

**МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗУБОВ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS*) ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА****А.В. Бобрецов**Печоро-Илычский заповедник, Якша; e-mail: [avbobr@mail.ru](mailto:avbobr@mail.ru)

Изучению рисунка жевательной поверхности ренных зубов полевок уделяется много внимания в палеонтологии – зачастую это единственный материал для идентификации ископаемых гатков (Малеева, 1976; Маркова, 1982; Смирв и др., 1986; Сердюк, 2001; Агаджанян, 2009). современных исследованиях одонтологические признаки широко используются для выявления закономерностей внутривидовой дифференциации ремина, 1974, 1981; Большаков и др., 1980; эднников, 1993; Мейер и др., 1996). У рядов полевок обнаружена связь морфотипической изменчивости моляров с ландшафтно-экологической структурой их ареалов (Литвинов, Поздников, 1993; Окулова, Андреева, 2008). У красной полевки отмечено усложнение строения конных зубов в восточном направлении, у рыжей полевки – в северном (Млекопитающие фауны ЭСР, 1963; Громов, Поляков, 1977; Окулова, Андреева, 2008).

Адаптивное значение структуры жевательной поверхности зубов хорошо известно. Н.Н. Воронцов (1967, 1982) указывал, что даже незначительные различия в плотности и составе поедаемых кормов ведут в результате различий в степени и направления стачивания к значительным изменениям в форме жевательной поверхности. о данным Т.А. Андреевой (2008), популяции рыжей полевки, в рационе которых преобладает ягель, характеризуются наиболее простым строением рисунка моляров, а в тех районах, где в питании полевок большую роль играют семена – для таких морфотипов значительно уменьшается. Скорее всего, именно эти причины лежат в основе биотопических различий в структуре морфотипов, выявленных для этого вида в верхне-оленокском регионе (Емельянова, 2008).

Из литературы известно, что векторы изменчивости разных зубов полевок далеко не всегда совпадают, что объясняется влиянием на их вариативность разных факторов. По мнению некоторых авторов (Поздников, 1993; Поздников, Литвинов, 1994), изменчивость жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба у серых полевок в значительной степени обусловлена комплексом климатических условий, тогда как изменчивость первого нижнего моляра – другими факторами.

Впервые вариативность рисунка зубов у красной полевки описал С.И. Огнев (1950). На основании числа выступающих углов и числа замкну-

тых пространств он выделил 17 вариаций в строении третьего верхнего коренного зуба и восемь вариаций – в строении первого нижнего зуба. При этом он отметил наиболее типичные морфотипы и выявил некоторые географические закономерности в их изменчивости. Однако после этой работы каких-либо специальных обобщений для данного вида, в отличие, например, от рыжей полевки, не было. Только в последние годы появились опубликованные данные по этому вопросу. А.В. Бородин с соавторами (2006), анализируя изменчивость одонтологических признаков у лесных полевок Среднего Урала, приводит данные о морфотипическом разнообразии рисунка зубов красной полевки региона. В основу выделения морфотипов в данном случае были положены разные варианты слияния дентиновых полей. Некоторые географические закономерности в структуре изменчивости жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба красной полевки отмечены в работе Н.М. Окуловой и Т.А. Андреевой (2008).

Одонтологические признаки могут с успехом использоваться в экологическом мониторинге в заповедниках. На примере рыжей полевки было показано, что частота морфотипов закономерно меняется на разных фазах динамики численности (Истомин, Алексеева, 1990; Андреева, 2008). Погодные условия года также могут влиять на это соотношение. В засушливое лето в популяции рыжей полевки Приокско-Террасного заповедника увеличивается число особей с простыми морфами (Андреева, Окулова, 2005).

Настоящая работа продолжает серию публикаций о морфотипической изменчивости зубов полевок Печоро-Илычского заповедника. Ранее нами было охарактеризовано разнообразие рисунка зубов у темной полевки и показано, что от равнины к горам происходит усложнение моляров (Бобрецов, 2007). Красная полевка – самый массовый вид полевок в заповеднике, широко населяет все ландшафтные районы, поэтому изучение изменчивости структуры зубов у нее представляет большой интерес.

**Методические подходы к анализу морфотипической изменчивости.****Материалы**

Коренные зубы полевок представляют собой дентино-эмалевые призмы с плоской жевательной поверхностью, которая рассечена острыми входя-

щими углами на треугольные петли, начинающиеся или заканчивающиеся непарной полукруглой петлей. Рассеченность боковых сторон зуба (число выступающих углов) получила название складчатости. С наружной стороны петли ограничены полосками эмали, которые часто соприкасаются в разных вариантах друг с другом, расчленяя жевательную поверхность на ряд изолированных дентиновых полей или пространств. Складчатость и дентиновые поля образуют характерный рисунок зубов (рис. 1), при этом число выступающих углов и число замкнутых дентиновых пространств подвержены очень большой изменчивости. Дискретные варианты рисунка жевательной поверхности зубов получили название морфотипов.

