

На правах рукописи



ЕМЕЛЬЯНОВА
Алла Александровна

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ ВЕРХОВИЙ ВОЛГИ И
СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

СПЕЦИАЛЬНОСТЬ
03.00.08 ЗООЛОГИЯ

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва-2004

Работа выполнена на кафедре зоологии Тверского государственного университета.

Научный руководитель:

профессор, кандидат биологических наук Леопольд Васильевич Викторов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Вячеслав Алексеевич Долгов
кандидат биологических наук Лев Николаевич Мазин

Ведущая организация:

Московский городской педагогический университет

Защита состоится "29" ноября 2004 г. в 16 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета 01.212.155.04 при Московском государственном областном университете по адресу: 141014, Московская область, г. Мытищи, ул. Веры Волошиной, д. 24, Московский государственный областной университет, ауд. 527.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Московского государственного областного университета по адресу: 505005, Москва, ул. Радио, д. 10а, Московский государственный областной университет.

Автореферат разослан "29" октября 2004 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Д.А. Климачев

2005-4
19995

814520

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Важное место в трофических связях лесных биоценозов Палеарктики, как вторичный продуцент, занимает европейская рыжая полевка (*Clethronomys glareolus* Schreber, 1780) Ввиду своей многочисленности и широкого распространения зверьки этого вида являются значимым компонентом природных экосистем, играюг важную роль в распространении природноочаговых инфекций В 1978 г Рабочей группой по проекту «Вид и его продуктивность в ареале» Советской Национальной программы «Человек и биосфера» рыжая полевка была избрана одним из модельных видов и включена в план комплексных исследований В 1981 г вышла в свет монография «Европейская рыжая полевка» являющаяся, по мнению авторского коллектива, основой для организации постоянных наблюдений и дальнейшего сбора информации (Башенина и др, 1981) В настоящее время рыжая полевка широко используется в качестве биоиндикатора состояния и динамики лесных ценозов (Куприянова, 1982, Истомин, 1986, 1987 а, б, Зенина, 2000 и др)

Изучение изменчивости морфологических признаков рыжей полевки, обитающей в верховьях Волги и сопредельных территориях, административно входящих в состав Тверской области, представляет особый интерес В пределах интересующей нас территории соприкасаются границы распространения двух подвидов рыжей полевки *C/efhncnomyi glareolus suelcus* Miller (1900) (темная или северная рыжая полевка) и *Clethronomys glareolus glareolus* Schreber (1780) (обыкновенная рыжая полевка) Граница между ареалами подвидов пересекает Тверскую область, проходя по линиям через Холм, Белый, далее Клин, Иваново Из этого следует, что в западных районах области обитает номинальный подвид, в то время как остальные занимает северный (Огнев, 1950, Бобринский и др, 1965) Кроме того, несмотря на то, что в биотопах верховий Волги рыжая полевка является массовым представителем лесных полевков, существующие материалы по данному виду в Тверской области фрагментарны В рамках инвентаризации фауны мелких млекопитающих наиболее полное и регулярное зоологическое исследование полевки проводится на сравнительно ограниченной территории Центрального Лесного биосферного заповедника (Нелидовский район) Там же европейская рыжая полевка, наряду с другими членами сообщества мышевидных грызунов, используется для оценки влияния антропогенной трансформации ландшафтов на естественные эколого-фаунистические комплексы (Истомин, 1985, 1986, 1987а, б, 1988 1992) Некоторые аспекты морфологии и экологии вида на территории Тверской области лишь вскользь исследовались рядом авторов в рамках изучения состава населения, численности и биотопического распределения разных видов мелких млекопитающих (Шанев, 1958, Шапошников, 1959, Волков, 1970, Викторов, 1971, Томашевский, 1985, Томашевский, Викторов, Тихонова, 1988, Томашевская, Томашевский, Виюеров, 1989, Тихонова, Тихонов, 1990, Томашевский, Томашевская, 1992) Специального же комплексного исследования серий рыжей полевки из Тверской области не проводилось

Известно, что изучение структуры ареала вида посредством анализа изменчивости различных групп признаков (пластических, меристических, дискретных) позволяет выявить лодвидовые границы (Валецкий, 1985) Особое значение при изучении внутривидовой и видовой изменчивости придается морфологическим параметрам, для которых возможно выявление адаптивной сущности (Соколов, Суханов, 1978) Материалы, полученные на основе подобных данных, наряду с таксономическим значением, могут быть полезны и для решения общебиологических задач, таких, как вопросы адаптации, оценка разнообразия особей и популяций, механизмы микроэволюции и др



Цель и задачи исследования. Целью нашего исследования было проведение комплексного изучения изменчивости разных групп морфологических признаков рыжей полевки верховий Волги и сопредельных территорий для последующего выяснения УХ адаптивных особенностей и подтверждения обитания в исследованном регионе двух подвидовых форм. Конкретные задачи сводились к следующему:

1 Изучить изменчивость некоторых морфологических признаков рыжей полевки, обитающей на территории Тверской области

2 Оценить уровень различий исследованных серий рыжей полевки с применением фенетического подхода

3 Проанализировать морфологические особенности серий рыжей полевки из разных районов Тверской области и характер перехода признаков между ними

4 Выявить влияние на величину используемых морфологических показателей некоторых экологических факторов и особенностей экологии рыжей полевки

5 Установить таксономическое значение различий серий рыжей полевки из разных районов Тверской области по рассматриваемым признакам

Научная новизна работы. Впервые проведено комплексное исследование серий рыжей полевки Тверской области из находящихся на значительном удалении друг от друга географических точек с использованием различных групп взаимосвязанных морфологических признаков. При анализе изменчивости окраски меха применена новая методика с использованием оригинальной компьютерной программы. Выявлена взаимосвязь стандартных цветовых показателей - белизны и оттенка, с такими экологическими факторами, как температура и влажность. На основании авторских и литературных данных проанализировано возможное соответствие величины данных цветовых показателей содержанию двух форм пигмента меланина. Рассмотрены некоторые аспекты биохимических процессов, лежащих в основе наблюдаемой реакции показателей на изменение рассматриваемых экологических факторов. Высказано предположение о разной доле генотипической изменчивости в проявлении признаков окраски меха. В краниометрии, кроме общепринятых, сравнивался ряд новых признаков, связанных с челюстным аппаратом. Показана возможность установления специфики рациона рыжих полевок той или иной популяции на основании соотношения индексов длины зубного ряда и диастемы. Обнаружена связь ряда пропорций челюстного аппарата с чертами строения других отделов пищеварительного тракта, и предполагаемыми особенностями питания рыжих полевок. Впервые проведен подробный анализ и доказана возрастная изменчивость полиморфических признаков строения жевательной поверхности моляров корнезубых полевок на примере рыжей полевки. Получены косвенные подтверждения адаптивного характера морфотипов первого нижнечелюстного (M_1) и третьего верхнечелюстного (M^1) моляров. Уточнены зоны распространения номинального и северного подвидов рыжей полевки в пределах исследованной территории.

Теоретическое и практическое значение работы. Обобщение массива исходной информации об изменчивости морфофизиологических признаков рыжей полевки верховий Волги и сопредельных территорий может служить основой для организации биомониторинга териофауны в данном регионе. Доказана возможность определения цветовых характеристик светорассеивающих образцов с помощью разработанной компьютерной программы, которая имеет широкую область применения в различных отраслях биологии и смежных с ней сферах.

Полученные в результате исследования данные могут быть использованы в курсах лекций по генетике, зоогеографии, фенетике природных популяций и теории эволюции.

Апробация работы. Основные положения и результаты предлагаемой работы были доложены на научной конференции аспирантов и студентов (Тверь, 2001), научно-практической конференции в МПУ (Москва, 2004), семинаре «Ресурсы диких животных»

Тверской области» (Тверь, 2004), на «Четвертых Международных чтениях памяти профессора В.В. Станчинского» (Смоленск. 2004) и Межвузовском научно-практическом семинаре - конкурсе работ молодежи по экологическим проблемам (Москва, 2004)

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ, 4 приняты в печать.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Собственно диссертация содержит 173 страницы и включает 23 таблицы, 62 рисунка. Список литературы включает 243 наименования, из них 54 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы исследования.

