

ОДОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS* Tilesius, 1850. ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА.

Бородин А.В.*, Давыдова Ю.А.***, Елькина М.А.***

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*bor@ipae.uran.ru

**davidova@ipae.uran.ru

***elf13z@mail.ru

Полевки рода *Clethrionomys* (Tilesius, 1850), имеющие широкое распространение, являются типичными представителями Уральской фауны. В настоящее время виды лесных полевок имеют ярко выраженную экологическую специфику, циклический характер динамики численности, а также различия в стаиальных предпочтениях, что определяет высокое значение представителей этого рода и позволяет их рассматривать как индикаторные формы при экологических, палеонтологических и биостратиграфических исследованиях (Бородин, 1992, 1995; Бородин и др., 2005; Кшнясев, Давыдова, 2005). Одонтологические признаки широко используются в работах, связанных как с видовой идентификацией ископаемых остатков, так и с анализом уровня морфологической внутри и межвидовой дифференциации современных полевок. Корректность выводов зависит от адекватности интерпретации морфологических показателей. В связи с этим крайне важны данные, позволяющие оценить уровень возрастной и половой изменчивости этих признаков. Для лесных полевок подобная информация имеет первостепенное значение, поскольку, для них характерно наличие переходных форм в морфологических характеристиках зубной системы отдельных видов на фоне очень высокой возрастной изменчивости признаков. На территории Висимского государственного природного биосферного заповедника обитают три вида лесных полевок (*Cl. rufocanus*, *Cl. glareolus*, *Cl. rutilus*), что позволяет исключить влияние географической изменчивости при межвидовых сравнениях.

Изучение одонтологических характеристик лесных полевок проводилось на современном материале, собранном на стационарном участке (57°22' СШ 59°50' ВД, 600 м НУМ, южная темнохвойная тайга, Средний Урал, Сутукский низкогорно-кряжевый район) в Висимском государственном природном биосферном заповеднике. Благодаря многолетнему сотрудничеству одного из авторов (Ю.А. Давыдовой) с Висимским заповедником данная популяция изучалась на протяжении 9 лет, что дает возможность оценить изменчивость одонтологических характеристик у животных, отловленных на разных фазах динамики численности с учетом пола и относительного возраста.

В данной работе проанализированы признаки третьего верхнего (МЗ/) и первого нижнего (m/1) щечных зубов, которые являются традиционными объектами для описания межвидовых и внутривидовых различий и характеристики изменчивости (Смирнов и др., 1986; Бородин и др., 2005).

Статистический анализ выполнен в программе STATISTICA™ v. 5.11.

МОРФОТИПИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗУБОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК.

Морфотипические особенности жевательной поверхности зубов полевок обуславливаются конфигурацией края зуба (формой дентиновых призм, окружающей их эмалью) и степенью слияния дентиновых полей на жевательной поверхности.

Оценка степени слияния дентиновых полей.

Дентиновые поля жевательной поверхности (рис. 1) могут быть слиты друг с другом в различных сочетаниях за счет неполного разделения призм коронки. В данной

работе для формализации этого показателя использована система выделения морфотипов m/1 лесных полевок на основании регистрации слияния между парами петель (НЛ-Т1, Т1-Т2, Т2-Т3, Т3-Т4, Т4-Т5, Т5-ПНП), предложенная Нитхаммером (Niethammer, 1984). Выделяются два условно дискретных варианта соединения дентиновых полей: полное разделение (наименьшее расстояние между эмалевыми гранями противоположащих входящих углов не превышает толщины эмали, обозначается «-») и широкое слияние (наименьшее расстояние между эмалевыми гранями противоположащих входящих углов более толщины эмали, обозначается «+»).

