

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
Кафедра зоологии и эволюционной экологии животных

Заведующий кафедрой
Профессор, д-р биол. наук
С.Н. Гашев

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
магистра

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНИВОСТЬ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК р.
CLETHRIONOMYS (ARNICOLINAE, RODENTIA) ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

06.04.01 Биология
Магистерская программа «Зоология позвоночных»

Выполнила работу
студентка 2 курса
очной формы обучения

Моторина Ангелина Сергеевна

Научный руководитель
канд. биол. наук, доцент

Сорокина Наталья Владимировна

Рецензент:
канд. биол. наук,
заведующий кафедрой биологии,
географии и методики их преподавания,
Тюменский государственный университет, г. Ишим

Левых Алёна Юрьевна

Тюмень
2020

АННОТАЦИЯ

с. 70, рис. 19, табл. 15, библи. 83, прил.5.

Изучена морфотипическая изменчивость щечных зубов красной и рыжей полевки в Тюменской области. Выявлена географическая и возрастная изменчивость щечных зубов M_1 и M^3 красной и рыжей полевки Тюменской области. Структура жевательной поверхности зуба M^3 подвержена географической изменчивости, с продвижением на север Тюменской области происходит усложнение зуба M^3 . Выявлена достоверная положительная корреляционная связь между географической широтой и коэффициентом сложности зуба M^3 рыжей полевки. Проанализирована возрастная изменчивость щечных зубов M_1 и M^3 полевок р. *Clethrionomys*. Получены достоверные различия сложности зуба M^3 красной полевки в различных возрастных группах. Структура жевательной поверхности зуба M^3 красной полевки подвержена возрастной изменчивости, с возрастом происходит упрощение зуба M^3 . Географическая и возрастная изменчивость коренного зуба M_1 по нашим данным не найдена. Вероятно, M_1 находится под влиянием ряда дополнительных факторов, которые нами не учтены.

Ключевые слова: морфотипическая изменчивость, M_1 , M^3 , красная полевка, рыжая полевка, корреляция, дисперсионный анализ, Тюменская область.

The morphotypic variability of the buccal teeth of the *Clethrionomys rutilus* and *Clethrionomys glareolus* in the Tyumen region was studied. Geographic and age-related variability of the buccal teeth M_1 and M^3 of the *Clethrionomys rutilus* and *Clethrionomys glareolus* of the Tyumen region was revealed. The structure of the chewing surface of the M^3 tooth is subject to geographical variability, with the advance to the north of the Tyumen region, the M^3 tooth becomes more complex. A reliable positive correlation between the geographical latitude and the coefficient of complexity of the tooth M^3 of the bank vole was revealed. The age-related variability of the M_1 and M^3 buccal teeth of *Clethrionomys* voles was analyzed. Significant differences in the complexity of the tooth of the M^3 of the *Clethrionomys rutilus*

were obtained in different age groups. The structure of the chewing surface of the *Clethrionomys rutilus* M³ tooth is subject to age-related variability, with the simplification of the M³ tooth occurs with age. Geographic and age-related variability of the molar M₁ according to our data was not found. Probably, M₁ is influenced by a number of additional factors that we have not taken into account.

Key words: morphotypic variability, M₁, M³, *Clethrionomys rutilus*, *Clethrionomys glareolus*, correlation, analysis of variance, Tyumen region.

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	5
ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	8
1. 1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК.....	8
1.1.1 ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК.....	8
1.1.2. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПОЛЕВОК Р. <i>CLETHRIONOMYS</i>	14
1.2. СТРОЕНИЕ ЗУБОВ ПОЛЕВОК Р. <i>CLETHRIONOMYS</i>	19
1.3. ВАРИАЦИИ СТРОЕНИЯ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК Р. <i>CLETHRIONOMYS</i>	26
1.4. МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК Р. <i>CLETHRIONOMYS</i>	30
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	39
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	43
3. 1. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ M_1 И M^3 ПОЛЕВОК Р. <i>CLETHRIONOMYS</i>	43
3. 2. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ M_1 И M^3 ПОЛЕВОК Р. <i>CLETHRIONOMYS</i>	52
ВЫВОДЫ.....	54
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	55
ПРИЛОЖЕНИЕ	64

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

M ₁	–	первый нижний коренной зуб
M ₂	–	второй нижний коренной зуб
M ³	–	третий верхний коренной зуб
Cl.	–	<i>Clethrionomys</i>
Cl.g.	–	<i>Clethrionomys glareolus</i>
Cl.r.	–	<i>Clethrionomys rutilus</i>
LRA2	–	второй лингвиальный входящий угол
LRA3	–	третий лингвиальный входящий угол
LRA4	–	четвертый лингвиальный входящий угол
BRA2	–	второй лабиальный выходящий угол
р.	–	род
с.	–	село
д.	–	деревня
г.	–	город
КСЗ	–	коэффициент сложности зуба

ВВЕДЕНИЕ

Одним из фундаментальных свойств всех биологических систем, является изменчивость, она может возникнуть на разных уровнях и в различных формах. Самое важное при изучении процесса эволюционных преобразований является исследование изменчивости на индивидуальном уровне и переходе в изменчивость видов, групп, популяций [Епифанцева, с. 61].

В Тюменской области обитает три вида полевок р. *Clethrionomys*: красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846) [Гашев, 2008, с. 336].

Для более глубокого анализа данных задач, особый интерес представляют широкоареальные виды. Хорошим модельным объектом при изучении внутривидового разнообразия служат полевки р. *Clethrionomys*, в нашем исследовании мы изучаем изменчивость на красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей полевках (*Clethrionomys glareolus*), которые обладают такими свойствами, как широкий ареал распространения, обладают высокой численностью, являются типичными представителями Тюменской области [Андреева, 2008, с. 26].

Изучение процессов микроэволюции при исследовании общих закономерностей одонтологической изменчивости полевок, позволит более детально изучить пути адаптации животных к среде обитания [Большаков, Васильева, Малеева, 1980, с. 140] [Фоминых, 2011, с. 21]. На данный момент изменчивость щечных зубов полевок рода *Clethrionomys* является малоизученным вопросом. Изучение морфотипической изменчивости считается актуальным на сегодняшний день, так как позволит получить более подробную характеристику лесных полевок [Большаков, Васильева, Малеева., 1980, с. 140].

При наличии ясных представлений о половой, возрастной, географической и других форм внутривидовой изменчивости может помочь в

изучении межвидовых различий. Одонтологические признаки являются достаточно информативными при изучении внутри- и межвидовой изменчивости подсемейства *Arvicolinae*. [Маркова, 2006, с. 3].

Цель работы: изучить морфотипическую изменчивость структуры жевательной поверхности щечных зубов M_1 и M^3 полевок р. *Clethrionomys* Тюменской области.

Задачи:

1. Определить морфотипы и изучить разнообразие жевательной поверхности щечных зубов M_1 и M^3 красной и рыжей полевки из различных частей ареала Тюменской области;

2. Исследовать частоту встречаемости морфотипов и коэффициент сложности щечных зубов M_1 и M^3 красной и рыжей полевки Тюменской области;

3. Охарактеризовать межвидовую, географическую и возрастную изменчивость морфотипов щечных зубов у полевок р. *Clethrionomys* Тюменской области;

4. Изучить влияние возраста на сложность щечных зубов M_1 и M^3 красной и рыжей полевки из различных частей ареала Тюменской области.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1. 1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

1.1.1 ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

Лесные полевки это мелкие мышеобразные грызуны. У лесных полевок коренные зубы имеют корни в отличии от большинства других полевок. Длина тела лесных полевок может достигать 7-16 см, а длина хвоста 2,5-6 см. Окраска яркая, спинная сторона тела обычно красновато-коричневого оттенка, а брюхо серого или белого цвета. Глаза небольшие. Едва заметные ушные раковины [Громов, Поляков, 1977, с. 502].

Красная полевка имеет яркий окрас. На спинной стороне тела преобладает красновато-ржавый или рыжий цвет, а также по бокам тела имеется серая окраска. Брюхо светлое. Длина тела взрослой красной полевки составляет около 12 см, длина хвоста от 2,7 до 5 см, чаще всего 4 см. Весь хвост покрыт волосками, на конце хвоста в зимний период образуется «кисточка» (рис. 1).

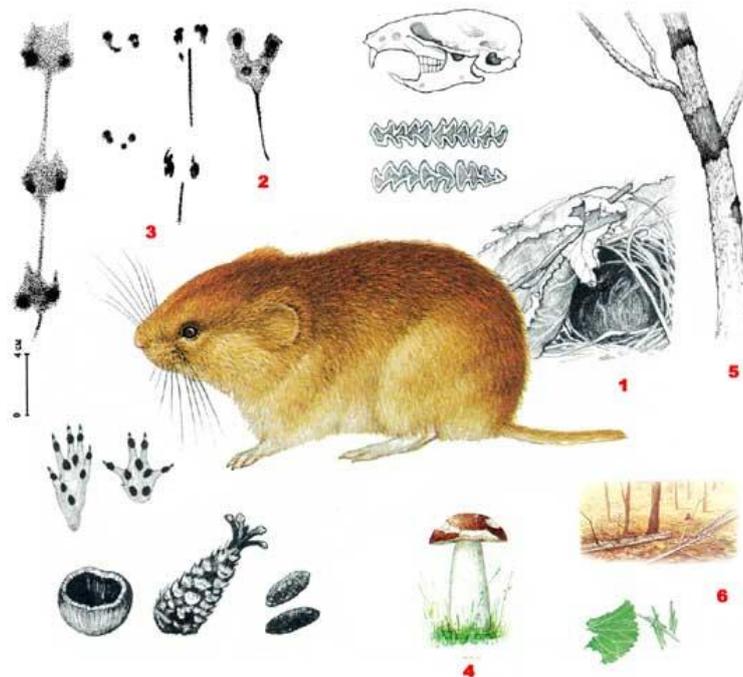


Рис.1. Внешний вид красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

Череп красной полевки в отличие от рыжей полевки имеет менее ювенильный вид (рис. 2). Слуховые барабаны не вздуты, соответственно затылочная высота черепа меньше. Слабо сужены носовые кости в среднем отделе и менее конусообразно изогнуты в переднем [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

Формируются корни у щечных зубов. К двум месяцам заканчивается формирование пульпарной полости, к трем месяцам у большинства особей появляются замкнутые корни [Андреева, 2008, с. 173]. Высота коронки зуба небольшая (прил. 1). Происходит различное слияние дентиновых полей призм щечных зубов. Грани противоположащих входящих углов полностью не смыкаются. У взрослых особей во входящих углах имеется отложения наружного цемента в отличие от молодых, у которых они едва заметны [Бородин, 2009, с. 100].

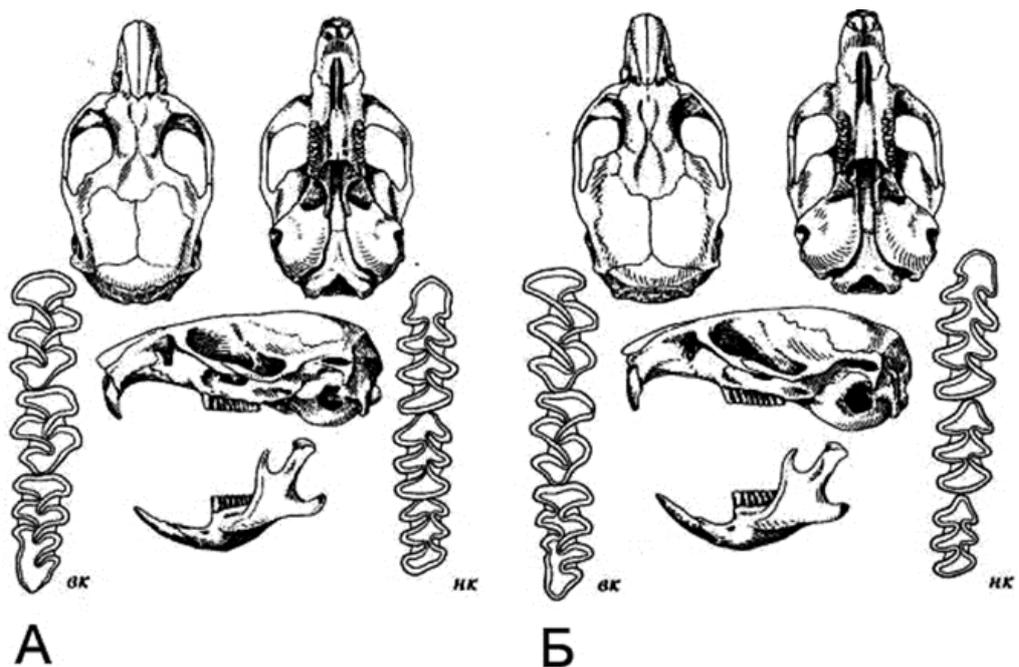


Рис.2. Черепа полевок р. *Clethrionomys*. А. Красная полевка; Б. Рыжая полевка [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

Рыжая полевка в длину достигает около 120 мм, а длина хвоста составляет 60 мм. Окраска рыжей полевки ржаво коричневых оттенков. Хвост сверху окрашен темными цветами, а снизу светлыми. Вся длина хвоста

покрыта короткими и редкими волосками, зачастую виден чешуйчатый покров кожи. У красной полевки такого не обнаружено (рис. 3).



Рис.3. Внешний вид рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

У рыжей полевки череп ювенильного типа (рис. 2 Б). Мозговая капсула округлая, в лобно-теменной области не сильно уплощенная. Лицевой отдел и носовые кости укорочены, опущены вниз и сужены в их средней части. Низко расположенные скуловые дуги. У рыжей полевки средний размер слуховых барабанов. Угловой отдел нижней челюстной кости не укорочен [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

В разной степени слиты дентиновые поля призм у щечных зубов. Формируются корни у щечных зубов. У взрослых зверьков образуется уплотненные отложения наружного цемента, а у молодых особей почти незаметны. А также у молодых полевок грани противоположащих входящих углов смыкаются частично. Также как у красной полевки к двум месяцам идет формирование единой пульпарной полости. Толщина эмали слабо дифференцирована у молодых особей. На жевательной поверхности эмаль

может быть непрерывной [Андреева, 2008, с. 173]. Средняя высота коронки для данных представителей рода (прил. 1) [Бородин, 2009, с. 100].

Красная полевка распространена в лесах Евразии и Северной Америке. На территории России считается массовым и распространенным видом, которая предпочитает таежные леса. В тундру проникают по пойменным лесам. В Сибири чаще всего заселяют островные леса лесостепи и степные лесополосы. Красная полевка может поселиться в хозяйственных и жилых помещениях. Была замечена в горах, на высоте 1400 м, кедровых стланниках, криволесье и т.д. Также она встречена на островах Сахалин, Шантарских, Карагинский. Полевку интродуцировали на острова Беринга и Медный (рис.4.) [Чужеродные виды на территории России [Электронный ресурс]].



Рис.4. Евразийская часть ареала красной полевки (1) и место ее случайной интродукции (2) [Чужеродные виды на территории России [Электронный ресурс]].

Рыжая полевка охватывает большие территории, так как является политипическим видом мелких лесных грызунов. В данный момент территория заселения рыжей полевки (рис. 5) все смешанные леса Европы,

Европейской части России и Западной Сибири – на западе от Великобритании и Ирландии до Западного Саяна и р. Енисей на востоке [Башенина, 1981, с. 351] [Shenbrot, Krasnov, 2005, p. 336]. Рыжая полевка не встречается в тундре. Обитает этот зверек в лесах, чаще всего это леса смешанного типа или тайга с травянистыми участками [Башенина, 1981, с. 351] [Смирнов, Большаков, Бородин, 1986, с. 144] [Мельникова, 2014, с. 141].



Рис.5. Ареал Рыжей полевки [Amori, Angelici, Prigioni, Taglianti, 1996, p.4].

В Тюменской области выделены зоогеографические зоны и подзоны, которые основаны на методе наложения ареалов с учетом природно-климатическим и геоботаническим делением региона для современных фаун млекопитающих [Гашев, 2000, с. 22] [Болховских, Гашев, 2001, с. 330-339.] (Рис. 6). В Тюменской области хорошо выделяются интразональные пойменные комплексы животных, которые расположены на всей территории области с юга на север вдоль рек Иртыша, Оби и Тобола. Интразональный ландшафт поймы рек занимает особое место, как стадии переживания, места концентрации и пути проникновения животных на сопредельные природные зоны [Телегин, 1963, с. 34] [Бойков, 1981, с. 44].

