

УДК: 599.323.4 (47)

Попова Л. В.

О ПРИРОДЕ МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЗУБОВ У ГРЫЗУНОВ РОДА *ARVICOLA*

Введение

Характерная для Arvicolidae значительная морфотипическая изменчивость параконидного отдела M_1 в течение нескольких десятилетий привлекала особое внимание палеонтологов, поскольку позволяла фиксировать процессы филогенетических трансформаций во времени. Однако, несмотря на успешное применение данных морфотипического анализа в палеонтологии и биостратиграфии антропогена, вопрос о природе этого явления остается открытым. Наиболее обоснованная на сегодняшний день концепция морфологического полиморфизма в строении параконида у полевок [9] не объясняет всех имеющихся фактов.

Механизмы, поддерживающие структуру морфологического разнообразия популяций, могут быть выявлены только в ходе изучения и вымерших и рецентных представителей семейства. В частности, перспективными направлениями являются изучение возможных зависимостей между морфотипическим составом популяции и фазой популяционного цикла, морфотипическим составом и ландшафтно-климатическими условиями, а также между строением параконида и стадией онтогенеза. Двум последним вопросам и посвящается данная работа.

Материалы и методы

Выводы, представленные ниже, в значительной степени основываются на изучении остатков поздне-неоплейстоценовой водяной полевки из современного аллювия Днепра, а также новгород-северского и межиричского местонахождений фауны позднепалеолитического комплекса. Эти материалы хранятся в фондах отдела палеозоологии позвоночных ННПМ НАН Украины, и были любезно предоставлены для изучения В. О. Топачевским и Л. В. Рековцом. Предварительные результаты обработки этих материалов опубликованы ранее [14, 15].

Морфотипический состав популяций рецентной водяной полевки изучался по материалам из разных регионов, хранящимся в Зоологическом музее Киевского университета им. Тараса Шевченко. Рассмотрены популяции равнинной территории юга Русской равнины (Киевская, Житомирская, Тернопольская, Измаильская, Ростовская обл., $n=88$), Мурманской обл. ($n=6$), Свердловской обл. (Северное Зауралье, р. Ивдель, $n=6$), Азербайджана (Лерикский р-н, $n=3$), Северной Осетии ($n=1$).

Для выделения возрастных групп у *A. amphibius* использована методика П. А. Пантелеева [13]. Выделены возрастные стадии "subadultus" ($n=28$), "adultus-1" ($n=31$), "adultus-2" ($n=29$) и "senex" ($n=16$).

Время отлова зверьков, безусловно, влияло на возрастную структуру полученных выборок. Однако, поскольку основная выборка, на которой изучались особенности морфотипического состава у разных возрастных групп водяной полевки (равнинная территория Украины и Ростовская обл.) собрана из разных популяций и за многие годы, то можно считать, что получен обобщенный спектр изменчивости водяной полевки, независимый от сезона.

Результаты и их обсуждение

Одной из основных тенденций эволюционного развития *Arvicolidae* является геронтоморфоз, т. е. тенденция все более раннего появления признаков взрослых особей в ходе филогенеза. При этом ранние онтогенетические стадии современных популяций демонстрируют спектр морфологической изменчивости, характерный для взрослых стадий предковых форм. Морфотипический состав разных возрастных групп популяций современных *Arvicola amphibius* достаточно четко отражает эту закономерность (рис. 1).

Ювенильная возрастная стадия представлена морфотипом “Ischimomys” с гофрированной передней стенкой передней непарной петли параконида (рис. 1.1, 3.3), а также морфотипами с развитием дополнительных входящих углов на одной (D-морфотип) или на обеих (E-морфотип) стенках передней непарной петли. E и D морфотипы характерны также для стадии subadultus, а основным на этой стадии является морфотип B1 с асимметричной передней непарной петлей и слабо дифференцированными элементами параконида.

