

УДК 599:575.86+599.-14

## МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЗУБОВ $M_1$ И $M^3$ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК Р. *CLETHRIONOMYS* (RODENTIA, CRICETIDAE) СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ

© 2016 Н.В. Сорокина, С.К. Сидорова

Тюменский государственный университет

Статья поступила в редакцию 25.05.2016

Анализ строения жевательной поверхности зуба  $M^3$  красной и рыжей полевок Среднего Зауралья показал закономерное усложнение жевательной поверхности при продвижении на север, также установлено, что структура жевательной поверхности зуба  $M^3$  красной полевки характеризуется большим разнообразием и большей сложностью морфотипов по сравнению с  $M^3$  рыжей полевки. Морфотипическая изменчивость зуба  $M_1$  четкой связи с условиями обитания не показывает, что свидетельствует о возможном влиянии дополнительных факторов. Выявлены некоторые аспекты возрастной изменчивости  $M_1$  и  $M^3$  рыжей полевки.

Ключевые слова: географическая изменчивость, жевательная поверхность, моляр, морфотип, красная полевка, рыжая полевка

Изучение микроэволюционных процессов у широкоареальных видов представляет собой актуальную задачу зоологии, поскольку результаты этих исследований позволяют решить некоторые задачи систематики, а также изучить географическую изменчивость признаков и получить характеристику отдельных популяций [12]. Для изучения морфотипической изменчивости хорошими модельными объектами служат лесные полевки р. *Clethrionomys*, поскольку совмещают в себе такие свойства, как высокая численность, быстрое воспроизводство, экологическая пластичность, их ареал охватывает значительную территорию, и кроме этого, быстрый оборот популяции, позволяющий проследить эволюционные изменения [15].

Адаптивное значение структуры жевательной поверхности зубов хорошо известно. Ряд авторов указывают [2, 5, 6], что даже незначительные различия в плотности и составе поедаемых кормов ведут к изменению формы жевательной поверхности. Конфигурация третьего верхнего коренного зуба у лесных полевок является одним из основных диагностических признаков [4], поэтому исследование изменчивости этого зуба представляет практический интерес. Этот вопрос хорошо изучен для рыжей полевки на территории европейской части России [1, 6, 16]. Для Западной Сибири изменчивость  $M^3$  рыжей и красной полевок остается пока мало изученной. Так же было проведено исследование изменчивости зуба  $M_1$  полевок р. *Clethrionomys*.

**Цель работы:** изучение морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов  $M_1$  и  $M^3$  лесных полевок р. *Clethrionomys* Среднего Зауралья.

В работе были использованы черепа из коллекции ТюмГУ. Всего было просмотрено 385 черепов: 188 черепов красной и 197 черепов рыжей полевки, из 23 выборок и из 5 подзон Среднего Зауралья (северная тайга, средняя тайга, южная тайга, подтайга, и северная лесостепь). Распределение точек сбора по подзонам проводилось в соответствии со схемой зоогеографического районирования Тюменской области по С.Н. Гашеву [3]. Поверхность зубов рассматривалась с левой стороны челюсти с помощью бинокулярного

микроскопа МБС при увеличении в 10 раз. Весь материал был собран в августе - сентябре 2002-2006 гг. Анализ морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов  $M_1$  и  $M^3$  проводился для неполовозрелых, достигших размеров взрослых и взрослых половозрелых особей, как самцов так и самок. Объединение самцов и самок в одну выборку возможно, т.к. ранее исследователями [13, 14, 16] было описано отсутствие полового диморфизма одонтологических признаков для лесных полевок р. *Clethrionomys*. Ювенильные и старые особи в состав выборки для изучения морфотипической изменчивости зубов не входили, но ювенильные особи были использованы для изучения возрастной изменчивости морфотипов жевательной поверхности зубов. Признаками для выделения группы «ювенильных особей» являлся вес зверька и состояние зуба  $M^3$  (степень прорезывания зуба и степень покрытия зуба эмалью).

Для исследования структуры жевательной поверхности были использованы морфотипы первого нижнего коренного зуба  $M_1$  по методике Башениной [5] и третьего верхнего коренного зуба  $M^3$  по методике [13], где учитывалось только число входящих и выходящих углов без учета формы различных отделов зуба (рис. 1).