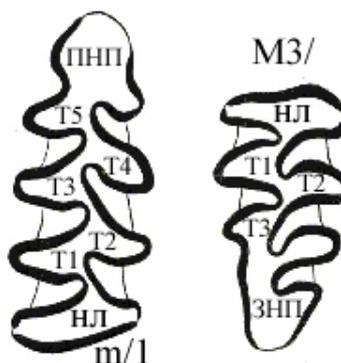


Рис. 1. Обозначение дентиновых полей жевательной поверхности m/1 и M3/ лесных полевок. Т1-Т5 – обозначения парных дентиновых призм; ПНП – передняя непарная петля m/1; ЗНП – задняя непарная петля M3/; НЛ- непарная лопасть.

Таблица 1.

Варианты слияний дентиновых полей на жевательной поверхности m/1 лесных полевок и частота их встречаемости у полевок Висимского заповедника.

rk – *Cl. rufocanus* (n= 525), gl. - *Cl. glareolus* (n= 221), rt. - *Cl. rutilus* (n= 22).

Первое значение указано для правой стороны, второе – для левой.

Морфо тип	Частота встречаемости морфотипа у полевок Висимского Заповедника			Морфотипы m/1 лесных полевок (по: Бородин, 1995).					
	rk. (%)	gl. (%)	rt. (%)	Т5-ПНП	Т5-Т4	Т4-Т3	Т3-Т2	Т2-Т1	Т1-НЛ
1	48,7-50,4	1,81-4,5		-	-	-	-	-	-
2	44,5-43,9	10-11,71		+	-	-	-	-	-
3				-	+	-	-	-	-
4	1,9-0,89	10,9-9,9		+	+	-	-	-	-
5	1,9-1,14	0,9-1,8		+	-	+	-	-	-
6		0,9	36,4-45,4	+	-	-	-	+	-
7				-	+	+	-	-	-
8		0,9		-	+	-	-	+	-
9	1,14-0,8	5,45-4,5		+	+	+	-	-	-
10		2,72		+	+	-	+	-	-
11		6,36-2,72	27,3-18,2	+	+	-	-	+	-
12	1,52-2,29	18,18-18,9	36,7-36,7	+	-	+	-	+	-
13		4,54-2,72		+	+	+	+	-	-
14	1,59-1,14	19,1-23,42		+	+	+	-	+	-
15				+	+	-	+	+	-
16				+	+	+	+	+	-
17				+	+	+	-	+	+
18				+	+	-	+	+	+
19		8,18-6,54		+	+	+	+	+	+
20				-	+	+	-	+	-
21				+	-	+	+	+	-

В литературе описан 21 морфотип (варианты слияния дентиновых полей) m/1 (Niethammer, 1984; Бородин, 1995), каждый из которых соответствует определенной последовательности плюсов и минусов. В таблице 1 приведены данные по частоте встречаемости морфотипов m/1 трех видов лесных полевок из рассматриваемого региона в сравнении с вариантами, описанными в литературе. Существуют морфотипы, характерные для всех трех видов полевок, но частота их встречаемости у каждого вида отличается. Так, например, морфотипы 1 и 2, встреченные у красно-серой и рыжей полевки, наиболее характерны для первого вида (более 40%), а морфотип 12, встреченный у всех трех видов полевок, чаще встречается у *Cl. rutilus*. Также обнаружены морфотипы, которые характерны только для одного вида (табл. 1). Тот факт, что некоторые морфотипы были отмечены только для одного из рассматриваемых видов, наряду с тем, что в пределах изученного материала проявились не все известные варианты дентиновых слияний, требует дальнейшего изучения. Это может быть связано как с региональными особенностями данной выборки, так и с объемом материала. Необходимо отметить, что характер межвидовых различий по частотам встречаемости морфотипов m/1 в целом соответствует литературным данным (Niethammer, 1984; Бородин, 1995).

По аналогии с вышеизложенным методом Е.А. Марковой (2000) было предложено 11 вариантов строения МЗ/, различных по характеру слияния дентиновых полей на жевательной поверхности: НЛ-Т1, Т1-Т2, Т2-Т3, Т3-ЗНП (рис. 1). Из таблицы 2 видно, что изученные три вида лесных полевок существенно различаются по частоте встречаемости морфотипов МЗ/.

Таблица 2.