Естественными границами между отдельными подзонами и провинциями служат высокие берега и поймы крупных рек, которые образуют

преграды для расселения животных. Всё это определяет особенности фаунистических комплексов в районах, расположенных вблизи крупных рек. Отдельные провинции выделяются на определенных территориях, основанные на сходстве и различиях фаунистических комплексов [Гашев, 2000, с. 22] [Гашев, Сорокина, Хританько, 2010, с. 2].

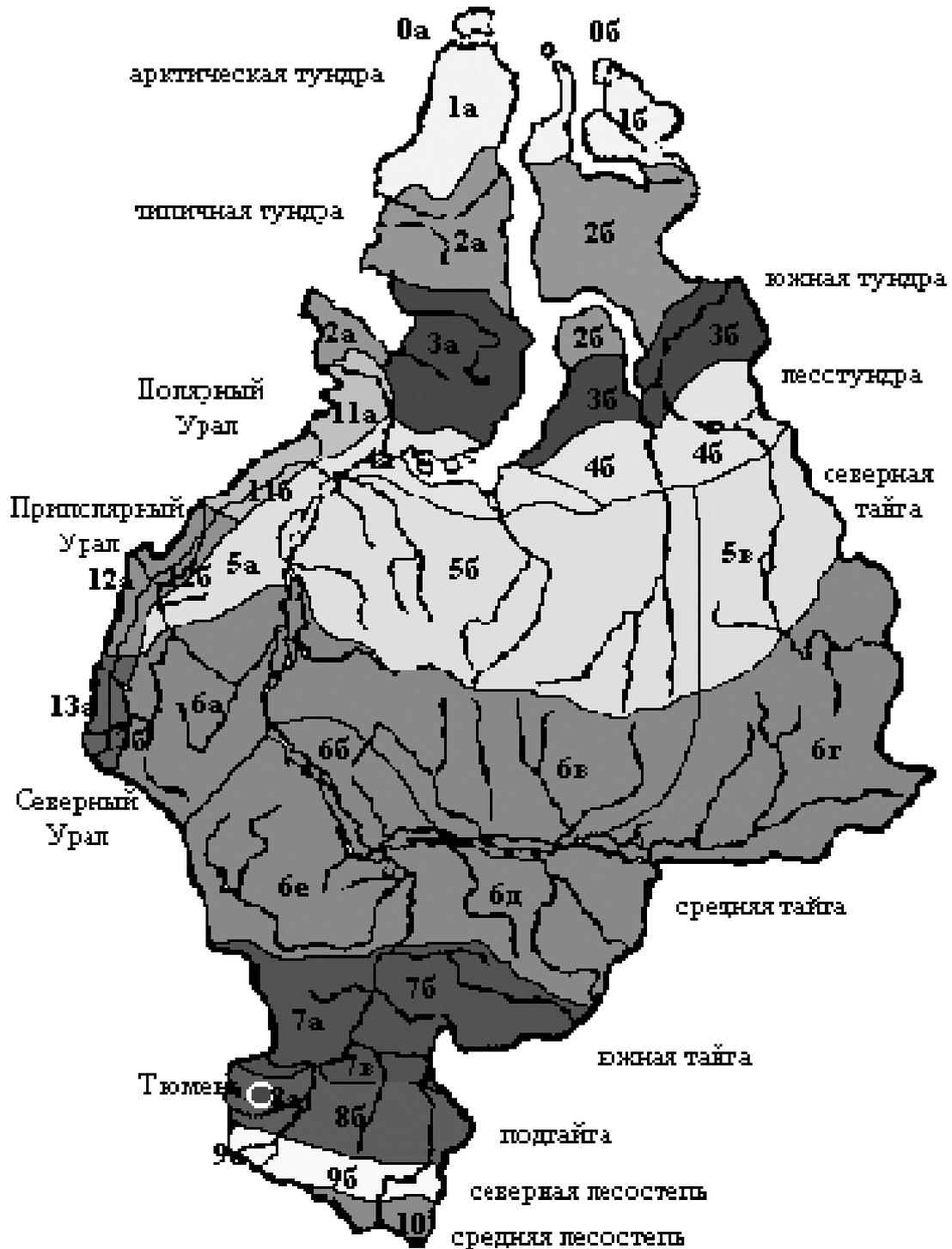


Рис. 6. Схема зоогеографического районирования Тюменской области [Гашев, Сорокина, Хританько, 2010, с. 2]

0.Арктическая акватория: 0а.- Карско-Байдарацкая провинция, 0б.- Гыданско-Обская провинция; 1.Арктическая тундра: 1а.- Ямальская пров., 1б.- Гыданская пров.; 2.Типичная тундра: 2а.- Байдарацко-Ямальская пров., 2б.- Гыданско-Тазовская пров.; 3.Южная тундра: 3а.- Южно-Ямальская пров., 3б.- Нижне-Тазовская пров.; 4.Лесотундра: 4а.- Обская пров., 4б.- Пуровско-Тазовская пров.; 5.Северная тайга: 5а.- Зауральская пров., 5б.- Надымско-Пуровская пров., 5в.- Тазовская пров.; 6.Средняя тайга: 6а.- Сосьвинская пров., 6б.- Белогорская пров., 6в.- Сургутская пров., 6г.- Вахско-Тазовская пров., 6д.- Юганская провинция; 6е – Кондинская пров., 7.Южная тайга: 7а.- Носкинская пров., 7б.- Демьянская пров., 7в.- Северо-Вагайская пров.; 8.Подтайга: 8а.- Тюменская пров., 8б.- Вагайско-Ишимская пров.; 9.Северная лесостепь: 9а.- Исетская пров., 9б.- Ишимская пров.; 10.Средняя лесостепь: Армизоно-Сладковская пров.; 11.Полярный Урал; 2.Приполярный Урал; 13.Северный Урал (по всей горной стране: а.- горно-тундровая подзона, б.- горно-таежная подзона).

1.1.2. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПОЛЕВОК Р. *CLETHRIONOMYS*

Красная полевка является типичным растительным полифагом со сменой кормов. Обычно красная полевка весной и в начале лета питается зелеными частями растений, а в остальную часть лета и осенью в рационе преобладают ягоды, грибы и семена. Лишайники и мхи поедаются зимой (Центр. Якутия). А также эпизодически была встречена пища животного происхождения. Красная полевка зачастую на севере делает запасы корма на зиму [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

По изученным данным [Фоминых, Маркова, Бородин, Давыдова, 2010, с. 468], была отмечена эврифагийность в питании красной полевки в различных ареалах. Особи поедали почти все виды корма, которые находились на их местообитании, особое место занимали калорийные корма. От годового сезона и обилия корма в природе зависит его степень потребления.

Отмечалось, что сезонные различия значительно ощутимее географических. Сравнение литературных данных (рис. 7, табл. 1) показало, что красная полевка в Карелии не отличается от других особей из других частей ареала, а даже есть некоторые особенности. Такая как частое поедание семян и зелени в отличии от ягод и грибов. Данное явление также можно объяснить низким урожаем данных кормов в период исследования. Питание красной полевки меняется с сезонами года. Весной и в начале лета основной рацион составляет зелень, лишайники и мхи. Также в конце весны и начале лета встречается животный корм. Разнообразие в пище у красной полевки приходится на конец лета. Не так часто потребляется зелень, ее заменяют ягоды (брусника, черника, земляника и др.), семена хвойных деревьев и трав или грибы.

Осенью питание очень разнородное. Зимой зачастую поедаются грубые корма (мхи, лишайники и кора), а также зелень и семена хвойных деревьев, которые сохранились под снегом [Фоминых, Маркова, Бородин, Давыдова, 2010, с. 471].

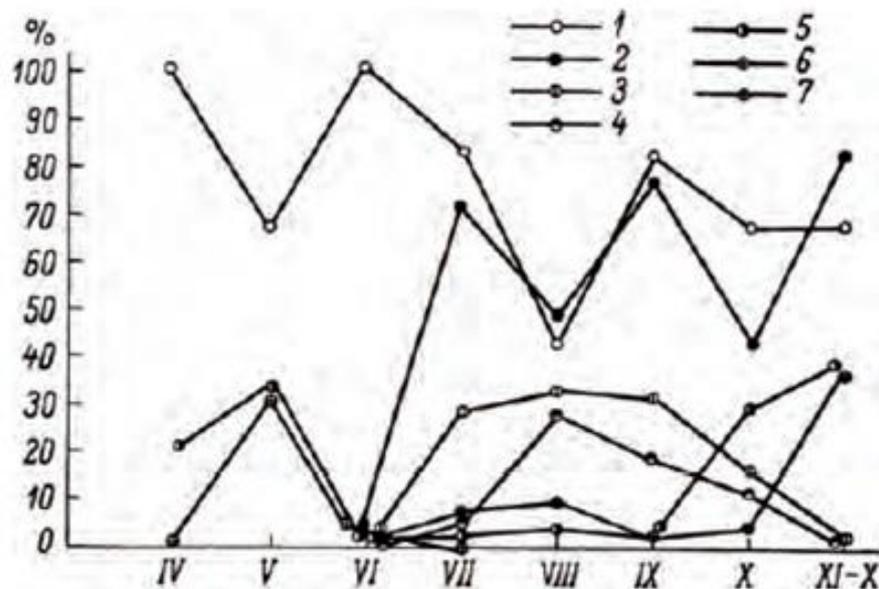


Рис. 7. Сезонные изменения питания красной полевки. 1 – зелень, 2 – семена, 3 – ягоды, 4 – грибы, 5 – мхи и лишайники, 6 – кора, 7 – животный корм. По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – встречаемость, % от общего числа исследованных желудков [Фоминых, Маркова, Бородин, Давыдова, 2010, с. 471].

Питание красной полевки в различных частях ареала в бесснежный период (встречаемость, % от общего числа исследованных желудков)

[Фоминых, Маркова, Бородин, Давыдова, 2010, с. 468].

Место исследований	Виды корма							
	зелень	семена	ягоды	грибы	бесхлорофильные части растений	мхи и лишайники	кора	животный корм
Кольский п-ов	12,9	29,0	14,5	3,0	11,7	61,3	-	35,0
Карелия	63,2	52,7	23,6	12,2	3,8	18,5	7,5	1,9
Республика Коми	47,6	12,5	54,4	44,4	6,6	2,2	-	3,0
Вологодская обл.	50,0	5,5	61,2	3,0	-	-	-	16,6
Кировская обл.	26,8	63,0	6,5	8,3	-	-	-	4,6
Средний Урал	67,7	25,5	13,7	0,6	8,9	2,5	17,2	-
Нижегородская обл.	85,7	38,1	4,7	4,7	-	-	-	-
Якутия:								
равнинные районы	14,5	8,6	25,5	47,5	-	23,1	3,6	0,1
горные районы	8,4	7,2	30,3	31,6	-	53,3	1,7	1,0
Западный Саян	46,8	20,5	13,2	3,8	-	-	-	-
Тайга Средней Сибири	59,0	47,0	3,6	9,2	-	12,2	-	1,6

Рацион рыжей полевки очень разнообразен и широк. Полевка питается всеми частями травянистых растений и кустарничков, корой, плодами семенами и т.д. А также питается мхами, лишайниками и грибами, иногда даже беспозвоночными и мелкими позвоночными животными [Башенина, 1981, с. 351].

В любое время года в рационе полевки лидирующее место занимают семена древесных и травянистых растений широколиственного леса. Особенно привлекательны для рыжей полевки семена липы и желудди, а на востоке это семена ягодных кустарничков и кедра. В летний период может быть встречен и животный корм, а в основном это зеленые части растений. Зимой основной пищей зверька является кора, побеги и почки ягодных

кустарников. при недостатке основной кормовой базы может перейти на грибы и подземные части растений [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

Также у рыжей полевки есть географические особенности в питании, так как кормовая база различная. В широколиственных лесах это семена крупноплодных древесных растений (дуба, клена, липы, ясеня, ильмы и пр.) и дубравная травянистая растительность. Семена растений являются излюбленным кормом для рыжей полевки. Особый интерес в питании вызывают такие зеленые растения как сныть, медуница, живучка, звездчатка, осока волосистая [Башенина, 1981, с. 351].

И. Е. Докучаев [Докучаев, 2009, с. 1016], изучая питание рыжей полевки обнаружил, что она делает запасы из древесных лишайников, скатывая их в комочки. Такие запасы были найдены исследовательской группой на местах зимовья. Такие запасы используются полевками в неблагоприятные периоды, например, при похолодании. Плюс таких запасов, что зверек находится в безопасности, не рискуя жизнью.

Некоторые лишайники, такие как *Usnea dasypoga* содержит большое количество протеина, тем самым делая корм более питательным и калорийным [Александрова, Андреев, Вахтина, Дыдина, Карев, Петровский, Шамурин, 1964, с. 284].

У красной и рыжей полевки имеются различия в строении желудка. Питание красной полевки семеноядного типа, при таком типе очень хорошо развит роговой эпителий [Воронцов, 1961, с. 121].

Лишайники являются доступным и распространенным кормом, в районах с низким температурным режимом являются энергетически ценным кормом для питания полевок, который дает шанс на выживание (например, для Якутии) [Кривошеев, 1961, с. 79] [Сафронов, 1983, с. 158]. Другие ученые и И.Е. Докучаев утверждают о том, что красная полевка поедает лишайники в любое время года. Зачастую в большом количестве, не смотря на обилие и разнообразие других кормов.

Исследователи говорят, что высококалорийные корма (например, орех сибирского кедра, кедрового стланика и семян лиственницы) не влияют на присутствие лишайников в кормовой базе красной полевки [Докучаев, 2009, с.1016.] [Реймерс, 1959, с. 1249] [Короленко, Короленко, 1979, с. 79].

1. 2. СТРОЕНИЕ ЗУБОВ ПОЛЕВОК Р. *CLETHRIONOMYS*

Буккальные зубы полевок призматического типа строения, развились из бунодонтных зубов в ходе эволюции. В тот момент, когда полевки перешли к питанию слабо калорийными кормами и к перетирающим движениям пищи стали основной причиной начала формирования гипсодонтного зуба полевочьего типа с коронкой. Такой зуб имеет плоскую жевательную поверхность с глубокими разделенными входящими углами на призмы [Громов, Поляков, 1977, с. 502] [Agadjanian, 1996, p. 725] [Guthrie, 1971, p. 47] [Hillson, 2005, p. 373]. Каждая призма окружена эмалью. Во внутренней части эмали располагается толстый слой твердого дентина, а в середине репаративный дентин. Чаще всего одна из стенок призм выпирающая. Режущие грани на призмах коронки зуба формируются за счет эмали. На коронковой части зуба начинает накапливаться цемент, а у отдельных видов он закладывается во входящих углах призм [Огнев, 1948, с. 588]. В таком случае отложения цемента выполняют функцию фундамента коронки зуба у полевок. А также направляют зуб при росте и фиксируют его в альвеоле [Phillips, Oxberry, Mammol, 1972, p.17] [Голенищев, 1976, с. 105].

Как утверждает Бородин А. В. [Бородин, 2009, с. 100] всё (выше перечисленное является признаками зубов полевок, а именно: отложения наружного цемента во входящих углах, гипсодонтность, конфигурация жевательной поверхности, развитость дентиновых трактов, дифференциация эмали по толщине на передней и задней стенках призм (рис. 8).

Коренные зубы полевок имеют жевательную поверхность, которую легко можно описать с помощью геометрических позиций. На жевательной поверхности зуба можно выделить дентиновые поля, ограниченные репаративным дентином, который в свою очередь пломбирует пульпу зуба от истирания [Голенищев, 1976, с. 104]. Значительная часть таких дентиновых полей имеет треугольную или овальную форму, а вот непарная передняя петля первого нижнего коренного зуба M_1 имеет довольно сложную форму. Чаще

всего в морфотипической изменчивости учитывают два признака: складчатость и количество замкнутых полей [Поздняков, 2011, с.134].