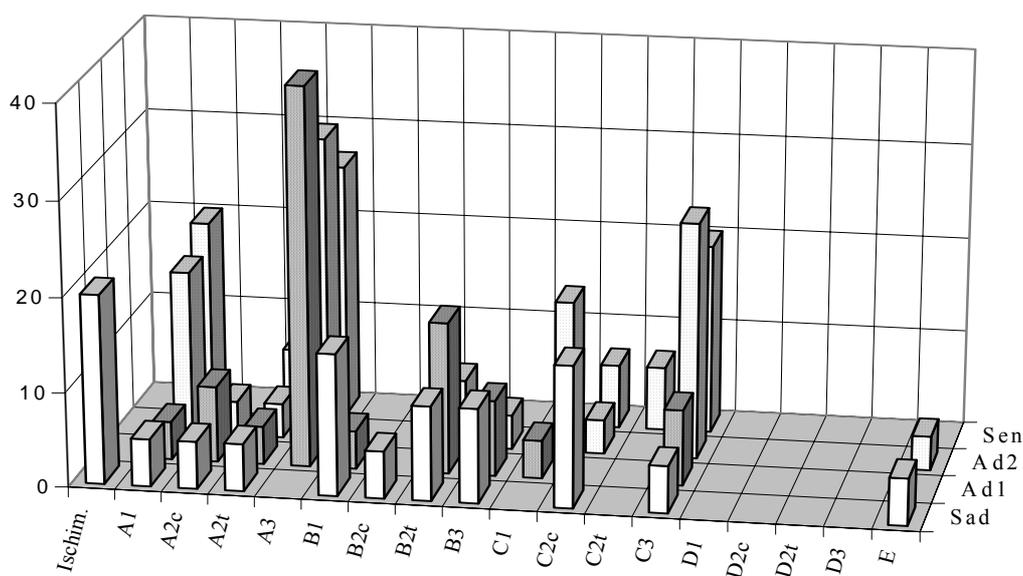


Рис. 1. Изменение морфотипического состава популяций *A. amphibius* (юг Русской равнины) по возрастным группам (n=88).

Как правило, морфотип В1 имели наиболее ранние представители рецентного вида первой половины позднего неоплейстоцена с территории Приднепровья (*A. amphibius* cf. *malcovi*) [14] и Северного Урала (*A. a. malcovi*) [10]. Позднее, во второй половине позднего неоплейстоцена, этот морфотип сменяется морфотипом с круглой передней непарной петлей и дифференцированными треугольниками (А3).

То же самое происходит в большинстве современных популяций на стадии ad1. На позднейших онтогенетических стадиях исчезают морфотипы ювенильных и полувзрослых форм (В, D, E), появляются морфотипы с грибообразной передней непарной петлей (С), особенно характерные для стадии senex. Однако, морфотипический состав внутри возрастных групп никогда не бывает полностью однородным.

Таким образом, морфологический полиморфизм [9] популяций *Arvicola* обусловлен постоянным присутствием у взрослых особей некоторой доли морфотипов, характерных для предковых стадий вида и (или) для ювенильной и полувзрослой групп этой же популяции.

Проблема адаптивной значимости формы передней непарной петли у *Arvicola*

Морфотипы с развитием дополнительных входящих углов у арвиголид обычно рассматриваются как прогрессивные [9, 12, 15], поскольку обладают дополнительными режущими гранями, что должно способствовать более совершенной обработке корма. Так, вся история рода *Dicrostonyx*, рассмотренная в плане морфологической дифференциации зубной системы, представляет собой последовательное формирование все новых и новых эмалевых призм на всех молярах.

У большинства Arvicolidae этот процесс охватывает только талон M^3 и параконид M_1 . Однако морфотипы с дополнительными входящими углами у *Arvicola* (E и D) не являются результатом прогрессивного усложнения жевательной поверхности. Такое строение свойственно ювенильным особям еще на стадии корнезубого предка *Arvicola* – *Mimomys intermedius* (рис. 2) [1], встречается у *A. chosaricus* Нижнего Займыща (средний неоплейстоцен) [2] и у ранних представителей рецентного вида (*A. amphibius malcovi*) [10].