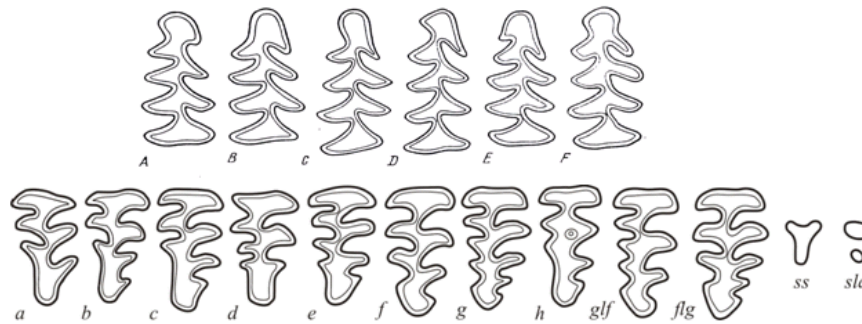
После определения морфотипов для каждого зверька, были рассчитаны частоты встречаемости морфотипов в выборках (доля зубов с данным морфотипом в выборке). Расчет коэффициентов сложности зуба (КСЗ) был проведен в соответствии с баллами сложности морфотипов для  $M_1$ : а - 1, b - 2, c - 3, f - 4, d - 5, e - 6; для  $M^3$ : а - 1, b - 2, c - 3, d - 4, e - 5, f - 6, более сложным - 7. Затем частоту данного морфотипа умножали на балл сложности и находили сумму этих произведений. Для облегчения интерпретации полученных частот, морфотипы были объединены в группы по сложности для  $M_1$ : зубы простые (морфотипы А, В), средняя сложность зуба (С, F) и сложный зуб (D и E), для  $M^3$ : зубы простые (морфотипы а, b), средняя сложность зуба (с, d) и сложный зуб (е, f и сложнее). Статистическая обработка материала проводилась с применением методов математической статистики [4] и программных пакетов MS Excell и StatSoft Statistica.

При изучении жевательной поверхности зубов красной полевки были обнаружены 6 морфотипов А, В, С, D, E, F из 6 известных для  $M_1$ , и 9 морфотипов (а, b, c, d, e, f, h, glf, ss) из 12 известных для  $M^3$ . Для рыжей по-

Сорокина Наталья Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и эволюционной экологии животных. E-mail: natalya\_sorokina@rambler.ru  
Сидорова Софья Константиновна, студентка

левки 6 морфотипов  $M_1$  (те же, что и у красной полевки) и 6 морфотипов (*a, b, c, d, e, f*) для  $M^3$ . Следовательно, морфотипы жевательной поверхности  $M^3$  у красной

полевки более разнообразны, чем у рыжей, за счет присутствия сложных морфотипов *h, glf*.



**Рис. 1.** Морфотипы жевательной поверхности зуба  $M_1$  (вверху) (по: Башенина, 1981) и  $M^3$  рыжих полевок (внизу) (по: Окулова, Андреева, 2008). Для каждого зуба слева – наружная (лабиальная) сторона, справа – внутренняя (лингвальная).

Диагностическая значимость третьего верхнего коренного зуба у лесных полевок хорошо известна, определительным признаком для красной и рыжей полевок является три входящих угла на лингвальной стороне зуба  $M^3$  [4, 9, 11, 15]. Наши исследования позволили установить, что на исследуемой территории частота встречаемости морфотипов *a* и *d* у красной полевки равна 0,130, для рыжей полевки - 0,379, следовательно, эти особи имеют по два входящих угла, т.е. отличное (меньшее) количество входящих углов на  $M^3$ .

При изучении жевательной поверхности зуба  $M_1$  красной полевки (табл. 1), было отмечено, что в северной, средней тайге и подтайге наиболее часто встречаются морфотипы средней сложности. Частота встречаемости простых морфотипов (A+B) последовательно

увеличивается от северной тайги до северной лесостепи, где они начинают преобладать. Частота встречаемости сложных морфотипов максимальна в подтайге и минимальна в северной лесостепи. КСЗ  $M_1$  красной полевки последовательно уменьшается от северной тайги к северной лесостепи. Аналогичная тенденция изменения частоты встречаемости морфотипов выявлена при изучении зуба  $M_1$  рыжей полевки (табл. 2). Но в северной тайге наблюдается отсутствие простых морфотипов, а также в северной лесостепи отмечена более низкая встречаемость простых морфотипов и преобладание сложных. Наиболее высокое значение КСЗ  $M_1$  рыжей полевки отмечено в северной тайге и северной лесостепи, наименьшее значение в средней тайге.