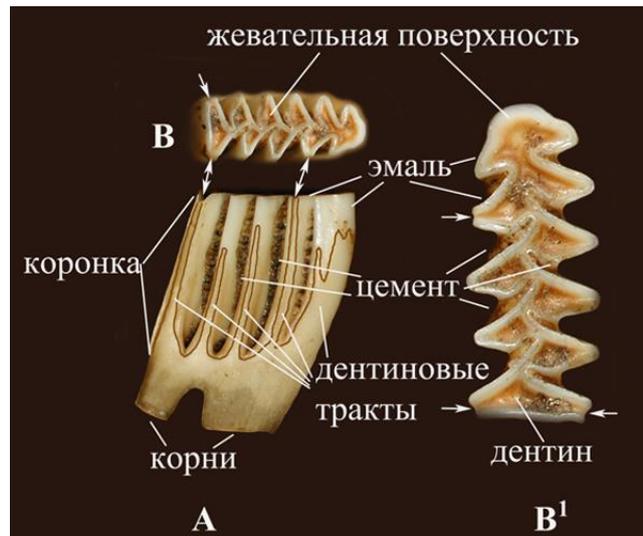


Рис. 8. Основные структурные и гистологические элементы коренного зуба полевки на примере M_1 (*Ondatra zibethicus*). А – вид с щечной стороны, В и В1 – вид жевательной поверхности. Стрелками обозначены дентиновые тракты (перерывы эмали), доходящие до жевательной поверхности [Бородин, 2009, с. 100].

Коронкой зуба считается часть зуба, которая располагается в ротовой полости и выступает из челюсти. Коронка зуба у гипсодонтных корнезубых форм в раннем онтогенезе располагается в альвеоле, а у истинно гипсодонтных – гипселодонтных (зуб с постоянным ростом) всё тело зуба представлено коронкой. Ткань, которая заполняет внутреннюю часть коронки и корня зуба называется дентином. Эмаль ткань, покрывающая всю коронку зуба. Корень зуба расположен в альвеоле челюсти. У истинно гипсодонтных – гипселодонтных корень зуба не формируется. Пульпарная полость и корневые каналы расположены внутри зуба, в каналах находятся мягкие ткани пульпы. Незначительное сужение на границе коронки и корня зуба называется шейкой зуба. У полевок чаще всего не выражена. Цемент обязательная ткань зуба, которая покрывает корень зуба, а у некоторых видов полевок идет накопление цемента во входящих углах призм. По данным Бородина А.В. жевательная поверхность зуба у полевок формируется при стачивании. А конфигурация

жевательной поверхности обусловлена числом, взаиморасположением и формой призм коронки [Бородин, 200, с. 100]. Выделяется несколько стадий особенно в онтогенезе ризодонтного зуба (рис. 9). Изучая данные Башениной Н.В. [Башенина, 1981, с. 351], можно выделить несколько возрастных групп по степени сформированности коронки и выраженности корневой части зуба M_1 в естественной среде обитания. Эти данные могут использоваться для определения индивидуального возраста у полевков. Из этого следует, что для красной полевки стадия 1 (коронка и корень зуба не сформированы, основания эмалевых стенок не замкнуты) и стадия 2 (основания эмалевых стенок коронки зуба замкнуты, не выражены корни, сформирована шейка) – выше перечисленное характеризует самостоятельных молодых полевков. На этих стадиях зверькам примерно 1,5-3 месяца. Стадия 3 (корни сформированы, но меньше $\frac{1}{2}$ высоты зуба) это полевки в возрасте и 3-4 месяцев – сеголетки. Остальные стадии включают в себя взрослых перезимовавших особей [Бородин, 2009, с. 100].

Закладка корней и формирование шейки зуба у каждого вида индивидуально. В возрасте 2-3 месяцев это происходит у красной и рыжей полевки [Rheinvaldt, 1965, p. 34], у красно-серой полевки корни формируются позже, примерно в течение первого зимнего сезона [Воронцов, 1961, с. 124] [Kazantseva, Tesakov, 1988, p. 561].

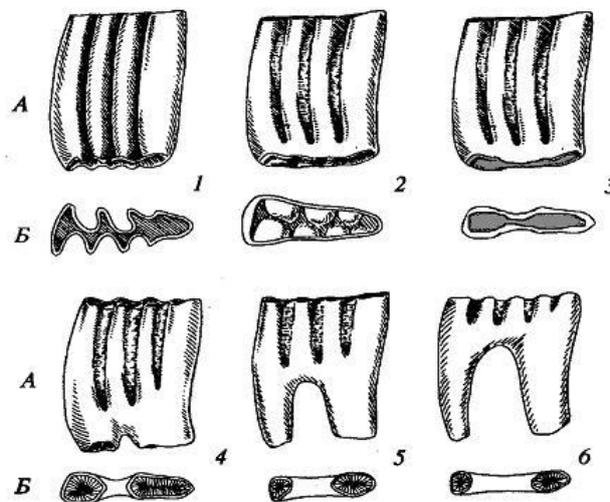


Рис. 9. Стадии формирования корней щечных зубов полевков на примере M_1 (*Clethrionomys glareolus*).

Стадии: 1 – корни отсутствуют; 2 – первая стадия формирования корней: видны разрастающиеся внешние стенки призм коронки; 3 – вторая стадия формирования корней: образование единой пульпарной полости; 4 – 6 – корни имеются, степень развития различна. А – боковая сторона зуба, Б – вид со стороны корневого отдела [Громов, Ербаева, 1995, с. 522].

Соотношение коронковой и корневой части зуба выражается в степени гипсодонтности зуба. Процесс перехода от низкоронковой корнезубой (брахиодонтной) формы к высококоронковой (гипсодонтной) и далее к гипселодонтной (корни не формируются) связаны не только выраженностью корней, шейки зуба, но и с дентиновыми трактами [Бородин, 2009, с. 100].

В различных популяциях полевок щечные зубы отличаются по степени гипсодонтности. В первую очередь это соотношение коронковой и корневой части зуба, во вторую очередь она отражает время функционирования эмалевого органа – одонтобластов. Одонтобласты у истинно гипсодонтных (гипселодонтных) полевок образуют первичный и репаративный дентин, который покрывает апикальную часть пульпы по мере стирания коронки [Rheinvaldt, 1965, p. 35]. После прекращения работы одонтобластов или эмалевого органа у ризодонтных корнезубых полевок рост зуба происходит за счет формирования корней.

Для лесных полевок характерно наличие корней. Для водяных полевок, настоящих леммингов, лесных леммингов, серых полевок, копытных леммингов, степных и желтых пеструшек характерна гипселодонтность (аризодонтные зубы).

Отложения цемента на корнях у ризодонтных низкоронковых форм служит для закрепления зуба в альвеоле челюсти. Также цемент может служить покрытием на поверхности коронки зуба и откладываться во входящих углах призм у гипсодонтных полевок [Phillips, Oxberry, Mammol, 1972, p. 14]. Благодаря цементу укрепляется призматический зуб [Голенищев, Кенигсвальд, 1978, с. 105] [Ромер, Парсонс, 1992, с. 406]. Большой особенностью в эволюции зубов полевок считается возрастание количества

цемента во входящих углах, который способствует большей прочности зуба и увеличивает площадь жевательной поверхности.

Бородин А.В. утверждал [Бородин, 2000, с. 100], на вершинах углов призм находятся дентиновые тракты. Четко выраженная граница эмали имеется у гипсодонтных зубов, она выглядит как волнистая линия (рис. 10). Синусы или дентиновые тракты располагаются на вершинах выступающих углов призм. Положение и количество дентиновых трактов индивидуально для видов, а их относительная высота зависит от возраста зверька: дентиновые тракты расположены близко к жевательной поверхности, значит коронка зуба стерта. Проанализировав данные, можно прийти к выводу, что если истирание коронки зуба дошло до дентинового тракта, то происходит образование перерывов эмали на жевательной поверхности зуба.

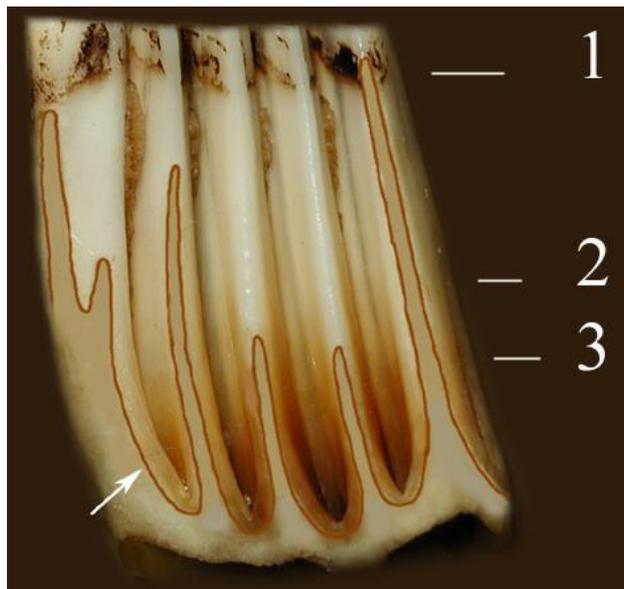


Рис. 10. Эмаль на примере щечной стороны M_1 (*O.Zibethicus*). [А.В. Бородин, 2009, с. 100]

Стрелка – граница эмали. Цифры - уровень сточенности коронки.

На основании данных можно сказать, что выраженность дентиновых трактов на выходящих углах отдельных структурных элементов моляров, а у ризодонтных полевок и их форма (конфигурация границы эмали и дентина) может быть использована при определении таксономической принадлежности. Изучая литературные данные следует отметить, что синусы

на вершинах выступающих углов у полевок является прогрессивным признаком. Чаще всего перерывы образуются на жевательной поверхности M_1 (рис.11).

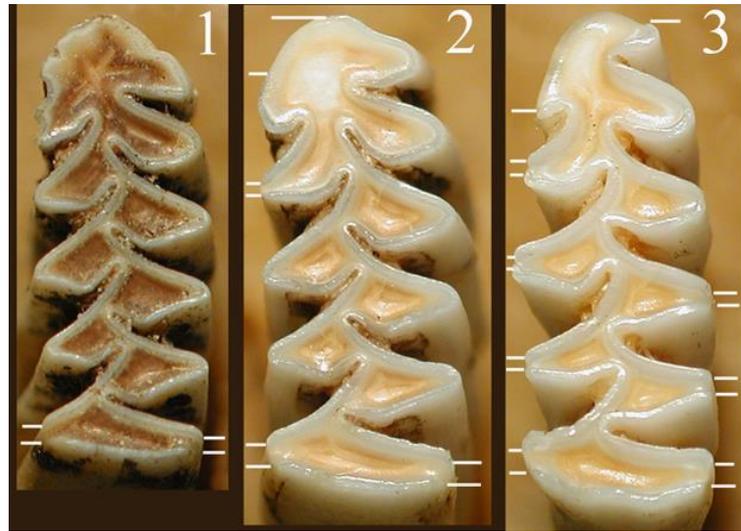


Рис. 11. Вид перерывов в эмали на жевательной поверхности коронки зуба на разных стадиях сточенности. (Отмечены белыми линиями). Цифры соответствуют положению на рисунке выше [Бородин, 2009, с. 100].

Можно считать, что такие перерывы в эмали служат для удаления частичек пищи с жевательной поверхности, а также способствуют более быстрому стиранию коронки в этих местах. По литературным данным [Rabeder, 1981, p.373] [Бородин, 1992, с. 93] [Тесаков, 2004, с. 247], такие перерывы эмали служат хорошим способом фиксации наружного слоя цемента гипсодонтного зуба в альвеоле челюсти.

Жевательная поверхность у полевок имеет вид последовательно расположенных дентиновых полей, которые окружены эмалью. Жевательная поверхность формируется в течение первых нескольких недель жизни животного при переходе к самостоятельному питанию. Дентиновые поля бывают широко слиты и разделены за счет входящих углов. Лингвальные и буккальные дентиновые поля по форме напоминают треугольник, а форма переднего и заднего непарных полей, как правило, от них отличается. Степень развития входящих углов и взаиморасположение призм влияет на степень слияния дентиновых полей на жевательной поверхности. Лингвальные и

буккальные призмы расположены друг на против друга и широко слитые дентиновые поля. У полевок р. *Clethrionomys* на буккальной стороне передней непарной петли M_1 может формироваться складка эмали [Бородин, 2009, с. 100].

По данным Бородина А.В. на жевательной поверхности на задней непарной петле M^3 может образовываться островок эмали называемый маркой, рассматривается как вариант усложнения зуба. «Марка» является результатом замыкания входящего угла и в основном как устойчивый признак свойственна ископаемым формам. У современных видов полевок марка формируется у ювенильных особей. У корнезубых зверьков марка может сформироваться на очень поздних стадиях онтогенеза (например, у р. *Clethrionomys*) [Бородин, 2009, с. 100].

1. 3. ВАРИАЦИИ СТРОЕНИЯ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК Р.

CLETHRIONOMYS

У разных видов полевок имеются похожие варианты рисунка жевательной поверхности зубов [Поздняков, 2011, с.128] [Ангерманн, 1973 с. 116].

У всех щечных зубов рисунок жевательной поверхности изменяется, так утверждал в своих работах Бобрецов А. В. Но самой большой изменчивости подвержены первый нижний (M_1) и третий верхний (M^3) коренные зубы. Изменение рисунка жевательной поверхности зуба происходит за счёт непарной петли на данных зубах. Меняется число входящих и выходящих углов, количество дентиновых полей на зубах. Такое большое количество вариантов объясняется большой морфотипической изменчивостью на данные коренные зубы. А именно небольшой функциональной нагрузкой на зубы во время перетирания пищи, что приводит к уменьшению силы действия отбора [Лебедкина, 1949, с. 20] [Воронцов, 1967, с. 240] [Бобрецов, 2010, с. 14].

Варианты рисунка жевательной поверхности щечных зубов являются объектом фенетических исследований, а их количественные отношения хорошо используются учеными для описания отдельных популяций. По рисункам жевательной поверхности можно выделить 6 фенов строения M_1 и 12 фенов M^3 . Строение параконидного комплекса (рис. 12) способствует различной сложности рисунка жевательной поверхности M_1 .

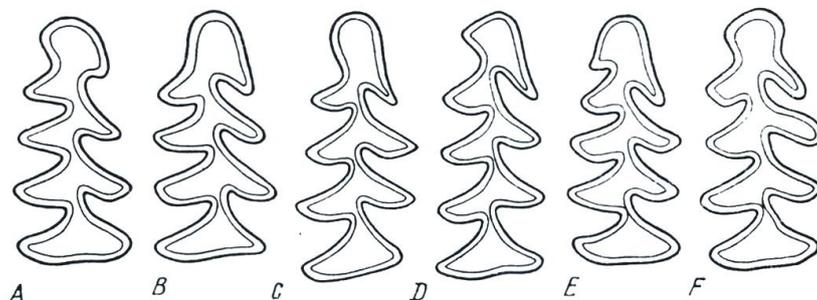


Рис. 12. Вариации рисунка жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба [Башенина, 1981, с. 351].

Фен *A*. Параконидный отдел усложнен двумя неглубокими, входящими углами (наружным и внутренним), передняя непарная петля округлая, слегка ассиметричная, наклонена к наружной стороне. Выступы ее малы.

Фен *B*. Имеется лишь наружный дополнительный входящий угол. Он глубок, впереди ограничен вытянутой назад складкой эмали, вследствие чего передняя непарная петля приобретает резко ассиметричную форму.

Фен *C*. Первая непарная петля спереди расширена, от треугольников в основании параконида отделана с внутренней стороны тупым углом, с наружной острым, ограниченным спереди удлиненной, иногда заостренной складкой. В отличие от фенов *A* и *B* она может быть отшнурована на толщину в 2-3 слоя эмали и более. M_1 с аналогичной петлей в силу полного сходства очертаний не считается отдельным феном.

Фен *D*. Передняя непарная петля ассиметрично-ромбовидной формы, наклонена наружу, вершины дополнительных входящих углов сближены. Внутренний из них близок к прямому или тупому, наружный угол, так же как и удлиненная первая наружная выступающая эмалевая складка, острый. Передняя петля в ряде случаев может быть почти полностью отшнурована от треугольников в основании параконида, что не влияет на общие очертания жевательной поверхности и вряд ли может быть основанием для выделения отдельного фена.

Фен *E*. Внутренний и наружный дополнительные входящие углы острые, глубокие, вершинами направлены вперед. Наружный несколько глубже и ограничен сильнее выдающимися складками эмали.

