

УДК 599.323.4-14

ОДОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*MICROTUS ARVALIS*) И ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ (*M. ROSSIAEMERIDIONALIS*) ПОЛЕВОК УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА И ИХ ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2003 г. Е. А. Маркова, А. В. Бородин, Э. А. Гилева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144

Поступила в редакцию 22.08.2002 г.

На примере переднего нижнего щечного зуба (M_1) изучены одонтологические признаки видов-двойников *Microtus arvalis* Pallas 1779 (кариоформа “obscurus”) и *M. rossiaemeridionalis* Ognev 1924 из природных популяций с территории Среднего и Южного Урала. Зубные параметры оценивались по оцифрованным изображениям. Использованы морфотипический подход и анализ мерных признаков с применением методов многомерной статистики. В ходе морфотипического анализа не выявлены видоспецифичные варианты строения M_1 , однако в процентном отношении различных вариаций обнаружены межвидовые различия: у восточноевропейской полевки доля усложненных морфотипов выше, чем у обыкновенной полевки (34 и 9.2% соответственно). Количественную оценку размеров и конфигурации M_1 проводили по 16 признакам. Результаты факторного и кластерного анализа показали, что в строении M_1 видов-двойников проявляются межвидовые различия, уровень которых превышает различия между выборками одного вида из географически удаленных один от другого локалитетов. Применение шагового дискриминантного анализа позволяет использовать комплекс одонтометрических характеристик M_1 для диагностики *M. arvalis* (форма “obscurus”) и *M. rossiaemeridionalis* с точностью 75–87%.

Феномен хромосомных видов-двойников представляет существенный интерес в связи с проблемой несогласованности темпов геномной и морфологической эволюции. Уже ставшие классическими труды отечественных териологов (Мейер и др., 1969; Малыгин, 1983; Обыкновенная полевка, 1994) продемонстрировали перспективность видов-двойников из группы *Microtus arvalis* как объектов эволюционных исследований. В генетическом отношении обыкновенная (*Microtus arvalis* Pallas 1779) и восточноевропейская (*M. rossiaemeridionalis* Ognev 1924) полевки заметно дивергировали: их хромосомные наборы обнаруживают высокую степень дифференциации как при рутинном, так и при G-окрашивании, а гибриды первого поколения бесплодны (Мейер и др., 1969; Малыгин, 1983; Гилева и др., 1999). Между ними имеются и фиксированные различия по локусу гемоглобина, которые могут быть выявлены электрофоретическим методом и которые позволяют идентифицировать виды-двойники (Доброхотов, Малыгин, 1982). В то же время для *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* характерно практически полное сходство экзофенотипических характеристик: диагностировать их с помощью отдельных морфологических признаков, традиционно используемых в систематике, не удастся. В ряде работ для этой цели были успешно применены методы многомерного статистического анализа.

Так, линейный дискриминантный анализ позволяет дифференцировать обыкновенную и восточноевропейскую полевку по экстерьерным и краниометрическим признакам с точностью 73–81% (Малыгин и др., 1996), а также по комплексу промеров тела, черепа и зубной системы – с точностью 78–84% (Мейер, Дитятев, 1989).

Выбор признаков, использованных в цитированных выше работах, осуществлялся с позиции описания морфологии рецентных форм. Такие признаки не всегда доступны, в частности при диагностике ископаемого и субфоссильного материала, когда ведущая роль принадлежит зубной системе, поскольку именно зубы лучше всего сохраняются в ископаемом состоянии. Для полевок разработана методология таксономической диагностики на основании как качественных, так и метрических признаков зубной системы, и именно на основании изучения зубов базируются современные представления о филiaeции полевок (Агаджанян, Яценко, 1984; Смирнов и др., 1986; Chaline, 1980; Rabeder, 1981). Для большинства представителей рода *Microtus* наибольшее диагностическое значение имеет передний нижний щечный зуб M_1 (Громов, Поляков, 1977; Кочев, 1986 и др.).

Эффективность морфометрических исследований в настоящее время значительно возросла благодаря развитию систем цифровой обработки

изображения и появлению специальных компьютерных программ (Павлинов, 2001; Dean, 1996). Успешно используются эти подходы и при анализе изменчивости коренных зубов полевок (Павлинов, 1999). Применение систем цифровой обработки изображения при изучении одонтологических параметров видов-двойников обыкновенных полевок представляется особенно перспективным, поскольку позволяет расширить возможности выбора признаков для многомерного анализа. В частности, при описании конфигурации жевательной поверхности могут быть использованы промеры, оценка которых традиционными методами (с помощью окуляр-микрометра) невозможна.

В настоящей работе рассматриваются характеристики зубов рецентных видов-двойников обыкновенной полевки, полученные с помощью компьютерных технологий на основе методологии, принятой для описания палеонтологического материала. Целью работы является оценка степени морфологической дифференциации *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* по признакам зубной системы (на примере M_1) и возможности использования одонтологических характеристик для видовой диагностики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе проанализированы 458 правых и левых передних нижних коренных зубов (M_1), принадлежащих 229 особям из 8 местностей Южного и Среднего Урала (рис. 1).

Видовая принадлежность животных была определена цитогенетическим методом. Все *M. arvalis sensu stricto* принадлежали к форме "obscurus" ($2n = 46$, $NF_A = 68$).

При оценке конфигурации жевательной поверхности M_1 использован как морфотипический подход, так и анализ мерных признаков. Морфотипическая изменчивость рассматривалась на основании вариаций строения передней непарной петли, описанных Ереминой (1974) для *M. arvalis sensu lato*. В ходе морфометрического анализа использовали как стандартные промеры, так и оригинальные признаки, выбор которых производили с учетом предварительного анализа морфотипической изменчивости. Оценивали 16 мерных признаков (рис. 2): 1 – максимальная длина жевательной поверхности; 2 – максимальная ширина жевательной поверхности; 3 – длина передней непарной петли параконида (ПНП); 4 – косая ширина основания ПНП; 5 – минимальное расстояние от эмалевой грани, соответствующей 4-му наружному ВхУ до вершины 4-го внутреннего ВхУ; 6 – ширина "шейки" ПНП; 7 – максимальная косая ширина головки ПНП; 8 – расстояние от центра отрезка, соответствующего промеру 6, до наиболее удаленной точки контура головки ПНП; 9 –