Варианты слияний дентиновых полей на жевательной поверхности МЗ/ лесных полевок и частота их встречаемости у полевок Висимского заповедника.

rk. – *Cl. rufocanus*, (n= 494), gl. - *Cl. glareolus* (n= 218), rt. - *Cl. rutilus* (n= 20).

Первое значение указано для правой стороны, второе – для левой.

Морфотип	Частота встречаемости морфотипа			Морфотипы МЗ/ лесных полевок, (по: Маркова, 2000, дополнено)			
	rk. (%)	gl. (%)	rt. (%)	НЛ-Т1	Т1-Т2	Т2-Т3	Т3-ЗНП
A	0,41-0,8	3,67		+	+	+	+
B	1,63-1,2	3,67-2,75		-	+	+	+
C	11-10	12,84-12		-	-	+	+
D	7,75-6,8	18,35-19,4	70-80	-	-	-	+
E		9,17-7,34		+	-	-	+
F		2,75		+	-	-	-
G		0,92-1,83	30-20	-	+	-	+
H	0,41-0,4	0,92-1,83		+	-	+	-
I	0,41-0,8			-	+	-	-
J	10,61-12	5,5-5,5		-	-	+	-
K	66,53-66,7	34-35,78		-	-	-	-
L*	1,22-0,8	8,26-7,34		+	-	+	+

*- морфотип выделен нами

Сравнительный анализ степени слияния дентиновых полей m/1 и МЗ/ трех видов лесных полевок, обитающих на территории Висимского заповедника выявил межвидовые различия, проявляющиеся в частоте встречаемости отдельных морфотипов.

Оценка изменчивости конфигурации жевательной поверхности.

Наибольшие различия в конфигурации жевательной поверхности зубов обусловлены для m/1 степенью усложненности антерокоидного отдела и формой его передней непарной петли, а для МЗ/ - формой задней непарной петли. Для формализации морфотипических характеристик этих отделов в данной работе использованы некоторые

признаки, выделенные в качестве фенов для полевок рода *Clethrionomys* Лариной Н.И., Ереминой И.В (1988) (Рис. 2).

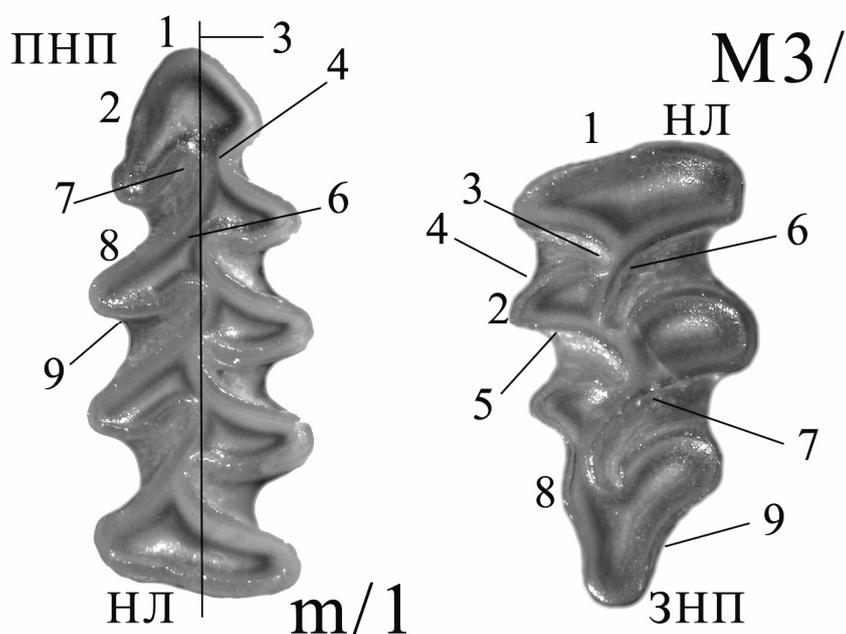


Рис. 2. Признаки, использованные для характеристики конфигурации жевательной поверхности первого нижнего (m/1) и третьего верхнего (M3/) зубов красно-серой полевки (по: Ларина Н.И., Еремина И.В, 1988).