Следует отметить, что до сих пор отсутствует общепринятая схема обозначения петель – они часто обозначаются цифрами, буквами или их сочетаниями. Например, И.М. Громов и И.Я. Поляков (1977) на поверхности первого нижнего зуба впереди от задней непарной петли, которую называют гипоконидом, выделяют энто-, прото- и метаконид и замыкающий их параконид (передняя петля). А.А. Круковер (1989) подразделяет петли на передние, задние и основные и обозначает их цифрами. В работе А.В. Бородина с соавторами (2006) отдельно выделяются передние и задние петли, а основные треугольники получают буквенно-цифровую нумерацию. Этим же путем пошли и мы, присваивая им только цифры. Схема обозначений петель имеет значение в том случае, когда морфотипы выделяются на основании разных вариантов слияния дентиновых полей.

Все авторы, исследующие изменчивость рисунка жевательной поверхности зубов полевок, обращали внимание на то, что элементы зуба представляют собой непрерывно варьирующие признаки, т.е. существует масса переходов между дискретными вариантами. Поэтому для корректного выделения морфотипов следует четко оговаривать, что обозначают такие термины, как «выступающий угол», «замкнутое дентиновое пространство».

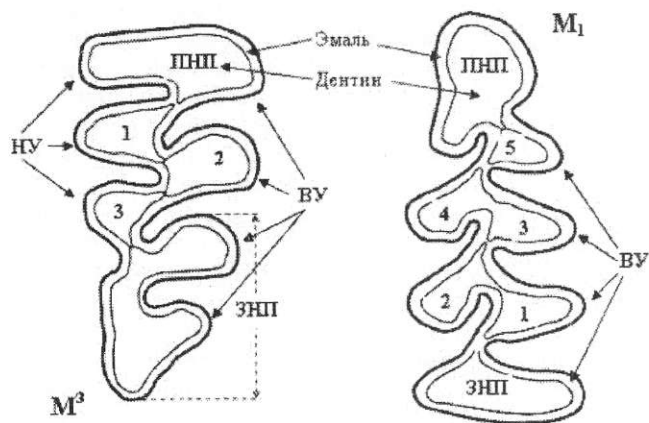


Рис. 1. Элементы рисунка жевательной поверхности третьего верхнего ( $M^3$ ) и первого нижнего ( $M_1$ ) коренных зубов красной полевки. Условные обозначения: НУ – наружные выступающие углы, ВУ – внутренние выступающие углы, ЗНП – задняя непарная петля (талонус), ПНП – передняя непарная петля. Цифрами (1-5) обозначены замкнутые пространства.

Ф.Н. Голенищев (1982) к выступающим углам относит только те случаи, когда эмаль, окружающая зуб, образует острый угол, что приводит к качественному изменению ультраструктуры эмали. К замкнутым пространствам относятся участки жевательной поверхности зуба, ограниченные со всех сторон полоской эмали (полное разделение), а в случае неполного разделения – варианты, когда наименьшее расстояние между противоположными полосками эмали не превышает ширины этих полосок (Niethammer, 1984; Бородин и др., 2006).

Рисунок жевательной поверхности варьирует у всех коренных зубов. Однако наибольшей изменчивости подвержены первый нижний ( $M_1$ ) и третий верхний ( $M^3$ ) моляры. За счет изменения передней петли  $M_1$  и задней петли  $M^3$  у них варьирует число входящих и выступающих углов, а также число дентиновых полей. Большая морфотипическая изменчивость данных зубов объясняется наименьшей функциональной нагрузкой на них во время жевания, что приводит к уменьшению силы действия отбора и, следовательно, к большому числу «разрешенных» вариантов (Лебекина, 1949; Воронцов, 1967).

Чаще всего морфотипы выделяют на основе соотношения числа выступающих углов с наружной и внутренней стороны зуба, т.е. складчатости (Ангерманн, 1973; Мейер и др., 1996). Первая такая классификация различных вариантов строения зубов у обыкновенной полевки была принята еще в 1905 г. Г. Реригом и К. Бернером (цит. по: Ангерманн, 1973). Для  $M^3$  они выделили четыре морфотипа и обозначили их как «simplex», «typical», «duplicate» и «complex». До сих пор эти названия широко используются в современной литературе. Хорошо известна также классификация вариаций рисунка жевательной поверхности  $M_1$  и  $M^3$ , разработанная для полевок И.В. Ереминой (1974, 1981). Для первого и второго зуба было выделено соответственно шесть и во семь вариаций. Это позволило в какой-то степени добиться единства при выделении морфотипов, собрать материал об их изменчивости из разных частей ареала рыжей полевки (Еремина, 1981). Однако при этом большое внимание уделялось мелким деталям в строении зуба – форме различных отделов, поэтому в дальнейшем некоторые исследователи для облегчения и формализации определения морфотипов использовали только оценки числа выходящих и входящих углов (Окулева, Андреева, 2008).