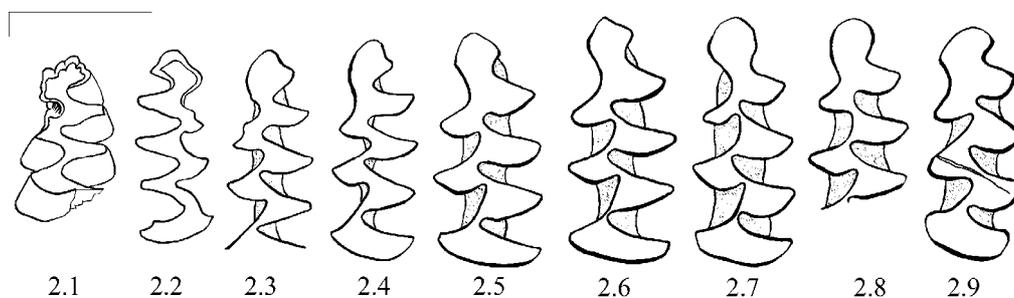


Рис. 2. M_1 *Mimomys intermedius* на разных стадиях онтогенеза (по Агаджаняну [1]: рис. 1 (1–5), стр. 44; рис. 2 (6–8), стр. 45).

Вероятно, эти морфотипы не являлись основными и на предшествующих этапах эволюции рода, но отражают ювенильные черты строения. Обычно M_1 E и D-типа строения имеют и другие особенности, характерные для молодых особей – мелкие размеры, недифференцированную или дифференцированную по мимомисному типу эмаль, эмалевые петли треугольной формы, часто – слитые, малое количество цемента, но иногда параконид с дополнительными углами бывает и у особей без других ювенильных черт.

Морфотипы группы В у современных *Arvicola* являются архаичными. Асимметричная непарная петля со слабо развитым наружным входящим углом представляет собой морфогенетическую стадию, следующую за редукцией мимомисной складки (рис. 3.1–3.2). Связь между редукцией этой складки и слабо развитым наружным входящим углом параконида показана для *Ellobius talpinus palaeoucrainicus* [19].

Симметричные же морфотипы А и С для современных *Arvicola* являются прогрессивными, в терминологии А. Г. Малеевой [9]. Однако из всего вышесказанного следует скорее, что процесс морфогенеза¹ развивается по некоторым собственным законам, а большее или меньшее адаптивное совершенство того или иного морфотипа M_1 у *Arvicola* играет второстепенную роль.

Факторы, обуславливающие динамику морфотипического состава популяций у *Arvicola*

Поскольку тип строения параконида оказывается тесно связанным с размерами и возрастом особей, можно предположить, что основное давление отбора направлено на этот комплекс жизненно важных признаков. В стабильных и благоприятных для представителей рода условиях биологический прогресс достигается на пути закрепления в ходе эволюции признаков позднейших онтогенетических стадий.

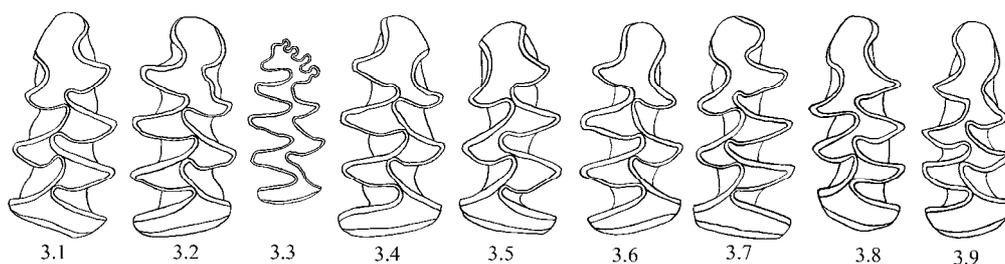


Рис. 3. Строение M_1 у рецетных *A. amphibius*: 1–2 первые нижние моляры особи ad1 (Измаильская обл.), как иллюстрация возможной связи строения передней непарной петли типа В и редуцированной мимомисной складки; 3 – M_1 ювенильной особи (Измаильская обл.) – стадия “*Ischimomys*”; 4–9 – архаичные морфотипы в предгорных популяциях: 4–7 – Азербайджан, 8–9 – Закарпатье, *A. amphibius scherman* (*A. scherman*).

¹ Под морфогенезом имеется в виду вообще развитие структуры или органа – как в ходе эволюции филума, так и в онтогенезе. Синоним – морфологическая дифференциация.