1. Характеристики формы эмалевой ленты M3/

- 1 – передняя сторона передней непарной петли M3/
- 2 – вершина первого наружного выступающего угла M3/
- 3 - вершина первого наружного входящего угла M3/
- 4 - передняя сторона I наружного основного треугольника M3/
- 5 - задняя сторона I наружного основного треугольника M3/

2. Характеристики областей слияния дентина

- 6 - положение вершины I наружного входящего угла M3/
- 7 - положение вершины II наружного входящего угла M3/

3. Характеристики формы талонуса

- 8 – наружная поверхность талонуса M3/
- 9 - внутренняя поверхность талонуса M3/

4. Характеристики непарной петли параконида m/1

- 1 – передняя поверхность непарной петли параконида m/1
- 2 – наружная поверхность непарной петли параконидного отдела m/1
- 3 – положение параконидного отдела m/1 относительно продольной оси зуба
- 4 – отношение длины и ширины параконида m/1

5. Характеристики областей слияния дентина

- 5 – сомкнутость шейки параконидного отдела m/1
- 6 – положение вершины I наружного входящего угла m/1

6. Характеристики первого наружного треугольника основания антероканидного отдела

- 7 – вершина I наружного входящего угла m/1
- 8 – передняя сторона I наружного основного треугольника m/1
- 9 - задняя сторона I наружного основного треугольника m/1

Оценка возможности использования данного подхода для изучения конфигурации жевательной поверхности лесных полевок на данной стадии исследования была проведена на материале по одному виду-*Cl. rufocanus*. Красно-серые полёвки, относящиеся к подроду *Craseomys*, сильно отличаются от видов номинативного подрода *Clethrionomys*, включающего рыжую и красную полевок, как по размерным параметрам, так и по степени слияния дентиновых полей зубов, что позволяет исключить при работе с ископаемым материалом возможность ошибочно определенных экземпляров (Бородин, 1992).

Все отловленные животные были классифицированы по полу и трем «репродуктивно-возрастным» классам: (неполовозрелые (*juvenis*), половозрелые непerezимовавшие (*subadultus*) и половозрелые Perezимовавшие (*adultus*) животные) (Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А., 2005)(табл. 3).

Для динамики плотности и структуры населения *Cl. rufocanus* в районе исследования описаны фазы трехлетнего популяционного цикла, характеризующиеся низкой плотностью - «депрессия» (1999, 2002), высокой – «пик» (1998, 2001, 2004) и промежуточной по отношению к первым численностью особей – «рост» (1997, 2000, 2003) (Кшнясев, Давыдова, 2005). В данной работе рассматривается материал, соответствующий фазам «роста» (1997,2003) и «пика» численности (1998, 2001, 2004) (табл. 3).

Таблица 3.

Количество красно-серых полевок в исследуемых выборках на разных фазах популяционного цикла.

год	пол	<i>juvenis</i>	<i>subadultus</i>	<i>adultus</i>
1997	♂	6	8	1
	♀	7	12	2
1998	♂	19	0	10
	♀	13	3	11
1999	♂	0	2	1
	♀	0	1	1
2000	♂	1	5	2
	♀	0	3	1
2001	♂	13	0	13
	♀	5	13	7
2002	♂	0	1	1
	♀	0	0	0
2003	♂	10	6	0
	♀	8	10	1
2004	♂	25	0	7
	♀	15	4	13

Для статистической оценки внутривидового разнообразия полиморфных признаков взят показатель внутривидового разнообразия μ , статистическая (выборочная) ошибка $S\mu$ (Животовский, 1982). Для оценки различий между выборками животных разного пола и возраста использован показатель сходства \mathbf{r} и критерий идентичности \mathbf{I} .

Изменчивость формы эмали и дентина характерна для полевок на разных возрастных стадиях, когда зуб претерпевает изменения от угловатых и острых форм до отдельных округлых образований за счет стачивания жевательной поверхности. Анализ признаков, описывающих эмаль, показал, что животные из 3 возрастных групп достоверно отличаются друг от друга по морфотипическим характеристикам (табл. 4).