Изучение изменчивости вида должно основываться на сравнении и анализе географического распределения морфологических признаков в группе территориально смежных популяций, поскольку именно популяция служит основной элементарной структурной единицей вида и единицей микроэволюции. Это направление исследований сопряжено с такими трудностями, как сложность определения границ популяций и вычленения в общей картине изменчивости признаков факторов, определяющих такие изменения (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). По этим причинам сбор серийного материала проходил в географических точках, значительная пространственная разобщенность которых (от 60 до 120 км при сравнительно небольшой величине радиуса репродуктивной активности вида - не более 2 км), наличие между ними обширных обезлесенных участков, болот и развитой речной сети, выполняющих барьерно-изолирующую роль, позволяли получить морфофизиологическую характеристику особей, заведомо относящихся к разным популяциям. Последующий феногеографический анализ подтвердил принадлежность выборок к разным популяциям (см гл. 3). Районы исследования были избраны с целью охватить всю территорию области вдоль линии её наибольшей протяженности в направлении с юго-запада на северо-восток, следствием чего являются резкие изменения зимних температур (рис. 1).

Материал собирался в июне-июле 1999г. и 2000г. в Торопецком, Нелидовском, Зубцовском, Калининском, Лихославльском и Лесном административных районах Тверской области /Для исследования сезонной и годовой изменчивости морфофизиологических особенностей данного вида с осени 1997 по осень 1999г. производились регулярные отловы Б июне и сентябре на постоянной учетной линии в биотопе, расположенном на территории биологической учебно-научной станции ТвГУ (окрестности д. Ферязкино Калининского района). Лично автором было отработано 10.225 ловушко-суток (л/с) и поймано 1.527 зверьков, из них 1.058 рыжих полевок. Кроме этого был привлечен коллекционный материал из фондов кафедры зоологии ТвГУ в объеме 431 черепа полевок, отловленных в 1975 г. на территории Западно-Двинского и Рамешковского районов, и летом 1990-1991 гг. в Удомельском районе Тверской области. Объем работ, использованный для поимки зверьков в этих районах, составил 6.890 л/с.

После отлова животные подвергались морфофизиологическому исследованию." проводилось взвешивание и морфометрия основных параметров, определялось состояние генеративной системы, снималась шкурка пластиком, а тушка фиксировалась в 4% растворе формалина. При определении возраста зверьков учитывался комплекс признаков, таких как длина тела, длина и индекс хвоста, особенности строения жевательной поверхности коренных зубов (прорезывание и степень стертости последней петли M^3) и состояние генеративной системы (степень её зрелости и количество помётов у рожавших самок) Для суждения о характере географической изменчивости использовались только перезимовавшие зверьки, при ярко выраженном половом диморфизме по рассматриваемым признакам сопоставлялись серии взрослых самцов.

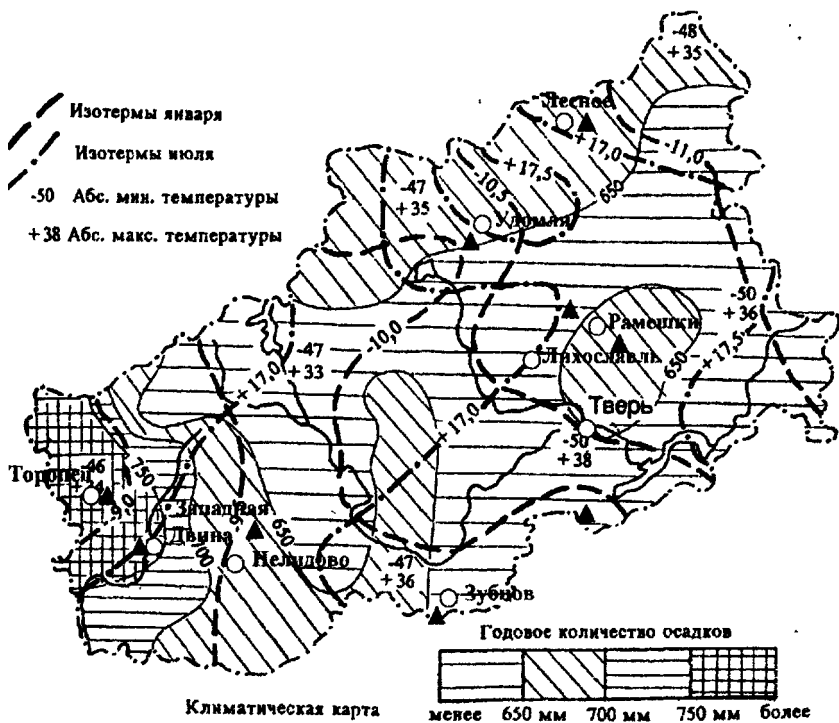


Рис. 1. Точки отлова рыжих полевок на территории Тверской области, наложенные на климатическую карту (География Тверской области, 1992).

О - районные центры ▲ - точки отлова

В качестве экстерьерных признаков использовались общепринятые промеры: длина тела, хвоста, высота уха и длина задней ступни, а также индексы хвоста, уха и ступни.

Окраска рыжей полевки анализировалась с помощью нового методического подхода. Нами была создана компьютерная программа для колориметрической оценки светорассеивающих образцов, формирования на основе цветовых показателей базы данных, которая может использоваться для дальнейшего графического и математического анализа. Применение высокочувствительного сканера (HP ScanJet 5100) позволяет быстро и с высокой степенью точности оценить особенности окраски. Всего в рамках изучения изменчивости окраски меха было просмотрено 377 шкурок.

При исследовании интерьерных признаков применялся метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968); анализировалась специфика проявления асимметрии парных внутренних органов. Было проведено вскрытие порядка 1000 экземпляров рыжей полевки. Сопоставление серий проводилось по 29 показателям развития внутренних органов и пищеварительного тракта, таким как: абсолютному и относительному весу внутренних органов, абсолютному и относительному размерам кишечника и его отделов (линейным и весовым индексам, соотносительному развитию отделов кишечника).

Оценка особенностей питания полевок проводилась по объемной доле различных компонентов пищи и соотношению основных групп кормов на основании анализа содержимого 714 желудков. Для

определения кормовой значимости биотопов составлялся список растений, прорастающих на их территории. Обилие видов растений в целях выделения доминантов и субдоминантов в растительном покрове оценивалось по шестибальной шкале Друде (Гордеева и др., 1954, Лрошенко, 1969).

В краниометрии, кроме общепринятых, сравнивался ряд новых признаков, относящихся к параметрам нижней челюсти. Применяя дополнительные признаки нижней челюсти, мы постарались охватить все элементы её строения, являющиеся точками крепления основных жевательных мышц, участвующих в продольно-перетирающих и грызущих жевательных движениях (рис. 4). Всего в рамках исследования морфологии черепа рыжей полевки было промерено около 1.400 экз., относящихся ко всем возрастным группам. Для анализа томенчивости краниологических признаков использовались взрослые полевки, серии сопоставлялись по 23 промерам и 20 индексам.

При изучении одонтологических признаков использовался фенетический подход. Общий объем обработанного материала составил 575 черепов. Выделение фенотипов и изучение возрастной изменчивости формы жевательной поверхности коренных зубов проводилось по рисункам, выполненным рисовальным аппаратом РА-6, установленном на микроскопе при постоянном увеличении. Зарисовывались правые и левые моляры верхней и нижней челюсти. Всего в работе использовано 1.170 рисунков, с помощью которых было выделено 2% вариаций 109 признаков элементов жевательной поверхности моляров. В последующем при исследовании фенетических особенностей выборок моляры просматривались под бинокляром и выделенные фены заносились в фенетические карточки для дальнейшего анализа данных. Таким образом было рассмотрено ещё около 2.280 моляров.

Полученные количественные данные обрабатывались на персональном компьютере с применением стандартных статистических программ: *Statistica/Windows 5.0* и *Mkrosoft@Excel 2002 (10.2701.2625)*. Для подтверждения достоверности различий полов и популяций по морфологическим параметрам применялся Mann-Whitney тест, констатация различий между выборками происходила при уровне значимости $p < 0,05$. Оценка достоверности различий групп зверьков по частотам вариантов признака проводилась методом χ^2 (Рокицкий, 1961; Плохинский, 1970). Сопоставление фенотипов серий рыжих полевок из различных районов Тверской области проводилось по ряду статистических показателей, специально разработанных для целей фенетики популяций: показатель сходства популяций (r), критерий идентичности (J), среднее число вариаций признака (μ) и доля редких фенотипов (h) (Живоговский, 1979, 1980). Таксономическое значение популяционных различий по приметам морфологическим показателям оценивалось с помощью коэффициента различия CD (Майр, 1971). Также при определении подвидовой принадлежности популяций или групп популяций, учитывался естественный критерий: специфическая реакция на изменение условий среды (Шварц, 1980).