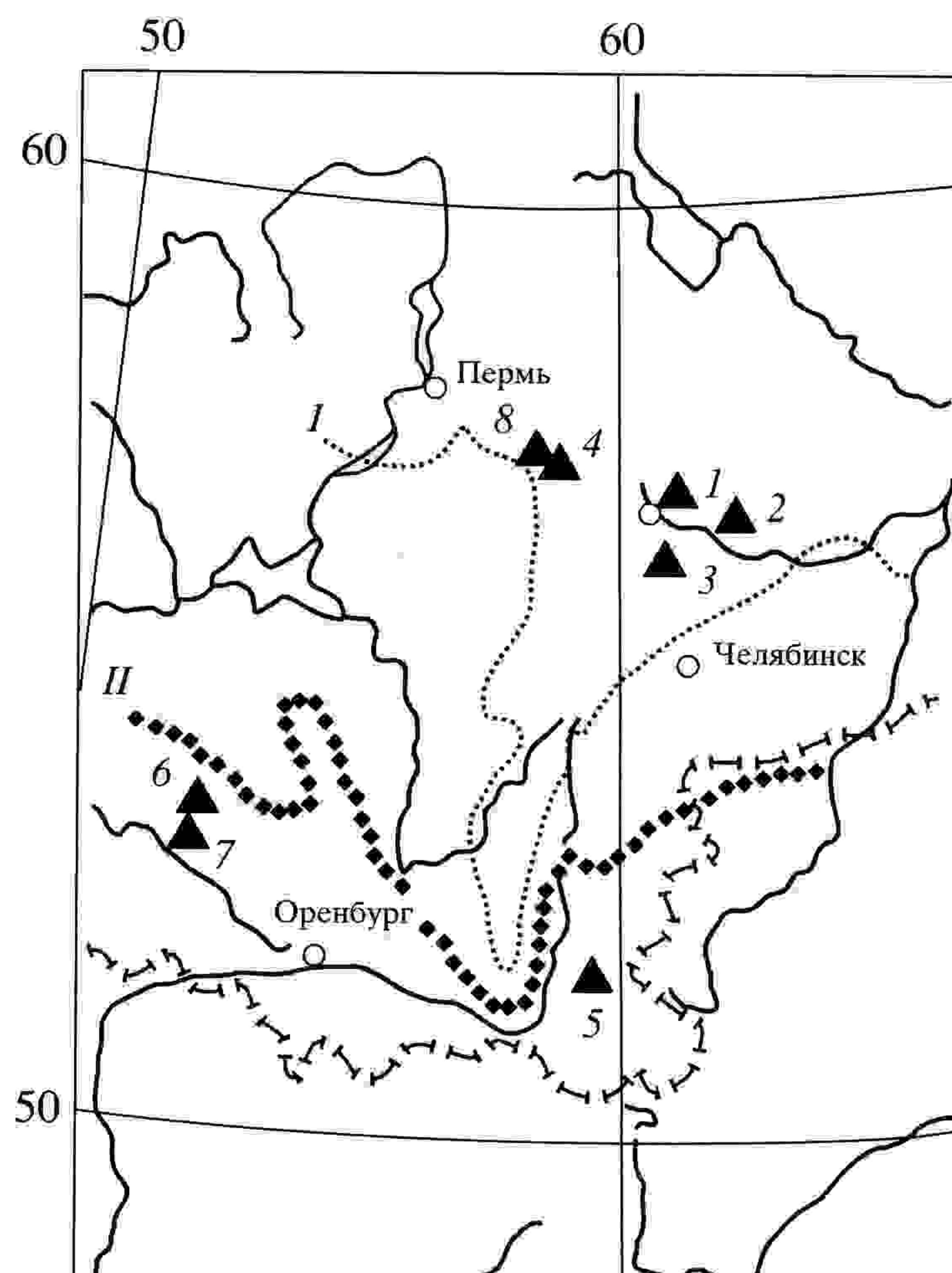


Рис. 1. Местоположение точек отлова животных. Средний Урал: 1 – Екатеринбург, 56°48' с.ш., 60°40' в.д. (*M. rossiaemeridionalis*); 2 – Байны, 56°42' с.ш., 62°08' в.д. (*M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*); 3 – Двуреченск, 56°37' с.ш., 61°08' в.д. (*M. arvalis*); 4 – Шаля, 57°17' с.ш., 58°45' в.д. (*M. arvalis*). Южный Урал: 5 – Аркаим, 52°37' с.ш., 59°33' в.д. (*M. arvalis*); 6 – Кристалка, 53°00' с.ш., 53°28' в.д. (*M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*); 7 – Старобогдановка, 52°46' с.ш., 53°53' в.д. (*M. rossiaemeridionalis*); 8 – Шигаево, 57°20' с.ш., 58°40' в.д. (*M. arvalis*). I – южная граница таежной зоны, II – северная граница степной зоны (по: Горчаковский, 1968).

длина части отрезка, соответствующего промеру 8, лежащей после пересечения с отрезком 7; 10 – передне-внутренний угол между отрезками 7 и 8; 11 – наименьшее расстояние от наружного края эмали внутренней части головки ПНП до основной оси зуба; 12 – наименьшее расстояние от вершины 5-го внутреннего ВхУ до основной оси зуба; 13 – наименьшее расстояние от вершины 4-го наружного ВхУ до основной оси зуба; 14 – расстояние между точками, соответствующими проекциям вершин 5-го внутреннего и 4-го наружного ВхУ на основную ось зуба; 15 – наименьшее расстояние от наружной части головки ПНП до основной оси зуба; 16 – расстояние между точками, соответствующими проекциям наружной и внутренней части головки ПНП на основную ось зуба. Признаки 11 и 12 могут принимать как положительные, так и отрицательные значения: положение структуры "снаружи" от основной оси зуба соответствует положительным значениям промера, "внутри" – отрицательным.