Таблица 4.

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам формы эмалевой ленты МЗ/.

возраст	N	r			I			x ²	p	x ²	p
		juv	sad	ad	juv	sad	ad				
juv	125		0,8	0,5		38,44	121,22	32,67	p=0,05	30,58	0,01
sad	57	0,8		0,48	38,44		73,68	40,29	p=0,01		
ad	63	0,5	0,48		121,22	73,68					

Различия по характеристикам областей слияния дентина и талонуса значимы между неполовозрелыми сеголетками и взрослыми, а также между половозрелыми сеголетками и взрослыми животными (табл. 5-6). Также как и при сравнении длины МЗ/ и m/1, не были выявлены различия по морфотипам между неполовозрелыми и половозрелыми сеголетками.

Таблица 5.

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам областей слияния дентина МЗ/.

возраст	N	r			I			x ²	p
		juv	sad	ad	juv	sad	ad		
juv	125		1	0,85			49,72	11,34	0,01
sad	57	1		0,86			32,89	11,34	0,01
ad	63	0,85	0,86		49,72	32,89			

Таблица 6.

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам области талонуса МЗ/.

возраст	N	r			I			x ²	p
		juv	sad	ad	juv	sad	ad		
juv	125		0,97	0,85		7,67	42,19	21,67	0,01
sad	57	0,97		0,9	7,67		19,86	18,48	0,01
ad	63	0,85	0,9		42,19	19,86			

При анализе морфотипических характеристик жевательной поверхности m/1 выявлены достоверные различия между половозрелыми сеголетками и взрослыми животными по характеристикам непарной петли и первого наружного треугольника основания антероконидного отдела m/1 (табл. 7, 9). Также, половозрелые сеголетки отличаются от неполовозрелых, и от взрослых животных по признакам слияния дентина (табл. 8). Хотя для всех возрастных групп в данном случае характерны идентичные наборы фенотипов, но при переходе от одного возрастного класса к другому их соотношение сильно меняется.

Таблица 7.

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам непарной петли m/1.

возрастные классы	N	r			I			x ²	p
		juv	sad	ad	juv	sad	ad		
juv	133		0,909	0,866		16,82	35,35	20,09	0,01
sad	52	0,909		0,82	16,82		31,73	16,81	0,01
ad	62	0,866	0,82		35,35	31,73			

Таблица 8.

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам областей слияния дентина m/1.

возрастные классы	N	r			I			x ²	p
		juv	sad	ad	juv	sad	ad		
juv	121		1	0,94		15,24		9,21	0,01
sad	56	1		0,94	15,24		11,95	6,63	0,01
ad	64	0,94	0,94			11,95			

Таблица 9.

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам первого наружного треугольника основания антероканидного отдела m/1.

возрастные классы	N	r			I			x ²	p
		juv	sad	ad	juv	sad	ad		
juv	122		0,96	0,77		9,78	60,91	21,67	0,01
sad	62	0,96		0,73	9,78		39,68	18,48	0,01
ad	63	0,77	0,73		60,91	39,68			

При сравнении морфотипических характеристик моляров у животных разного пола отличий выявлено не было. Исследования морфотипов у красно-серых полевок, отловленных в разные годы (на разных стадиях популяционного цикла), затруднено в связи с малочисленными выборками во время депрессии и роста численности популяции (табл. 3). При анализе признаков на стадиях роста и пика численности (1997, 1998, 2001 и 2004 годы) различий не обнаружено.

Выявлены достоверные отличия морфотипических характеристик жевательной поверхности M3/ и m/1 у животных разного возраста: неполовозрелые животные значительно отличаются от половозрелых перезимовавших (Табл. 4-9), также достоверны различия между половозрелыми непerezимовавшими и перезимовавшими красно-серыми полевками (Табл. 4-9). Это указывает на то, что при сравнении разных выборок лесных полевок по морфотипическим характеристикам моляров необходимо учитывать вклад возрастной изменчивости. В противном случае, за всеми полученными данными будут стоять различия в возрастной структуре популяции.