Подобные классификации не учитывают другую составляющую изменчивости зубов – варьирования в числе замкнутых дентиновых пространств. При увеличении их числа возрастает протяженность эмалевых полосок по краям моляров, которым принадлежит главная роль в перетирании пищи. Следовательно, увеличивается длина режущего края зубов (Воронцов, 1982), что может иметь огромное значение в процессе питания животных грубыми кормами.

Первая классификация, учитывающая число выступающих углов и число замкнутых денти-

вых полей, была разработана для серых и горных полевков В.Н. Большаковым с соавторами (1980). В ней приведена очень удобная схема представления морфотипов, которая была использована и в нашей работе. По вертикали расположены вариации рисунка в соответствии с числом замкнутых пространств, по горизонтали – сгруппированы в классы по складчатости. Однако группировка производилась по числу выступающих углов только то внутренней стороне зуба, мы же сочли целесообразным учитывать число углов на обеих сторонах. В дальнейшем были предложены еще две классификации морфотипической изменчивости зубов. Одна из них оказалась очень сложной (Крусовер, 1989), другая (Поздняков, 1993) была сходной с первой классификацией. Однако буквенно-цифровое обозначение и внимание к детализации строения талонуса и передней непарной петли вызывает некоторые затруднения в ее практическом использовании.

По нашему мнению, наиболее простой и в то же время охватывающей весь спектр изменчивости является классификация В.Н. Большакова с соавторами (1980). Она позволяет абстрагироваться от мелких деталей в изменении формы отдельных петель зуба. К тому же она является открытой для включения новых вариаций. Ее аббревиатура обозначений вполне понятна и не вызывает затруднений при идентификации морфотипов. Число выступающих углов с наружной стороны и внутренней обозначается цифрами через дробь, а далее в скобках указывается число замкнутых полей. Например, морфотип 3/4(5) означает, что с внешней стороны зуба имеются три выступающих угла, а на внутренней четыре, число дентиновых полей – пять. Такое обозначение, но учитывающее только число выступающих углов, нередко приводится в литературе для морфотипов, имеющих собственных названий (Ангерманн, 1973; Мейер и др., 1996).

Некоторые исследователи акцентируют свое внимание исключительно на разных вариантах соединения дентиновых пространств (Niethammer, 1984; Бородин, 1995). Дело в том, что одно и то же число замкнутых полей может достигаться за счет соединения разных петель. В этом случае складчатость зуба и число замкнутых пространств на жевательной поверхности во внимание не принимаются. В качестве морфотипов выделяются разные варианты слияния дентиновых полей. Удобная морфотипическая характеристика придана, например, для лесных полевков Среднего Урала (Бородин и др., 2006). В своей работе мы пользуемся этим подходом для сравнения данных по полевым заповедника с полученными выше материалами.

Основой для данной работы послужила коллекция черепов красной полевки, собранная нами разные годы в равнинном (окрестности пос. Ша), предгорном (Гаревка-Левобережная) и горном (гора Яны-Пупу-Нер) районах заповедника. Был рассмотрен 1461 зуб  $M^3$  и  $M_1$  под бинокулярным микроскопом. Чтобы исключить возрастную изменчивость рисунка жевательной поверх-

ности (Воронцов, 1982; Войкова, 1981; Бородин и др., 2006), использовали только черепа молодых неполовозрелых животных, отловленных в основном в августе. При этом учитывались и правые, и левые моляры, так как асимметрия в проявлении их на разных сторонах у полевков верхнепечорской тайги достигает 47 %.

#### Разнообразие морфотипов красной полевки Печоро-Ильчского заповедника

**Изменчивость рисунка  $M^3$ .** Число выступающих углов на жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба с наружной стороны колеблется от трех до пяти, с внутренней стороны – от трех до четырех. Всего обнаружено пять вариаций в соотношении углов – 3/3, 3/4, 4/3, 4/4 и 5/4. Наиболее типичным для красной полевки является сочетание 3/4 (Огнев, 1950; Млекопитающие фауны СССР, 1963). На территории заповедника полевки с таким типом складчатости зубов составляют от 57.5 до 67.8 % в зависимости от типа ландшафта (в среднем 61.8%). Доля животных с подобным рисунком в Удмуртии достигала 66.7 %, а на юге Кемеровской области – 54.6 % (Окулова, Андреева, 2008). Вторым по частоте соотношения углов является сочетание 4/4 (37.6 %). Интересен тот факт, что этот усложненный вариант рисунка чаще встречается в восточной части ареала красной полевки и редок в европейской части России. Например, у животных Удмуртии его доля достигала всего лишь 3.9 %, тогда как в Кемеровской области – 30.4 % (Окулова, Андреева, 2008). Это свидетельствует о том, что строение  $M^3$  у полевков заповедника является довольно сложным. Остальные вариации очень редки, их доля не превышает 1 %. Тип 3/3 был описан у красной полевки как редкий еще в 1939 г. Н.Ф. Егориным (*цит.* по: Огнев, 1950). Он считал животных с такими зубами старыми, у которых в результате стирания произошла редукция выступающих углов. У полевков верхнепечорской тайги такая вариация встречается чаще у перезимовавших животных. Но, как справедливо заметил С.И. Огнев (1950), такой тип соотношения углов встречается изредка независимо от возраста. Высокая доля этой вариации (28.2 %) у полевков Удмуртии (Окулова, Андреева, 2008) обусловлена тем, что выборка состояла из молодых и взрослых животных.