**Таблица 1.** Средние частоты морфотипов ( $M \pm m$ ) и сложность строения зуба  $M_1$  красной полевки в различных подзонах Среднего Зауралья

Подзона	n	Частоты морфотипы $M_1$			КСЗ
		A+B	C+F	D+E	
северная тайга	67	0,165±0,077	0,673±0,070	0,162±0,061	3,11
средняя тайга	11	0,183±0,024	0,733±0,094	0,083±0,083	3,07
подтайга	25	0,337±0,148	0,448±0,045	0,214±0,104	2,96
северная лесостепь	20	0,505±0,071	0,394±0,086	0,101±0,014	2,64

**Таблица 2.** Средние частоты морфотипов ( $M \pm m$ ) и сложность строения зуба  $M_1$  рыжей полевки в различных подзонах Среднего Зауралья

Подзона	n	Частоты морфотипы $M_1$			КСЗ
		A+B	C+F	D+E	
северная тайга	14	0,0	0,786±0,101	0,214±0,101	4,00
средняя тайга	11	0,396±0,383	0,479±0,206	0,125±0,125	3,18
южная тайга	50	0,287±0,166	0,437±0,091	0,276±0,076	3,25
подтайга	17	0,194±0,173	0,444±0,268	0,361±0,127	3,41
северная лесостепь	13	0,155±0,017	0,381±0,067	0,464±0,051	3,77

Для  $M^3$  красной полевки во всех подзонах наблюдается высокая частота встречаемости морфотипов средней сложности и снижение частоты встречаемости сложных морфотипов от северной тайги к северной лесостепи (табл. 3). Частота простых морфотипов увеличивается от северной тайги к подрайге, но в подзоне северной лесостепи снижается. КСЗ  $M^3$  так же как и КСЗ  $M_1$  последовательно уменьшается от северной тайги к северной лесостепи. Аналогичная закономерность была показана нами ранее для жевательной поверхности  $M^3$  красной полевки северной и средней тайги Тюменской области [14].

Для  $M^3$  рыжей полевки для северной тайги характерно крайне высокая частота встречаемости сложных и полное отсутствие простых морфотипов, в связи с чем наблюдается высокий показатель КСЗ  $M^3$  (табл. 4). Такое строение жевательной поверхности  $M^3$  рыжей полевки обусловлено обитанием на северной границе ареала (п. Неройка, самая северная точка распространения рыжей полевки в пределах изучаемой территории (из лич. сообщения С.Н. Гашева)). Частота сложных морфотипов низка во всех исследуемых подзонах, кроме северной тайги, а в северной лесостепи отмечено их отсутствие. Частота встречаемости простых морфотипов увеличивается от средней тайги до северной

лесостепи, но в южной тайге доля их велика, для морфотипов средней сложности характерна противоположная тенденция. Для подтайги отмечены практически равные доли всех морфотипов. КСЗ М<sup>3</sup> рыжей

полевки снижается в южном направлении, но в южной тайге КСЗ наименьший и равен 2,19, а в подтайге достигает средних величин и равен 3,08.

**Таблица 3.** Средние частоты морфотипов (M±m) и сложность строения зуба М<sup>3</sup> красной полевки в различных подзонах Среднего Зауралья

Подзона	n	Частоты морфотипы М <sup>3</sup>			КСЗ
		a+b	c+d	e+f и сложнее	
северная тайга	69	0,034±0,034	0,562±0,122	0,404±0,134	3,76
средняя тайга	11	0,083±0,083	0,633±0,047	0,283±0,165	3,40
подтайга	48	0,235±0,105	0,550±0,040	0,215±0,078	3,09
северная лесостепь	17	0,118±0,010	0,826±0,069	0,056±0,056	2,93

**Таблица 4.** Средние частоты морфотипов (M±m) и сложность строения зуба М<sup>3</sup> рыжей полевки в различных подзонах Среднего Зауралья

Подзона	n	Частоты морфотипы М <sup>3</sup>			КСЗ
		a+b	c+d	e+f и сложнее	
северная тайга	15	0,0	0,063±0,063	0,938±0,088	5,68
средняя тайга	11	0,292±0,059	0,583±0,118	0,125±0,177	2,92
южная тайга	76	0,599±0,158	0,343±0,176	0,059±0,052	2,19
подтайга	16	0,333±0,144	0,375±0,125	0,292±0,260	3,08
северная лесостепь	13	0,875±0,117	0,125±0,125	0,0	1,78