Пользуясь случаем, хочу выразить искреннюю благодарность научному руководителю – кандидату биологических наук, профессору Л.В. Викторову за полученные, консультации и критическое рецензирование диссертации. Автор также признателен студентам химико-биолого-географического и физико-технического факультетов Тверского государственного университета, друзьям и коллегам с кафедр зоологии и ботаники ТвГУ,* оказавшим помощь на разных этапах проведения этого исследования.

Глава 2. Физико-географическое и ботаническое описание районов исследования.

Территория Тверской области расположена в средней части Восточно-Европейской равнины, в верховьях рек Волги, Западной Двины, Меты и притоков рек, впадающих в оз Ильмень, на площади 84,3 тысячи квадратных километров, между 55,5° и 59,0° северной широты и 31-39° восточной долготы. Область занимает промежуточное положение между районами с морским климатом на западе и континентальным климатом на востоке. Наиболее резкие различия имеются в зимних температурах – изотермы января проходят в долготном направлении (рис. 1). Кроме того, на территории Тверской области исторически сложился

переходный ландшафт от таежных к хвойно-широколиственным лесам, при этом большая её часть попадает в зону смешанных лесов, лишь северная часть занята тайгой ((Невский, 1960).

Обследованные нами географические точки располагаются в пределах трех физико-географических провинций, различающихся между собой устройством верхней части земной коры, возрастом, высотой и характером рельефа, особенностями гидрографической сети, четвертичными отложениями, почвенно-растительным покровом и климатом. В связи с этим оказывается разнообразной комбинация географических и экологических элементов флоры. Совокупность данных факторов, сочетание которых характеризует особенности среды обитания мелких млекопитающих, несомненно, влияет на черты их морфологии и экологии, и является основой географической изменчивости популяций.

Глава 3. Полиморфическая изменчивость одонтологических признаков.

Фенетический подход, использующийся при изучении популяций, базируется на известном факте фенотипического проявления генотипа и позволяет решить ряд популяционных задач, таких как: обнаружение границ между популяциями и их группами, установление уровня сходства и иерархии популяционных группировок, выявление закономерностей географической изменчивости, выявление действия естественного отбора и мн. др. (Большаков, Васильев, 1978; Ларина, Голикова, Еремина, 1976; Яблоков, 1978; Стрельцов, 1981; Турутина, 1982; Баранов, 1983; Герасименко, 1983, 1985; Еремина, 1985, 1988; Истомин, Вагин. 1991 и др.) Фенетика популяций возникла на основе понятия «эпигенетический полиморфизм» (полиморфическая изменчивость) - это прерывистые, обычно неметрические вариации в выражении наследственных признаков. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов полевок занимает особое место среди прочих проявлений эпигенетического полиморфизма черепа, так как форма жевательной поверхности моляров, с одной стороны, находится под генным контролем (Steven, 1953; Zimmermann, 1956, 1958, 1959), а с другой - является признаком пищевой адаптации (Воронцов, 1967).

Предварительно выделенные нами фены коренных зубов рыжей полевки были проверены на наличие возрастной изменчивости. Обнаружено, что большинство вариаций отражает процессы формирования и стирания жевательной поверхности коренных зубов - это относится к дискретным признакам, описывающим форму вершин углов эмалевых петель, форму сторон основных треугольников и количество замкнутых денгиновых полей

Для фенетических сопоставлений одонтологических признаков использовались серии рыжих полевок, отловленные летом 1999г. в Торопецком, Нелидовском, Зубцовском, Калининском и Лесном районах. Обнаружено значительное сходство рисунка жевательной поверхности моляров у рыжих полевок, места обитания которых приурочены к хвойным лесам, находящимся в зоне елово-широколиственных и таежных лесов - это выборки из Торопецкого, Нелидовского и Лесного районов. В данных районах наблюдается увеличение складчатости боковых сторон коренных зубов, приводящее к удлинению их режущего края. Особенно ярко выражается эта закономерность в строении талонидного комплекса M^3 и параконидного отдела M_1 .

Выявлена клинальная изменчивость некоторых вариаций формы внутренней поверхности передней непарной петли параконида: встречаемость M_1 с упрощенным строением данного элемента жевательной поверхности в пределах Тверской области уменьшается в направлении с юго-запада на северо-восток, что соответствует переходу от зоны хвойно-широколиственных лесов к таежным. По данному признаку, в проявлении которого высока доля генотипической изменчивости (Котляров, 1985), статистически значимо отличие серии полевок из западного района области (Горопецкий) от остальных выборок.

Проведенный фенетический анализ, а также сопоставление выборок из исследованных географических точек по суммарному показателю сходства для признаков всех шести коренных зубов показало своеобразие фенотипов и высокий уровень их различий ($p=0,999$), что подтверждает предполагаемую принадлежность исследованных серий рыжих полевок к разным популяциям. Далее

в работе термины «серия», «выборка» используются наряду с понятием «популяция», а выявленные морфологические особенности групп особей распространяются на характеристику популяции

На основании значительного сходства, полученного при сопоставлении популяций из Торопецкого, Нелидовского, Зубцовского и Калининского районов, они были объединены в единый комплекс. При этом рыжие полевки из Торопецкого района более сходны со зверьками из ближайшего района - Нелидовского ($r_{cp} = 0,983$), чем с сериями полевок из Зубцовского и Калининского районов ($r_{cp} = 0,975$). Выборка из Нелидовского района в свою очередь более сходна с выборкой из Зубцовского района ($r_{cp} = 0,977$). Минимальное значение показателя сходства в этой группе популяций получено при сравнении серии из Калининского района с популяциями ю Зубцовского и Нелидовского районов ($r_{cp} = 0,968$). ПОПУЛЯЦИЯ ИЗ Лесного района отличается от остальных изученных нами своеобразным фенотипическим комплексом зубной системы, сохраняя общие черты строения моляров с сериями рыжих полевок, места обитания которых приурочены к сходным биотопам - хвойным лесам при сопоставлении данной популяции с выборками из Торопецкого и Нелидовского районов были получены $r_{cp} = 0,963$ и $0,966$, а при сравнении с популяциями из биотопов с преобладанием мелколиственных пород в древостое Калининского и Зубцовского районов - $0,960$ и $0,952$

На основании расчета суммарных показателей внутривидового разнообразия было обнаружено, что серия из Лесного района выделяется минимальным фенотипическим разнообразием (h) и максимальной долей редких фенотипов (h), что наряду с малочисленностью отмечается для популяций, обитающих в зоне экологического пессимума, на «экологической периферии» ареала вида (подвида). Известно, что у периферических популяций обедняется фенотипический фонд (гомозиготизация аллельного фонда), и чаще выщепляются редкие фенотипы, скрытые в гетерозиготном состоянии в зоне оптимума (Майр, 1971, Яблоков, 1980). Именно эти черты характеризуют популяцию из Лесного района как краевую. Популяция из Зубцовского района обитает в зоне экологического оптимума, о чем свидетельствует максимальное фенотипическое разнообразие и минимальная доля редких фенотипов. На это же указывает очень высокая относительная численность рыжей полевки, обнаруженная в исследованных биотопах района. Возможно, этим объясняется максимальное различие фенотипов, проявляющееся при сопоставлении популяций из Зубцовского и Лесного районов

Глава 4. Изменчивость окраски меха.

Возрастные изменения окраски исследовались в популяциях из пяти районов Тверской области Торопецкого, Нелидовского, Зубцовского, Лихославльского и Лесного. Сопоставлялись величины показателей белизны и оттенка трех основных возрастных групп: subadultus (sb_2 и sfo), abulescens (ab) и adultus (ad). При сравнении возрастных групп по показателю белизны в большинстве популяций были выявлены определенные тенденции: наименьшие значения показателя белизны свойственны полувзрослым зверькам, а у взрослых зверьков обнаружен более светлая окраска по сравнению с младшими возрастными группами. Отличие, наблюдаемое при сопоставлении значений данного цветового показателя у молодых и перезимовавших полевок, достигает уровня значимости. Различия в популяциях между возрастными группами по показателю оттенка разнонаправлены и в большинстве из исследованных районов не достигают достоверных величин.

Сезонная изменчивость окраски рыжей полевки изучалась на примере популяции из Калининского района. Был сделан вывод, что сезонные изменения окраски рыжей полевки заключаются в посветлении и «поокраснении» меха. Расцветку зимних полевок можно охарактеризовать, как ярко-рыжую. Это согласуется с приведенной в литературе характеристикой окраски зимних зверьков (Сатунин, 1895, цит по Огневу, 1913).