Это приводит к увеличению размеров особей. Последнее особенно важно для полуводных *Arvicola*, как фактор оптимизации теплообмена со средой. В условиях низкой неизбирательной элиминации и высокой конкуренции выгодным может оказываться и более продолжительный онтогенез.

И наоборот, в экстремальных условиях (такowymi для вымершей водяной полевки являлись гляциалы неоплейстоцена, а для современной – условия крайнего севера ареала) все эти преимущества превращались в излишне обременительный багаж. Развитие перигляциальных условий, благоприятствовавшее специализированным видам тундро-степной фауны, ограничивало пригодные для интразональной *Arvicola* биотипы только территорией речных долин. Этому способствовало также и развитие многолетней мерзлоты, делавшее невозможной характерную для современных представителей вида сезонную смену стадий.

В условиях ослабленной внутривидовой конкуренции и высокой неизбирательной элиминации изреженные популяции *Arvicola* реализовывали “облегченный” вариант морфологической дифференциации за счет фиксации развития на ювенильной стадии. За счет этого изменялся целый комплекс признаков – не только морфология особей, но и интенсивность обмена¹. Одновременно приводилась в соответствие с суровыми условиями среды и репродуктивная стратегия популяции: за счет изменения показателей плодовитости, вследствие фиксации онтогенеза на ювенильной стадии увеличивалась “оборачиваемость” поколений.

Предложенная модель подтверждается результатами изучения морфотипической изменчивости современных и вымерших *Arvicola*. Так, полевки предгорных популяций, наряду со сравнительно мелкими размерами, имеют архаическое строение параконида (рис. 3.4–3.9). У водяной полевки с территории Азербайджана в возрастной группе ad1 преобладают M₁ морфотипа “0”, (contiqua), который был редким уже в позднем неоплейстоцене (рис. 3.4–3.6), а также E (рис. 3.7).

Повышенная доля архаичных и ювенильных морфотипов свойственна современным популяциям *Arvicola* крайнего севера. Типично ювенильные D и E–морфотипы почти не встречаются на материале равнинной территории Украины, а у полевок Мурманской обл. и Северного Урала они, наряду с морфотипом *Ischimomys*, составляют основу морфотипического состава группы subadultus (рис. 4). Это подтверждают также и данные А. К. Марковой (как отмечалось выше, морфотипы с добавочными углами рассматриваются ею как прогрессивно усложненные) ([12], рис. 41, 20–26, стр. 132). Сравнительно чаще встречаются в предгорных и северных популяциях морфотипы группы В у взрослых особей.

К сожалению, затруднительно получить достаточный количественно материал по вымершей *Arvicola* холодных этапов плейстоцена. В типично перигляциальных фаунах Русской равнины водяная полевка, как правило, исчезает. Высокая частота ювенильных морфотипов (D и E, 2 экз. из 5) наблюдается у среднеплейстоценовых *A. chosaricus* местонахождения Нижнее Займыще [2].

¹ Так, повышенная интенсивность обмена характерна для современной *A. schermtan* [7], которая, вероятно, представляет собой форму с наследственно закрепленными архаично-педоморфными чертами [4].

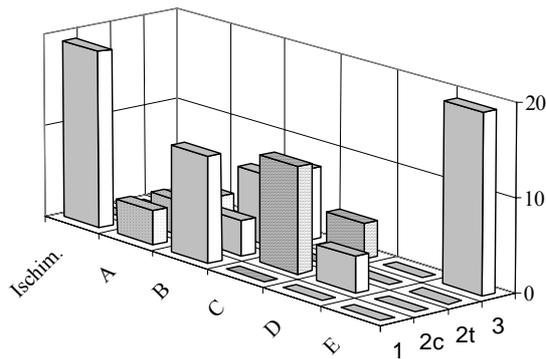


Рис. 4.1. Морфотипический состав возрастной группы "subadultus" (n=26).