Число замкнутых дентиновых полей на поверхности  $M^3$  у животных Печоро-Ильчского заповедника колеблется от одного до шести (табл. 1). Чаще всего встречается вариация с четырьмя полями (в среднем 68 %), затем по мере уменьшения – с тремя (16.3 %) и пятью полями (11.1 %). Единично представлены крайние типы. Для сравнения мы взяли буквенные обозначения морфотипов, которые приведены в работе А.В. Бородина с соавторами (2006). Для красной полевки Печоро-Ильчского заповедника отмечено максимальное разнообразие вариаций – 12, тогда как для данного вида Среднего Урала – только две. В целом для лесных полевков Висимского заповедника было выделено только 12 вариантов слияния

Таблица 1

**Варианты слияния дентиновых полей  
на жевательной поверхности М<sup>3</sup>  
и частота их встречаемости (ЧВ)  
у красной полевки Печоро-Ильчского заповедника**

Тип	Вариант слияния полей				ЧВ, %
	ПНП-1	1-2	2-3	3-ЗНП	
A	+	+	+	+	0.7
B	-	+	+	+	3.2
C	-	-	+	+	3.6
D	-	-	-	+	69.6
E	+	-	-	+	0.4
G	-	+	-	+	12.6
I	-	+	-	-	0.1
J	-	-	+	-	0.6
K	-	-	-	-	8.9
L	+	-	+	+	0.3
Деление на два поля ЗНП					1.2
Дополнительное поле на ЗНП					1.8

*Примечание.* Здесь и далее: прочерк – отсутствие указанного показателя. Условные обозначения отделов зубов те же, что на рис. 1. Для животных Висимского заповедника ЧВ составляет для типов D и G соответственно 70-80 и 30-20 % (Бородин и др., 2006).

петель. В обоих заповедниках у зверьков преобладают морфы D и G. В первом случае задняя непарная петля сливается с третьей петлей, во втором – кроме данного варианта присоединения сливаются первая и вторая петли. В.Л. Голикова и И.В. Еремина (1982) это присоединение также считают наиболее типичным для красной полевки.

Таким образом, число выступающих углов и число замкнутых пространств на жевательной поверхности М<sup>3</sup> сильно варьируют. Разные варианты сочетания складчатости и числа полей и дают все разнообразие морфотипов. Всего у красной полевки Печоро-Ильчского заповедника выделено 15 типов строения третьего верхнего коренного зуба (рис. 2). Следует отметить, что различные варианты слияния петель здесь не учитываются, важно лишь число петель. Приведенная схема указывает, что наиболее полно реализована морфотипическая изменчивость в двух типах складчатости. У зубов с выступающими углами 4/4 отмечены все варианты изменчивости числа полей, у зубов с соотношением углов 3/4 – число замкнутых полей варьирует от одного до пяти.

Таблица 2

**Частота встречаемости разных морфотипов  
третьего верхнего коренного зуба (М<sup>3</sup>)  
в популяциях красной полевки  
Печоро-Ильчского заповедника**

Количество дентиновых полей	Тип складчатости				
	3/3	3/4	4/3	4/4	5/4
Один	-	0.3	-	0.4	-
Два	-	0.9	-	2.6	-
Три	-	10.8	-	5.5	-
Четыре	0.1	47.0	0.1	20.6	0.1
Пять	0.2	2.9	-	8.1	-
Шесть	-	-	-	0.4	-

К основным морфотипам (табл. 2) М<sup>3</sup> красной полевки Печоро-Ильчского относятся три – 3/4(4) – 47.0, 4/4(4) – 20.7 и 3/4(3) – 10.8 %. Кроме того, обычны четыре морфотипа – 4/4(5), 4/4(3), 3/4(5) и 4/4(2), удельный вес которых составляет вместе 19.0 %. Редкие вариации рисунка жевательной поверхности зуба представлены восемью типами (2.5 %).