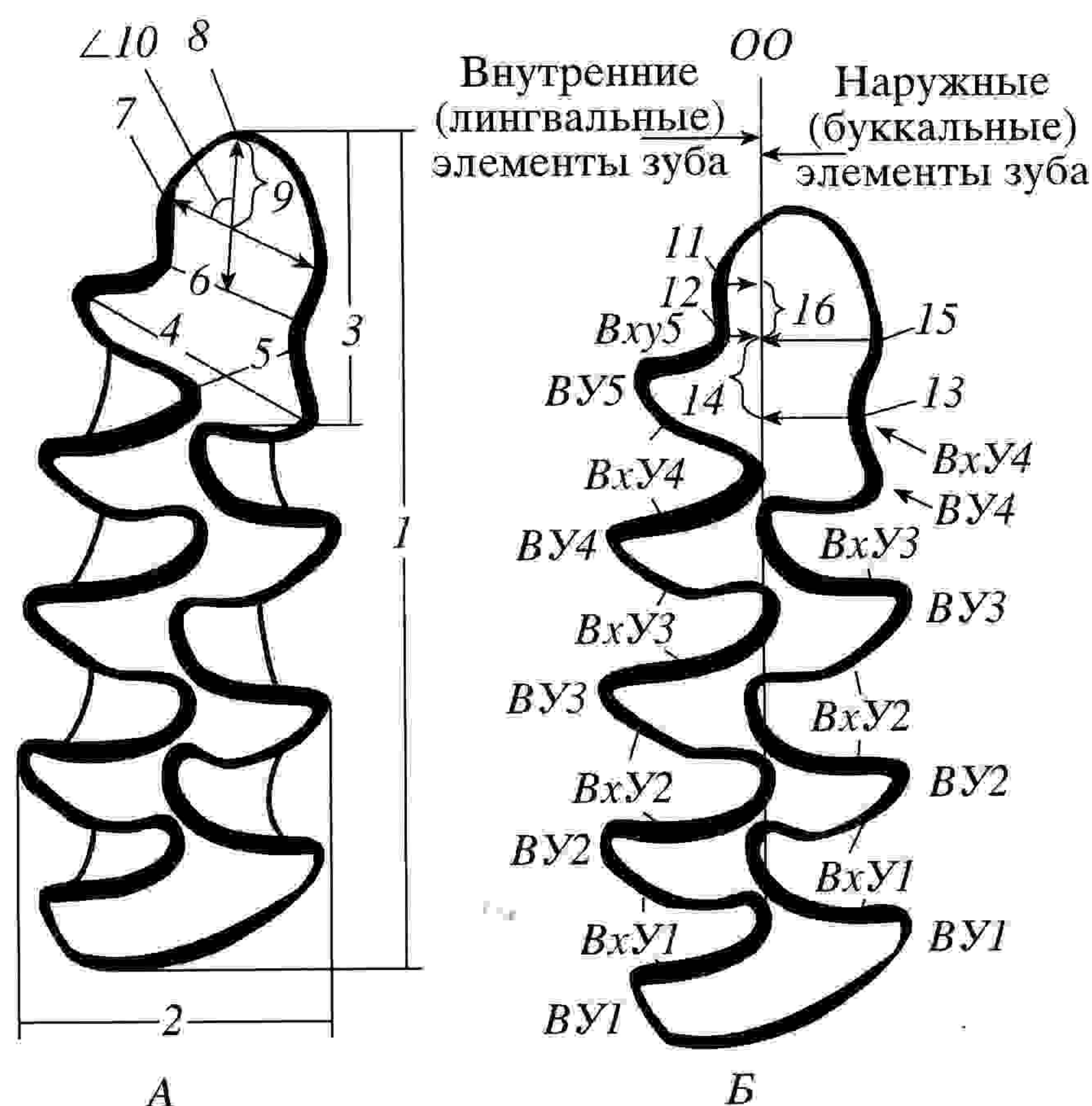


Рис. 2. Номенклатура жевательной поверхности и схема промеров M_1 группы *Microtus arvalis*: $BxY1$ - $BxY5$ – входящие углы; $BY1$ - $BY5$ – выступающие углы; OO – основная ось зуба; A – основные промеры, B – промеры, проводившиеся относительно OO . 1 – максимальная длина жевательной поверхности; 2 – максимальная ширина жевательной поверхности; 3 – длина передней непарной петли параконида (ПНП); 4 – косая ширина основания ПНП; 5 – минимальное расстояние от эмалевой грани, соответствующей 4-му наружному BxY до вершины 4-го внутреннего BxY ; 6 – ширина “шейки” ПНП; 7 – максимальная косая ширина головки ПНП; 8 – расстояние от центра отрезка, соответствующего промеру 6, до наиболее удаленной точки контура головки ПНП; 9 – длина части отрезка, соответствующего промеру 8, лежащей после пересечения с отрезком 7; 10 – передне-внутренний угол между отрезками 7 и 8; 11 – наименьшее расстояние от наружного края эмали внутренней части головки ПНП до основной оси зуба; 12 – наименьшее расстояние от вершины 5-го внутреннего BxY до основной оси зуба; 13 – наименьшее расстояние от вершины 4-го наружного BxY до основной оси зуба; 14 – расстояние между точками, соответствующими проекциям вершин 5-го внутреннего и 4-го наружного BxY на основную ось зуба; 15 – наименьшее расстояние от наружной части головки ПНП до основной оси зуба; 16 – расстояние между точками, соответствующими проекциям наружной и внутренней части головки ПНП на основную ось зуба.

При описании элементов жевательной поверхности M_1 использована стандартная терминология (Громов, Поляков, 1977).

Анализ одонтометрических параметров проводили с использованием систем цифровой обработки изображения. Жевательную поверхность щечных зубов фотографировали с помощью цифровой камеры Nikon Coolpix 990 через окуляр микроскопа МБС-10 при постоянном увеличении

×2. В процессе фотографирования большое внимание уделяли унификации установки зуба на предметном столике по отношению к оптической оси бинокля таким образом, чтобы жевательная поверхность была выровнена по горизонтали.

Измерения проводили с помощью программы ScionImage для Windows, версия Beta3b (© 1998 Scion Corporation), с точностью до 0.01 мм. Каждое измерение проводили не менее двух раз, результаты усредняли. Для статистической обработки результатов измерений использовали пакеты прикладных программ Statistica 5.5 для Windows, а также NTSYSpc 1.4.

Принимая во внимание априори, что между рассматриваемыми видами имеются лишь небольшие различия, а абсолютные значения некоторых выбранных признаков малы, мы оценили значимость вклада фактора повторной оцифровки в общую изменчивость каждого из 16 признаков с помощью дисперсионного анализа, кроме того, определили воспроизводимость результатов измерений на усеченной выборке. Для 98 M_1 обоих видов были получены по два изображения, каждое из которых измеряли в двух повторностях. Результаты повторных измерений каждого снимка усредняли. Воспроизводимость оценивали как отношение меньшего значения признака к большему и выражали в процентах. У разных признаков этот показатель составил от 84.1 до 99.96%, в среднем – 98%. В то же время дисперсионный анализ (факторы: “особь” и “снимок”, смешанная модель) выявил значимый вклад фактора “снимок” в общую изменчивость по 11 признакам из 16. Доля дисперсии, приходящаяся по этим признакам на фактор “снимок”, составила в среднем 5%, что, наряду с данными по воспроизводимости результатов, позволило ограничиться получением одного изображения для остального материала. Более подробно проблема воспроизводимости результатов морфометрического анализа зубов полевок по цифровым изображениям будет обсуждаться в отдельном сообщении.

В ходе анализа изменчивости M_1 видов-двойников данные по правым и левым зубам были объединены, поскольку применение парного t -критерия не выявило достоверных различий между средними значениями мерных признаков на правой и левой стороне как в целом для каждого вида, так и в пределах отдельных выборок ($P = 0.130$ – 0.990). Различия в соотношении долей встречаемости морфотипов для правой и левой сторон у обоих видов также недостоверны как у обыкновенной ($\chi^2 = 5.75$, $df = 4$, $P = 0.0593$), так и у восточноевропейской ($\chi^2 = 6.365$, $df = 4$, $P = 0.0503$) полевок.

При оценке возраста животных использовали методические указания Башениной (1953), а также Лариной и Лапшова (1974). У всех животных,

включенных в анализ, жевательная поверхность последнего верхнего коренного зуба (M^3) имеет очертания, типичные для животных старше 15–17 дней (Башенина, 1953). По степени структурированности (зрелости) черепа (Ларина, Лапшов, 1974) были выделены две условные возрастные группы: I – молодые животные (до 55% зрелости черепа), II – зрелые (60–100% зрелости черепа). Для контроля использованы черепа полевок из лабораторных колоний, календарный возраст которых был точно известен. Связь скульптурированности черепа с календарным возрастом оценивалась с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена, который оказался высок у обоих видов: $R_s = 0.89$ для обыкновенной ($N = 23$) и $R_s = 0.94$ для восточноевропейской полевки ($N = 43$).

