

- Rausch V. R., Rausch R. L. The chromosomal complement of the yellow-cheeked vole, *Microtus xanthognathus* (Leach) // *Canad. Jour. Genet. Cytol.*—1974.—16.—P. 267—272.
- Schmid W., Leppert M. F. Karyotyp, heterochromatin und DNS-Werte bei 13 Arten von Wühlmäusen (Microtinae, Mammalia — Rodentia) // *Arch. Julius Klaus-Stift.*—1968.—43.—S. 88—91.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication.—Urbana: University of Illinois Press, 1963.—117 p.
- Wilson J. W. Chromosomal variation in pine voles, *Microtus (Pitymys) pinetorum*, in the eastern United States // *Canad. Jour. Genet. Cytol.*—1984.—26.—P. 496—498.
- Winking H. Die karyotypen der iberischen Pitymys-Arten // *Symposium Theriologium II*,—Brno, 1974.—S. 267—273.
- Yamakage K., Nakayashiki N., Hasegawa J., Obara Y. G-, C- and N-banding patterns on the chromosomes of the Japanese grass vole, *Microtus montebelli montebelli*, with special attention to the karyotypic comparison with the root vole, *M. oeconomus* // *Jour. Mammal. Soc. Jap.*—1985.—10.—P. 209—220.
- Zenzes M. T., Voiculescu I. Heterochromatin (C-bands) in somatic and male germ cells in three species of Microtinae // *Genetica.*—1975.—45.—P. 263—272.
- Zima J. A chromosomal banding study of *Pitymys subterraneus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Folia Zool.*—1984.—33, N 3.—P. 223—228.
- Zima J., Kral B. Karyotypes of European mammals. II // *Acta Sci. Nat. Brno.*—1984.—18, N 8.—P. 1—62.
- Zimmermann K. Zur Säugetier-Fauna Chinas. Ergebnisse der Chinesisch-Deutschen Sammelreise durch Nord- und Nordost-China 1956. No 15 // *Mitt. Zool. Mus. Berlin.*—1964.—40, H. 2.—S. 87—140.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
АН УССР (Киев)

Получено 22.02.1988

**Karyotypic Variability and Systematics of the Arvicolini (Rodentia). Communication 1. Species and Chromosomal Numbers.** Zagorodnyuk I. V.—*Vestn. zool.*, 1990, N 2.—The subfamily Arvicolinae is subdivided into 9 tribes, the tribe Arvicolini—into 11 genera including 71 species. *Volemys* gen. n. (type-species *Microtus musseri* Lawrence, 1982) is established. A classification scheme of subfamily for tribes and genera is given, with an account of species included; a detailed scheme “genus—subgenus—species-group—species” for Arvicolini is suggested. A list of uncertain status forms, such as “semispecies”, consisting of 27 entries (specific or subspecific rank) is given. A karyotype review includes tabular representation of chromosomal numbers with reference to the most recent sources. A karyotype is characterized by 10 qualitative indices. Besides traditional  $2n$  and  $NF$ , values of morphological complexity ( $IMC$ ,  $p$ ,  $SI$ ), derived from them, are considered. Values of chromosomal size sequence (Shannon's diversity and Pielou's equality— $H'$  and  $e$ ), genome size ( $GS$ ), heterochromatin value ( $HV$ ) and  $NORs$  number are also considered.  $IMC$ ,  $SI$ ,  $H'$  and  $e$  are proposed, for the first time, for karyotypic characteristics. For every of these indices, the state of voles' knowledge is outlined. Correlation scheme between karyotypic characters is calculated.