Размерные характеристики зубов.

Различия трех видов, обитающих на территории Висимского заповедника, проявляются и в абсолютных размерах щечных зубов. Показано, что величина средних значений зубного ряда возрастает в ряду *Cl.rutilus-Cl.glareolus-Cl.rufocanus* (Воронцов, 1961). В основном эта закономерность распространяется и на отдельные зубы (Смирнов и др., 1986; Бородин и др., 2005), за исключением M3/, для которого размеры M3/ рыжей полевки оказались в среднем мельче красной, что, вероятно, связано с более сложной структурой жевательной поверхности этого зуба у *Cl. rutilus* (Бородин и др. 2005). Тем не менее, крайние значения размеров жевательной поверхности зубов рассматриваемых видов перекрываются.

Оценка связи размерных характеристик моляров с половой принадлежностью и возрастом особи проведена на примере *Cl. rufocanus*. Измерения длины и ширины зубов верхней и нижней челюсти проводились по оцифрованным изображениям в программе TPSdig (Rohlf, 2003). Для оценки возрастной изменчивости размерных характеристик

моляров использована модель двухфакторного дисперсионный анализа, факторы «пол» и «возраст» или «фаза» и «возраст».

Результаты дисперсионного анализа размерных характеристик красно-серых полевок свидетельствуют о достоверных различиях на высоком уровне значимости по длине МЗ и m/1 между половозрелыми сеголетками и взрослыми животными (рис. 3-4) (табл. 10-11), в то время, как по значениям ширины зуба животные из разных возрастных групп не различаются. Также не обнаружено различий между неполовозрелыми и половозрелыми сеголетками. Животные аналогичных возрастных групп, отловленные на разных фазах динамики численности, также не отличаются по размерным характеристикам МЗ/ и m/1.

Таблица 10.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по длине МЗ/ для животных разного возраста.

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
пол	1	0,0809	228	0,0722	1,1209	0,2908
возраст	2	0,5406	228	0,0722	7,4868	0,0007
взаимодействие	2	0,1684	228	0,0722	2,3324	0,0994