Изученные выборки достоверно различаются по возрастной структуре ($\chi^2 = 35.06$, $df = 9$, $P = 0.0001$). Возрастной состав выборок представлен в табл. 1. В целом доля молодых особей у восточноевропейской полевки составляет 22%, тогда как у обыкновенной молодые животные преобладают (59%). Для того чтобы исключить возможное влияние фактора возраста на результаты межвидовых сравнений, сопоставление одонтологических параметров проводили как в целом для видов, так и по возрастным классам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные методы оценки одонтологических параметров у полевок – морфотипический и морфометрический анализ – имеют свои достоинства и недостатки. Первый достаточно прост технически, но в определенной степени субъективен, поскольку дискретность выделяемых морфотипов зачастую условна. Существенна также зависимость от объема выборки – чем он меньше, тем выше вероятность недоучета редких вариаций. Количественный анализ достаточно трудоемок, но позволяет учесть непрерывность варьирования признаков и избежать субъективности. В настоящей работе морфотипический анализ использован для оценки степени усложнения эмалевого контура головки передней непарной петли, а количественные признаки оценивают размеры и конфигурацию M_1 .

Морфотипический анализ изменчивости M_1

Морфотипическую изменчивость M_1 видов-двойников обыкновенных полевок исследовали без учета географической изменчивости, выборки из разных локалитетов были объединены. Практически весь набор морфотипов, описанных Ереминой (1974), представлен как у *M. arvalis*, так и у *M. rossiaemeridionalis*. В целях снижения фактора субъективности при изучении процентного соотношения вариаций M_1 у каждого вида мы

Таблица 1. Возрастной состав и объем выборок обыкновенной и восточноевропейской полевок

Полевка	Место отлова	Число животных		Число M_1
		молодые	зрелые	
Обыкновенная	Аркаим	0	5	10
	Байны	53	35	176
	Двуреченск	17	9	52
	Кристалка	0	5	10
	Шаля	4	2	12
	Шигаево	21	11	64
Восточно-европейская	Байны	3	14	34
	Екатеринбург	6	21	54
	Кристалка	5	8	26
	Старобогдановка	1	9	20

сгруппировали исходные 15 морфотипов в соответствии со степенью усложнения эмалевого контура передней непарной петли (ПНП): I группа – ПНП в виде трилистника без следов усложнения в области головки; II – наличие небольшого эмалевого выступа (зубца) с наружной части головки ПНП; III – отчетливо выраженный 6-й внутренний выступающий угол; IV – отчетливо выраженный 5-й наружный выступающий угол; V – имеются как 6-й наружный, так и 5-й внутренний выступающие углы (рис. 3).

По соотношению частот выделенных нами групп морфотипов между рассматриваемыми видами в целом наблюдаются достоверные различия ($\chi^2 = 46.9$, $df = 4$, $P = 0.0013$). Преобладающим морфотипом у обоих видов является M_1 без следов усложнения головки ПНП (рис. 3, I), однако у *M. rossiaemeridionalis* его доля в целом ниже, чем

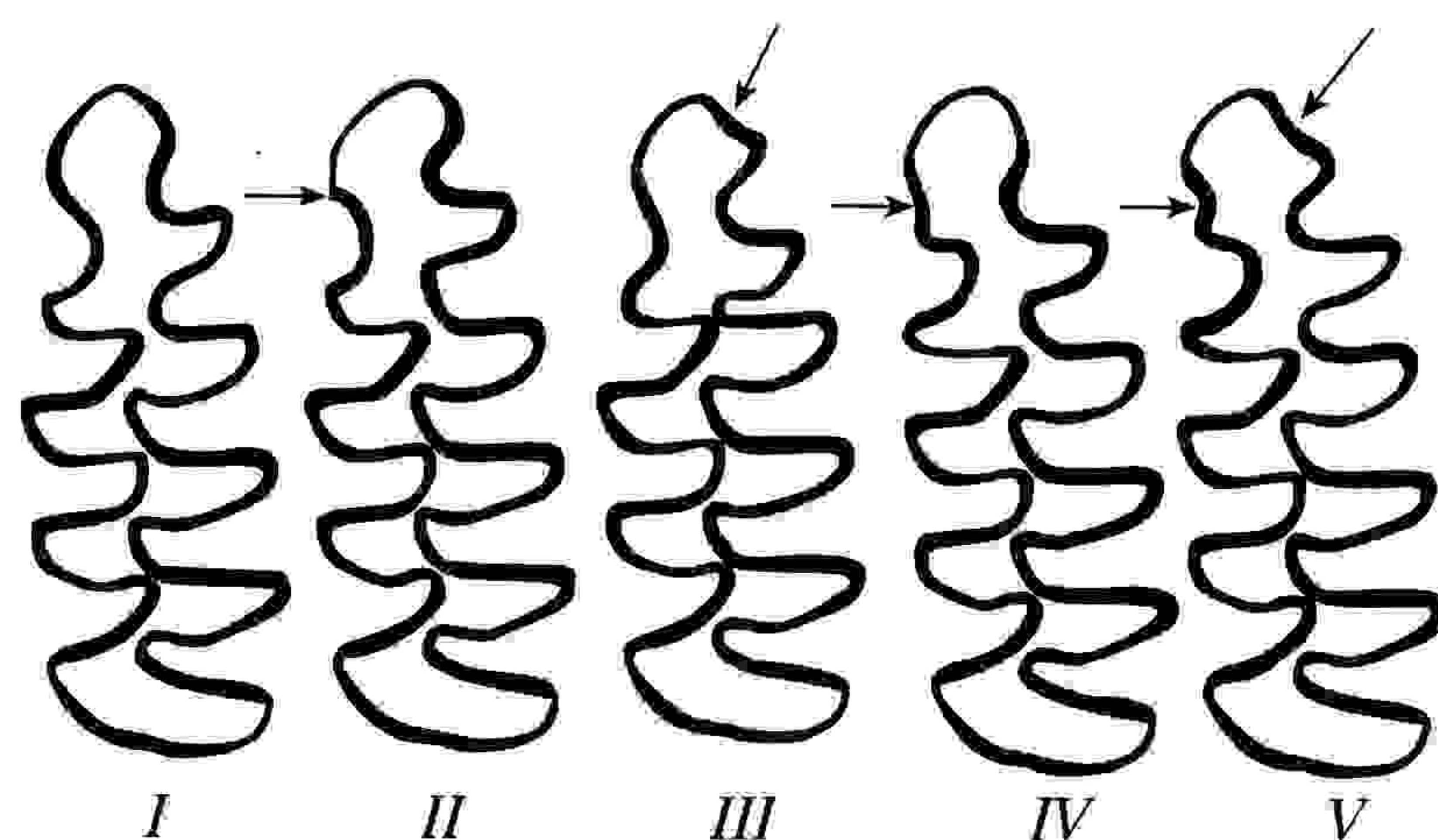


Рис. 3. Морфотипы жевательной поверхности M_1 полевок группы *Microtus arvalis* Уральского региона. Стрелками показаны места усложнения эмалевого контура головки передней непарной петли. I–V – морфотипы (см. текст).