Фен *F*. Параконидный отдел, помимо обычных внутреннего (в данном случае тупого) и наружного (острого, глубокого) дополнительных входящих углов, на наружной стороне передней петли имеет изгиб зачаточный четвертый тупой угол.

Всем выше перечисленным фенам рисунка жевательной поверхности коренного зуба M_1 (прил. 2.) характерно чередование эмалевых треугольников, их противостояние в основании параконида не наблюдалось. В разной степени

разнятся вершины входящих эмалевых складок. Данный признак имеет широкий диапазон вариации, тем самым затрудняет выявить закономерность изменения данного явления. Можно лишь сказать, что во всех случаях треугольники в основании параконида в большей степени разобщены между собой, чем наружный из них от первого внутреннего основного треугольника. Чаще всего последние эмалевые треугольники имеют тенденцию к отшнуровыванию и слиянию. Также задняя непарная петля в большей степени изолирована [Башенина, 1981, с. 351].

Для верхнего третьего моляра тоже выделяются следующие фены (рис. 13), которым соответствует определенное количество входящих и выступающих углов.

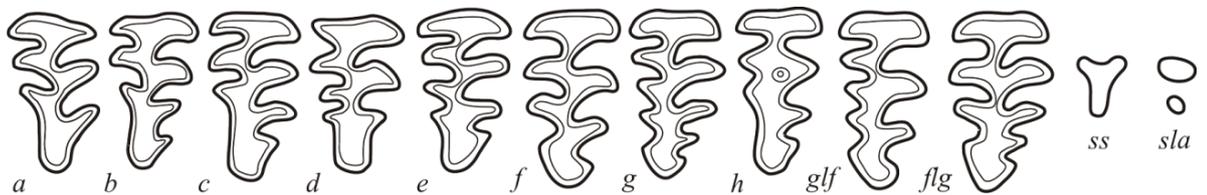


Рис. 13. Вариации рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба [Окулова, Андреева, 2008, с. 998].

Фен *a*. С обеих сторон по два входящих угла.

Фен *b*. На наружной стороне два входящих угла, а на внутренней – три. Третий угол и выступ на внутренней стороне слабо выражены.

Фен *c*. На наружной стороне два входящих угла, а на внутренней – три. Третий угол и выступ на внутренней стороне четко выражены. Второй наружный угол выражен в той же степени что и прочие, островка эмали в центре зуба нет.

Фен *d*. С наружной стороны три входящих угла, а с внутренней – два.

Фен *e*. Снаружи и внутри – по 3 входящих угла. Нижний внутренний входящий угол мал, угол острый.

Фен *f*. Снаружи и внутри – по 3 входящих угла. Нижний внутренний входящий угол тупой, выступ шире.

Фен *g*. Снаружи и внутри – по 4 входящих угла.

Фен *h*. На наружной стороне два входящих угла, а на внутренней – три. Третий угол и выступ на внутренней стороне четко выражены. Второй наружный угол расположен высоко и слабо выражен, в центре зуба может быть островок эмали.

Фен *glf*. С наружной стороны – четыре, а с внутренней – три входящих угла.

Фен *flg*. С наружной стороны – три, а с внутренней – четыре входящих угла. С наружной стороны нижний выступ образует острый угол.

Фен *ss*. Зуб в виде треугольной лопаточки с ручкой.

Фен *sla*. Зуб из двух кусочков (прил. 3.) [Окулова, Андреева, 2008, с.999].

Данные фены можно разделить на несколько групп по степени сложности рисунка жевательной поверхности. Зубы, имеющие два входящих угла с обеих сторон или неглубокий третий (*a*, *b*) можно отнести к простым. Мотфотипы, у которых хорошо выражен третий входящий угол внутри (*c*) или снаружи (*d*) зуба относятся к средней группе сложности. Фены, которые с обеих сторон имеет по три входящих угла (*e* и *f*) относятся к группе сложных [Башенина, 1981, с. 351].

1. 4. МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК Р. *CLETHRIONOMYS*

Адаптивным признаком является структура жевательной поверхности, которая связана с питанием полевок. При большой нагрузке на зубы, на жевательной поверхности образуется большое количество петель, так как увеличивается длина режущего края (рис. 14).



Рис. 14. Коренные зубы полевок р. *Clethrionomys*.

Cl. rutilus: 1- типичный M_2 взрослого животного с сформированной коронкой; 2- M_2 животного со стертой коронкой - на жевательной поверхности базальная часть входящего угла LRA2 формирует "марку"; 3- типичный M_3 взрослого животного с сформированной коронкой; 4- M_3 животного со стертой коронкой - на жевательной поверхности базальные части входящих углов LRA4 и BRA2 формируют "марку", LRA3- практически замкнут; *Cl. glareolus*: 5- типичный M_3 взрослого животного с сформированной коронкой; 6- абберрантный морфотип взрослого животного с сформированной коронкой - LRA4 замыкается в марку [Бородин, 2009, с. 100].

При питании твердыми кормами, жевательная поверхность у полевок усложняется. А также она усложняется при плохих погодных условиях [Поздняков, 1995, с. 175] [Поздняков, 2003, с. 187].

У рыжей полевки с возрастом меняется рисунок жевательной поверхности, данную морфологическую особенность зубов можно использовать для определения возраста [Башенина, 1981, с. 351] [Огнев, 1948, с. 588] [Тупикова, Сидорова, Коновалова, 1970, с. 167] [Fuller, 1988, p. 248] [Perrin, 1988, p. 427] [Zejda, 1961, p. 259].

В нашей работе и Т.А. Андреевой были изучены факторы, которые влияют на одонтологическую изменчивость признаков лесных полевок:

1. Географические условия обитания локальных популяций лесных полевок.

Структура жевательной поверхности M^3 у лесных полевок достоверно и закономерно изменяется в географическом аспекте – от севера на юг, от сложного к более простому [Окулова, Андреева, 2008, с. 1001] [Сорокина, Сидорова, 2016, с. 501] [Сорокина, 2011, с. 1156].

В исследовании Т.А. Андреевой говорится, что в северной части России у полевок чаще всего встречаются зубы со сложным морфотипом, а в южной части большое количество полевок с простым морфотипом. Обратная ситуация происходит в горных и предгорных районах, например, на Балканском полуострове, Карпатах и в Сибирской части полевок с простым морфотипом больше, чем со сложным морфотипом.

Так же в работе Т.А. Андреевой отмечаются, такие районы где наиболее сложно устроена жевательная поверхность зубов, к ним относятся равнины Западной Сибири и Северного Казахстана, Урала и Предуралья, южная и центральная часть России. Сложнее устроены зубы на северо-западе Европейской части России. Наиболее простую структуру жевательной поверхности зубов можно встретить в Восточной Сибири и Алтае-Саянской горной системе, и в горах Европы [Андреева, 2008, с. 173].

Бобрецов А.В. в своей работе утверждает, что на территориях заповедников популяционные показатели красной полевки изменяются в ландшафтном градиенте [Бобрецов, 2004, с. 23]. Численность полевок, интегрированный показатель условий существования, увеличивается от равнины к горам. На равнине среднее обилие полевок в три раза меньше, чем в горной местности. Это свидетельствует о большей экологической емкости горных местообитаний. Вместе с тем, в этом же направлении возрастает суровость климата. Данные факторы оказывают существенное влияние на морфотипическую изменчивость зубов животных [Бобрецов, 2010, с. 13].

2. Степень «оптимальности» мест обитания рыжей полевки в современных условиях.

Рассмотренные экологические условия обитания лесных полевок на широкой территории, например, европейской части России, то ее можно разделить на зоны с разной степенью оптимальности по показателям уровня колебаний численности. Разделение было основано на изученных литературных данных. Опираясь на полученные данные выделили пять градаций, в которых указано региональные различия особей по цикличности динамики численности. Это пессимум, субпессимум, средние условия, субоптимум, оптимум. Изучив литературные данные можно сделать вывод, что там, где условия более оптимальные зубы устроены сложнее: $KСЗ=3,129$, а частота встречаемости полевок с простым морфотипом $a + b = 0,309$. В пессимуме частота встречаемости простых морфотипов минимальна – $0,488$, а $KСЗ = 2,673$ [Андреева, 2008, с. 173].

Иммунологические характеристики, поведенческие реакции лесных полевок обеспечивают адаптивное поведение популяций на изменение условий в местах обитания. В каждой популяции полевок этологические параметры подстраиваются под определенную структуру сообщества [Большакова, 2010, с. 19].

3. Межвидовая изменчивость.

При изучении межвидовой изменчивости традиционно используют краниологические и одонтологические параметры [Фоминых, 2011, с. 21].

В межвидовых взаимоотношениях между красной и рыжей полевкой, красная полевка доминирует над рыжей. Данную особенность упоминала в своей исследовательской работе Большакова Н.П. [Большакова, 2010, с.19], а также она обратила внимание на то, что красная полевка активно приспосабливается к новым территориям в отличие от рыжей, которая старается переждать изменения условий окружающей среды где-нибудь затаившись.

Зубы красной полевки устроены более сложно, чем у рыжей полевки. Такую тенденцию заметили в работе [Окулова, Андреева, 2008, с. 1002], что у лесных полевок, у которых в рационе преобладают сочные зеленые части растений зубы устроены проще к ним относится рыжая полевка, а у красной полевки в питании преобладают семена, зубы устроены более сложнее.

4. Возрастная изменчивость

У красной полевки коренные зубы формируются на втором месяце жизни. Данную особенность заметила Т.В. Кошкина [Кошкина, 1955, с. 638]. На изменчивость жевательной поверхности зубов влияет наличие корней. У корнезубых полевок р. *Clethrionomys* с возрастом меняется жевательная поверхность зуба [Емельянова, 2005, с. 96].

Жевательная поверхность зубов у полевок подвержена изменчивости. Структура жевательной поверхности зуба усложняется за счет увеличения длины режущего края коронки зуба и увеличения количества входящих и выходящих углов призм. Чаще всего сложнее зуб устроен у молодых особей [Поздняков, 1995, с. 175] [Поздняков, 2003, с. 192].

А.В. Бородин в своей работе [Бородин, 2009, с. 100] тоже говорит о том, что жевательная поверхность зубов у полевок изменяется с возрастом. Зубы молодых зверьков зачастую имеют более сложный рисунок жевательной поверхности, которые с возрастом в процессе истирания упрощаются.

Первый нижний коренной зуб M_1 подвергается возрастной изменчивости, он истирается с возрастом и приобретает более округлые очертания (рис. 15). Процесс роста у щечных зубов ограничен, рост происходит до шейки и корней у достаточно взрослых особей. Морфотипической изменчивости больше подвержены коренные зубы M_1 и M^3 так, как у них различная высота призм коронки, с которой связано упрощение рисунка жевательной поверхности.

Эмаль щечных зубов тоже подвержена возрастным изменениям, с возрастом в процессе истирания толщина эмали во входящих углах призм становится толще. У молодых особей толщина эмали по всей режущей

поверхности зубов тонкая и равномерно распределена. А также прослеживается тенденция большего увеличения толщины эмали на выпуклых стенках парных призм зуба, чем на вогнутых. Дентиновые тракты подвержены возрастной изменчивости. На вершинах дентиновых трактов с возрастом при стирании коронки зуба образуются перерывы эмали [Бородин, 2009, с. 100].

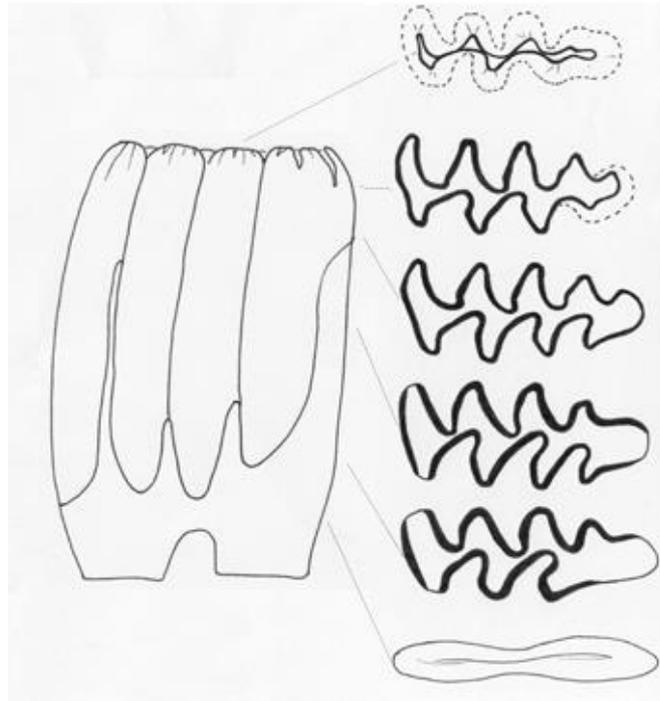


Рис. 15. Схема изменения рисунка жевательной поверхности M_1 лесных полевок (на примере *Clethrionomys glareolus*) в зависимости от сточенности коронки зуба [Бородин, 2009, с. 100].

Значительное значение уделяют частоте встречаемости фенотипов и сравнению их в различных выборках [Большаков, Васильева, Малеева, 1980, с. 140] [Ларина, Еремина, 1982, с. 67] [Ларина, Еремина, 1988, с. 47]. Реже проводят анализ взаимоотношения между системным характером и фенами и их проявлениях в фенотипе [Васильев, 1996, с. 47].

5. Характер питания.

Адаптивным признаком является структура жевательной поверхности, которая связана с питанием полевок. При большой нагрузке на зубы, на

жевательной поверхности образуется большое количество петель, так как увеличивается длина режущего края.

По литературным данным, Н.Н. Воронцов [Воронцов, 1967, с. 240], говорит о том, что манеры обработки пищи и особенности питания полевок оказывают значительное влияние на структуру жевательной поверхности. К большим изменениям рисунка жевательной поверхности зубов может привести незначительное отличие в составе и плотности употребляемых кормов, и наоборот, сходство в способах обработки пищи и типе питания ведут к возникновению параллелизма в строении зубной системы. По изученным данным М. Н. Мейер [Мейер, 1978, с. 43], говорит о том, что всё многообразие рисунков жевательной поверхности зубов у полевок можно описать в виде морфотипов, которые меняются во времени и пространстве, а также отражают генетическое разнообразие вида за всю его историю развития [Дзуев, Чепракова, Хуламханова, 2016, с. 2].

Различия в питании у южных и северных полевок отражаются на размере тела, влияют на суточную активность, строение желудочно-кишечного тракта, на местообитание зверька и другие экологические особенности [Воронцов, 1967, с. 240].

По изученным данным Т.А. Андреевой можно сказать, что структура жевательной поверхности M^3 имеет адаптивное значение по отношению к питанию. Данные выводы были сделаны на основе изученной литературы по проценту зеленых и семенных кормов в желудках рыжих полевок со структурой жевательной поверхности M^3 [Окулова, Андреева, 2008, с. 1000].

Т.А. Андреева указывает, что наибольшая доля простых морфотипов в Кемеровской области выявлена при максимальной доле зеленых кормов. Обратная ситуация наблюдается в Лапландском заповеднике. Т.е. доля зеленых кормов в желудках минимальна и встречаемость морфотипа *a* низкая. Регрессионным анализом доказано, что частота встреч морфотипа *a* значимо зависит от встречаемости кормов в желудках рыжих полевок в тех же районах ареала. Частота морфотипа *a* повышается пропорционально росту процента

желудков с зеленью до 80%, а при дальнейшем росте последнего уже не увеличивается. Частота морфотипа *a* также достоверно снижается с повышением процента желудков с семенами. Частота встреч фена *a* уменьшается резко при увеличении процента доли желудков с семенами от 0 до 20, а далее снижение идёт более плавно.

Таким образом, в местах, где рыжие полёвки поедают больше зеленого корма и меньше семян, доля зверьков с морфотипом *a* должна быть выше (зубы устроены проще), а там, где больше роль семян в питании и меньше - зелени, простое строение M^3 встречается реже [Андреева, 2008, с. 173].

Структура жевательной поверхности щечных зубов связана с типом питания. При питании зеленью частота встречаемости простых морфотипов увеличивается. Употребление более грубых кормов ведет к усложнению строения зубов к большей нагрузке на зуб, а именно образуется больше петель коронки зуба, увеличивается длина режущего края зуба.

6. Исторический фактор.