Сопоставление популяций рыжей полевки проводилось в пределах трех основных возрастных групп. Взрослые полевки Тверской области разделяются на две группы, различающиеся величиной показателя оттенка зверьки с серой расцветкой меха из Торопецкого, Нелидовского и Лихославльского районов и полевки с рыжей расцветкой из Зубцовского, Калининского и Лесного

районов Сходство окраски зверьков в пределах этих двух групп популяций подтверждается статистически, при этом популяция из Зубцовского района отличается переходным характером данного признака окраски меха. В целом у взрослых рыжих полевок обнаружена клинальная изменчивость показателя оттенка. В направлении с юго-запада на северо-восток области мех становится более насыщенным рыжими тонами. Величина показателя у полевок из Торопецкого, Нелидовского, Зубцовского, Калининского и Лесного районов соответственно -1,190, 1,189, 1,212, 1,223 и 1,228. Популяция из Лихославльского района выделяется серой расцветкой меха перезимовавших полевок (1,171). В других возрастных группах определенных закономерностей географической изменчивости признаков окраски меха не выявлено. Уровень различий популяций, оцененный классическим таксономическим методом, не достигает подвидового.

Известно, что окраска живищых - признак вариабельный, для которого, как и для всех признаков полигенной природы, характерно значительное варьирование под воздействием условий среды. В жизни мелких млекопитающих, грызунов в частности, особую роль играют такие экологические факторы, как температура и влажность окружающей среды, что объясняется несовершенством терморегуляторного механизма.

Механизм влияния климатических факторов заключается в сложном действии их на метаболизм, приводящем, в конечном счете, к комплексу приспособительных изменений, затрагивающих организм в целом. Отенок окраски определяется интенсивностью и продолжительностью окислительного процесса ряда веществ - предшественников меланина. Тирозиназа - фермент, играющий главную роль в процессе синтеза пигментов, служит одним из основных механизмов переключения биосинтеза двух форм меланина (эумеланина и феомеланина), которые являются антагонистами относительно активности данного фермента. Активность тирозиназы, в свою очередь, находится под влиянием условий внешней среды (Аковбян, Камбулин, Камзолова, 1963).

Исходя из вышесказанного, мы изучили влияние на окраску важнейших экологических факторов - температуры и влажности. Исследовалась зависимость окраски молодых животных от среднесуточной температуры и среднесуточной нормы осадков. У зверьков возрастных групп *sb* и *ab* отмечается тесная связь величины показателя белизны со среднесуточной температурой. Это выражается в том, что ход кривой, соединяющей значения показателя белизны последовательных пометов полевок, родившихся в 1999 году, является «зеркальным» отражением хода температурных кривых 1999 года (рис 2). При этом показатель белизны ведет себя как типичная модификация, то есть признак, находящийся в большой зависимости от условий окружающей среды. Степень выраженности модификации пропорциональна силе и продолжительности действия на организм вызывающего модификацию фактора (Гершензон, 1983). Согласно этому наблюдается более выраженное увеличение яркости окраски при значительном похолодании, и уменьшение яркости - при резком потеплении в апреле месяце (в группе *ab*) и продолжительном воздействии высоких летних температур (в группе *sb*).

Влияние количества выпавших осадков на данный цветовой показатель в пределах каждой популяции выражено достаточно отчетливо. Обнаружена следующая зависимость: величина показателя белизны от среднесуточной нормы осадков. Большому количеству выпавших осадков соответствует большая величина показателя белизны. Воздействие на величину показателя белизны двух рассмотренных экологических факторов особенно выражено во взаимодействии.

Связь показателя белизны с данными климатическими факторами не столь явная, как показателя белизны. Однако в пределах исследованных популяций можно заметить определенные тенденции в изменении этой цветовой характеристики, как реакцию на совокупность экологических факторов, анализируемых нами. В популяциях из Нелидовского, Зубцовского, Калининского, Лихославльского и Лесного районов с понижением среднесуточной температуры и увеличением количества осадков отмечается увеличение содержания рыжих тонов и посветление окраски (рис 3). Это направление изменений показателей согласуется с данными, полученными при изучении географической изменчивости окраски северного подвида рыжей полевки *C. g. suelcus*. Внутри этого подвида в

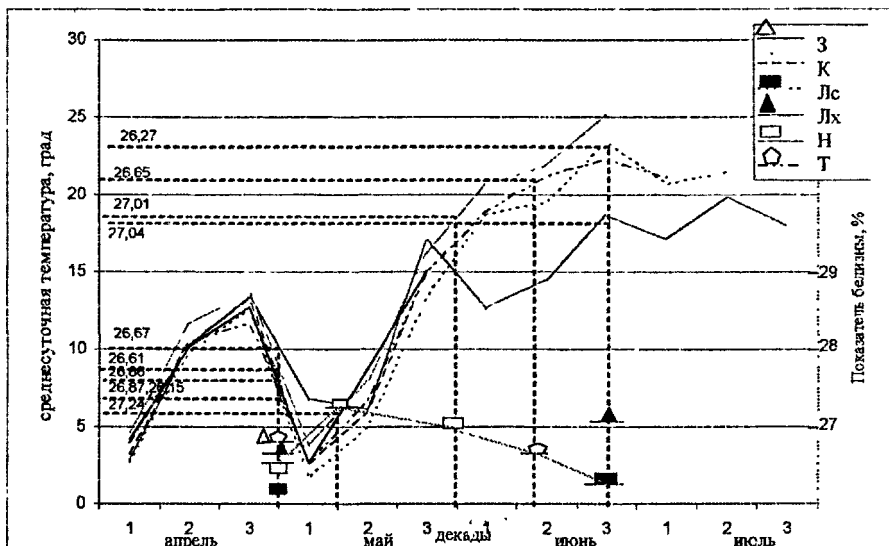


Рис. 2 Влияние среднесуточной температуры на величину показателя белизны рыжей полевки из некоторых районов Тверской области (подекадно).

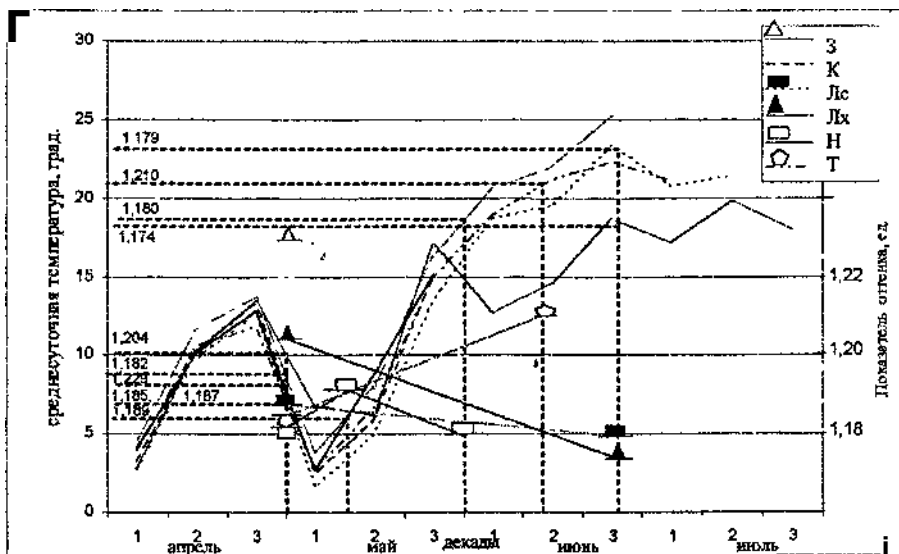


Рис. 3 Влияние среднесуточной температуры на величину показателя оттенка рыжей полевки из некоторых районов Тверской области (подекадно) Коды районов: З - Zubovskiy, К - Kalininskiy, Лс - Lesnoy, Лх - Likhoslavskiy, Н - Nelidovskiy, Т - Toropetskiy

направлении с юга на север прослеживается незначительное посветление окраски и усиление насыщенности рыжими тонами (Большаков, 1972), что может быть связано с широтным понижением температуры. У рыжих полевков из Торопецкого района обнаружена противоположная реакция на экологические факторы - увеличение количества охристо-рыжих тонов в расцветке наблюдается при повышении среднесуточной температуры и уменьшении среднесуточной нормы осадков. Данное изменение окраски рыжих полевков «торопецкой» популяции может объясняться специфической реакцией популяции на внешние условия, что рассматривается как зачаток нового типа взаимосвязи со средой и является одним из критериев подвида (Шварц, 1980)

При анализе причин изменчивости расцветки перезимовавших полевков использовалась климатическая карта Тверской области. Для взрослых полевков установлена связь показателя белизны с годовым количеством осадков и отчасти - с зимними температурами, и показателя оттенка - с зимними температурами. Направления изменений величин показателей соответствуют закономерностям, обнаруженным для сеголеток.