Рис. 4. Соотношение морфотипов M_1 у обыкновенной (1–5) и восточноевропейской (6–10) полевки (выборки из разных локалитетов объединены). 1, 6 – вся выборка; 2, 7 – молодые особи; 3, 8 – зрелые особи; 4, 9 – самцы; 5, 10 – самки. Номера морфотипов – см. рис. 3.

у *M. arvalis* (52 и 72.4% соответственно). Доля морфотипа II у рассматриваемых видов различается незначительно (14% у *M. rossiaemeridionalis* и 18.4% у *M. arvalis*), тогда как наличие дополнительных выступающих углов в области головки ПНП (морфотипы III–V) у восточноевропейской полевки встречается чаще, чем у обыкновенной (34 и 9.2% соответственно). Увеличение доли

Таблица 2. Вклады одонтометрических признаков M_1 обыкновенной и восточноевропейской полевки в главные компоненты (без учета возраста животных)

Номер признака	Главная компонента				
	1	2	3	4	5
1	–0.87	–0.15	0.08	–0.02	–0.14
2	–0.67	–0.35	0.06	0.24	0.16
3	–0.86	0.24	0.13	–0.10	–0.23
4	–0.57	0.06	0.20	0.42	0.03
5	–0.37	–0.47	–0.35	–0.41	0.32
6	–0.31	–0.74	–0.42	0.21	–0.12
7	–0.87	0.20	0.08	0.19	0.17
8	–0.85	0.26	0.06	–0.16	–0.17
9	–0.64	0.46	–0.09	–0.34	–0.08
10	0.03	0.05	–0.25	–0.60	0.02
11	0.51	–0.57	0.50	–0.19	–0.10
12	0.28	0.13	0.80	–0.38	–0.03
13	–0.24	–0.78	–0.02	–0.35	0.17
14	–0.04	–0.57	0.25	0.31	–0.55
15	–0.66	–0.31	0.45	–0.31	0.05
16	–0.08	–0.04	0.42	0.33	0.65

морфотипов III–V у восточноевропейской полевки по сравнению с обыкновенной прослеживается как в пределах совокупных выборок (рис. 4, 1, 6), так и для животных разных возрастных классов (рис. 4, 2, 3, 7, 8), а также для самцов и самок (рис. 4, 4, 5, 9, 10).

Таким образом, для *M. rossiaemeridionalis* наблюдается тенденция к увеличению доли зубов со следами усложнения эмалевого контура головки ПНП. Обнаруженные различия в соотношении долей разных морфотипов могут свидетельствовать о тенденции к дивергенции морфологических характеристик M_1 исследуемых видов, и морфотипический анализ может быть полезен при сравнении выборок достаточного объема. Однако морфотипические характеристики M_1 не могут быть использованы для таксономической идентификации видов-двойников обыкновенных полевки, так как видоспецифичных вариантов строения этого зуба у обыкновенной и восточноевропейской полевки не выявлено.

Оценка одонтометрических параметров

Анализ конфигурации и размеров жевательной поверхности M_1 проводили с использованием 16 мерных признаков (рис. 2).

Проявление полового диморфизма исследовано для объединенных выборок каждого вида как по отдельным признакам с помощью *t*-критерия Стьюдента, так и по всему комплексу промеров с использованием T^2 -критерия Хотеллинга. Достоверных половых различий в строении M_1 у обыкновенной полевки не выявлено ($T^2 = 20.78$, $F(16.249) = 1.225$, $P = 0.249$). Для восточноевропейской полевки гипотеза об отсутствии различий между самцами и самками отвергалась по признакам 1 ($P = 0.005$) и 11 ($P = 0.024$). В то же время результаты многомерного анализа позволяют считать, что в целом половой диморфизм одонтологических признаков у восточноевропейской полевки проявляется незначительно ($T^2 = 28.57$; $F(16.121) = 1.589$, $P = 0.082$).

Для выявления сходно варьирующих признаков и оценки взаимосвязи между ними был применен метод главных компонент (Ким и др., 1989). На основании критерия собственных чисел выделяется не более 5 главных компонент (ГК), на долю которых приходится 77% общей дисперсии (табл. 2).

Первая ГК (32.5% дисперсии) отражает изменчивость общих размеров жевательной поверхности зуба. Остальные главные компоненты представляют собой векторы формы. Так, в направлении второй ГК (16.8% дисперсии) усиливается сужение шейки ПНП при уменьшении отклонения внутренней части головки ПНП от основной оси. В целом в направлении этой ГК усиливается

тенденция к образованию морфотипа *forma maskii*. В направлении третьей ГК (11.2% дисперсии) усиливается степень отклонения ПНП от основной оси. В четвертую ГК (9.9%) наибольший вклад вносит промер 10, характеризующий “развернутость” головки ПНП. Пятая ГК (6.6%) отражает смещение элементов головки ПНП вдоль основной оси.

Для представителей второго возрастного класса выделяются 6 главных компонент, объясняющих 82.5% совокупной дисперсии. В целом главные компоненты, вычисленные для II возрастного класса, могут быть интерпретированы так же, как и для совокупной выборки: первая ГК соответствует размерам жевательной поверхности M_1 , остальные – особенностям конфигурации передней непарной петли (табл. 3). Дисперсия в направлении первой (29.1%) и второй (16.02%) ГК, вычисленных для II возрастного класса, снижается по сравнению с совокупной выборкой, что свидетельствует о возрастной изменчивости формирующих эти компоненты признаков. Доля дисперсии, соответствующей третьей, четвертой и шестой главным компонентам, несколько возрастает и составляет соответственно 12.7, 10.0, 8.1 и 6.5%.

Опыт использования метода главных компонент и факторного анализа в биологических исследованиях показал, что координаты объектов в пространстве факторного поля можно рассматривать как новые виртуальные суперпризнаки (Blackith, Reyment, 1971). Для 10 выборок двух рассматриваемых видов (как без учета возраста, так и отдельно для II возрастного класса) были вычислены средние значения главных компонент, которые затем были использованы в кластерном анализе с целью классификации имеющихся выборок по степени сходства (Ким, Мьюллер, 1989).