При изучении исторического фактора особое внимание обращали на особенности формирования внутривидовой структуры вида под влиянием ледников на территории Русской равнины и Сибири. Изучая данный фактор на Русской равнине использовали карты границ оледенений в различные палеонтологические периоды. Данная работы была проделана для выявления временных рамок существования ледников [Агаджанян, 1976, с. 291]. Европейская популяция разделена на три исторические зоны (взаимосвязь с длительностью пребывания ледников на территории). Выделяют следующие зоны: 1-я зона – территории, на которой отсутствовали ледники в историческое время; 2-я зона, это такие территории, где наблюдалось периодическое наступление ледников; к 3-ей зоне отнесли такие участки, где ледовый покров находился на протяжении всего исторического времени [Гашев, Хританько, 2011, с. 4].

Плейстоценовое оледенение наложило свой отпечаток на жизнь некоторых животных, которые в холодные времена укрывались во вне ледниковых зонах [Серебрянный, 1980, с. 128].

Одна из гипотез происхождения и расселения рыжей полевки основана на анализе структуры жевательной поверхности щечных зубов. Что означает, что полевка питалась различными кормами, с преобладающим участием грубых кормов, что и привело к усложнению структуры жевательной поверхности зубов у более исторически молодых групп популяций рыжих полевок. В благоприятном, современном типе ландшафтов (хвойно-широколиственном лесу, лесной зоны на Русской равнине, хвойном лесу) для полевок отмечена максимальная сложность строения щечных зубов [Окулова, Андреева, 2008, с. 999] [Абрамсон, Родченкова, Костыгов, Бойко, с. 668].

7. Фазы динамики численности.

При анализе многолетней изменчивости морфотипов жевательной поверхности M_1 и M^3 щечных зубов рыжей полевки была выявлена связь частот встречаемости фенов с фазой динамики численности, а также метеоусловиями. Простое строение зубов чаще наблюдаются также в годы низкой численности и при высокой среднегодовой температуре. Одновременно сокращается доля сложных морфотипов, т.е. структура популяции по строению жевательной поверхности щечных зубов в годы пиков численности становится более единообразной. По всей видимости, с повышением численности внутривидовое разнообразие по рассматриваемому признаку снижается, а в случае уменьшения численности – повышается. При анализе связи частоты встречаемости фенов M^3 с фазой цикла динамики численности рыжей полевки было выявлено, что в годы спада и пиков численности частота встреч простых фенов мала; в период минимальной численности их количество максимально, тогда как доля сложных морфотипов снижается до минимального уровня. При многолетних наблюдениях в отдельных локальных популяциях, в годы высокой численности снижается разнообразие морфотипов моляра M^3 на фоне возрастания доли сложных

фенов. В годы депрессий численности наблюдается увеличение разнообразия фенов M^3 [Окулова, Андреева, 2008, с. 991].

Но в то же время, исследования других авторов показывают, что морфотипическая изменчивость M_1 не связана с фазами популяционного цикла, возрастной и половой структурой выборки. Поэтому она может служить хорошим маркером для изучения фенотипического разнообразия географически разобщенных популяций [Дупал, Абрамов 2010, с. 856].

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала производился в летний период с 2016-2018 г. при помощи давилок Геро (25 штук) (рис. 16.). За весь период работы было отработано 1000 ловушко-суток. В данной работе было отловлено 117 мелких млекопитающих: полевок р. *Clethrionomys* из них 45.

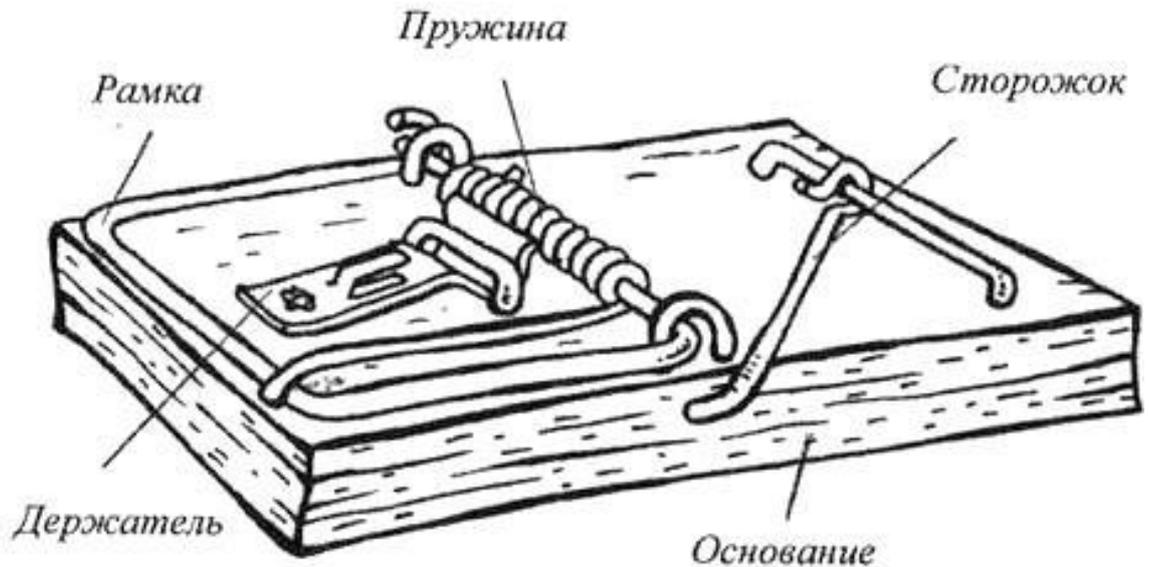


Рис.16. Ловушка Геро [Андреева, 2008, с. 26] [Большаков, Васильева, Малеева, 1980, с. 140] [Маркова, 2006, с. 3].

Небольшого размера ловушки Геро с трапом со стандартной приманкой. Приманкой чаще всего служит кусочек хлеба, который пропитывают нерафинированным растительным маслом. Давилки, в нашей работе в количестве 25 штук, ставят в линию через каждые 5 метров. Капканы готовят к отлову грызунов, настораживают, с утра или во второй половине дня выставляют готовые ловушки и на следующее утро проверяют их. Отловленных зверьков подвергают первичной обработке. Каждый день в период работ ведется полевой журнал, в котором указывается пол, возраст и вид отловленного зверька. Также в журнал заносятся все промеры: масса тела (г), длина тела, хвоста, уха и задней ступни (мм). Далее после всех выше перечисленных процедур производится вскрытие отловленных мелких грызунов. При вскрытии указывается состояние генеративной системы, участие в размножении, с указанием числа плацентарных пятен или количество эмбрионов в каждом роге матки. Череп и шкурка обрабатываются

по стандартной методике. Для определения вида пойманного зверька были использованы следующие определители [Громов, Ербаева, 1995, с. 522] [Кузнецов, 1975, с. 208] [Виноградов, Громов, 1984, с. 144] [Гашев, 2008, с. 33] [Гашев, 1986, с. 1588].

В данной работе были использованы черепа полевок р. *Clethrionomys* собственных сборов, коллекции предоставленные А.Ю. Левых, С.Н. Гашевым и Н.В. Сорокиной. В работе рассматривали и фотографировали жевательную поверхность на фотоаппарат Canon Power Shot A3350 IS с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10 при увеличении в 4 раза.

В нашем исследовании было использовано 249 черепов рыжей полевки и 1247 черепов красной полевки, материал был собран в Тюменской области (прил. 4.), данная территория была разделена на 6 ландшафтно-географических подзоны (прил. 5.) (северная тайга (Приполярный Урал), северная тайга, средняя тайга, южная тайга, подтайга, северная лесостепь). В данном направлении изменяются климатические условия: в северной части климат более холодный, чем в южной, а также переход от зоны хвойных лесов к широколиственным и мелколиственным [Емельянова, 2008, с. 45] [Лесной план Тюменской области [Электронный ресурс]]. На основании собранных материалов была создана база фотографий всех изученных черепов.

В нашей работе были использованы коллекции черепов полевок р. *Clethrionomys* С.Н. Гашева, Н.В. Сорокиной, Н. А. Сазоновой, А. Ю. Левых и собственные сборы.

Возраст определяли по методике Т.В. Кошкиной [Кошкина, 1955, с. 634]. Определение возраста велось по степени редукции альвеолярного бугра. Согласно данной методике можно выделить четыре возрастные группы полевок: 1 и 2- сеголетки, 3 и 4- зимовавшие (рис. 17).

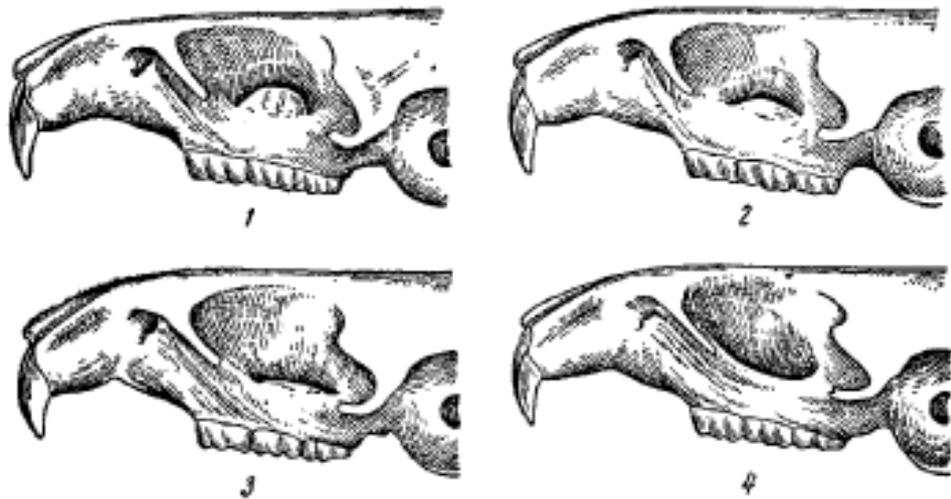


Рис. 17. Редукция выступа максиллярных костей по мере увеличения возраста красно-серой полевки: 1-2 – сеголетки, 3-4 – зимовавшие [Кошкина, 1955, с. 634].

Исследование морфотипической изменчивости велось по нижнему коренному зубу M_1 и верхнему коренному зубу M^3 . Исследуя структуру жевательной поверхности были использованы морфотипы первого нижнего коренного зуба M_1 (рис. 18) и третьего верхнего коренного зуба M^3 (рис. 19), где учитывалось только число входящих и выходящих углов без учета формы различных отделов.

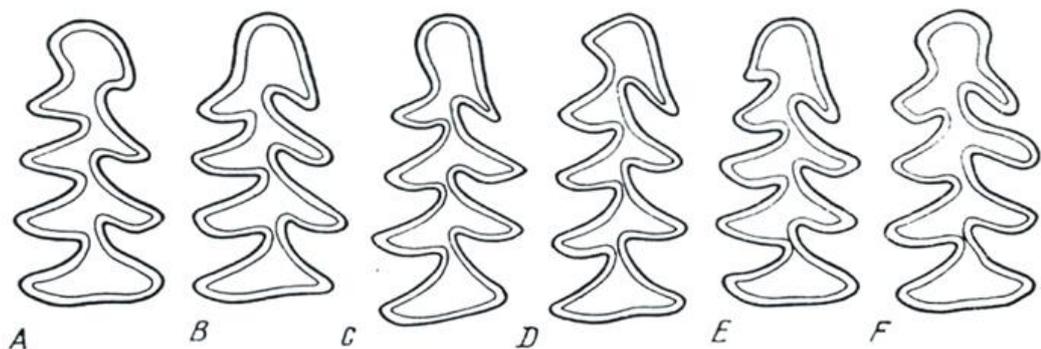


Рис. 18. Вариации рисунка жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба [Башенина, 1981, с. 351].

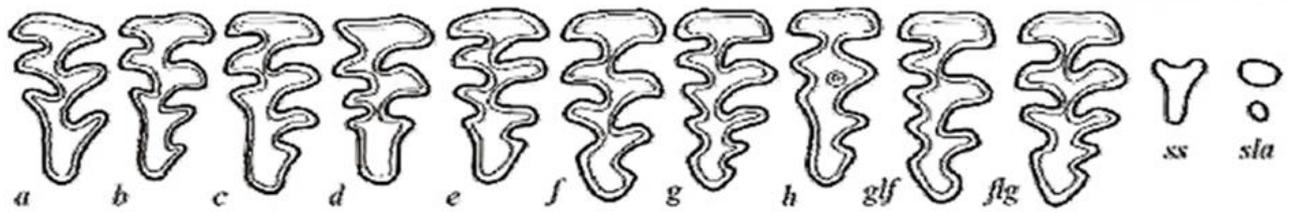


Рис. 19. Вариации рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба [Окулова, Андреева, 2008, с.1003].

Коэффициент сложности зуба (КСЗ) рассчитывался в соответствии с баллами сложности зуба: для M_1 морфотип *A-1, B-2, C-3, F-4, D-5, E-6*; для M^3 морфотип *a-1, b-2, c-3, d-4, e-5, f-6*, далее более сложные-7. Формула для расчета КСЗ: $КСЗ = V_a \times F_a + V_b \times F_b + V_c \times F_c + V_d \times F_d + V_e \times F_e$ и тд, где V – баллы сложности данного морфотипа, F – частота встречаемости данного морфотипа. По этой же формуле рассчитывается КСЗ для M^3 . Для более удобного понимания результатов, полученные частоты были объединены в группы по сложности. Зубы, имеющие два входящих угла с обеих сторон или неглубокий третий (a, b) можно отнести к простым. Морфотипы, у которых хорошо выражен третий входящий угол внутри (c) или снаружи (d) зуба относятся к средней группе сложности. Фены, которые с обеих сторон имеет по три входящих угла (e и f) относятся к группе сложных [Башенина, 1981, с. 351]. Для M_1 полученные частоты были объединены в группы: простые зубы (A, B), средней сложности (C, F) и сложные зубы (D, E).

Все полученные результаты были занесены в базу данных с использованием программы Microsoft Office Excel. Статистическая обработка материала проводилась с применением программного пакета StatSoft Statistica 10. Статистическую обработку данных проводили с помощью двухвыборочного t-теста, корреляционного анализа и однофакторного дисперсионного анализа. Полученные результаты при дисперсионном анализе проверили по критерию Левена.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3. 1. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ M_1 И M^3 ПОЛЕВОК Р. *CLETHRIONOMYS*

При исследовании морфотипической изменчивости щечных зубов рыжей полевки были встречены 7/12 морфотипов M^3 , а у красной полевки были найдены почти все морфотипы M^3 11/12 (табл. 2.). У красной и рыжей полевки морфотипы *a*, *b*, *c*, *e* и *f* являются наиболее часто встречающимися в Тюменской области. А такие морфотипы как *g* и *h* встречены только у красной полевки, которые являются сложными морфотипами. При анализе данных в наши расчеты не были включены морфотипы *ss* и *sla*.

Таблица 2

Разнообразие морфотипов зуба M^3 рыжей и красной полевки (рыжая полевка / красная полевка)

Подзоны	n	a	b	c	d	e	f	g	h	glf	ss	sla	Кол-во морфотипов
Северная тайга (Приполярный Урал)	15 / 70	-/+	-/+	+/+	-/-	+/+	+/+	-/-	-/+	-/+	-/-	-/-	3/7
Северная тайга	0 / 317	/+	/+	/+	/-	/+	/-	/-	/-	/+	/-	/-	/5
Средняя тайга	11 / 535	+/+	+/+	+/+	+/-	-/+	+/+	-/-	-/-	-/+	-/+	-/-	5/6*
Южная тайга	115 / 21	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/-	-/-	-/-	+/-	-/-	-/-	7/5
Подтайга	71 / 60	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	-/+	-/-	-/+	-/-	-/-	6/8
Северная лесостепь	37 / 244	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	-/-	-/-	-/+	-/+	-/+	6/7*

n – просмотрено черепов, - - отсутствие морфотипа в выборке, + - присутствие морфотипа в выборке, * - количество морфотипов без учета морфотипов *ss* и *sla*.

Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3 современных рыжих полевок имеет две составляющие: увеличение стабильности и изменение разнообразия при увеличении доли морфотипов средней сложности [Дупал, Абрамов, 2010, с. 861] [Кузнецов, 1975, с. 208].