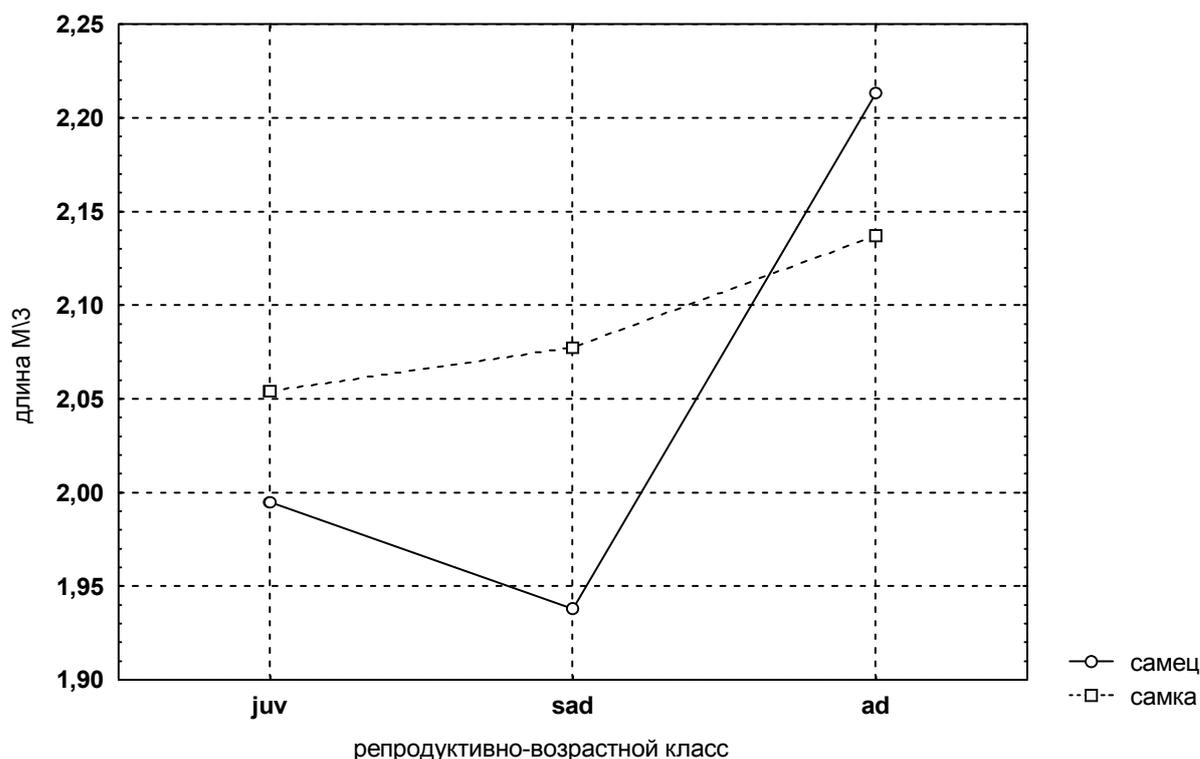


Рисунок 3. Значения длины МЗ/ у животных в разных репродуктивно-возрастных группах.

Таблица 11.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по длине m\1 для животных разного возраста.

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
пол	1	0,1254	233	0,0194	6,4758	0,0116
возраст	2	0,9856	233	0,0194	50,902	0,000
взаимодействие	2	0,0651	233	0,0194	3,3615	0,0364