Таблица 3. Вклады одонтометрических признаков M_1 обыкновенной и восточноевропейской полевки в главные компоненты (II возрастной класс)

Номер признака	Главная компонента					
	1	2	3	4	5	6
1	0.76	-0.39	-0.08	0.09	0.11	-0.11
2	0.38	-0.31	-0.19	0.53	-0.29	0.38
3	0.90	-0.08	-0.05	-0.07	0.23	-0.10
4	0.58	0.06	-0.22	0.38	-0.04	0.40
5	0.01	-0.59	0.36	-0.25	-0.08	0.40
6	-0.16	-0.66	0.58	0.23	-0.01	-0.16
7	0.84	-0.01	0.02	0.19	-0.18	-0.21
8	0.88	-0.13	-0.01	-0.17	0.16	-0.12
9	0.73	0.06	0.10	-0.45	0.08	-0.08
10	0.01	-0.07	0.15	-0.64	-0.34	-0.08
11	-0.66	-0.44	-0.49	-0.01	0.12	-0.05
12	-0.13	-0.07	-0.87	-0.28	0.19	0.08
13	-0.26	-0.84	0.01	-0.17	-0.06	0.12
14	-0.15	-0.46	-0.05	0.29	0.59	-0.38
15	0.34	-0.47	-0.47	-0.22	-0.37	-0.08
16	-0.15	-0.04	-0.20	0.27	-0.64	-0.55

Для совокупной выборки (без учета возраста) применение различных методов кластеризации – одиночной связи, полной связи, метода Уорда, UPGMA – приводит к сходным результатам: выборки группируются в два кластера в соответствии с видовой принадлежностью животных. Внутри кластера восточноевропейской полевки выборки объединены в соответствии с зональной приуроченностью мест отлова животных – отдельно из степной и южнотаежной зоны. Выборки обыкновенной полевки группируются по-разному, в зависимости от метода кластеризации,

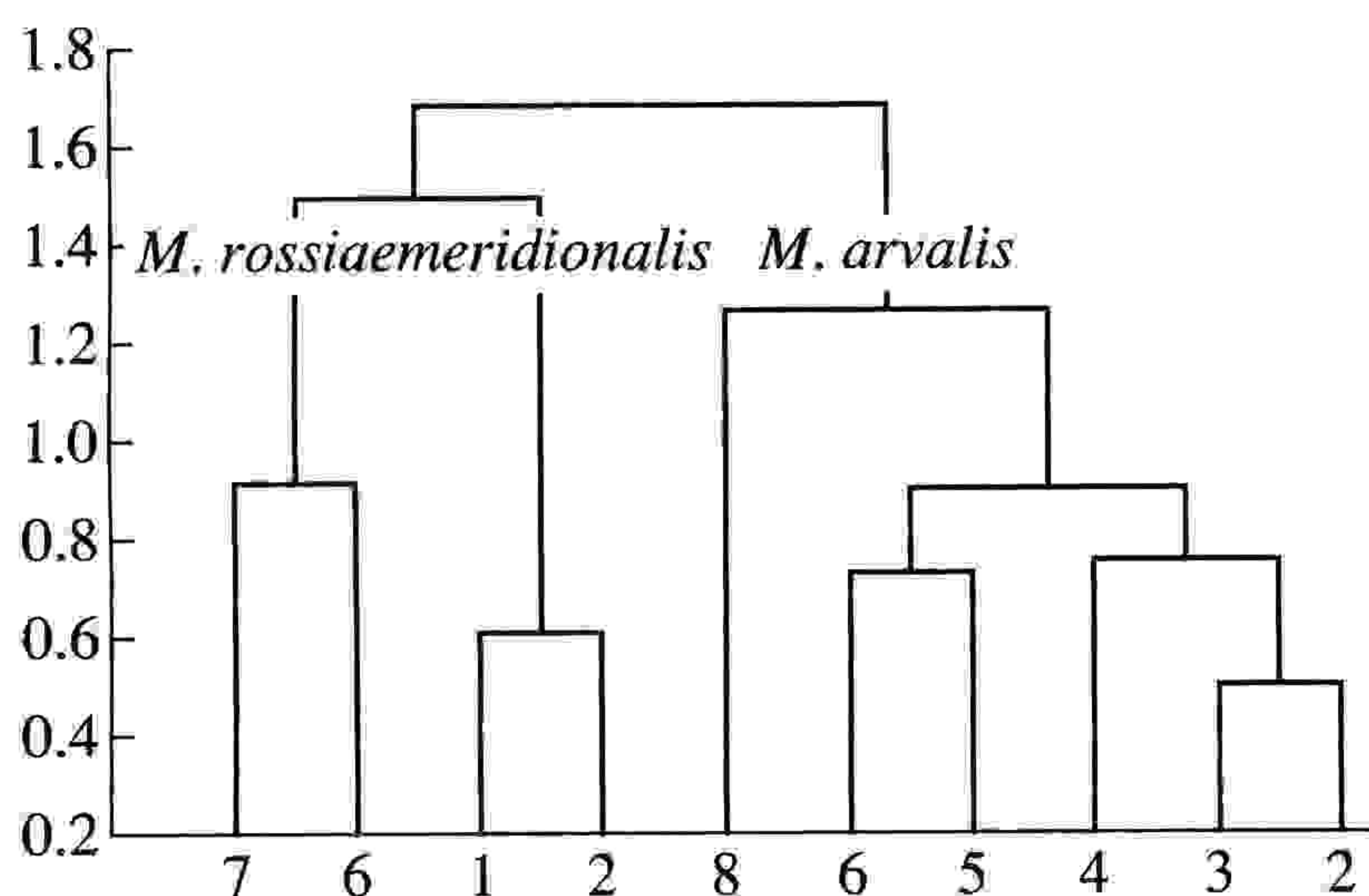


Рис. 5. Дендрограмма сходства одонтологических признаков видов-двойников обыкновенных полевок Уральского региона без учета возраста животных (1–8 – см. рис. 1).