Анализируя данные частоты встречаемости морфотипов M^3 рыжей полевки (табл. 3.) мы видим, что в исследуемых подзонах доля морфотипов *a*, *b*, *c* выше, чем доли остальных морфотипов. В северной тайге (Приполярном Урале) самая высокая частота встречаемости морфотипа *f* (0,80), это связано с условиями обитания рыжей полевки в северной части Тюменской области. Данная особенность обусловлена тем, что для рыжей полевки в северной тайге условия обитания являются сложными.

Таблица 3

Частоты морфотипов M^3 рыжей полевки

Подзоны	n	Число выборок	a	b	c	d	e	f	g	h	glf
Северная тайга (Приполярный Урал)	15	2	0	0	0,07	0	0,13	0,80	0	0	0
Средняя тайга	11	2	0,18	0,09	0,45	0,18	0	0,09	0	0	0
Южная тайга	115	7	0,33	0,30	0,18	0,04	0,07	0,07	0	0	0,01
Подтайга	71	7	0,41	0,20	0,17	0,14	0,07	0,01	0	0	0
Северная лесостепь	37	3	0,32	0,27	0,30	0,03	0,05	0,03	0	0	0

n – просмотрено черепов, *a* – *glf* – частота встречаемости морфотипов

Из полученных данных можно сказать (табл. 4.), что для красной полевки наиболее часто встречаются зубы с морфотипом *c*. А также высока встречаемость морфотипа *e*, который относится к сложным морфотипам. Следовательно, у красной полевки зуб M^3 устроен более сложно, чем у рыжей.

Таблица 4

Частоты морфотипов M^3 красной полевки

Подзоны	n	Число выборок	a	b	c	d	e	f	g	h	glf
Северная тайга (Приполярный Урал)	70	4	0,01	0,01	0,57	0	0,35	0,01	0	0,01	0,01
Северная тайга	317	3	0,01	0	0,68	0	0,27	0	0	0	0,04
Средняя тайга	535	10	0,05	0,01	0,68	0	0,25	0,01	0	0	0
Южная тайга	21	3	0,05	0,19	0,43	0,10	0,24	0	0	0	0

Продолжение таблицы 4

Подтайга	60	6	0,15	0,13	0,47	0,07	0,12	0,03	0,02	0	0,02
Северная лесостепь	244	6	0,06	0,07	0,61	0,01	0,19	0,04	0	0	0,02

n – просмотрено черепов, $a - glf$ – частота встречаемости морфотипов

При изучении географической изменчивости рисунка жевательной поверхности зуба M^3 был использован двухвыборочного t-теста для сравнения частот встречаемости морфотипов. Между подзонами были выявлены достоверные различия. При анализе данных (табл. 5.) выявлено, что для южной тайги (0,655), подтайги (0,627) и северной лесостепи (0,592) характерны более простые морфотипы M^3 ($a+b$), а частота встречаемости сложных морфотипов ($e+f$ и сложнее) минимальна. В средней тайге частота встречаемости морфотипов средней сложности ($c+d$) максимальна (0,636). Для северной тайги характерна самая высокая доля встречаемости зубов со сложными морфотипами (0,933). Возможно данная особенность зависит от питания так, как в литературных данных многие авторы [Андреева, 2008, с. 173] [Бобрецов, 2010, с. 17] [Поздняков, 1995, с. 177] [Ларина, Еремина, 1982, с. 69] [Ларина, Еремина, 1988, с. 37], говорят о связи между количеством употребляемых грубых кормов, которые отражаются на сложности структуры щечных зубов у полевок. Таким образом, в местах обитания, где рыжие полёвки поедают больше мягких кормов и меньше грубых, доля зверьков с простым морфотипом должна быть выше (зубы устроены проще), и наоборот, где больше роль в питании грубых кормов и меньше мягких - простое строение M^3 встречается реже. В работе А.А. Емельяновой указано, что морфотипическая изменчивость по данным утверждениям не зависит от функциональной нагрузки, а зависит от иной природы [Емельянова, 2008, с. 43].

Данная закономерность находит отражение в коэффициенте сложности зуба (КСЗ), который последовательно снижается от северной тайги к северной лесостепи, т. е. от севера к югу. КСЗ свидетельствует об упрощении структуры

жевательной поверхности зуба М³. В нашей работе строение коренного зуба М³ подвержено заметной географической изменчивости.

Таблица 5

Частота встречаемости морфотипов и коэффициент сложности зуба М³
рыжей полевки

Подзоны	n	Частоты морфотипов М ³			КСЗ
		Простые (a+b)	Средняя сложность (c+d)	Сложные (e+f и сложнее)	
Северная тайга (Приполярный Урал)	15	0	0,067±0,013 ^{***}	0,933±0,088 ^{***}	5,67
Средняя тайга	11	0,273±0,017 ^{**}	0,636±0,071 ^{***}	0,091±0,003	3,00
Южная тайга	115	0,655±0,054	0,210±0,042	0,135±0,042	2,47
Подтайга	71	0,627±0,037	0,304±0,027	0,069±0,043	2,31
Северная лесостепь	37	0,592±0,060	0,321±0,013	0,095±0,003	2,30

n – просмотрено черепов, ^{**} - различия достоверны при $p \leq 0.005$, ^{***} - различия достоверны при $p \leq 0.001$

Для более углубленного анализа географической изменчивости в нашей работе мы провели корреляционный анализ данных. При исследовании корреляционной связи между географической широтой и КСЗ зуба М³ рыжей полевки выявлена положительная корреляционная связь (табл. 6), которая свидетельствует о том, что при продвижении на север происходит усложнение зуба М³. Аналогичный анализ был проведен для зуба М₁ полевок р. *Clethrionomys*. Достоверных различий не найдено.

Таблица 6

Коэффициент корреляции Пирсона географической широты и КСЗ М³
рыжей полевки

М ³	n=5	r	t	T	p
Широта		0,899*	0,75	3,561*	0,037

Примечание: * – уровень значимости коэффициента корреляции (r), различия достоверны при $P < 0,05$, n – объем выборки

В результате нашего исследования отмечено, что частота встречаемости морфотипов средней сложности зубов для красной полевки характерна во всех подзонах Тюменской области (табл. 7.). Для северной тайги (0,816), средней тайги (0,723) и северной лесостепи (0,636) доля морфотипов средней сложности незначительно выше, чем в Приполярном Урале (0,541), подтайге (0,528) и в южной тайге (0,481).

Таблица 7

Частота встречаемости морфотипов и коэффициент сложности зуба M^3
красной полевки

Подзоны	n	Частоты морфотипов M^3			КСЗ
		Простые (a+b)	Средняя сложность (c+d)	Сложные (e+f и сложнее)	
Северная тайга (Приполярный Урал)	70	0,024±0,003	0,541±0,069 ^{***}	0,436±0,082 ^{***}	3,83
Северная тайга	317	0,031±0,026 ^{***}	0,816±0,080 ^{***}	0,151±0,096	3,68
Средняя тайга	535	0,098±0,025 ^{***}	0,723±0,043 ^{**}	0,179±0,036	3,43
Южная тайга	21	0,314±0,114	0,481±0,052	0,204±0,062	3,29
Подтайга	60	0,287±0,022	0,528±0,075	0,186±0,082	3,10
Северная лесостепь	244	0,130±0,031 ^{***}	0,636±0,076	0,234±0,057	3,40

n – просмотрено черепов, ^{**} - различия достоверны при $p \leq 0.005$, ^{***} - различия достоверны при $p \leq 0.001$

Исходя из полученных результатов, КСЗ закономерно снижается от Приполярного Урала до подтайги, а вот в северной лесостепи опять повышается, это связано со значительным количеством доли средних морфотипов и минимальной частотой встречаемости сложных морфотипов (0,234). Возможно это связано с повышенным содержанием кремния в злаковых растениях, которые красная полевка употребляет в пищу, о данной особенности говорили Матковский и Старцева в своей работе. Также большое содержание кремнезема содержится в мхах, хвощах и папоротниках, примерно это 9-10 % кремния в сухом веществе этих растений. Кремний относится к

довольно твердым химическим элементам. [Матковский, Старцева, Алдошин, Троицкий, Яруллин, Лим Сан Хьюн, с. 43] [Мансурова, Федчишин, Трофимов, Зеленина, Смолянок, 2009, с. 18]. Частота встречаемости простых морфотипов в Тюменской области минимальна, незначительно высокая доля простых морфотипов в южной тайге (0,314) и подтайге (0,287). А вот частота встречаемости сложных морфотипов в Тюменской области характерна для Приполярного Урала (0,436) и ниже в северной лесостепи (0,234) и южной тайги (0,204).

В нашем исследовании у красной и рыжей полевки были встречены все морфотипы M_1 6/6 (табл. 8.).

Таблица 8

Разнообразие морфотипов зуба M_1 рыжей и красной полевки (рыжая полевка / красная полевка)

Подзоны	n	A	B	C	D	E	F	Кол-во морфотипов
Северная тайга (Приполярный Урал)	15 / 68	-/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	5/6
Северная тайга	0 / 87	/+	/+	/+	/+	/+	/+	/6
Средняя тайга	11 / 32	-/+	+/+	+/+	+/+	-/+	-/+	3/6
Южная тайга	94 / 18	+/+	+/+	+/+	+/+	-/-	+/+	5/5
Подтайга	72 / 60	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	6/6
Северная лесостепь	38 / 255	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	-/+	5/6

n – просмотрено черепов, - - отсутствие морфотипа в выборке, + - присутствие морфотипа в выборке.

Для зуба M_1 рыжей полевки характерна высокая доля встречаемости морфотипа B и C (табл. 9.).

В работе Н.В.Башениной [Башенина, 1981, с. 351] говорится о функциональной нагрузке на коренной зуб M_1 . Она утверждает, что строение зуба M_1 тесно связано с характером пищи. А также что первый нижний коренной зуб (M_1) испытывает большую функциональную нагрузку при жевании пищи.

Таблица 9

Частота морфотипов M_1 рыжей полевки

Подзоны	n	Число выборок	A	B	C	D	E	F
Северная тайга (Приполярный Урал)	15	1	0	0,07	0,47	0,07	0,07	0,33
Средняя тайга	11	3	0	0,27	0,64	0,09	0	0
Южная тайга	94	5	0,14	0,28	0,39	0,17	0	0,02
Подтайга	72	6	0,08	0,14	0,40	0,31	0,06	0,01
Северная лесостепь	38	6	0,11	0,26	0,37	0,21	0,05	0

n – просмотрено черепов, A – F – частота встречаемости морфотипов

Аналогичная ситуация наблюдается и для красной полевки. Доля морфотипа C значительно выше остальных морфотипов (табл. 10.). В северной лесостепи заметно выделяется доля морфотипов B (0,35). В Тюменской области большую часть занимают полевки морфотип которых относится к средней сложности зуба.

Таблица 10

Частота морфотипов M_1 красной полевки

Подзоны	n	Число выборок	A	B	C	D	E	F
Северная тайга (Приполярный Урал)	68	4	0,04	0,16	0,69	0,07	0,01	0,01
Северная тайга	87	1	0,21	0,10	0,44	0,20	0,02	0,03
Средняя тайга	32	2	0,06	0,16	0,41	0,19	0,16	0,03
Южная тайга	18	5	0,11	0,06	0,61	0,17	0	0,06
Подтайга	60	8	0,17	0,18	0,43	0,18	0,02	0,02
Северная лесостепь	255	5	0,08	0,35	0,45	0,07	0,03	0,02

n – просмотрено черепов, A – F – частота встречаемости морфотипов

Географическая изменчивость коренного зуба M_1 по нашим данным не отмечена. Частота встречаемости долей средней сложности (C+F), в северной тайге (Приполярном Урале) составляет 0,800 (табл. 11.) и направленно

снижается к северной лесостепи (0,368). Частота встречаемости сложных морфотипов ($D+E$) в южной тайге составляет (0,170), а в подтайге увеличивается (0,361). Также можно отметить северную лесостепь, в которой частота встречаемости простых и средней сложности морфотипов M_1 находится на одном уровне (0,368). Коэффициент сложности зуба снижается от Приполярного Урала до южной тайги, а в подтайге снова повышается.

Таблица 11

Частота встречаемости морфотипов и коэффициент сложности зуба M_1
рыжей полевки

Подзоны	n	Частоты морфотипов M_1			КСЗ
		Простые (A+B)	Средняя сложность (C+F)	Сложные (D+E)	
Северная тайга (Приполярный Урал)	15	0,067±0	0,800±0,067	0,133±0	4,13
Средняя тайга	11	0,273±0,136	0,636±0,071	0,091±0	2,82
Южная тайга	94	0,415±0,091	0,415±0,059	0,170±0,057	2,68
Подтайга	72	0,222±0,100	0,417±0,119	0,361±0,101	3,15
Северная лесостепь	38	0,368±0,063	0,368±0,063	0,263±0,088	2,84

n – просмотрено черепов.

В Тюменской области самая большая доля встречаемости морфотипов M_1 средней сложности (табл. 12.). В Приполярном Урале доля морфотипов средней сложности составляет 0,706. Четкой динамики коэффициента сложности зубов M_1 для красной полевки не наблюдается. От Приполярного Урала к северной тайге он незначительно снижается, а далее в Средней тайге снова возрастает и снижается к северной лесостепи. Вероятно, данная особенность свидетельствует о том, что M_1 находится под влиянием ряда других факторов, которые нами не учтены.

Частота встречаемости морфотипов и коэффициент сложности зуба M_1
красной полевки

Подзоны	n	Частоты морфотипов M_1			КСЗ
		Простые (A+B)	Средняя сложность (C+F)	Сложные (D+E)	
Северная тайга (Приполярный Урал)	68	0,206±0,091	0,706±0,066*	0,088±0,041	2,90
Северная тайга	87	0,310±0,021	0,471±0,022	0,218±0,046	2,83
Средняя тайга	32	0,219±0,025	0,438±0,183	0,344±0,208	3,31
Южная тайга	18	0,166±0,056	0,667±0,111	0,167±0,167	3,06
Подтайга	60	0,349±0,059	0,448±0,031	0,203±0,053	2,75
Северная лесостепь	255	0,427±0,033	0,471±0,028	0,102±0,017	2,69

n – просмотрено черепов.

3. 2. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ M_1 И M^3

ПОЛЕВОК Р. *CLETHRIONOMYS*

Ранее в нашей работе была изучена возрастная изменчивость жевательной поверхности зуба M^3 в четырех возрастных группах. При анализе полученных данных были выявлены достоверные различия между возрастными группами ($p < 0,05$). В результате изучения возрастной изменчивости коренного зуба M^3 красной полевки было отмечено, что КСЗ последовательно снижается от первой возрастной группы к четвертой (табл. 13). Данная закономерность свидетельствует о том, что с возрастом происходит упрощение структуры жевательной поверхности зуба M^3 . Также в своей работе А.А. Емельянова говорит, что структура жевательной поверхности зуба M^3 подвержена возрастным изменениям.

Таблица 13

Средние частоты морфотипов и коэффициент сложности зуба M^3 красной полевки в различных возрастных группах

Возрастная группа	n	Частоты морфотипов M^3			КСЗ
		a+b	c+d	e+f и сложнее	
1	46	0,010±0,007 *	0,432±0,043	0,558±0,045 *	4,37
2	71	0,095±0,039	0,591±0,129 •	0,314±0,099 •	3,61
3	80	0,057±0,037 ♦	0,814±0,039 ♦	0,129±0,040 ♦	3,10
4	29	0,466±0,109	0,494±0,091	0,040±0,003	2,24

Примечание: * – сравнение 1 и 2 возрастной группы, • – сравнение 2 и 3 возрастной группы, ♦ – сравнение 3 и 4 возрастной группы, различия достоверны при $p < 0.05$, n – объем выборки.

При помощи однофакторного дисперсионного анализа нами была выявлена степень влияния фактора возраст на сложность зуба M^3 красной полевки. Для ряда подзон Тюменской области выявлено достоверное влияние возраста на сложность зуба M^3 . С возрастом зуб M^3 становится проще. Также в нашей работе мы рассчитали критерий однородности Левена, который также доказывает достоверность наших данных.