Таким образом, для красной полевки отмечена географическая изменчивость строения жевательной поверхности зуба М<sup>3</sup>, которая выражается в увеличении количества входящих углов на буккальной и лингвальной сторонах данного зуба, приводящее к удлинению их режущего края, что связано с увеличением доли грубых кормов в рационе вида при продвижении на север. Для рыжей полевки такая же тенденция отмечена для северной, средней и южной тайги, но в подтайге наблюдается средняя сложность М<sup>3</sup>. Наши данные подтверждают данные Емельяновой А.А. [8] по рыжей полевке Тверской области.

Анализ частот встречаемости морфотипов различной сложности при сравнении красной и рыжей полевки в различных подзонах показал, что структура жевательной поверхности М<sup>3</sup> красной полевки характеризуется меньшей долей простых морфотипов и морфотипов средней сложности, по сравнению с М<sup>3</sup> рыжей полевки, что свидетельствует о более простом строении жевательной поверхности М<sup>3</sup> рыжей полевки, и следовательно большей зеленоядности данного вида. Наши данные подтверждают исследования других авторов (Окулова, Андреева, 2008) для рыжей полевки европейской части России.

Для того чтобы оценить значимы ли связи строения жевательной поверхности с особенностями участков ареала был проведен однофакторный дисперсионный анализ. Получено подтверждение наличия связи частоты встречаемости простых (A+B) морфотипов и морфотипов средней сложности (C+F) зуба М<sub>1</sub>, а так же морфотипов (c+d), (e+f) зуба М<sup>3</sup> красной полевки, связь высоко достоверна при p<0,02. Для рыжей полевки по зубу М<sub>1</sub> достоверной связи частот встречаемости морфотипов с исследуемым фактором выявлено не было, но для зуба М<sup>3</sup> рыжей полевки показана достоверная связь всех морфотипов (a+b), (c+d), (e+f) с особенностями участков ареала. В результате анализа данных по частотам морфотипов зубов М<sub>1</sub> и М<sub>3</sub> красной и рыжей полевки и результатам дисперсионного анализа можно предположить, что характеристики зуба М<sup>3</sup> являются более чувствительными к изменению условий обитания, чем характеристики зуба М<sub>1</sub>. Это

предположение подтверждает и тот факт, что четкой закономерности изменения коэффициента сложности зуба М<sub>1</sub> в разных зоогеографических подзонах не выявлено. Возможно, это связано с меньшей функциональной нагрузкой, приходящейся на М<sub>1</sub>, и, вероятно, влиянием на изменчивость данного зуба дополнительных факторов.

Влияние возрастной изменчивости на сложность строения жевательной поверхности зубов М<sub>1</sub> и М<sup>3</sup> удалось проследить у рыжей полевки в подзоне южной тайги. При расчете частот встречаемости различных морфотипов зуба М<sup>3</sup> было показано, ювенильные особи имеют более сложно устроенный зуб, чем взрослые особи, т.к. наблюдается преобладание морфотипов средней сложности (0,50) и сложных морфотипов (0,50), а так же отсутствие простых морфотипов. Коэффициент сложности зуба М<sup>3</sup> у ювенильных особей равен 4,20, у взрослых 2,19. Вероятно, это связано с процессами роста зуба и его истирания по мере взросления зверька [7]. Для зуба М<sub>1</sub> отмечена обратная тенденция. Отмечена высокая частота встречаемости морфотипов средней сложности (0,60) и простых морфотипов (0,40), при отсутствии сложных морфотипов. Расчет КСЗ М<sub>1</sub> показывает, что взрослые особи имеют более сложную жевательную поверхность (КСЗ = 3,25), чем у ювенильные особи (КСЗ = 2,60). Возможно, что возрастные изменения М<sub>1</sub> связаны с углублением входящих углов, что влечет за собой усложнение жевательной поверхности М<sub>1</sub> у взрослых особей. Разнонаправленная изменчивость М<sub>1</sub> и М<sup>3</sup> может быть связана с разной степенью нагрузки, которую испытывают эти зубы при жевании пищи.