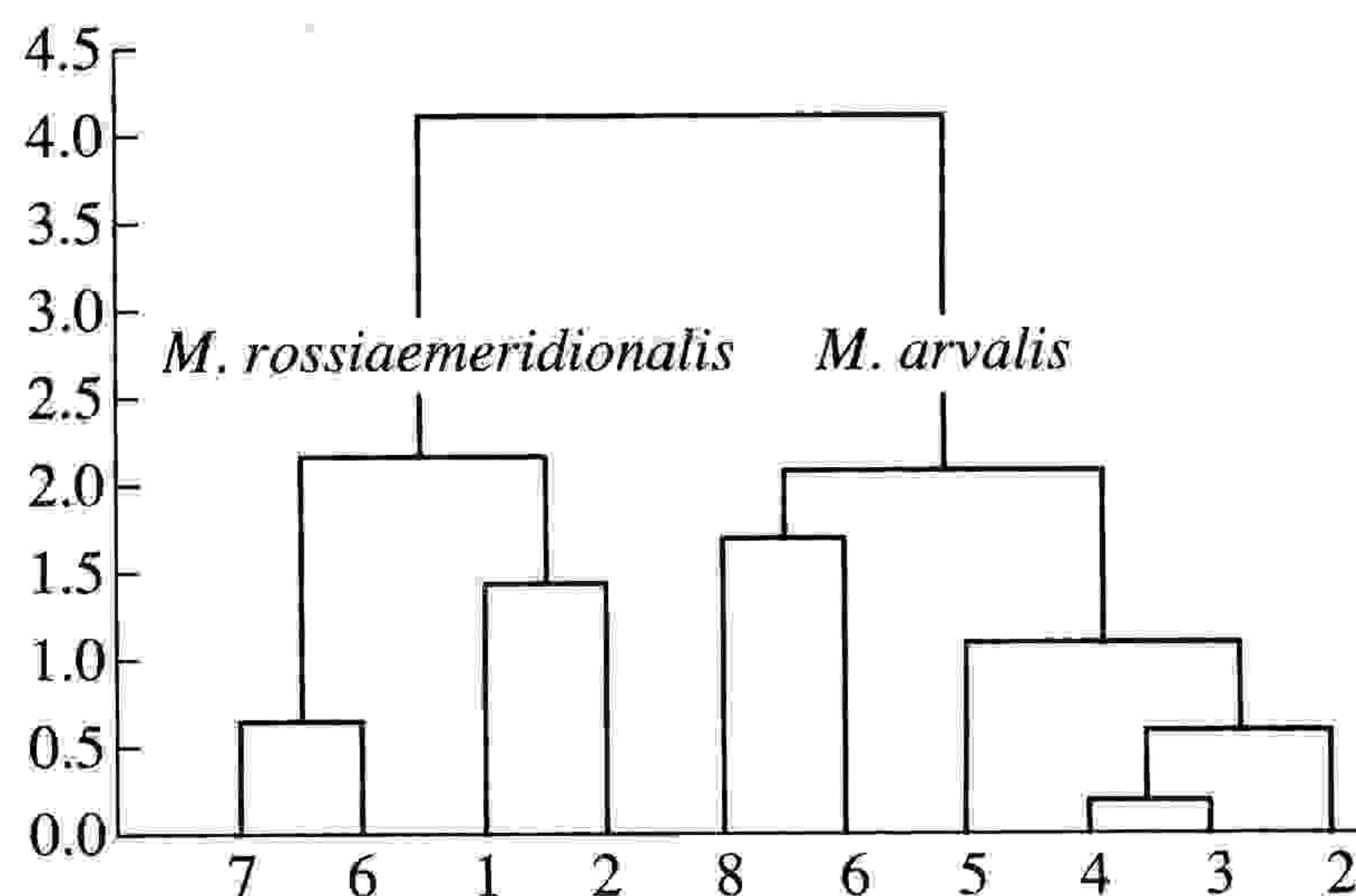


Рис. 6. Дендрограмма сходства одонтологических признаков взрослых особей видов-двойников обыкновенных полевок (1–8 – см. рис. 1).

Таблица 4. Морфометрические характеристики жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба взрослых особей видов-двойников обыкновенных полевок

При- знак	<i>M. arvalis</i> ($\bar{X} \pm SD$)	<i>P</i>	<i>M. rossiaemeridionalis</i> ($\bar{X} \pm SD$)
1*	2.66 ± 0.14	xx	2.72 ± 0.10 (♂ 2.67; ♀ 2.77)
2	1.01 ± 0.05		1.00 ± 0.04
3	0.92 ± 0.08	xxx	0.99 ± 0.06
4	0.83 ± 0.04	x	0.85 ± 0.04
	0.24 ± 0.03		0.24 ± 0.03
6	0.25 ± 0.05		0.26 ± 0.04
7	0.52 ± 0.06	xxx	0.58 ± 0.05
8	0.47 ± 0.07	xxx	0.52 ± 0.04
9	0.21 ± 0.05	xxx	0.27 ± 0.06
10	64.6 ± 10.2		64.1 ± 10.6
11*	-0.02 ± 0.05	xxx	-0.10 ± 0.05 (♂ -0.09; ♀ -0.11)
12	0.04 ± 0.04	xxx	0.0 ± 0.04
13	0.21 ± 0.03	xxx	0.19 ± 0.03
14	0.24 ± 0.05		0.23 ± 0.04
15	0.43 ± 0.05	x	0.41 ± 0.04
16	0.19 ± 0.07	x	0.16 ± 0.06

Примечание. Достоверность различий: x – $P < 0.01$, xx – $P < 0.001$, xxx – $P < 0.0001$.

* Признаки, по которым наблюдались различия между самцами и самками у восточноевропейской полевки.

Таблица 5. Коэффициенты линейной дискриминантной функции и точность диагностики видов-двойников обыкновенных полевок по комплексу промеров M_1

Коэффициент	Возрастная группа		В целом
	I	II	
a2		-6.11	
a9	10.17	6.01	9.53
a11	-9.36	-13.08	-9.37
a12	-11.07	-13.01	-13.81
a13	5.87	-7.72	-3.16
a14		4.84	3.29
a16	-6.89		-2.26
Константа (a0)	-1.78	4.59	-1.93
Центроиды:			
<i>M. arvalis</i>	-0.32	-1.00	-0.66
<i>M. rossiaemeridionalis</i>	1.50	1.05	1.23
Точность диагноза, %:			
<i>M. arvalis</i>	85.6	87.6	84.5
<i>M. rossiaemeridionalis</i>	75.0	87.0	80.9

Примечание. Номера коэффициентов соответствуют номерам признаков.

что не позволяет говорить о существовании закономерностей, связанных с географической изменчивостью. На рис. 5 представлена дендрограмма, построенная с использованием метода невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA), для которого получен наивысший коэффициент кофенетической корреляции между исходной матрицей дистанций и матрицей кофенетических дистанций после кластирования ($r = 0.84$). Сходные результаты, также мало зависящие от метода кластеризации, получены и для животных II возрастного класса (рис. 6).

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что по строению переднего нижнего коренного зуба между *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* наблюдаются различия, уровень которых превышает различия между выборками одного вида из географически удаленных точек отлова, однако объем рассматриваемых выборок не позволяет с уверенностью говорить о закономерностях географической изменчивости обыкновенной и восточноевропейской полевок.

Диагностическое значение одонтометрических признаков

Для оценки возможности таксономической идентификации видов-двойников *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* по одонтологическим признакам выборки из разных локалитетов были объединены.

Результаты сравнения зрелых особей двух видов по отдельным признакам с помощью *t*-критерия Стьюдента приведены в табл. 4. Несмотря на статистически значимые различия по многим признакам, одонтометрические параметры видов-двойников в значительной мере перекрываются. Для того чтобы оценить ценность комплекса промеров M_1 для таксономической идентификации обыкновенных полевок, был использован шаговый дискриминантный анализ (Клекка, 1989).

Дискриминантные функции (ДФ), вычисленные для I и II возрастных групп, а также без учета возраста животных, незначительно различаются по набору дискриминантных переменных и разделяют обыкновенную и восточноевропейскую полевку с различной точностью (табл. 5). Наиболее высокая доля верной диагностики, приблизительно одинаковая для обоих видов (87.0–87.6%), наблюдается в группе зрелых особей. Точность диагноза молодых животных в среднем ниже (80.3%) за счет снижения доли верной идентификации восточноевропейской полевки (75%). Различия в точности диагностики молодых и зрелых животных могут быть связаны с тенденцией к усилению межвидовых различий в строении M_1 с возрастом, однако недостаток животных I возрастного класса в выборках *M. rossiaemeridionalis*

(всего 15 особей) не позволяет делать однозначных выводов.