УДК 599.325.2

Л. И. Рековец

## К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИКЕ И РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ ПИЩУХ ПОДРОДА ARGYROTONA (OCHOTONA, LAGOMORPHA)

Надвидовая систематика современных видов пищух или сеноставок лишь в последнее время начала складываться в более или менее стройную систему, подкрепленную в известной степени палеонтологическими данными. Выделенные семь под родов в целом отражают уровень знаний о родственных взаимоотношениях в пределах надвидовых и ниже таксонов. Подрод *Argyrotona* впервые был выделен и описан автором с кратким рассмотрением вопросов филогенетической близости в пределах рода *Ochotona*, а результаты доложены на Всесоюзном микропалеотериологическом совещании (Москва, 1982 г.). Однако опубликование его несколько затянулось и первое краткое описание под рода было сдано М. А. Ербаевой (1988), присутствующей на совещании, которая проанализировала также различные взгляды отечественных и зарубежных авторов на под родовую или групповую систематику рода *Ochotona*. Имеющиеся новые данные, а также цикл появившихся в последнее время работ по пищуховым (Рековец, 1982; Иваницкая, 1985 и др.), в какой-то мере предопределили необходимость возврата

к подродовой систематике рода *Ochotona* (Ербаева, 1986а, 1986б). В связи с этим считаем необходимым дополнить диагноз и описание подрода *Argyrotona*, уделив внимание вопросам филогенетических взаимоотношений близких по происхождению подродов *Pica*, *Lagoitona* и *Argyrotona*.

При описании подрода *Argyrotona* были изучены преимущественно краниологические особенности современных палеарктических видов пищух: строение твердого неба, слияние или разобщение резцовых и небных отверстий, длина и ширина роstralной (лицевой) части черепа, наличие или отсутствие лобных отверстий, ширина лобных костей в межорбитальной области, уплощенность нижней челюсти в области задних отделов резцов и  $P_3$ , расположение подбородочного отверстия и ряд других. Учитывался также характер строения скуловой области черепа, где у различных подродов может быть сочетание слабо развитых скуловых отростков со сравнительно широкими и массивными скуловыми дугами и наоборот. Или же возможно одинаковое (сильное или слабое) их взаимное развитие.

Кроме вышеназванных, использовались также и другие признаки, например, особенности строения углового и сочленовного отростков нижней челюсти, профиль ее резцового отдела, форма подглазничного отверстия, строение жевательной поверхности  $P_3$  и другие.

Род *Ochotona* Link, 1795.

Подрод *Argyrotona* Rekovets in Erbaeva, 1988\*.

1940. Группа "*pusilla — tibetana*". Огнев. Звери СССР и прилежащих стран, Т. 7, с. 97—105. 1948. Группа "*pusilla — tibetana*". Аргиропуло. Труды ЗИН АН СССР; Т. 7, вып. 3, с. 126—127. 1964. Группа "*tibetana*". Гуреев. Фауна СССР; Т. 7, вып. 10, с. 259—265. 1988. Подрод *Argyrotona* Rekovets in Erbaeva. Ербаева. Пищухи кайнозоя. М.: Наука, с. 186.

Типовой вид. *Ochotona tibetana* Milne-Edwards, 1871. Северо-восточный Тибет, Ганьсю, Шаньси, Сычуань, Юньнань.

Д и а г н о з. Размеры мелкие, череп уплощен или слабо выпуклый, кондило-базальная длина черепа 32,0—40,0 мм, резцовые (*foramen incisivum*) и небные (*foramen palatinum*) отверстия слиты и не разделены выступами верхнечелюстных костей, скуловые отростки последних (*processus zygomaticus*) и скуловые дуги (*arcus zygomaticus*) слабо расставлены в стороны, лобные кости (*os frontale*) в межорбитальной области умеренно широкие (3,1—4,2 мм), относительная (к альвеолярной длине  $P^2$ — $M^3$ ) ширина их — 47,8—55,0—65,3, лобные кости (*fenestrae frontales*) лишены отверстий,  $P_3$  имеет хорошо развитые входящие складки, отделяющие переднюю лопасть зуба.

Нижняя челюсть в области альвеол заднего края резца и  $P_4$  заметно уплощена в боковом направлении (рис. 1), подбородочное отверстие (*foramen mentale*) сдвинуто за уровень заднего края  $M_3$ . Окраска меха темно-коричневая, охристо-бурая или бурая.

Видовой состав. *O. tibetana* Milne-Edwards, 1871; *O. thomasi* Argypulo, 1948.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Кустарниковые заросли и альпийские луга районов Северо-Восточного Тибета и Китая (горная система Наньшаня, Ганьсю, Шэньси, Шаньси, Южный Сычуань, Юньнань).