**Изменчивость рисунка М<sub>1</sub>.** Число выступающих углов с наружной стороны зуба варьирует от трех до пяти, с внутренней стороны – от четырех до пяти. Разные сочетания в соотношении этих углов образуют всего четыре вариации – 3/4, 4/4, 4/5 и 5/4. В популяции красной полевки заповедника доминируют полевки, у которых на М с обеих сторон присутствует по четыре угла. Удельный вес этой вариации составляет в среднем 88.3 %. Обычны также зубы с типом складчатости 4/5, но их частота значительно меньше – 11.8 %. Остальные варианты соотношения углов очень редки, их доля не превышает 1 %.

С.И. Огнев (1950) отмечал на жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба от четырех до семи замкнутых пространств. У полевок верхнепечорской тайги их число варьирует от двух до семи. Преобладают зубы с четырьмя (39.2 %) и пятью (38.0 %) замкнутыми пространствами. Довольно обычны также варианты с шестью (14.5 %) и тремя (5.3 %) полями. Остальные вариации редки. Как и в случае с зубами М<sup>3</sup> на М<sub>1</sub> по сравнению с животными Висимского заповедника у полевок Печоро-Ильчского заповедника выделено большее число вариантов слияния дентиновых полей (табл. 3). В первом случае отмечены всего лишь три вариации (Бородин и др. 2006), во втором – 14. Такие различия обусловлены, по-видимому, тем, что в Висимском заповеднике объем выборки был незначительным (рассмотрено не более 22 моляров). При этом наиболее многочисленными по частотам варианты зубов у красной полевки обоих заповедников совпадают.

Анализ изменчивости одонтологических признаков по двум составляющим рисунка зуба – складчатости боковых сторон зуба и числу замкнутых дентиновых полей – позволил выделить полевок Печоро-Ильчского заповедника 16 морфотипов (рис. 2). Наиболее полно морфотипическая изменчивость реализована в двух типах складчатости – 4/4 и 4/5. У таких зубов максимальным изменяется число замкнутых полей (от двух до семи).

В популяции красной полевки заповедник преобладают два морфотипа – 4/4(4) и 4/4(5), доля которых достигает соответственно 35.0 и 34.2 % (табл. 4). Довольно значителен удельный вес морфотипа 4/4(6) – 12.2 %. Шесть вариантов рисунка строения первого нижнего зуба встречаются реже, вместе они составляют всего лишь 18.1 %, шесть морфотипов встречаются в единичном количестве. Среди них зубы с очень простым строением – 3/4(4), 3/4(5) или имеющим наружной стороны пять выступающих углов.

**Особенности морфотипической изменчивости зубов красной полевки в разных ландшафтных районах заповедника**

Многие популяционные показатели красной полевки на территории заповедника меняются в ландшафтном радиенте (Бобрецов, 2004). Такой интегрированный показатель условий существования, как численность, увеличивается от равнины к горам. Среднее число полевков в горах в три раза превышает аналогичные показатели, полученные для равнины. Это свидетельствует о большей экологической емкости горных местообитаний. Вместе с тем, в этом же направлении возрастает суровость климата. Эти факторы оказывают существенное влияние на морфотипическую изменчивость зубов животных.

Как уже было отмечено выше, направление изменчивости и концентрации вариаций рисунка различной ложности на жевательной поверхности  $M^3$  и  $M_1$  носят неодинаковый, а в ряде случаев и противоположный характер (Голикова и др., 1983; Поздняков, 2003). Это было показано и нами на темной полевке Печоро-Илычского заповедника, у которой была выявлена четкая связь строения рисунка с ландшафтными условиями только у  $M_1$ , тогда как у  $M^3$  таковая отсутствовала (Бобрецов, 2007).

Число морфотипов третьего верхнего коренного зуба у красной полевки в разных районах варьировало от девяти до 13, наименьшим было у полевков равнинного района. Повсеместно доминировал морфотип 3/4(4). Отмечено достоверное понижение удельного веса его от равнины к горам (рис. 3). В популяции красной полевки равнины доля этого морфотипа составляла 3.0, в предгорьях – 45.5, горах – 2.5 %. Вторым по значению является морфотип 4/4(4). Его доля колеблется от 18.7 % на равнине до 21.8 % в горах. Однако эти различия не являются достоверными. Для морфотипов 4/4(2) и 4/4(3) отмечены значительные тренды увеличения их долей в направлении гор. Так, для морфотипа 4/4(2) удельный вес изменялся в этом направлении от 1.1 до 4.7 %, а для морфотипа 4/4(3) – от 3.2 до 3.0 %. Редкими являются шесть вариаций рисунка жевательной поверхности  $M^3$ .