Для особей II возрастного класса и для совокупной выборки (без учета возраста животных) была проведена дополнительная проверка качества дискриминации путем исключения отдельных выборок из обучающих групп с последующей их диагностикой по вычисленным значениям дискриминантной функции. Точность прогноза для “нерасклассифицированных” экземпляров наиболее высока в группе зрелых животных – 86% для обыкновенной и 85% для восточноевропейской полевки. Верная идентификация “нерасклассифицированных” экземпляров без учета возраста животных составила 80% для обыкновенной и 76% для восточноевропейской полевки.

Таким образом, результаты диагностики видов-двойников обыкновенных полевок, проведенной на основании морфометрической оценки M_1 , согласуются с данными, полученными при использовании комплексов экстерьерных, краниометрических и отдельных зубных признаков, позволяющих дифференцировать *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* с надежностью 73–84% (Мейер, Дитятев, 1989; Малыгин и др., 1996). Это позволяет утверждать, что одонтологические признаки не менее информативны при изучении морфологической дифференциации видов-двойников обыкновенных полевок, чем традиционные экстерьерные и краниальные параметры.

ВЫВОДЫ

1. Анализ характеристик первых коренных зубов обыкновенной и восточно-европейской полевок Уральского региона выявил наличие морфологической дифференциации между видами как по морфотипическим, так и по морфометрическим параметрам.

2. У обоих видов встречены все варианты строения M_1 , описанные для *M. arvalis* sensu lato (Еремина, 1978). В процентном соотношении различных вариаций выявлены межвидовые различия: доля усложненных морфотипов выше у восточноевропейской полевки.

3. Обнаруженные различия в соотношении долей разных морфотипов свидетельствуют о дивергенции морфологических характеристик M_1 исследуемых видов, однако не могут быть использованы для таксономической идентификации, так как у обыкновенной и восточноевропейской полевок не выявлено видоспецифичных вариантов строения этого зуба.

4. Применение методов многомерного факторного и кластерного анализов по комплексу промеров M_1 позволило выявить межвидовые различия характеристик зубов обыкновенной и восточноевропейской полевок, уровень которых

превышает различия между выборками одного вида из географически удаленных один от другого локалитетов.

5. Шаговый дискриминантный анализ может быть использован для диагностики *M. arvalis*, форма “obscurus” и *M. rossiaemeridionalis* по комплексу одонтометрических характеристик M_1 с точностью 75–87%, что указывает на перспективность использования тонкой морфологии зубной системы для подобных задач наряду с традиционными экстерьерными и краниальными параметрами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность К.И. Бердюгину и А.Г. Васильеву за ценные рекомендации, а также Т.В. Струковой за помощь при подготовке рукописи к печати.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (01-04-96408).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.К., Яценко В.Н., 1984. Филогенетические связи полевок Северной Евразии // Проблемы изменчивости и филогении млекопитающих (Исследования по фауне СССР). М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 135–190.
- Башенина Н.В., 1953. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. Т. XXXII. Вып. 4. С. 730–743.
- Гилева Э.А., Большаков В.Н., Полявина О.В., Чепраков М.И., 2000. Обыкновенная и восточноевропейская полевки на Урале: гибридизация в природе // Докл. РАН. Т. 370. № 1. С. 134–137.
- Горчаковский П.Л. 1968. Растительность // Урал и Предуралье. М.: Наука. С. 211–261.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae). Л.: Наука. Т. 3. Вып. 8. 504 с.
- Доброхотов Б.П., Малыгин В.М., 1982. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 3. С. 436–439.
- Еремина И.В., 1974. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки // Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузовский научный сборник. Вып. 2(4). Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 77–91.
- Ким Дж.-О, Мьюллер Ч.У., 1989. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. С. 5–77.
- Клекка У.Р., 1989. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. С. 78–138.
- Кочев В.А., 1986. Видовые критерии моляров M_1 *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*,

- M. middendorffii*, *M. hyperboreus* // Вестн. зоол. № 3. С. 40–45.
- Ларина Н.И., Лапинов В.А., 1974. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузовский научный сборник. Вып. 2(4). Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 92–97.
- Малыгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука. 207 с.
- Малыгин В.М., Пантелейчук Сантуш Луиш Т.М., 1996. Морфологические критерии определения голотипов таксонов видов обыкновенных полевок (*Microtus*, Rodentia, Mammalia) // Докл. РАН. Т. 348. № 2. С. 282–286.
- Мейер М.Н., Дутятев А.Э., 1989. Применение линейного дискриминантного анализа в диагностике видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, *Microtus*) // Зоол. журн. Т. LXVIII. Вып. 7. С. 119–129.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1969. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Докл. АН СССР. Т. 188. № 6. С. 1411–1414.
- Обыкновенная полевка: виды-двойники, 1994. Ред. В.Е.Соколов, Н.В.Башенина. М.: Наука. 432 с.
- Павлинов И.Я., 1999. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоол. журн. Т. 78. № 1. С. 78–83. – 2001. Геометрическая морфометрия – новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов // Информационные и коммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике. Тез. 2-го междунар. симп. С.-Петербург. С. 41–91.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В., 1986. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука. 144 с.
- Blakith R.E., Reyment R.A., 1971. Multivariate Morphometrics. L., N.-Y.: Academic Press. 412 p.
- Chaline J., 1980. Essai de filiation des Campagnols et des Lemmings (Arvicolidae, Rodentia) en zone Holarctique d'après la morphologie dentaire // Palaeovertebrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat. P. 375–382.
- Dean D., 1996. Three-dimensional data capture and visualization / Eds. Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. Advances in morphometrics. N.-Y., L.: Plenum Press. P. 53–70.
- Rabeder G., 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // Beitr. Paläont. Österr. V. 8. P. 1–373.

ODONTOLOGICAL FEATURES IN *MICROTUS ARVALIS* S. STR. AND *M. ROSSIAEMERIDIONALIS* FROM THE URAL REGION AND THEIR TAXONOMIC VALUE

E. A. Markova, A. V. Borodin, E. A. Gileva

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia

Variation of shape and size in 458 molars (M_1) of the chromosomal sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* was studied from morphotypic and morphometric standpoints. Dental parameters were measured on digital images. All the M_1 morphotypes previously described in *M. arvalis* sensu lato were found in both species. The frequency of more complicated morphotypes is higher in *M. rossiaemeridionalis* (34%) than in *M. arvalis* sensu stricto (9.2%). Sixteen dental characteristics were used to describe size and shape of M_1 . Principal components and cluster analyses revealed the interspecific differences in dental parameters exceeding the inter-population differences in the same species. The stepwise discriminant analysis of the dental characteristics may be used to distinguish *M. arvalis* (obscurus) and *M. rossiaemeridionalis* with a precision of 75–87%.