Надо отметить, что в пределах конкретных популяций цветовые характеристики проявляют разнонаправленный характер изменчивости, что особенно хорошо заметно при графическом анализе влияния среднесуточной температуры на окраску меха весенней и летней групп сеголеток рыжей полевки.

По-видимому, оптические свойства меха, выражающиеся общепринятыми цветовыми показателями, соответствуют содержанию в остром волосе двух форм меланина. В этом случае величина показателя оттенка может отражать ширину феомеланиновой полосы и интенсивность цвета данного пигмента, а величина показателя белизны - насыщенность цвета остевых волос, зависящую от присутствия обеих форм меланина, но в большей мере - от относительного количества эумеланина. Ранее упоминалось, что темный и желтый пигмент являются антагонистами относительно активности фермента тирозиназы. Этим может объясняться разнонаправленная реакция цветовых характеристик на изменение температурных условий. Сам характер наблюдаемых реакций цветовых показателей также вполне согласуется с предполагаемым соответствием их величины относительному количеству определенного пигмента. Так, при повышении температуры активность тирозиназы увеличивается, что сопровождается усилением синтеза эумеланина и, как следствие, потемнением окраски. При снижении среднесуточной температуры происходит подавление активности данного фермента, что приводит к переключению с синтеза эумеланина на синтез феомеланина. В этом случае на волосе образуется более широкая рыжая полоса, количество эумеланина в зоне кольца (в случае его присутствия в этой зоне) уменьшается, а величина показателя оттенка свидетельствует об увеличении содержания в окраске меха рыжих тонов.

Но также известно, что ширина феомеланиновой зоны и интенсивность цвета данного пигмента определяется генетически (существует темный и светлый феомеланин) (Физиологическая генетика, 1976). С этим вполне согласуются результаты эксперимента, полученные при попытке сближения окраски двух подвиговых форм узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregafis* и *M. g. major*), которые обладают резкими различиями по данному признаку. Анализ колориметрических характеристик особей, отклонившихся за пределы варьирования окраски исходной лабораторной популяции *M. g. major*, показал, что ликвидация разрыва между подвидами происходила практически только за счет показателя белизны (Шварц, Покровский, 1966)

Совокупность этих фактов свидетельствует о различной степени зависимости от факторов внешней среды признаков окраски рыжей полевки. Показатель белизны характеризуется в своем проявлении значительной долей модификационной изменчивости, в то время как показатель оттенка, хоть и испытывает влияние климатических факторов, в основном формируется под влиянием генотипа.

Глава 5. Изменчивость некоторых экстерьерных признаков.

При анализе «географической изменчивости средних размеров тела рыжей полевки Тверской области было отмечено, что в западных районах обитают более крупные зверьки. Длина тела самцов из Торопецкого и Нелидовского районов соответственно равна 108,13 и 109,67 мм. Зверьки из популяций центральных и северных районов значительно мельче. Средняя длина тела полевок из Калининского района - 101,73 мм, Лихославльского - 99,60 мм, Лесного - 102,80 мм и Удомельского - 98,56 мм.

Согласно различиям абсолютных размеров тела самцов из разных популяций наблюдаются различия веса. Крупные зверьки из Торопецкого, Нелидовского и Зубцовского районов имеют большие средние весовые показатели, соответственно - 30,26, 29,17 и 27,28 г. Более мелкие полевки из Калининского, Лихославльского и Лесного районов характеризуются меньшим весом - 26,60, 24,08 и 24,28 г. По средним весовым показателям максимально сходство популяций из Нелидовского и Торопецкого районов, Зубцовского и Калининского, Лесного и Лихославльского. Различия серий, входящих в эти три весовые группы, подтверждается статистически.

Наиболее постоянным признаком у рыжих полевок Тверской области является длина ступни. Различия средних промеров достоверны только для популяций из Торопецкого и Нелидовского районов (17,13 и 17,77 мм). Ввиду этого наблюдающиеся значительные различия серий полевок по относительной длине ступни связаны с популяционными особенностями средней длины тела. В местах обитания крупных полевок - Торопецком, Нелидовском и Зубцовском районах найдены минимальные средние значения индекса ступни - 15,66, 16,05 и 16,29%. Для более мелких зверьков, отловленных в Калининском, Лихославльском, Лесном и Удомельском районах получены большие средние величины индекса - 16,93, 17,08, 17,10 и 17,38%. Для остальных применяемых нами экстерьерных признаков не обнаружено определенных закономерностей географической изменчивости.

Проверка таксономического значения популяционных различий линейных размеров и пропорций тела с помощью коэффициента различия CD (Майр, 1971) показала, что отличия между исследованными сериями не достигают уровня подвидовых. Однако надо отметить большие значения коэффициента различия, полученные при сравнении длины тела полевок из Лихославльского и Удомельского районов - с одной стороны, и из Торопецкого и Нелидовских районов - с другой. Полученные нами при сопоставлении серий из Нелидовского и Торопецкого районов с популяцией из Лихославльского района значения CD (1,237 и 1,274 соответственно) соответствуют 89% перекрытия частично перекрывающихся кривых. При сравнении популяции из Удомельского района с популяциями из Нелидовского и Торопецкого районов (значения CD - 1,212 и 1,238) процент перекрытия составляет 88 и 89%. Это еще раз подтверждает существенную разницу западной и северо-восточной групп популяций.

Глава 6. Изменчивость интерьерных признаков, их связь с некоторыми чертами экологии рыжей полевки.

6.1. Изменчивость весовых характеристик внутренних органов.

Широко известна и несомненна адаптивная роль относительных экстерьерных и интерьерных показателей, особенно пропорций внутренних органов, что позволяет их использовать в качестве индикаторов физиологического состояния животных (Левонтин, 1978; Шварц, 1980; Алтухов, 1983). Изучение популяций по ряду подобного типа показателей получило название метода морфофизиологических индикаторов (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). В данном разделе главы изложены результаты изучения некоторых интерьерных признаков, хорошо отражающих физиологическое состояние животных, как-то, абсолютный и относительный вес сердца, печени, селезенки, почек и надпочечников.

По большинству интерьерных признаков обнаружен половой диморфизм, особенно ярко выраженный у зверьков, находящихся в состоянии активного размножения, что связано с различной физиологической нагрузкой на разные системы органов у самцов и самок.

Биометрическим сравнением подтверждается сходство серий из разных районов по величине индекса сердца. Относительный вес сердца и степень его вариабельности являются наиболее постоянными показателями во всех исследованных районах. Сходство в популяциях диапазона индивидуальной изменчивости абсолютного и относительного веса сердца свидетельствует о примерно одинаковой степени благоприятности условий существования для полевок в районах исследования (Шварц и др., 1968)

Исследование веса печени полевок из разных популяций также обнаружило зависимость величины этого показателя от веса тела. Из этого правила исключением является популяция из Калининского района, полевки которой при сравнительно небольших размерах имеют крупную печень. В этой же популяции получена максимальная величина индекса печени ($63,52\%_{00}$). Отличие данной серии от остальных, исследованных нами серий полевок, подтверждается статистически. Индекс печени и диапазон его индивидуальной изменчивости характеризуют кормность мест обитания в конкретных популяциях (Шварц и др., 1968). На основании большого относительного веса печени и малых значений коэффициентов вариации ее индексов кормовые условия в популяциях из Калининского, Лихославльского и Нелидовского районов отмечаются как наиболее благоприятные (С V соответственно - 7,45, 8,86, 9,43%)

В серии из Зубцовского района, в связи с крупными размерами полевок и небольшим весом селезенки, получена наименьшая величина индекса селезенки - 3,42%. По величине этого показателя данная серия достоверно отличается от серий из Торопецкого, Нелидовского, Калининского и Лихославльского районов (значения индекса - 10,41, 7,20, 7,12 и $5,33\%_{00}$.)

Серии из Торопецкого, Нелидовского и Лесного районов характеризуются повышенной вариабельностью индекса селезенки, что указывает на значительное разнообразие условий существования (52,27%, 67,73%, 87,42% (Шварц, 1960)). В группе, объединяющей серии из Калининского, Лихославльского и Зубцовского районов, данные значения - 18,80%, 34,47% и 52,64%

Почечный индекс максимален у зверьков из Калининского района. Здесь его значение достигает 8,87% для левой почки и 8,92% для правой. Данная популяция достоверно отличается по величине индекса обеих почек от популяций из Зубцовского, Лесного, Нелидовского и Торопецкого районов (соответствующие значения - 7,56 и $7,59\%_{00}$, 7,27 и $7,30\%_{00}$, 7,16 и $7,01\%_{00}$, 6,67 и $6,90\%_{00}$.)