Таблица 14

Результаты однофакторного дисперсионного анализа возрастных групп на сложность зуба M^3 красной полевки. Все эффекты

Подзоны	F	Степени свободы	p	p Левена
Северная тайга (Приполярный Урал) (n=60)	5,54*	3	0,00210	0,00006*
Подтайга (n=50)	3,61*	3	0,02018	0,02314*
Северная лесостепь (n=247)	23,36*	3	0,00000	0,00571*

* – уровень значимости коэффициента дисперсионного анализа (F) и критерий однородности дисперсии, различия достоверны при $P < 0,05$, n – объем выборки

При анализе наших данных возрастной изменчивости зуба M_1 красной полевки не было отмечено (табл. 15). При изучении частоты встречаемости морфотипов M_1 видно, что закономерных изменений нет. Возможно, что возрастная изменчивость структуры жевательной поверхности зуба M_1 связана со значительной глубиной входящих углов по всей высоте коронки, характерной для этого зуба. Аналогичный дисперсионный анализ проводился для щечного зуба M_1 , достоверных различий не найдено.

Таблица 15

Средние частоты морфотипов и коэффициент сложности зуба M_1 красной полевки в различных возрастных группах

Возрастная группа	n	Частоты морфотипов M_1			КСЗ
		A+B	C+F	D+E	
1	48	0,502±0,171	0,452±0,147	0,047±0,033	2,94
2	75	0,311±0,056	0,642±0,047	0,047±0,026	2,71
3	81	0,455±0,031	0,393±0,047	0,152±0,044	2,88
4	30	0,793±0,147	0,057±0,024	0,150±0,075	2,43

Примечание: n – объем выборки.

ВЫВОДЫ

1. В результате исследования жевательной поверхности зубов M_1 и M^3 красной и рыжей полевки были выявлены следующие морфотипы: $\frac{abcdef(glf)}{ABCDEF}$ для рыжей полевки и $\frac{abcdefgh(glf)(ss)(sla)}{ABCDEF}$ для красной полевки в Тюменской области.
2. Структура жевательной поверхности зуба M^3 красной и рыжей полевки подвержена географической изменчивости, с продвижением на север наблюдается усложнение строения жевательной поверхности. Географическая изменчивость зуба M_1 не выявлена.
3. При изучении межвидовой изменчивости полевки р. *Clethrionomys* было выявлено, что структура жевательной поверхности зуба M^3 у красной полевки сложнее, чем у рыжей.
4. Выявлена возрастная изменчивость структуры жевательной поверхности зуба M^3 красной полевки в ряде подзон Тюменской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Agadjanian, A.K. Modes of phytophagy in mammals / A.K. Agadjanian // *Paleontological J.* – 1996. – Vol.30, №6. – P. 723-729.
2. Amori, G. The mammal fauna of Italy a review / G. Amori, F.M. Angelici, C. Prigioni, A.V. Taglianti // *Hystrix.* – 1996. – Vol. 8 (1-2). – P. 3–7.
3. Fuller W.A. Is weight a reliable index to age in microtine rodents? // *Acta Theriol.* 1988. V. 33, f. 12-25. P. 247-281.
4. Guthrie, R.D. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity / R.D. Guthrie // *Z. Saugetierkunde.* – 1971. – Bd.36. – S. 37-54.
5. Hewitt G.M. Post-glacial recolonization of European biota // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 68. 1999. – P. 87-112.
6. Hillson, S. *Teeth*, 2nd edn / S. Hillson. – Cambridge University Press, 2005. – 373 p.
7. Kazantseva, N.E. Evolution of Pilo-Pleistocene voles with the special reference to demographic features of fossil assemblages / N.E. Kazantseva, A.S. Tesakov // *Meded. Neder. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* – 1988. – №60. – P. 555-564.
8. Perrin M.R. Molar root-length as an indicator of age in *Clethrionomys gapperi* // *Acta Theriol.* 1988. V. 23, f. 19-30. P. 423-434.
9. Phillips, C.J. Comparative histology of molar dentitions of *Microtus* and *Clethrionomys*, with comments on dental evolution in microtine rodents / C.J. Phillips, B. Oxberry // *J. Mammol.* – 1972. – Vol.53, №1. – P. 1-20.
10. Rabeder, G. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich / G. Rabeder. – Wien, 1981. – 373 p.
11. Rheinvaldt, E. Über zeit lebenswachsende Molaren der Murinae (Mammalia, Muridae) / E. Rheinvaldt // *Archiv. Zool.* – 1965. – Bd.17. – S. 33-36.
12. Shenbrot, G.I. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae) / G.I. Shenbrot, B.R. Krasnov // *Pensoft, Sofia-Moscow.* – 2005. – 336 pp.

13. Tullberg T. «Ueber das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie» «Nova Acta Reg. Soc. Sc.», Уппсала, сер. III, т. XVIII, 1900.
14. Zejda J. Age structure in populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 // Zool. Listy. 1961. R. X, C. 3. P. 249-264.
15. Абрамсон Н.И. Филогеография и история расселения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) по результатам исследования изменчивости митохондриального гена цитохрома b / Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Костыгов А.Ю., Бойко Н.С./ Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы 8-го съезда всерос. териол. об-ва. М. С. 6
16. Агаджанян, А.К. История становления копытных леммингов в плейстоцене / А.К. Агаджанян // Беренгия в кайнозой: (материалы Всесоюз. симп.). – 1976. – С. 289-295.
17. Александрова, В.Д. Кормовая характеристика растений Крайнего Севера / В.Д. Александрова, В.Н. Андреев, Т.В. Вахтина, Р.А. Дыдина, Г.И. Карев, В.В. Петровский, В.Ф. Шамурин. – М. : Наука, 1964. – 284 с.
18. Ангерманн, Р. Гомологическая изменчивость щечных зубов у полевок (*Microtinae*) / Р. Ангерманн // Проблемы эволюции. – 1973. – Т.3. – С. 104-118.
19. Андреева, Т.А. Внутривидовая дифференциация европейской рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schr., 1780. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04/ Андреева Т.А. –М, 2008. – 26 с.
20. Андреева, Т.А. Внутривидовая дифференциация европейской рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schc.: диссертация кандидата биологических наук : 03.00.08: РГБ ОД, 61:08-3/17 / Татьяна Алексеевна Андреева – Москва, 2008. – 173 с.
21. Башенина, Н.В. Европейская рыжая полевка / Н.В. Башенина. – М.: Наука, 1981. – 351 с.
22. Бобрецов, А.В. Морфотипическая изменчивость зубов красной полевки *Clethrionomys rutilus* Печоро – Илычского заповедника / А.В. Бобрецов // Труды Печоро – Илычского заповедника. – 2010. – №16. – С. 10-17.

23. Бобрецов, А.В. Экология красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в градиенте равнинных и горных ландшафтов / А.В. Бобрецов // Методы популяционной биологии. - 2004. - С. 23-24.
24. Бойков В.Н. Видовой состав и распределение млекопитающих и птиц в биотопах лесотундрового Приобья // В сб.: Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. - С.38-62.
25. Болховских Т.Е. Зоогеографическое районирование Тюменской области / Болховских Т.Е., Гашев С.Н. Ежегодник ТОКМ – 2000, Тюмень: ТОКМ, 2001. – С. 330-339.
26. Большаков, В.Н. Морфотипическая изменчивость зубов полевок / В.Н. Большаков, И.А. Васильева, А.Г. Малеева. - М.: Наука, 1980. с. 140.
27. Большакова Н.П. Эколого-физиологические и этологические характеристики популяций лесных полевок (р. *Clethrionomys*) при совместном обитании / Н. П. Большакова // Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 23.12.10 / Большакова Н.П. – Томск, 2010. 19 с.
28. Бородин, А.В. Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих / А.В. Бородин. – Екатеринбург.: Наука, 1992б. – 93 с.
29. Бородин, А.В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность) / А.В. Бородин. – Екатеринбург.: УрО РАН, 2009. – 100 с.
30. Васильев, А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: автореферат диссертации ... доктор биологических наук ИЭРиЖУрО РАН / А.Г. Васильев – Екатеринбург: 1996. – 47 с.
31. Виноградов, Б.С. Краткий определитель грызунов фауны СССР / Б.С. Виноградов, И.М. Громов. – М.: Наука, 1984. – 144 с.
32. Воронцов, Н.Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) европейского

- северо-востока / Н.Н. Воронцов // Труды зоологического института АН СССР. – 1961. – Т.29. – С. 101-136.
33. Воронцов, Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышьеобразные). / Н.Н. Воронцов. – Новосибирск.: Наука, 1967. – 240 с.
34. Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Л.: Наука. 449 с.
35. Гашев С.Н. Влияние плейстоценового оледенения на расселение рыжих полевок в Европейской части России/ С.Н. Гашев, О.А. Хританько. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2011. 4 с.
36. Гашев, С.Н. Млекопитающие Тюменской области. Справочник определитель / С.Н. Гашев. – Тюмень.: Издательство Тюменского государственного университета, 2008. – 336 с.
37. Гашев, С.Н. К диагностике лесных полевок (*Clethrionomys*) / С.Н. Гашев // Зоологический журнал. - 1986. Т. 65. №10. С.1588–1589.
38. Гашев С.Н. Конспекты лекций по системной экологии. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2007. – 212 с.
39. Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2000. – 220 с.
40. Гашев С.Н. Современное териогеографическое деление Тюменской области в связи с историей формирования фаунистических комплексов в четвертичном периоде/ С.Н. Гашев, Н.В. Сорокина, О.А. Хританько. Тюмень: Изд-во ТюмГУ 2010. 2 с.
41. Голенищев, Ф.Н. Строение и развитие зубов большой и краснохвостой песчанок. Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны / Ф.Н. Голенищев // Труды зоологического института АН СССР. – 1976. – Т.66. – С. 101-106.
42. Голенищев, Ф.Н. Скорость роста бескорневых зубов *Microtinae* (Mammalia, Rodentia) / Ф.Н. Голенищев, В. Кенигсвальд // Труды зоологического института АН СССР. – 1978. – Т.79. – С. 103-105.

43. Громов, И.М. Млекопитающие / И.М. Громов, И.Я. Поляков. – СПб.: Наука, 1977. – 502 с.
44. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. / И.М. Громов, М.А. Ербаева. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – 522 с.
45. Дзуев Р.И., Сравнительное изучение рисунка жевательной поверхности верхних щечных зубов Обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) В экспериментальных условиях / Дзуев Р.И., Чепракова А.А., Хуламханова М.М. / Современные проблемы науки и образования. – 2016. – № 2.
46. Докучаев, Н.Е. О лишенофагии красной полевки (*Clethrionomys srutilus*) / Н.Е. Докучаев // Зоологический журнал. – 2009. – Т.88, №8. – С. 1013-1016.
47. Дупал, Т.А. Внутрипопуляционная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*, RODENTIA, ARVICOLINAE) / Т.А. Дупал, С.А. Абрамов // Зоологический журнал. – 2010. – Т.89, №7. – С. 850-861.
48. Емельянова, А.А. Возрастная изменчивость одонтологических признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) / А.А. Емельянова // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». – 2005. – Т.1, № 4 (10). – с. 88-96.
49. Емельянова А. А. Некоторые закономерности полиморфической изменчивости одонтологических признаков европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber), обитающей в верховьях Волги и на сопредельных территориях / Емельянова А.А. Вестник ТвГУ.-Серия “Биология и зоология”. Вып. 7, 2008.
50. Епифанцева, Л. Ю. Морфологическая изменчивость высокогорных полевок п/р *Aschizomys* : диссертация ... кандидата биологических наук : 03.00.08.- Новосибирск, 1998.- 168 с.: ил. РГБ ОД, 61 99-3/538-Х
51. Короленко, Т.И. О питании красной полевки в горно-таежных редколесьях Северо-востока Сибири / Т.И. Короленко, Г.Е. Короленко //

- Экология полевков и землероек на Северо-востоке Сибири. – 1979. – С. 77-85.
52. Котляров О. Н. Метод определения возрастных изменений жевательной поверхности моляров грызунов // Вестн. зоол. 1988. Вып. 2. С. 83–84.
53. Кошкина, Т.В. Метод определения возраста рыжих полевков и опыт его применения // Зоол. журн. 1955. Т. 34. Вып. 3. С. 631–639.
54. Кривошеев, В.Г. Материалы по зимней экологии красных полевков (*Clethrionomys rutilus*) в Центральной Якутии / В.Г. Кривошеев // Научные сообщения ЯФ СО АН СССР. – 1961. – №8. – С. 79-86.
55. Кузнецов, Б.А. Определитель позвоночных животных фауны СССР. Млекопитающие / Б.А. Кузнецов. – М.: Просвещение, 1975. – Т.3. – 208 с.
56. Ларина, Н.И. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок / Н.И. Ларина, И.В. Еремина // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1982. – с. 56-69.
57. Ларина, Н.И. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов / Н.И. Ларина, И.В. Еремина // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – с. 8-52.
58. Лебединкина, Н.С. Морфо-функциональный анализ черепа зайцев и полевков: автореферат. диссертации ... кандидата биологических наук / Н.С. Лебединкина - Москва, 1949. - 20 с.
59. Лесной план Тюменской области [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://extwprlegs1.fao.org/docs/pdf/rus155954.pdf>
60. Мансурова Л. А., Федчишин О. В., Трофимов В. В., Зеленина Т. Г., Смолянок Л. Е. Физиологическая роль кремния // Сиб. мед. журн. (Иркутск). 2009. №7. С. 16-18.
61. Маркова, Е.А. Межвидовая дифференциация и внутривидовая изменчивость видов-двойников *M. Arvalis* и *M. Rossiaemeridionalis* по одонтологическим признакам. Автореф. дис. ... — Маркова Е.А.. Екатеринбург, 2006. 3 с.

62. Матковский, П.Е. Кремний как элемент жизни / П.Е. Матковский, Г.П. Старцева, С.М. Алдошин, В.Н. Троицкий, Р.С. Яруллин, Лим Сан Хьюн // Энциклопедия инженера-химика. 2008. № 3. - С. 51-53; № 4. - С. 46-49; № 5. - С.41-45.
63. Мейер М.Н., Систематика и внутривидовая изменчивость полевок Дальнего Востока (Rodentia, Cricetidae). Систематика и морфология млекопитающих // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.1978, 75. С. 3—62.
64. Мельникова, Е.Н. Филогеография, история расселения и внутривидовая структура европейской рыжей полевки (Rodentia, Cricetidae): диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 03.02.04 : / Мельникова Екатерина Николаевна. – Санкт-Петербург, 2014. – 141 с.
65. Огнев, С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии / С.И. Огнев. – М.: АН СССР, 1948. – 588 с.
66. Окулова, Н.М. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (RODENTIA CRICETIDAE) по данным изменчивости жевательной поверхности зуба M^3 / Н.М. Окулова, Т.А. Андреева // Зоологический журнал. – 2008. – Т.87, №8. – С.991-1003.
67. Оленев, Г.В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты / Г.В. Оленев // Экология. – 2009. №2 С. 103-115.
68. Поздняков, А.А. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) / А.А. Поздняков // Журнал общей биологии. – 2011. – Т.72, №2. – С.127-139.
69. Поздняков, А.А. Морфотипическая изменчивость серых полевок (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды / А.А. Поздняков // Успехи современной биологии. – 2003. – Т.123, №2. – С. 187-194.

70. Поздняков, А.А. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевков (*Microtus S. Lato*, RODENTIA) / А.А. Поздняков // Журнал общей биологии. – 1995. – Т.56, №2. – С. 172-177.
71. Реймерс, И.Ф. Бурозубки и мышевидные грызуны кедровой тайги Прибайкалья и их роль в жизни леса / И.Ф. Реймерс // Зоологический журнал. – 1959. – Т.38, №.8. – С. 1249-1256.
72. Ромер, А. Анатомия позвоночных / А. Ромер, Т. Парсонс. – М.: Мир, 1992. – Т.2. – 406 с.
73. Сафронов, В.М. Зимняя экология лесных полевков в Центральной Якутии / В.М. Сафронов. – Новосибирск.: Наука, 1983. – 158 с.
74. Серебрянный Л.Р. Древнее оледенение и жизнь. М.: Наука, 1980. 128 с.
75. Смирнов, Н.Г. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири / Н.Г. Смирнов, В.Н. Большаков, А.В. Бородин – М.: Наука, 1986. – 144 с.
76. Сорокина, Н.В. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зубов M_1 и M^3 лесных полевков р. *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Среднего Зауралья / Н.В. Сорокина, С.К. Сидорова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2016. – Т.18, №2. – С. 498-501.
77. Сорокина, Н.В. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зуба M^3 Красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) (Rodentia, Cricetidae) Северной и средней таги Тюменской области / Н.В. Сорокина // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т.13, №1. – С. 1154-1157.
78. Телегин В.И. Долины северных рек как места концентрации и пути проникновения животных на Крайний Север / Природа поймы р. Оби и ее хозяйственное освоение. Томск: ТГУ, 1963. - С.343-349.
79. Тесаков, А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим) / А.С. Тесаков. – М.: Наука, 2004. – 247 с.