Число морфотипов первого нижнего коренного зуба варьировало по районам в меньшей степени – от 11 до 13. Наименьше их число отмечено в

А

	3/3	3/4	4/3	4/4	5/4
1					
2					
3					
4					
5					
6					

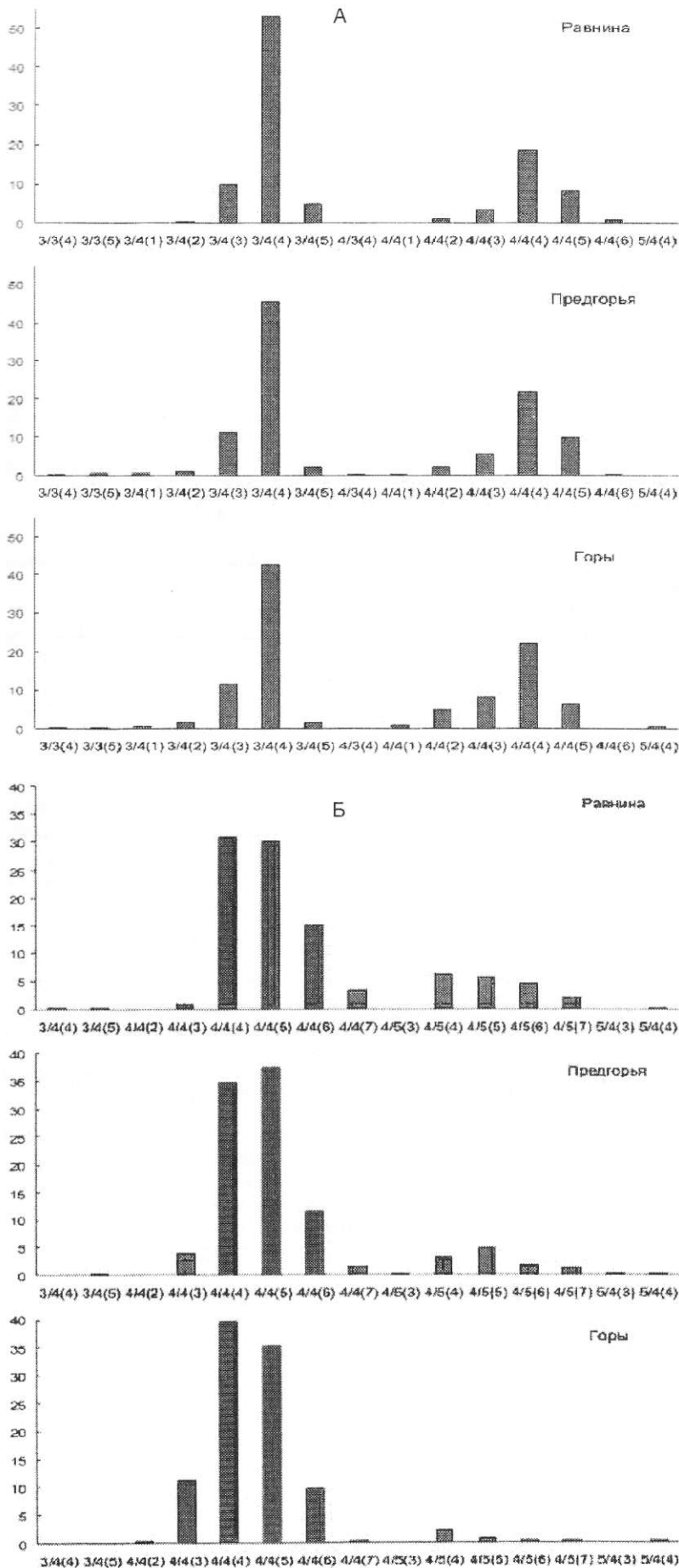
Б

	3/4	4/4	4/5	5/4
2				
3				
4				
5				
6				
7				

Рис. 2. Морфотипы жевательной поверхности третьего верхнего (А) коренного зуба ( $M^3$ ) и первого нижнего (Б) коренного зуба ( $M_1$ ) красной полевки Печоро-Илычского заповедника. Левая сторона зуба – наружная, правая – внутренняя.

По горизонтали: класс складчатости.

По вертикали: число замкнутых пространств.



горном районе (рис. 3). Во всех ландшафтных группировках преобладали вариации 4/4(4) и 4/4(5). Удельный вес первой из них достоверно увеличивался от равнины к горам (от 30.4 до 39.5 %). Для второго морфотипа характерна неопределенная изменчивость. Значительными различиями в частоте распределения по районам характеризуется вариация 4/4(3). Наименьшие ее значения зафиксированы у полевков равнинного района (0.7 %) максимальные – у горных животных (11.1 %). Для части морфотипов 4/5(4), 4/5(5) и 4/5(6) отмечены достоверные тренды уменьшения их частоты от равнины к горам. Например, удельный вес вариации 4/5(5) в этом направлении понижался с 5.7 до 0.6 %

Анализ рисунка жевательной поверхности коренных зубов красной полевки разных ландшафтных районов заповедника выявил противоположные векторы изменчивости  $M^3$  и  $M_1$ . Особо наглядно эту закономерность демонстрирует вариабельность сложности рисунка (рис. 4). Для обоих зубов на основании числа выступающих углов были выделены простые и сложные варианты рисунка. К сложным морфотипам  $M^3$  относили зубы с типами складчатости 4/4 и 5/4, а средним – 4/5 и 5/4. Частота сложных морфотипов  $M^3$  увеличивается от равнины к горам. Различия достоверны между полевками равнинного района и предгорного и горного районов. Если доля таких вариаций на равнине составляет 32.1%, то в горах – 42.1%. Удельный вес сложных морфотипов  $M_1$  более значителен у животных равнинного района (19.2 %) тогда как у особей горной тайги он снижается до 3.7 %.