Популяция из Калининского района имеет максимальные значения индексов левого и правого надпочечников, средняя величина которых достигает 0,18 и $0,16\%_{00}$. Минимальные средние значения данных показателей отмечаются в популяции из Торопецкого района - 0,12 и $0,12\%_{00}$, немного больше - в популяции из Нелидовского района - 0,13 и $0,14\%_{00}$. Величина индекса надпочечников у самцов полевок может отражать как физиологический возраст, так и степень «энергетической напряженности» организма, вследствие чего трактовка данного показателя неоднозначна.

В подавляющем большинстве популяций у обоих полов наблюдается преобладание абсолютного и относительного веса правой почки. Для надпочечников обычно преобладание абсолютного и относительного веса левого над правым. В таблице 1 представлены данные по частоте встречаемости в исследованных популяциях признаков правосторонней, левосторонней асимметрии и отсутствия ее. Заметно, что процент правосторонней асимметрии почек преобладает над долей левосторонней, а левосторонняя асимметрия надпочечников встречается чаще, чем правосторонняя. Для надпочечников значительно чаще отмечается отсутствие асимметрии, чем для почек.

Но рассмотренным интерьерным признакам шесть изученных нами популяций рыжих полевок условно можно разделить на две группы, объединенные морфофизиологическим сходством, в которые входят полевки из Калининского, Лихославльского и Зубцовского районов - с одной стороны, и зверьки из Торопецкого, Нелидовского и Лесного районов - с другой. Самцам рыжей

Таблица 1. Доля случаев (в %) асимметрии парных органов в популяциях.

Районы	Асимметрия почек			Асимметрия надпочечников		
	лево- сторонняя	правосто- ронняя	отсутст- вует	лево- сторонняя	правосто- ронняя	отсутст- вует
Лесной	38,5	53,8	7,7	53,8	15,4	30,8
Калининский	39,3	50	10,7	73,1	0	26,9
Зубцовский	41,1	58,0	0	38,2	25,4	36,4
Нелидовский	23,1	50	26,9	15,4	19,2	65,4
Торопецкий	35,7	57,1	7,2	21,4	28,6	50
Лихославльский	25	75	0	7,5	0	25

полевки, принадлежащим к первой из выделенных нами морфофизиологических групп, свойственен более интенсивный обмен веществ по сравнению с самками - об этом свидетельствует статистически значимый большой относительный вес почек. Также полевок из первой группы популяций объединяет малый диапазон изменчивости абсолютного и относительного веса селезенки. Им же свойственно отклонение от отмеченной А.В.Яблоковым (1966) обратной зависимости между величиной признака и величиной его изменчивости при сопоставлении значений индексов левого и правого надпочечников с величинами их изменчивости. По частоте случаев правосторонней и левосторонней асимметрии почек получено максимальное сходство серий из Лихославльского и Зубцовского районов, а по признакам асимметрии надпочечников - выборки из Лихославльского и Калининского районов (табл.1), что также может свидетельствовать о значительном морфофизиологическом сходстве полевок из этих районов исследования

У самцов рыжей полевки, входящих в другую морфофизиологическую группу (Торопецкий, Нелидовский и Лесной районы), отмечаются большие средние значения относительного веса селезенки по сравнению с величиной этих показателей у самок. При сопоставлении со зверьками из первой группы популяций заметен значительный диапазон индивидуальной изменчивости размеров селезенки и сравнительно небольшой относительный вес почек. Также для серий полевок из Торопецкого и Лесного районов отмечается отклонение от обратной зависимости между величинами индексов левой и правой почек и значениями их коэффициентов вариации.

По всей видимости, данные комплексы популяций являются объективно существующими морфофизиологическими группами, разделенными экологическими границами. Такой границей может быть линия максимального продвижения Валдайского ледника, который повлиял на характер рельефа, особенности гидрографической сети, устройство верхней части земной коры и ряд других физико-географических особенностей. Точки отлова в Торопецком, Нелидовском и Лесном районах находятся на территории Валдайской провинции, или непосредственно примыкают к ней. Исследованные пункты в Зубцовском, Калининском и Лихославльском районах располагаются на значительном удалении от упомянутой провинции.

6.2. Питание рыжей полевки верховий Волги и смежных территорий.

В исследованных районах была проведена оценка кормности биотопов, учитывающая долю излюбленных и хорошо поедаемых растений от общего числа видов, обильно представленных в растительном покрове (доминантов и субдоминантов). Основой данных по использованию рыжей полевой растительных кормов являются списки, составленные Н.В. Батениной, Л.В. Заблочкой и В. Голишевой (Европейская рыжая полевка, 1981).

Популяционный ряд, выстроенный по степени благоприятности кормовых условий для рыжих полевок в обследованных нами районах Тверской области, совпал с популяционным рядом, полученным на основании диапазона индивидуальной изменчивости относительного веса печени. Так, порядок районов по степени убывания кормности исследованных биотопов имеет следующий вид: Калининский, Лихославльский, Нелидовский, Лесной, Торопецкий и Зубцовский (доля доминантов из 1 группы предпочтения - 58,3,54,5,50,0,42,9,35,7 и 25,0%). Для серий полевок получены следующие

значения коэффициентов вариации индекса печени- 7,45, 8,86, 9,43, 12,72, 13,33 и 13,81% в порядке перечисления упомянутых районов поимки Из наших данных следует, что ухудшение кормовых условий сопровождается увеличением вариабельности индекса печени *Это* согласуется с литературными данными (Шварц и др, 1968) и свидетельствует о возможности определения кормности биотопов (указанным методом

Наиболее благоприятные кормовые условия отмечаются в биотопах Калининского и Лихославльского районов, здесь же получен максимальный уровень потребления семян полевками (табл 2) Хорошие кормовые условия для рыжих полевок также обнаружены в ельниках неморальной структуры Нелидовского района, где доля семян в рационе зверьков минимальна Малая кормность биотопов отмечена для Лесного, Торопецкого и Зубцовского районов В питании полевох, отловленных в этих районах, незначительна доля белковых кормов

Таблица 2 Соотношение в питании рыжей полевки Тверской области доли клетчатковых и белковых кормов (лето 1999 г)

Объемная доля грубых кормов, %	84,6	75,3	69,6	65,9	54,0	46,1
Коды районов	Н*	З	Лс	Т	К**	Лх
Объемная доля белковых кормов, %	53,6	46,0	33,4	30,4	24,3	10,6
Коды районов	Лх	К	Т	Лс	З	Н

*- коды районов Н -Нелидовский, З - Зубцовский, К - Калининский, Т -- Торопецкий, Лс - Лесной, Лх - Лихославльский

** - для Калининского района взяты данные за июнь 1998 г, так как период отлова в 1998 г был более продолжительный - с 4 06 по 1 07, в 1999 г отлов проходил с 4 06 по 10 06

6.3. Изменчивость абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов.

В шести исследованных нами в Тверской области популяциях рыжей полевки установлено наличие значимых различий между самцами и самками по некоторым показателям абсолютного и относительного размера кишечника и его отделов Половой диморфизм, который выражается увеличением средних значений всех показателей у самок (кроме процентного соотношения длины отделов кишечника), найден преимущественно в возрастных группах Sbj -Ab и Ad, то есть у половозрелых зверьков

На основании результатов изучения 15 показателей развития кишечника и его отделов (абсолютные размеры, линейные и весовые индексы, соотносительные размеры отделов кишечника), а также величины их изменчивости в шести популяциях рыжей полевки Тверской области была составлена итоговая таблица (табл 3) Но средним значениям показателей можно оценить относительные размеры отделов кишечника, которые напрямую связаны с особенностями рациона полевок в разных популяциях По величине же диапазона изменчивости относительной длины кишечника и его отделов можно судить о степени благоприятности кормовых условий (Шварц и др, 1968) Вследствие особой значимости слепого отдела кишечника в процессе пищеварения и его тесной связью с характером питания, обращалось особое внимание на показатели его развития при соотнесении данных по особенностям питания рыжих полевок из разных популяций с морфологией пищеварительного тракта Так, например, в питании полевок, отловленных в Лихославльском, Калининском и Торопецком районах, обнаружена увеличенная доля белковых и углеводных кормов (см гл б 2, табл 2) Одновременно для данных популяций характерны малые значения абсолютной и относительной длины слепой кишки У зверьков ш Нелидовского, Лесного и Зубцовского районов, рацион которых содержит ббольшую долю грубых клетчатковых кормов, обнаружен хорошо развитый слепой отдел кишечника

Таблица 3. Популяционные особенности размеров кишечника и его отделов и величины их изменчивости

Отделы пищеварительной системы	Среднее значение показателей развития отделов пищеварительной системы		Диапазон показателей	изменчивости
	большее	меньшее	больший	меньший
Кишечник	Н Лх Т	З К Лс	З Лс Н	Лх К Т
Тонкий отдел кишечника	Н Лх Т	З К Лс	З Н	Лх К*
Толстый отдел кишечника	Н Т Лс	З К Лх	З К Т	Лх Лс Н
Слепая кишка	Н Лс З	Т К Лх	З Лс Т	Лх Н К

*- Лс, Т -средняя степень изменчивости морфологических показателей развития тонкого отдела кишечника (пояснение сокращений см. в таблице 2).