Д о п о л н и т е л ь н ы е п р и з н а к и и о п и с а н и е. К числу дополнительных признаков можно отнести треугольную форму подглазничного отверстия (*foramen infraorbitale*), удлинённый и узкий в основании угловой отросток (*angulus mandibulae*) нижней челюсти и слабо расширенный кверху сочленовый отросток (*processus articularis*). Такой признак, как морфология жевательной поверхности  $P_3$ , являющийся основным и наиболее надежным критерием для родовой и видовой дифференциации преимущественно вымерших форм *Lagomyidae*, оказался не столь существенным для подродовой диагностики рода *Ochotona*.

\* Название в честь А. И. Аргиропуло. Статья 51 Международного кодекса зоологической номенклатуры допускает такое определение авторства в сложившейся ситуации.

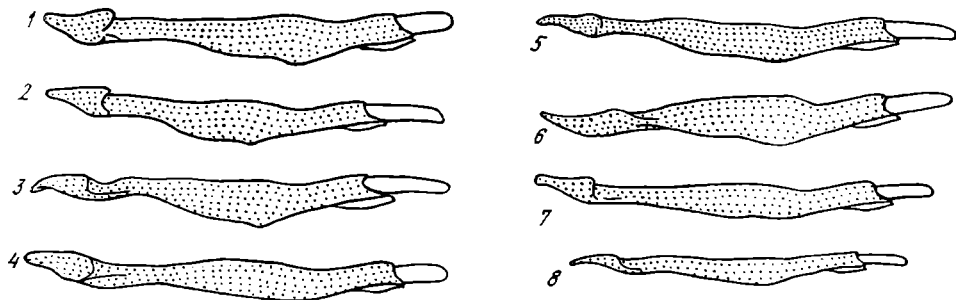


Рис. 1. Нижнечелюстные ветви (вид снизу) типовых видов рода *Ochotona*: 1 — *O. pusilla*; 2 — *O. alpina*; 3 — *O. daurica*; 4 — *O. roylei*; 5 — *O. erythrotis*; 6 — *O. kozlovi*; 7 — *O. tibetana*; 8 — *O. thomasi*.

Исключение составляет подрод *Lagotona*, имеющий (при малых размерах) наиболее упрощенное строение жевательной поверхности  $P_3$ , передний треугольник широко слит с основной частью зуба, что, однако не является убедительным доказательством древности или реликтовости этой группировки.  $P_3$  видов подрода *Argyrotona* имеют треугольную форму с хорошо дифференцированным передним треугольником и хорошо развитыми входящими складками в его основании. Особенно сильно развита наружная входящая складка, что хорошо отличает эти виды от остальных подродов (рис. 2). По этим признакам к ним наиболее близки *O. curzoniae* Hodgson.

Прежнее объединение видов *O. pusilla*, *O. tibetana* и *O. thomasi* в одну группу было искусственным. Подрод *Lagotona* Kretzoi, 1941, в состав которого включены *O. pusilla* с вымершими подвидами и *O. lazari* Kretzoi (Рековец, 1982, 1985, Ербаева, 1988) имеет заметно укороченный и широкий роstralный отдел черепа, резцовые и небные отверстия разделены, скуловые отростки слабо развиты, лобные отверстия отсутствуют. Нижняя челюсть не уплощена, подбородочное отверстие находится на уровне переднего края или середины  $M_2$ , жевательная поверхность  $P_3$  упрощенного типа, т. е. входящие складки слабо развиты, передний треугольник широко слит с основной частью зуба.

Отмеченные признаки весьма убедительно характеризуют отличительные особенности видов близкородственных подродов *Lagotona* и *Argyrotona*. Кроме того, для подрода *Lagotona* отчасти прослежена филогенетическая линия, которая лишь на начальном этапе становления (вторая половина плиоцена), возможно, была связана с видами подрода *Argyrotona*.