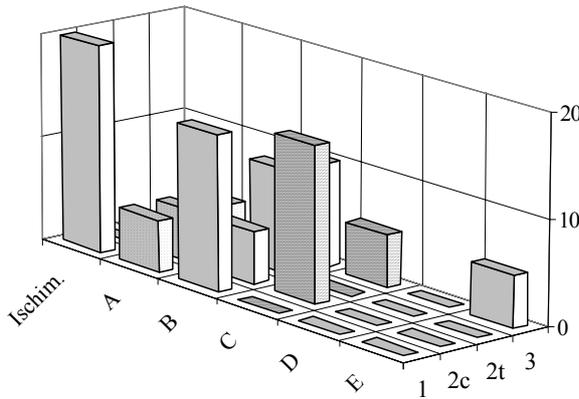


Рис. 4.2. Морфотипический состав возрастной группы "subadultus" без данных по мурманской и североуральской выборкам (n=20).

Эта фауна из подморенных черноморских песков характеризуется приспособлением к сильно аридным условиям, но не имеет перигляциальных черт. Однако можно предположить, что на морфотипический состав популяции уже оказывало влияние начало похолодания, впоследствии приведшего к развитию максимального покровного (днепровского) оледенения плейстоцена¹.

¹ Существуют и альтернативные варианты объяснения архаично-ювенильного морфотипического состава популяций водяной полевки в условиях климатических пессимумов. Во-первых, можно предположить, что в неблагоприятных условиях доля ювенильных особей в популяции повышается за счет высокой неизбирательной смертности. Похожее объяснение находит преобладание раковин с ювенильными чертами у наземных гастропод в эпохи значительных похолоданий неоплейстоцена [11]. По нашему мнению, однако, и этот феномен можно рассматривать как приспособительную реакцию популяции за счет задержки ювенильной стадии развития, а не только как изменение возрастной структуры популяции под действием внешних условий. А что касается *Arvicola*, то наши исследования тафоценоза днепровского аллювия показывают, что зубы ювенильных особей плохо сохраняются в ископаемом состоянии. Так, во всем огромном материале из аллювия Днепра совершенно отсутствует морфотип самой ранней постнатальной стадии "Ischimonys". Другое возможное объяснение появления архаичных морфотипов у перигляциальных *Arvicola* – переход рецессивных признаков в гомозиготное состояние в изреженных популяциях периферии ареала. Однако, показано, что форма параконида у *Arvicola* наследуется по полигенному механизму [20].

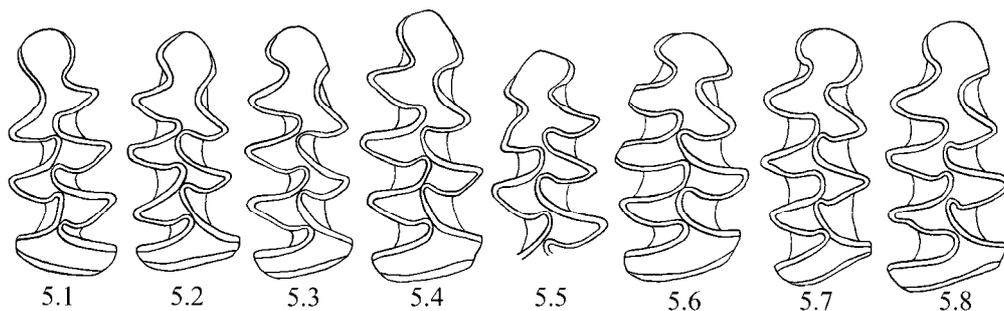


Рис. 5. Строение M_1 у *A. amphibius* из позднепалеолитических стоянок на территории Украины. Обозначения: 1–6 — Новгород-Северский, перигляциальная зона (2–5 — асимметричные В-морфотипы, 5 — с растянутой мимомандибульной складкой); 7–8 — Межирич, Среднее Приднепровье (преобладают симметричные дифференцированные морфотипы группы А, характерные для второй половины позднего неоплейстоцена).

С большей уверенностью можно говорить о зависимой от перигляциальных условий архаизации морфотипического состава у водяной полевки из новгород-северского местонахождения, относящегося ко времени максимума последнего оледенения. Тут преобладают асимметричные морфотипы В и D (рис. 5), тогда как для *Arvicola* второй половины позднего неоплейстоцена уже характерен более продвинутый АЗ-морфотип.