По степени убывания благоприятности кормовых условий для рыжих полевок в исследованных биотопах ранее районы отлова были расположены в следующем порядке. Калининский, Лихославльский, Нелидовский, Лесной, Торопецкий, Зубцовский. Неблагоприятные кормовые условия в Зубцовском районе сочетаются с повышенной изменчивостью всех отделов пищеварительной системы полевок (табл. 3) Для популяций из Лесного и Торопецкого районов в основном характерна повышенная или средняя степень вариабельности показателей. Важно, что в этих трех популяциях отмечены сравнительно большие значения коэффициентов вариации абсолютных и относительных размеров слепого отдела кишечника.

Сериям полевок из Лихославльского и Калининского районов свойственен пониженный диапазон изменчивости большинства показателей. У зверьков из Нелидовского района отмечена значительная изменчивость показателей развития кишечника и его тонкого отдела, и небольшая - толстого и слепого отделов кишечника. Все эти три популяции, для которых отмечены благоприятные кормовые условия, характеризуются пониженной вариабельностью абсолютной и относительной длины слепой кишки.

Таким образом, по величине диапазона изменчивости относительной длины кишечника и его отделов с достаточной уверенностью можно судить о степени благоприятности кормовых условий. Абсолютные и относительные размеры слепой кишки, а также диапазон ее индивидуальной изменчивости обнаруживают явную зависимость от особенностей питания полевок.

Наблюдаемые различия серий рыжей полевки по строению пищеварительного тракта не являются подвидовыми и связаны с экологическими особенностями популяций. Опираясь на количество показателей развития пищеварительного тракта, по которым различие популяций достигает достоверного уровня, можно сделать вывод о существенном сходстве абсолютных и относительных размеров кишечника и его отделов у полевок, отловленных в биотопах Калининского и Зубцовского районов, характеризующихся преобладанием лиственных пород в древостое (различие по всем показателям недостоверно). Не найдено достоверных различий между популяциями из Торопецкого и Лесного районов, местообитание которых приурочено преимущественно к хвойным лесам. Зверьки, обитающие в ельниках Нелидовского района, по рассматриваемым морфологическим признакам примерно в равной мере сходны с полками из Лихославльского, Торопецкого и Лесного районов (различие по 6, -6, и 5 показателям соответственно). Одновременно наблюдается значительное различие между двумя группами популяций, обитающих в биотопах разного типа: хвойных и лиственных лесах. Наиболее явно проявляются тенденции биотопической изменчивости показателей развития пищеварительной системы при сопоставлении весовых и линейных

индексов кишечника и его тонкого и толстого отделов У полевок, отловленных в смешанных растительных ассоциациях, наблюдается уменьшение средних значений данных показателей, а для серий зверьков из хвойных ассоциаций зафиксировано увеличение соответствующих значений

При сравнении популяций по показателям развития слепого отдела кишечника редко отмечаются различия, достигающие уровня достоверности, что свидетельствует о значительном постоянстве размеров слепой кишки Это связано с биологической важностью слепого отдела пищеварительного тракта при изменении кормовых условий, и согласуется с литературными данными (Шварц и др, 1968)

Глава 7. Популяционная изменчивость краниологических признаков.

При анализе специфики структуры черепа у рыжих полевок из разных популяций акцентировалось внимание на возможные связи пропорций челюстного аппарата (рис 4) с особенностями морфологии разных отделов пищеварительной системы Сопоставлялись средние величины промеров черепа рыжих полевок из 9 районов Тверской области Максимальные средние значения промеров были получены для зверьков, характеризующихся крупными размерами черепа - это популяции из Торопецкого, Нелидовского и Зубцовского районов Минимальные величины параметров обнаружены для серий полевок из Лесного, Удомельского и Рамешковского районов, где зверьки являются «обладателями» мелких черепов Следовательно, краниологические особенности популяций рыжей полевки маскируются тесной связью большинства промеров с общими размерами черепа Ввиду этого представляется сложным сделать какие-либо выводы о взаимосвязи структуры черепа и челюстного аппарата со спецификой строения отделов пищеварительной системы Во избежание данного недостатка были введены индексы, для расчета которых использовалась максимальная длина черепа, являющаяся статистическим индикатором и коррелирующая со всеми показателями размеров черепа (Башенина, 1977а)

Для определения преобладающего типа жевательных движений у зверьков той или иной популяции использовалась относительная длина зубного ряда и диастемы (Воронцов, 1967) Исследованные серии были разделены на две группы Популяции из Лесного, Калининского и Торопецкого районов характеризуются большей относительной длиной верхнего и нижнего зубных рядов (ВЗР и НЗР), а популяции из Зубцовского, Нелидовского и Лихославльского районов - меньшими значениями данных индексов Первой группе популяций свойственно уменьшение процентного отношения длины тонкого отдела кишечника к общей длине кишечника (ОДГНК) и увеличение процентного отношения длины толстого отдела кишечника к общей длине кишечника (ОДГЛК), что наряду с удлинением зубного ряда является приспособлением к потреблению грубых клетчатковых кормов Вторая группа популяций характеризуется большими средними значениями показателя ОДГОК и меньшими - ОДГЛК, что в совокупности с относительно коротким зубным рядом соответствует особенностям строения пищеварительной системы, приобретенным в связи с питанием высококалорийной белково-углеводной пищей

Величина относительной длины слепого отдела кишечника (ОДСЛК), тесно связанная с характером питания, не всегда совпадает с популяционными особенностями других показателей развития пищеварительной системы Так, в полной мере соответствие всех морфологических признаков полагаемым особенностям рациона рыжих полевок наблюдается в популяциях из Лесного (максимальное среднее значение ОДСЛК) и Лихославльского (минимальная величина ОДСЛК) районов Строению пищеварительной системы зверьков из этих двух популяций, по-видимому, свойственны черты крайней специализации к питанию кормами разного типа Это подтверждается практически полным соответствием величин других показателей развития пищеварительной системы (весовых и линейных индексов) классической схеме, характеризующей изменение роли отделов кишечника в пищеварительных процессах в связи с особенностями рациона полевок (гл 6 3, табл 3)

Причину наблюдаемого в остальных популяциях разного уровня развития органов

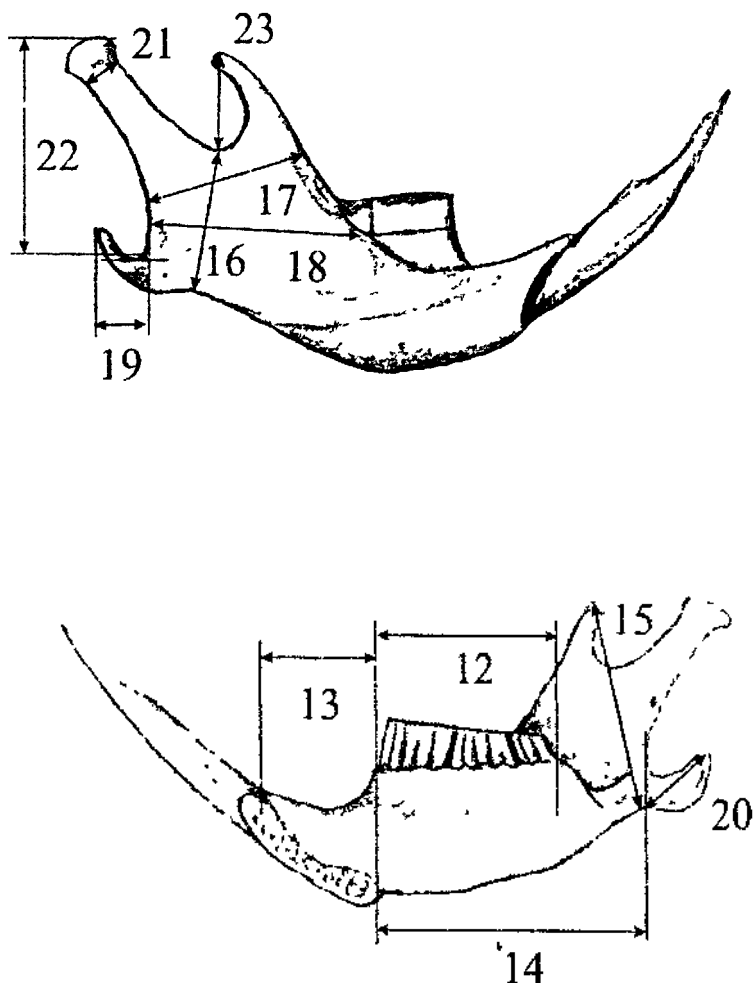


Рис. 4. Некоторые промеры нижней челюсти рыжей полевки.