Считается, что структура жевательной поверхности зубов полевки связана с характером питания животных. Например, с повышением удельного веса твердых кормов у рыжей полевки увеличивается доля зверьков с сложными морфотипами (Андреев, 2008; Окулова, Андреева, 2008). Там где в питании полевки преобладают зеленые корма, зубы животных утрачены проще. По крайней мере, рассчитанный Н.М. Окуловой и Т.А. Ал

Рис. 3. Встречаемость морфотипов третьего (А) верхнего коренного зуба ( $M^3$ ) и первого (Б) нижнего коренного зуба ( $M_1$ ) у красной полевки в разных ландшафтных районах Печорско-Ильчского заповедника.

еевой (2008) коэффициент корреляции частоты тенных кормов в желудках с частотой встречаемости простых вариантов строения  $M^3$  оказался достоверным:  $r = 0.511$ ,  $p = 0.0359$ . В то же время для водяной полевки были получены совсем другие данные: у этого вида с увеличением ли зеленых кормов происходит усложнение строения зубов (Агаджанян, Ербаева, 1983). У серых левков отмечено увеличение частоты сложных вариаций (в особенности у  $M^3$ ) в более суровых условиях среды (Поздняков, 1995, 2003). У темной полевки заповедника отчетливую связь с природными условиями территории, наоборот, демонстрирует только  $M_1$  (Бобрецов, 2007). У этого вида наблюдается усложнение строения жевательной поверхности зубов от равнины к горам.

Приведенные выше данные показывают не только различные тенденции в изменчивости зубов у разных видов полевок, но и разные тренды в изменчивости отдельных моляров у одного и того же вида. У красной полевки Печоро-Илычского заповедника частота сложных морфотипов  $M_1$  в направлении гор уменьшается, тогда как у темной полевки увеличивается. И наоборот, доля сложных вариантов строения зубов  $M^3$  у красной полевки в этом направлении возрастает, а у темной полевки остается без изменения. Возможно, следствием такой неоднозначности в проявлении трендов является тот факт, что для разных видов характерны разные направления в адаптации структуры зубов (Окулова, Андреева, 2008).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины. М.: Наука, 09. 676 с. – (Тр. Палеонтологического ин-та; 289).
- Агаджанян А.К., Ербаева М.А. Поздне-кайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СР. М.: Наука, 1983. 189 с.
- Андреева Т.А. Внутривидовая дифференциация ролей рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schr., 1780: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. , 2008. 26 с.
- Андреева Т.А., Окулова Н.М. Изменчивость рыжей полевки Приокско-Террасного заповедника. Сообщение 2. Изменчивость жевательной поверхности зубов // Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пуццоно, 2005. 160-167.
- Бобрецов А.В. Экология красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в градиенте равнинных и горных ландшафтов // Методы популяционной экологии: Матер. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. С. 23-24.
- Бобрецов А.В. Морфотипическая изменчивость зубов темной полевки (*Microtus agrestis*) Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. 158-164.
- Бородин А.В. Полевки рода *Clethrionomys* из толеновых отложений Лобвинской пещеры // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург, 1995. С. 103-119.

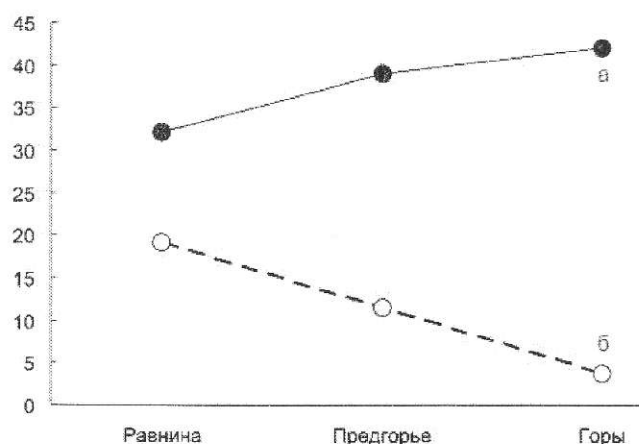


Рис. 4. Доля зубов (%) по вертикали со сложными морфотипами  $M^3$  (а) и  $M_1$  (б) у красной полевки в разных ландшафтных районах.