Однако для этой популяции характерны крупные размеры тела (в соответствии с «правилом гидробионтичности» [13]) — в условиях развития вечной мерзлоты и крайне аридного климата пригодные для водяной полевки биотопы ограничивались, очевидно, только долиной Десны.

Заключение

Сложная структура морфологического разнообразия популяций у *Arvicola* является основой для микроэволюционных трансформаций [9]. Однако причины существования такого рода изменчивости не могут быть сведены ни к адаптивному, ни к генетическому полиморфизму. Важнейшим фактором формирования спектра морфологической изменчивости популяции (по крайней мере, у *Arvicola*) является генетически фиксированная реализация у взрослых особей признаков определенных онтогенетических стадий.

Приспособительное значение этого механизма очевидно. Действительно, число степеней свободы и для изменений среды, и для соответствующих адаптаций живых систем далеко не безгранично. На каждом этапе геологической истории происходят повторяющиеся, «рутинные» изменения: потепление-похолодание, иссушение-увлажнение климата, опреснение-осолонение морского бассейна, усиление-ослабление меж- или внутривидовой конкуренции и т.п.

Такой «рутинный» характер имеет, например, третичная история Понто-Каспийского бассейна, в котором на фоне циклических изменений гидролого-геологических условий формировались гетерохронные (т. е., относящиеся к разным циклам) гомологические стадии развития фауны и группы гомеоморф [3]. Очевидно, последний процесс имеет тот же био-

логический смысл, что и фиксация развития на ювенильной стадии у *Muomorpha* [5], хотя пути его осуществления могли быть иными.

Поразительным примером «воскрешения» утраченного морфотипа, по-видимому, является описанное В. А. Красиловым [8] появление у позднепермских голосеменных строения семян, характерного для первых девонских представителей группы. В. А. Красилов связывает повторное появление исчезнувших морфотипов с геологическими кризисами.

В этих случаях, очевидно, действовали механизмы, позволяющие биоте с минимальными потерями приспосабливаться к повторяющимся (в геологическом масштабе) изменениям окружающей среды. Подобные механизмы должны охватывать все уровни организации. Рассмотрим в качестве примера вторую половину неоплейстоцена.

На уровне сообществ приспособление осуществлялось путем пространственной перегруппировки элементов биоты. Условия для этого создавались повышенной мозаичностью локальных биотопов на фоне периодического развития гиперзональных условий [16–18].

На видовом уровне приспособление к меняющимся условиям осуществлялось путем образования одномерных рядов, состоящих из аллоили синхронных родственных форм (видов, подвидов) [5], которые, однако, существенно различались по своим морфофизиологическим (и соответственно, экологическим) особенностям (*Arvicola amphibius* – *A. scherman*, *A. amphibius* cf. *malcovi* – рецентные *A. amphibius*).

На уровне популяций, как и на видовом, роль приспособительного механизма играло закрепление комплекса признаков той или иной онтогенетической стадии. Первым ответом на изменяющиеся условия являлась адаптивная модификация, а генетическое закрепление новой нормы реакции достигалось уже под покровом этой модификации [6]. Поскольку весь комплекс признаков, связанных с размерами тела, достаточно пластичен (характеризуется высокой модификационной изменчивостью), извлечение архаичных морфотипов из невидимого резерва изменчивости популяции всегда могло осуществляться достаточно быстро в случае возникновения экстремальных условий. Таким образом, определенные приспособления по этому механизму возможны и на **уровне особи**.

Благодарности

Автор глубоко признателен И. В. Загороднюку, подсказавшему основную идею этой статьи, и Л. И. Рековцу, с которым неоднократно обсуждался ряд изложенных выше положений.

Литература

1. Агаджанян А. К. Местонахождение мелких млекопитающих раннего плейстоцена на реке Иловой // Новые данные по стратиграфии и палеогеографии верхнего плиоцена и плейстоцена центральных районов европейской части СССР: К XI конгр. ИНКВА (Москва, 1982). – М.: Наука, 1981. – С. 33–50.
2. Александрова Л. П. Грызуны антропогена европейской части СССР. – М.: Наука, 1976. – 97 с.
3. Анистратенко В. В. Концепция гетерохронного периодизма в развитии фаун третичных бассейнов Восточного Паратетиса // Палеонтологічне обґрунтування стратонів фанерозою України. – Київ, 2001 – С. 80–82.