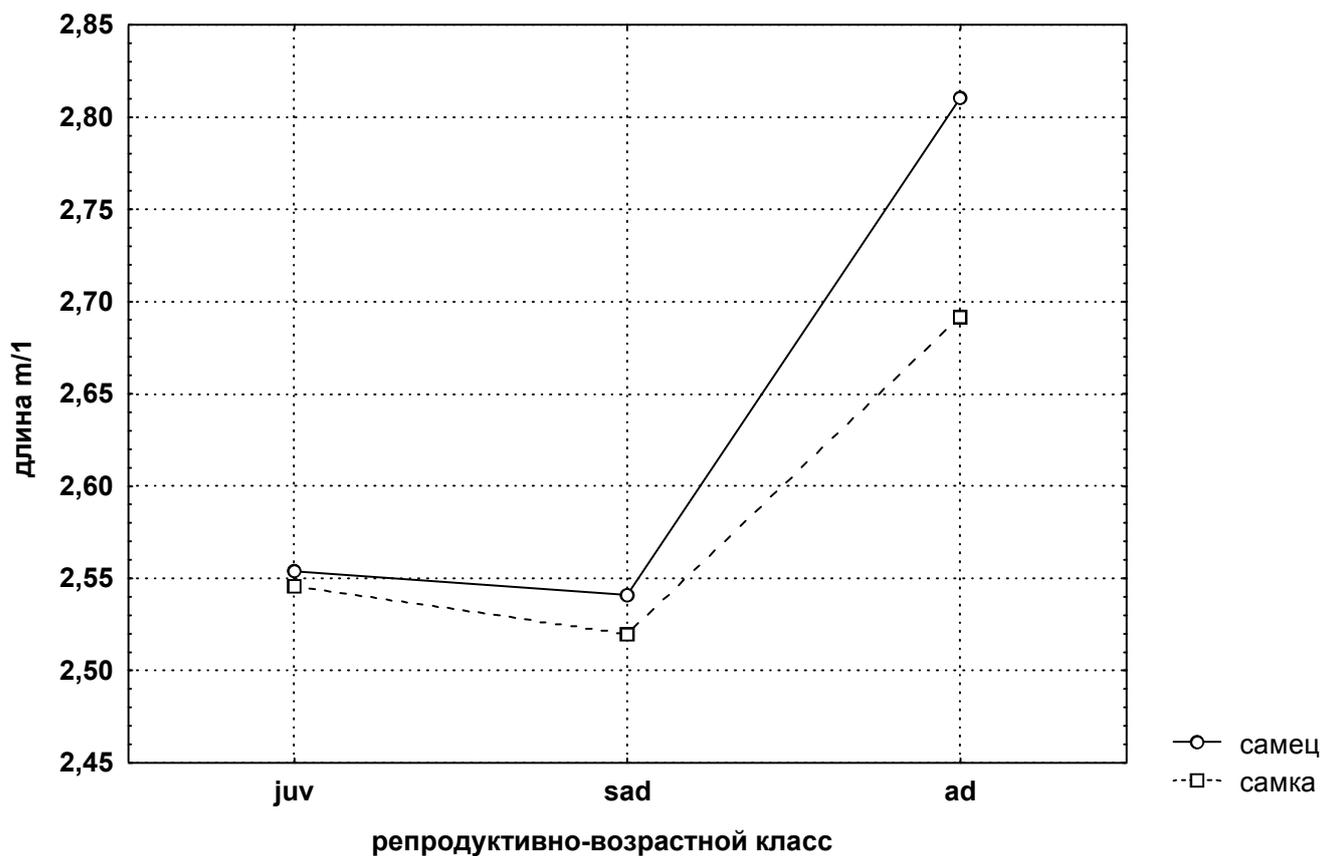


Рис. 4. Значения длины m\1 у животных в разных репродуктивно-возрастных группах.

При исследовании длины и ширины моляров самцов и самок, различий не обнаружено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ степени слияния дентиновых полей моляров трех видов лесных полевок выявил морфотипические различия как по m/1, так и по M3/, соответствующие их видовым характеристикам, описанным в литературе (Niethammer, 1984; Бородин, 1995).

На примере красно-серой полевки показаны достоверные отличия морфотипических характеристик жевательной поверхности M3/ и m/1 у животных разного возраста: неполовозрелые животные значительно отличаются от половозрелых перезимовавших. Также достоверны различия между половозрелыми непerezимовавшими и перезимовавшими красно-серыми полевками. В связи с этим, при исследовании морфотипических характеристик зубов лесных полевок необходимо учитывать большой вклад возрастной изменчивости. Правомерно проводить сравнения только в пределах возрастных или онтогенетических классов. Без учета возраста животного за всеми полученными данными будут стоять различия в возрастной структуре популяции.

При использовании метода дисперсионного анализа показаны достоверные различия на высоком уровне значимости ($p=0.01$) по длине M3/ и m/1 *Cl.rufocanus* между половозрелыми сеголетками и взрослыми животными. Следовательно, и при анализе размерных характеристик моляров лесных полевок необходимо учитывать возрастную изменчивость.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Е.А. Марковой за помощь в статистической обработке результатов исследований.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (06-04-49294-а), РФФИ-Урал (04-04-96124).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин А.В.* Возможности использования соотношения видов полевок рода *Clethrionomys* Tilesius (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала. Свердловск, 1992, с.87-97
- Бородин А.В.* Полевки рода *Clethrionomys* из голоценовых отложений Лобвинской пещеры // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1995. С. 103-119.
- Бородин А.В., Коурова Т.П., Маркова Е.А.* Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus (Arvicolinae, Rodentia)* и их использование для видовой идентификации // Зоологический журнал. 2005. №2. С.236-244.
- Воронцов Н.Н.* Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys* Tilesius) европейского северо-востока // Морфология и экология позвоночных животных. Л., 1961. С. 101-137.
- Животовский Л.А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С.
- Ларина Н.И., Еремينا И.В.* Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988.С. 8-52.
- Кинясев И.А., Давыдова Ю.А.* Динамика плотности и структуры популяций лесных полевок в Южной тайге // Вестник Нижегородского Ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1(9). С. 113-123.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В.* Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири М., Наука, 1986, 164с.
- Niethammer J.* Rotelmause (*Clethrionomys*) in Gewollen der Sperbereute (*Surnia Ulula*) // Saugetierkundliche mitteilungen 31, 1984: 171-177.
- Rohlf F.J.* TPSdig. Version 1.39. N.Y.: State University at Stony Brook, 2003. (program).