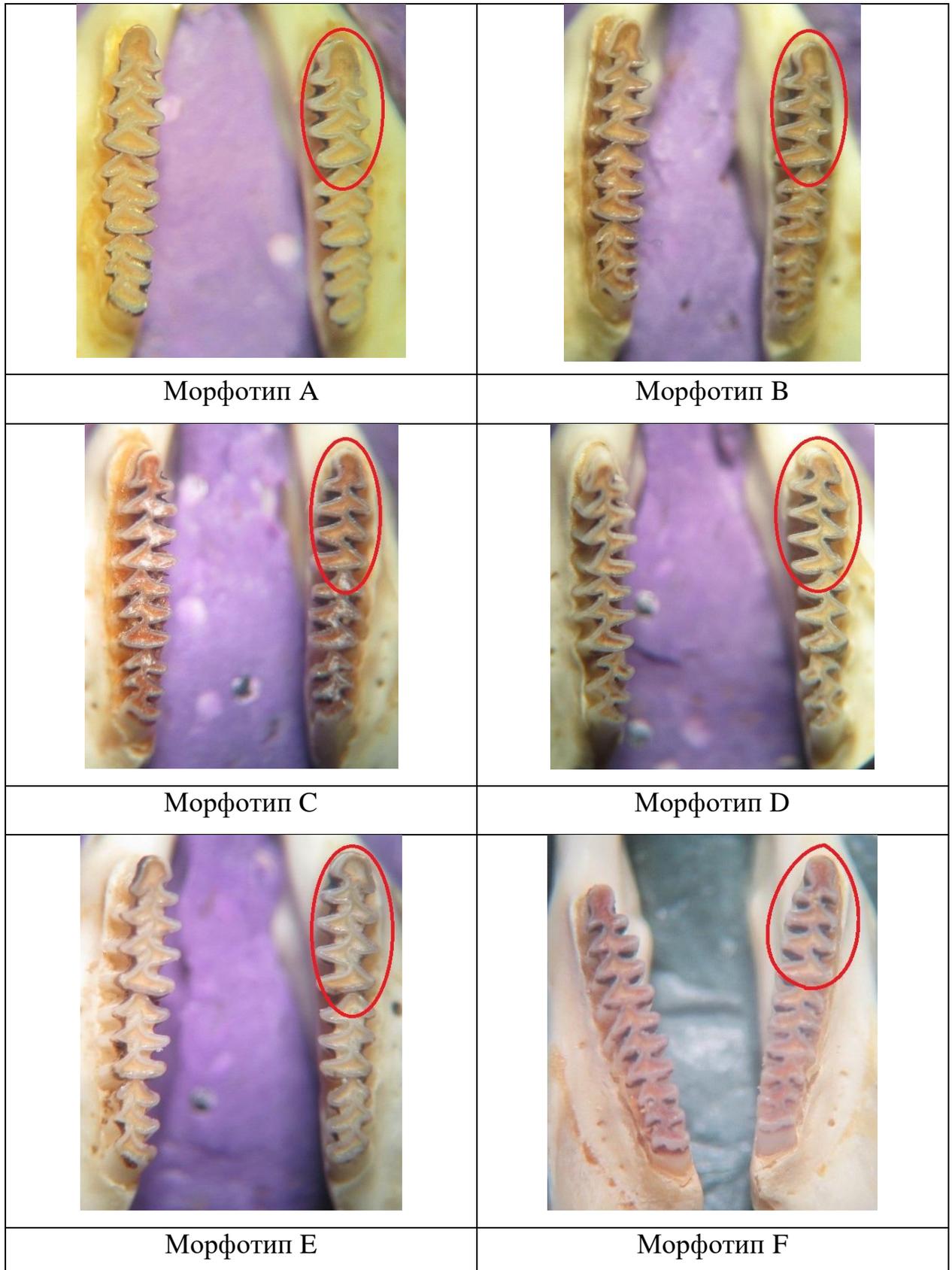
80. Тупикова, Н.В. Определитель возраста лесных полевок / Н.В. Тупикова, Г.А. Сидорова, З.А. Коновалова. – М.: МОИП, 1970. – 167 с.
81. Фоминых, М.А. Внутрипопуляционная изменчивость одонтометрических признаков рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber, 1780 на Среднем Урале / М.А. Фоминых, Е.А. Маркова, А.В. Бородин, Ю.А. Давыдова // Экология. - 2010. - №6. - С. 468-471.
82. Фоминых, М.А. Изменчивость краниальных и одонтологических признаков лесных полевок (род *Clethrionomys*) Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04/ Фоминых М.А. – Екатеринбург, 2011. 21 с.
83. Чужеродные виды на территории России [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.sevin.ru/invasive/invasion/mammals/m_21.html.

ПРИЛОЖЕНИЕ

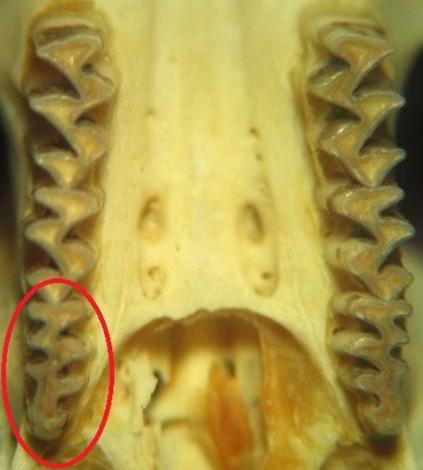
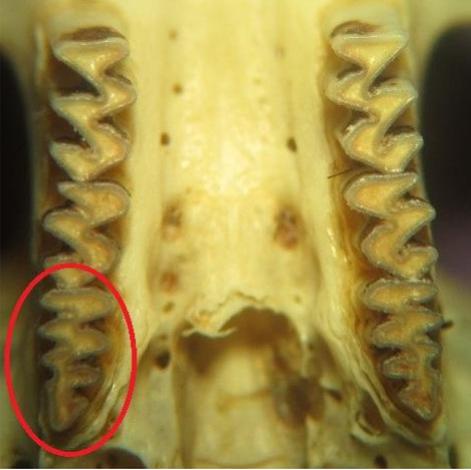
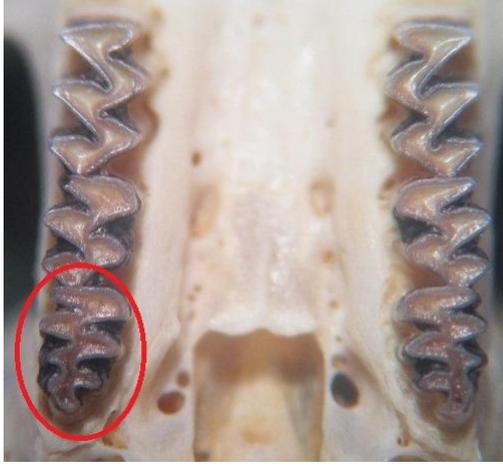
ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Возраст- ные классы	Вид торца зуба М ² (альвеолярный конец)	Описание класса	Возраст (в скобках – пределы колебаний) дней	
			I тип онтогенеза (созревшие сеголетки)	II тип онтогенеза (несозревающие сеголетки и зимовавшие)
1		Торцевая поверхность, особенно с буккальной стороны, имеет вид резко выраженных призм с острыми выступающими углами, имеются замкнутые пульпарные полости	25 (–30)	25 (–30)
2		Углы всех призм несколько сглажены, сохраняются замкнутые пульпарные полости. Во входящих углах началось формирование костных пузырей в виде костной пленки	35 (25–45)	35 (35–45)
3		Углы призм у торца зуба сглажены, торцевые части по всему периметру загнуты к центру зуба, имеется общая пульпарная полость, внутри нее видны "костные пузыри"	50 (40–60)	55 (45–65)
4		Углы призм у торца зуба сглажены, центральные торцевые части буккальной и лингвальной сторон значительно загнуты к центру зуба, пульпарная полость напоминает восьмерку, внутри полости "костные пузыри"	55 (45–70)	90 (75–100)
5		Торцевые центральные части буккальной и лингвальной сторон почти сомкнулись, вид пульпарной полости напоминает гантели	65 (50–80)	115 (100–130)
6		Имеются две отдельные, практически круглые пульпарные полости – начальная стадия формирования корней, которые еще нельзя измерить	75 (60–95)	135 (120–155)
7		Ясно выраженные корни, которые при виде сбоку можно измерить, вычисляется индекс корня: отношение длины наибольшего корня (<i>l</i>) к наибольшей длине зуба (<i>L</i>)		
		Индекс корня 0.1	105 (90–120)	180 (155–200)
		Индекс корня 0.2	135 (120–150)	225 (210–245)
		Индекс корня 0.3	175 (160–190)	265 (245–285)
		Индекс корня 0.4	210 (нет данных)	305 (285–325)
		Индекс корня 0.5		345 (325–365)
		Индекс корня 0.6		390 (370–410)
		Индекс корня 0.7		430 (410–450)
	Индекс корня 0.8		470 (нет данных)	

Иллюстрация для практического определения возраста корнезубых полевок (*Cl. glareolus*) из природных популяций с учетом типов онтогенеза особей по рисунку торцевой альвеолярной поверхности М² и индексу зуба. Зубы 7-го класса изображены с буккальной стороны жевательной поверхностью вниз [74].

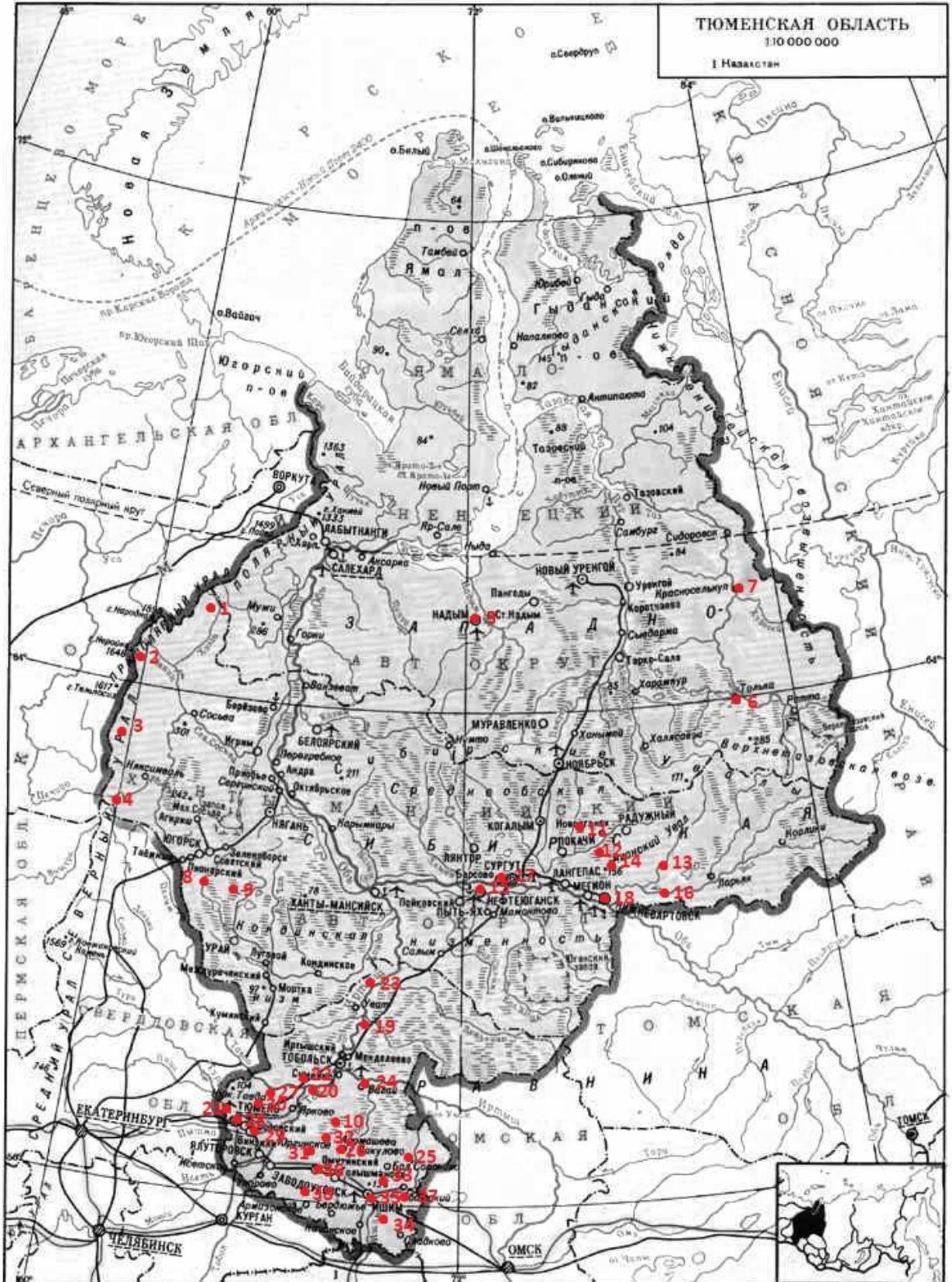
Морфотипы жевательной поверхности зуба M_1 красной полевки

Морфотипы жевательной поверхности зуба М³ красной полевки

	
Морфотип а	Морфотип б
	
Морфотип с	Морфотип д
	
Морфотип е	Морфотип ф

	
<p>Морфотип g</p>	<p>Морфотип h</p>
	
<p>Морфотип glf</p>	<p>Морфотип ss</p>
	
<p>Морфотип sla</p>	

Точки сбора материала



<p>Северная тайга: №5 Надым №6 п. Толька №7 п. Красноселькуп Приполярный Урал: №1 п. Балбанты №2 п. Неройка №3 п. Приполярный №4 оз. Турват</p>	<p>Средняя тайга: №8 оз. Арантур №9 р. Ах №10 нефтяное месторождение Приобское №11 п. Аган №12 с. Ватинск №13 р. Вах №14 оз. Мыхпай №15 г. Нефтеюганск №16 р. Пасол №17 г. Сургут №18 г. Нижневартовск</p>	<p>Южная тайга: №19 п. Надцы №20 р. Нерда №21 Полигон 2 №22 с. Мазурово №23 с. Демьянское №24 ЧИР</p>	<p>Подтайга: №25 с. Викулово №26 с. Аромашево №27 оз. Кучак №28 г. Тюмень №29 п. Якуши № 30 с. Покровское №31 с. Лесное №32 с. Новый Тап</p>	<p>Северная лесостепь: №33 с. Плешково №34 д. Синицино №35 г. Ишим №36 с. Журавлевское №37 с. Десятово №38 оз. Сеинкуль</p>
--	---	---	---	--

Распределение выборок по географическим подзонам

Подзоны	Точки сбора материала	<i>M. glareolus</i> (n)	<i>M. rutilus</i> (n)
Северная тайга (Приполярный Урал)	п. Балбанты, п. Неройка, п. Приполярный, оз. Турват */***	15	70
Северная тайга	г.Надым, п. Толька, п. Красноселькуп */**	0	317
Средняя тайга	оз. Арантур, р. Ах, нефт. месторождение Приобское, п. Аган, с. Ватинск, р. Вах, оз. Мыхпай, г. Нефтеюганск, р. Пасол, г. Сургут, г.Нижневартовск */****	11	535
Южная тайга	п. Надцы, р. Нерда, с. Мазурово, с. Демьянское */**	115	21
Подтайга	с. Викулово, оз. Кучак, г. Тюмень, п. Якуши, с. Покровское, с. Лесное, с. Новый Тап */**/**	71	60
Северная лесостепь	с. Плешково, д. Синицино, г. Ишим, с. Журавлевское, с. Десятово ****/*****	37	244

n – просмотрено черепов, * - коллекция черепов С.Н. Гашева, ** - коллекция черепов Н.В.Сорокиной, *** - коллекция черепов Н.А. Сазоновой, **** - коллекция черепов А.Ю.Левых, ***** - коллекция черепов А.С.Моторина