4. **Загороднюк И. В.** Номенклатура и система рода *Arvicola* // Водяная полевка: образ вида. – Москва: Наука, 2001. – С. 174–192.
5. **Загороднюк И. В., Кавун К. Ю.** Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes) // Доповіді НАН України. — 2000. – № 3. – С. 174–180.
6. **Кирпичников В. С.** Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биол. – 1940. – Том 1, № 1. – С. 121–152.
7. **Кисельюк О. І.** Еколого-морфологічні особливості видів нориць роду *Arvicola* (Rodentia, Arvicolidae) фауни Східних Карпат // Вестник зоологии. – Том 31, № 5–6. – С. 86–89.
8. **Красилов В. А.** Повторное появление архаичной структуры у позднепермских семян // Палеонт. журн. – 1999. – № 3. – С. 123–125.
9. **Малеєва А. Г.** Мелкие млекопитающие (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora) в фаунах позднего антропогена (палеофаунистические и микроэволюционные аспекты анализа ископаемых остатков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Свердловск, 1987. – 31 с.
10. **Малеєва А. Г., Елькин Ю. А.** Водяная полевка среднего и позднего плейстоцена в местонахождениях Зауралья и систематические взаимоотношения среднеплейстоценовых, позднеплейстоценовых и современных форм рода *Arvicola* (Rodentia, Microtinae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1986. – Том 156. – С. 59–97.
11. **Мельничук І. В.** Реконструкція плейстоценових ландшафтів і клімату басейнів Дніпра, Дністра і Дунаю (за даними фауни молюсків): Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. – Київ, 1994. – 52 с.
12. **Маркова А. К.** Плейстоценовые грызуны Русской равнины (их значение для палеогеографии и стратиграфии). – М.: Наука, 1982. – 183 с.
13. **Пантелеев П. А.** Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. – М.: Наука, 1968. – 225 с.
14. **Попова Л. В.** Геологічний вік тафоценозу руслового алювію Дніпра за даними мікротеріологічного аналізу (Rodentia, Arvicolidae) // Геол. журн. – 2000. – № 2. – С. 89–96.
15. **Попова Л. В.** Основні напрямки морфологічної мінливості водяної нориці (*Arvicola amphibius*) з відкладів сучасного руслового алювію Дніпра // Вестник зоологии. – 2000. – № 14. – С. 185–193.
16. **Попова Л. В.** Палеоекологічний аналіз угруповань дрібних ссавців Придніпров'я (пізній плейстоцен-голоцен) // Вісник Київського університету. Сер. геол. – № 17. – 2000. – С. 36–40.
17. **Попова Л. В.** Комплексний підхід до палеоландшафтних реконструкцій і інтегральні особливості середовища в пізньому неоплейстоцені // Вісник Київського університету. Сер. геол. – 2001. – (в печати).
18. **Пучков П. В.** Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса – Киев, 1989. – (Препр. АН УССР. Ин-т зоол.; 89.6). – 60 с.
19. **Рековец Л. И.** Позднеплейстоценовые слепушонки (Rodentia, Ellobius) Украины // Вестник зоологии. – 1985. – № 2. – С. 35–39.
20. **Смирнов Н. Г., Васильев А. Г.** Об изменчивости формы жевательной поверхности водяной полевки и возможности отнесения этого признака к категории фенотипов // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1978. – С. 82–85.

Summary

On the nature of morphotypical variability of dentition in *Arvicola*. — Popova L. V. — Morphotypical composition of *Arvicola amphibius* populations is characterised by certain direction of change in the course of ontogenetic development. This direction coincided with the main trends of morphological differentiation of *Arvicola* dentition during the Neopleistocene. However, delays of morphological differentiation of M_1 on certain ontogenetic stages are possible, which have an adaptive character. These delays are important factor, which creates morphological polymorphism in *Arvicola* populations.