В результате исследования жевательной поверхности М<sub>1</sub> и М<sup>3</sup> красной и рыжей полевки были выявлены следующие морфотипы:  $\frac{abcdefh(glf)(ss)}{ABCDEFGHI}$  для красной полевки и  $\frac{abcdef}{ABCDEF}$  для рыжей полевки. Следовательно, структура жевательной поверхности М<sup>3</sup> красной полевки характеризуется большим разнообразием и большей сложностью морфотипов, по сравнению с М<sup>3</sup> рыжей полевки, что свидетельствует о большей зеленоядности последней. Показано адаптивное значение

структуры жевательной поверхности  $M^3$  по отношению к питанию, т.е. закономерное усложнение жевательной поверхности  $M^3$  у красной и рыжей полевков происходит при продвижении на север, что вероятно обусловлено увеличением доли грубых (семенных и незеленых) кормов в рационе полевков.

Обитание рыжей полевки на южной границе ареала (северная лесостепь) ведет к усложнению структуры  $M_1$ . Для красной полевки имеющей более широкое распространение, чем рыжая полевка, в пределах изучаемой территории, северная лесостепь характеризуется более простым строением жевательной поверхности  $M_1$  и  $M^3$ . Подтаежная подзона характеризуется средней сложностью жевательной поверхности зубов. Выявлено влияние возрастной изменчивости на сложность строения жевательной поверхности. Ювенильные особи имеют более сложно устроенный зуб  $M^3$  и более простой  $M_1$ , чем взрослые особи, что связано с особенностями роста зуба.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Андреева, Т.А. Внутривидовая дифференциация европейской рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schr., 1780. Автореферат дис. ... к.б.н. – М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2008. 26 с.
2. Воронцов, Н.Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевков (*Clethrionomys*) европейского северо-востока // Морфология и экология позвоночных животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1961. Т. 29. С. 101-137.
3. Гашев, С.Н. Млекопитающие Тюменской области. Справочник-определитель. – Тюмень: Изд-во Тюменского государственного университета, 2008. 336 с.
4. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева. – СПб., 1995. 522 с.
5. Европейская рыжая полевка. – М.: Наука, 1981. 351 с.
6. Емельянова, А.А. Результаты комплексного изучения популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) верховий Волги и сопредельных территорий // Научные чтения памяти проф. В.В. Станчинского. Вып. 4. – Смоленск: Изд-во Смоленского гос. пед. ун-та, 2004. С. 122-126.
7. Емельянова, А.А. Возрастная изменчивость одонтологических признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология. 2005. Вып. 1. № 4 (10). С. 88-96.
8. Емельянова, А.А. Результаты исследования адаптивности фенотипа зубной системы на примере популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология. 2008. Вып. 7. С. 79-88.
9. Коросов, А.В. Новый принцип определителя млекопитающих / А.В. Коросов, А.С. Хейкинен // Принципы экологии. 2014. № 4. С. 4–17.
10. Лакин, Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1973. 343 с.
11. Огнев, С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. VII. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 715 с.
12. Окулова, Н.М. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевков 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.
13. Сорокина, Н.В. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зуба  $M^3$  красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) (Rodentia, Cricetidae) северной и средней тайги Тюменской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Том 13(39). №1(5). С. 1154-1158.
14. Шишонен, Л. Млекопитающие Северной Европы. – М.: Лесная промышленность, 1979. 232 с.
15. Фоминых, М.А. Изменчивость краниальных и одонтологических признаков лесных полевков (род *Clethrionomys*) Урала. Автореферат дис. ... к.б.н. – Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН. 2011. 21 с.

**THE MORPHOTYPICAL VARIABILITY IN THE STRUCTURE OF CHEWING TEETH SURFACES  $M_1$  AND  $M^3$  OF RED VOLE P. *CLETHRIONOMYS* (RODENTIA, CRICETIDAE) OF THE MIDDLE TRANS-URALS**

© 2016 N.V. Sorokina, S.K. Sidorova

Tyumen State University

The analysis of chewing surface  $M^3$  structure at northern red-backed voles and bank voles of the Middle Trans-Urals showed natural complication of the masticatory surface of tooth while advancing to the north. Also found that the structure of masticatory surface of the tooth  $M^3$  at red backed vole characterized by a large variety and greater complexity of morphotypes compared to the  $M^3$  at bank vole. Morphotypical variability of tooth  $M_1$  clear connection with the environment is not showing, which indicates the possible influence of additional factors. It was identified some aspects of age variability  $M_1$  and  $M^3$  bank vole.

Key words: *geographical variability, masticatory surface, red-backed vole, bank vole*