Так, для раннего плейстоцена Европы характерен вид *O. lazari* Kretzoi, для среднего — *O. pusilla veterior* Kretzoi для позднего — *O. p. spelaeus* Owen, *O. p. tanaïtica* Erbaeva, *O. p. luibini* Erbaeva et Baruschnicov, *O. p. barakajevi*, Erbaeva et Baruschnicov. Наиболее древние находки форм этого подрода известны из местонахождений Кизиха, Актогай, являющиеся, вероятно, самостоятельными таксонами (Kretzoi, 1941, Кожамкулова и др., 1981, Рековец, 1985). Появление современного вида *O. pusilla*, вероятно, относится к более позднему времени, нежели предполагает М. А. Ербаева (1988). Перечисленная группа морфологически сходных видов представляет самостоятельную линию развития, объединяемую ныне в подрод *Lagotona*. Начало ее достоверно прослеживается с древнего эоплейстоцена.

К сожалению, подобных убедительных палеонтологических доказательств для видов подрода *Argyrotona* пока нет. Можно лишь предположить, что самостоятельно эта линия развивалась со времени позднего плиоцена (виллафранкские отложения Китая, Чжоукоутянь 18) (Teilhard de Chardin, 1940).



Рис. 2. Строение жевательной поверхности  $M^3$  *Ochotona* (1) и *O. thomasi* (2).

Отмеченные выше и столь значимые в функциональном и других отношениях отличительные краниологические признаки, указывающие на общий уровень организации и адаптивные особенности видов подродов *Lagotona* и *Argyrotona*, могли сформироваться на протяжении довольно длительного времени (примерно с начала эоплейстоцена), достигнув к современности уровня, составляющего основу подродовых градаций. Отдельные признаки (развитие скуловой и межорбитальной областей черепа, отсутствие лобных отверстий, характер строения нижней челюсти) указывают на морфологическое сходство видов подродов (*Argyrotona* и *Pica*, что, в свою очередь, может служить косвенным доказательством их родственных связей. Строение жевательной поверхности  $P_3$  и ряд других особенностей указывают на сходство и возможную филогенетическую близость видов подродов *Lagotona* и *Pica*, развитие которых шло параллельно также, вероятно, с начала эоплейстоцена. В этом плане виды подродов *Lagotona*, *Pica* и *Argyrotona* морфологически и, вероятно, филогенетически наиболее близки между собой, формируя отдельное филетическое направление развития.

Другие подроды (*Ochotona*, *Conothoa*, *Büchneria*, *Tibetolagus*) отделились от общего ствола охотонид видимо в более раннее время (начало плиоцена) и составляют самостоятельное направление. Последнее требует доказательств и пока является лишь предположением.

- Ербаева М. А. К систематике рецентных пищух: Тез. докл. IV съезда ВТО.— М., 1986 а.— Т. 1.— С. 14.
- Ербаева М. А. Зайцеобразные (Lagomorpha, Mammalia) кайнозоя: Систематический обзор // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя Тр. ЗИН АН СССР.— 1986 б.— 156.— С. 157—165.
- Ербаева М. А. Пищухи кайнозоя.— М.: Наука, 1988.— 220 с.
- Иваницкая Е. Ю. Таксономический и цитогенетический анализ трансберингийских связей землерок-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) и пищух (*Ochotona*, *Lagomorpha*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук — М., 1985.— 24 с.
- Кожамкулова Б. С., Савинов П. Ф., Сулов Ю. В. Новые элементы Илийской фауны Казахстана.— Алма-Ата, 1981.— 28 с.— Деп. в ВИНТИ 3.08.81 № 3836-81.
- Рековец Л. И. Систематическое положение антропогенных пищух Восточной Европы // Млекопитающие СССР: Тез. докл. на III съезде Всесоюз. териол. о-ва.— М., 1982.— Т. 1.— С. 65.
- Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита.— Киев: Наук. думка, 1985.— 168 с.
- Kretzoi M. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög // Ann. Mus. Natur. Hung. pars. Miner. Geol. Palaeont.— 1941.— 34.— S. 105—138.
- Teilhard de Chardin P. The Fossils from Locality 18 near Peking // Pal. sin N Ser. C.— 1940.— N 9.— P. 1—94.