Таблица 3

**Варианты слияния дентиновых полей на жевательной поверхности  $M_1$  и частота их встречаемости (ЧВ) у красной полевки Печоро-Илычского заповедника**

Тип	Вариант слияния полей					ЧВ, %
	ПНП-5	5-4	4-3	3-2	3-1	
1	–	–	–	–	–	3.0
2	+	–	–	–	–	9.0
3	+	+	–	–	–	0.3
4	+	+	+	–	–	0.1
5	+	–	+	–	–	0.4
6	–	+	–	–	–	0.1
7	–	–	–	–	+	5.4
8	+	–	–	–	+	36.1
9	–	+	–	–	+	0.2
10	+	+	–	–	+	7.6
11	+	+	+	–	+	5.7
12	+	+	+	+	+	0.1
13	+	–	+	–	+	31.2
14	–	–	+	–	+	0.8

Примечание. Вариант слияния полей 1-ЗНП отсутствует для всех указанных типов. Для животных Висимского заповедника ЧВ составляет для типов 8, 10 и 13 соответственно 36.4-45.4, 27.3-18.2 и 36.7-36.7 % (Бородин и др., 2006).

Таблица 4

**Частота встречаемости разных морфотипов первого нижнего коренного зуба ( $M_1$ ) в популяциях красной полевки Печоро-Илычского заповедника, %**

Количество дентиновых полей	Тип складчатости			
	3/4	4/4	4/5	5/4
Два	–	0.1	–	–
Три	–	5.2	0.1	0.1
Четыре	0.1	35.0	3.9	0.2
Пять	0.1	34.2	3.7	–
Шесть	–	12.2	2.3	–
Семь	–	1.7	1.2	–

Бородин А.В., Давыдова Ю.А., Елькина М.А. Одонтологические характеристики полевок рода *Clethrionomys* (Tilesius, 1850) Висимского заповедника // Экологические исследования в Висим-

ском биосферном заповеднике. Матер. науч. конф., посвящ. 35-летию Висимского заповедника. Екатеринбург, 2006. С. 77-85.

Большаков В.Н., Васильева М.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука, 1967. 232 с.

Воронцов Н.Н. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны: Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1982. Т. 3, вып. 6. 451 с.

Голенищев Ф.Н. Морфологические особенности и распространение близких видов полевок рода *Microtus*: *M. tujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1975 и *M. maximowiczii* Schrenk, 1858 // Морфология и систематика млекопитающих. Л., 1982. С. 73-84. – (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 115).

Голикова В.Л., Еремина И.В. Проявление и изменчивость краниологических признаков у лесных полевок // Млекопитающие СССР: Матер. докл. III съезда Всесоюз. териол. об-ва. М., 1982. С. 27-28.

Голикова В.Л., Еремина И.В., Скороход И.В. Направления изменчивости серых и рыжих полевок в разных ландшафтно-климатических зонах // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 79-81.

Еремина И.В. География и эволюция фенорисунка жевательной поверхности коренных зубов некоторых представителей подсемейства *Microtinae* (Rodentia: Cricetidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1974. 26 с.

Истомина А.В., Алексеева Т.А. Встречаемость фенорисунка жевательной поверхности  $M_1$  европейской рыжей полевки на разных фазах динамики численности // Матер. докл. V съезда ВТО АН СССР. М., 1990. Т. 2. С. 156-157.

Круковер А.А. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов не-

корнезубых полевок. Новосибирск, 1989. 38 с. – (Науч. сообщ. / ИГиГ СО АН СССР; № 12).

Лебедкина Н.С. Морфо-функциональный анализ черепа зайцев и полевок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1949. 20 с.

Малеева А.Г. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л., 1976. С. 48-57. – (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 66).

Маркова А.К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины (их значение для палеогеографии и стратиграфии). М.: Наука, 1982. 186 с.

Окулова Н.М., Андреева Т.А. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) по данным изменчивости жевательной поверхности зубов  $M^3$  // Зоол. журн., 2008. Т. 87. № 8. С. 991-1003.

Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*Maximowiczii*» (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн., 1993. Т. 72, вып. 11. С. 114-125.

Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость серых полевок (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) связи с температурными условиями // Усп. совр. биол., 2003. Т. 123, № 2. С. 187-194.

Сердюк Н.В. Морфотипическая изменчивость зубов узкочерепной полевки *Stenocranius gregali* Pallas из плейстоценовых отложений Денисово пещеры (Алтай) // Палеонтол. журн., 2001. № 4. С. 97-105.

Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий / М.Н. Мейер, Ф.Н. Голенищев, С.И. Раджабли и др. СПб., 1996. 315 с. – (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 232).

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.И. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Niethammer J. Rotelmause (*Clethrionomys* i *Gewollen der Sperbereute* (*Surnia Ulula*) // *Saugetierkundliche mitteilungen*, 1984. Bd 31. S. 171-177