.

3. Морфометрически наиболее близки такие формы как номинативный подвид сибирского, норвежский и желтобрюхий лемминги. Уровень различий между ними меньше видового, хотя и выше, чем внутрипопуляционный. Среди изученных форм наиболее дифференцированными оказались амурский лемминг и подвид сибирского с острова Врангеля. Уровень отличий этих форм по комплексу краниометрических признаков соответствует уровню, который обычен для видов серых полевок. Кроме того, сибирский лемминг с острова Врангеля выделяется особенностями количественного соотношения морфотипов формы жевательной поверхности зубов, которые достаточно устойчивы и проявляются в лабораторных условиях также отчетливо, как и на природном материале.

4. Влияние лабораторных условий в наибольшей степени сказывается на проявлениях сезонной изменчивости. Динамика ряда морфофизиологических признаков по сезонам принципиально отличается от динамики, которая свойственна настоящим леммингам в природе. Кроме того, лабораторные условия оказали влияние и на морфооблик леммингов: они стали менее широкоскулыми, более длиннохвостыми и у них увеличился межглазничный промежуток. В ряде случаев установлена видоспецифическая реакция в проявлении той или иной формы изменчивости.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Чепраков М. И. Предварительная оценка морфологических различий трех форм рода Lemmus // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 96-99.

2. Чепраков М. И. Изменчивость формы жевательной поверхности М 3 палеарктических представителей рода Lemmus // Экология горных млекопитающих. Свердловск, 1982. С. 133-134.

3. Гилева Э. А. Кузнецова И. А., Чепраков М. И. Хромосомные наборы и систематика настоящих леммингов (Lemmus) // Зоол. журн., 1984. Т. 65, вып. 1. С. 105-113.

4. Чепраков М. И. Развитие и возрастная изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов желтобрюхого лемминга // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Ленинград, 1984. С. 211.

5. Чепраков М. И. Краниометрические различия леммингов рода Lemmus Палеарктики // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1984. Вып. 150: Популяционная экология и морфология млекопитающих. С. 118-123.

6. Чепраков М. И. Морфологическая дифференциация настоящих леммингов Палеарктики по размерам и пропорциям черепа // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М., 1986. С. 103-104.

7. Чепраков М. И. Еще один вид - лемминг Портенко // V съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М., 1990. Т. 1. С. 110-111.

8. Чепраков М. И. Особенности морфооблика лабораторных колоний леммингов и проявление межвидовых различий на фоне этих особенностей // Тр. Ин-та экологии растений и животных УрО РАН, 1992. Вып. 188: Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. С. 109-122.

РТП ИНСТИТУТА ЭКОНОМИКИ УрО РАН
3.09.93 Заказ 685 Тираж 100
Объём 1,0 п.л.