Обозначения: 12- длина нижнего ряда зубов (НЗР), 13- длина диастемы нижней челюсти (НД), 14- длина нижней челюсти (ДЛНЧЕЛ), 15- высота нижней челюсти (ВЫСНЧЕЛ), 16 - верхне-нижний диаметр (ВНД), 17- верхний переднее-задний диаметр (ВПЗ), 18- нижний переднее-задний диаметр (НПЗ), 19- верхняя длина углового отростка (ВДУГ), 20- нижняя длина углового отростка (НДУГ), 21- наименьшая ширина сочленовного отростка (ПСО), 22- задняя высота сочленовного отростка (ЗВСО), 23- высота венечного отростка (ВВО)

пищеварительной системы и отсутствия полного соответствия изменчивости морфологических структур экологическим условиям можно объяснить, исходя из принципов компенсации функций биологически координированных органов и неравномерности темпов их преобразования в онтогенезе. На основании выявленной тесной связи длины зубного ряда с показателями развития тонкого и толстого отделов кишечника, можно сделать вывод что в исследованных нами популяциях в роли компенсирующих и компенсируемых органов выступают слепой отдел кишечника - с одной стороны, и зубная система, толстый и тонкий отделы кишечника - с другой. Слепой отдел кишечника играет роль компенсирующего органа в популяциях из Зубцовского и Нелидовского районов (ОДСЛК - 15,76, 15,94%, в питании полевков объемная доля грубых кормов - 75,3, 84,6% соответственно), и компенсируемого - в популяциях из Торопецкого и Калининского районов (ОДСЛК - 14,94,15,46%, доля клетчатковых кормов - 65,9,87,5%)

Установлена связь ряда пропорций челюстного аппарата с особенностями питания рыжих полевков. У полевков с выраженными приспособлениями к питанию грубыми кормами наблюдается уменьшение индексов' верхней и нижней дкастем, нижнего переднезаднего диаметра нижней челюсти, задней высоты сочленовного отростка, увеличение относительной длины: верхнего и нижнего зубных рядов, нижней челюсти, наименьшей ширины сочленовного отростка (рис 4) Для серий, причисленных к группе с преобладанием грызущих жевательных движений, отмечаются черты строения, противоположные указанным

Оценка таксономического значения различий популяций рыжей полевки по средним величинам промеров черепа показала, что к краниологическим особенностям, которые могут рассматриваться как подвидовые, в основном относятся параметры, характеризующие размеры черепа, и очень редко - структурные особенности нижней челюсти. Среди исследованных нами серий полевков выделяется выборка из Лесного района. Полевки из этого района отличаются по ряду черепных промеров от зверьков из Лихославльского, Калининского, Зубцовского, Нелидовского и Торопецкого районов. Величина максимальных значений коэффициентов различия, полученных при сопоставлении популяции из Лесного района с популяциями из упомянутых районов, находится практически в прямой зависимости от степени их удаленности- 1,34,1,43,1,49,1,93 и 1,53 соответственно. Отличает серии из Лесного района от выборки из ближайшего к нему района - Удомельского, не достигает подвидового уровня. Полевки из Удомельского района в свою очередь отличаются от зверьков из Зубцовского, Нелидовского и Торопецкого районов небольшими размерами черепа (кондилобазальная длина черепа, величина CD соответственно 1,29,1,58 и 1,36)

Выводы

В результате проведения исследования изменчивости морфологических признаков рыжей полевки, населяющей верховья Волга и смежные территории, административно входящие в состав Тверской области, была обнаружена индивидуальная, половая, хронографическая и географическая изменчивость окраски меха, экстерьерных, интерьерных, краниологических и одонтологических признаков.

Оценка уровня фенетического сходства показала принадлежность исследованных серий рыжей полевки к разным популяциям. Выявлено своеобразие фенонда северной популяции (Лесной район); по встречаемости некоторых высоко наследственно обусловленных дискретных признаков выделяется крайняя западная популяция (Торопецкий район).

Установлена клинальная изменчивость ряда морфологических признаков: показателя оттенка, длины тела, размеров черепа, доли моляров с усложненным строением параконидного отдела M_1 . Направление изменений данных признаков соответствует пространственному распределению зимних температур и переходу от зоны хвойно-широколиственных лесов к таежным

Выявлено сходство популяций рыжих полевков из разных районов Тверской области' а) Зверьки, обитающие в западной части Тверской области, по признакам окраски меха, размерам тела и черепа достоверно отличаются от полевков из центральных и северо-восточных районов области

б) Рыжие полевки, обитающие в хвойных и лиственных лесах, различаются по признакам строения отделов пищеварительной системы.

в) Популяции из западных и северо-восточных районов Тверской области отличаются от популяций из южных и центральных районов по весовым характеристикам, уровню асимметрии внутренних органов и особенностям их индивидуальной изменчивости

Выявлена зависимость ряда морфологических признаков от некоторых экологических факторов и особенностей экологии рыжей полевки: а) Окраски меха от температуры и влажности при значительном понижении температуры и высокой влажности наблюдается увеличение яркости и содержания охристо-рыжих тонов

б) Относительной длины отделов кишечника, строения зубной системы и пропорций челюстного аппарата от биотических особенностей кормовой базы и специфики питания рыжей полевки

Обнаружено отличие подвидового уровня длины черепа полевок из северной группы популяций (Лесной, Удомельский районы) от зверьков из западных районов Тверской области (Торопецкий, Нелидовский районы). У полевок из крайней западной популяции (Торопецкий район) отмечена специфическая реакция показателя оттенка на изменение условий среды, что рассматривается как зачаток нового типа взаимосвязи организма со средой и является одним из критериев подвида

Основные публикации по теме диссертации.

1. Сравнительная характеристика популяций рыжей полевки Тверской области по неметрическим вариациям зубов // Ученые записки. Тверь: Изд-во ТвГУ, 1996. Т.3. С. 34-35.
2. Сравнительная характеристика зубной системы рыжих полевок Тверской области // Вопросы морфологии и экологии животных. Тверь: Изд-во ТвГУ, 1997 г. С 117-127.
3. Использование фотоколориметрирования меха для установления видововой принадлежности рыжей полевки (*Clethrionomys glareohis* Schreber) // Тезисы докладов научной конференции аспирантов и студентов. Тверь: Изд-во ТвГУ, 2001 С. 52-54.
4. Использование компьютерной программы для колориметрической оценки светорассеивающих образцов // Там же. С. 56-57 (в соавт. с А.А. Цирулевым).
5. Материалы учета мелких млекопитающих некоторых районов Тверской области // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов и их отдельные компоненты Межвузовский сборник научных трудов. М¹ Изд-во МПУ, 2002. С. 106-121 (в соавт. с ИВ Рождественской. Н.С Григорьевой).
6. (в печати). Возрастная и сезонная изменчивость окраски рыжей полевки // Экология и морфология животных. Сб научн. тр. Тверь' Изд-во ТвГУ.
7. (в печати). Результаты комплексного изучения популяций рыжей полевки (*Qeithnommys glareohis* Schreb.) верховий Волги и сопредельных территорий // Чтения памяти профессора В В Станчинского Смоленск, 2004.
8. (в печати). Исследование влияния на окраску мелких млекопитающих некоторых экологических факторов на примере рыжей полевки (*Ckithnonomys glareolus* Schreb) // Межвузовский научно-практический семинар - конкурс работ молодежи по экологическим проблемам. М., 2004.
9. (в печати). Численность рыжей полевки в лесных биотопах некоторых районов Тверской области // Ресурсы и геоэкология: прикладные проблемы рационального природопользования в Тверской области. Тверь: Изд-во ТГТУ, 2004.

№21494

РНБ Русский фонд

гу

2005-4

19995