

УДК 591.15:591.431.4:599.323.43
DOI: 10.26456/vtbio461

**О ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ
В СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА
ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ МОЛЯРОВ
РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER)**

А.А. Емельянова

Тверской государственный университет, Тверь

Изучалась сезонная изменчивость встречаемости некоторых фенов рисунка жевательной поверхности моляров *Myodes glareolus*. Обнаружены корреляции в изменении частот некоторых вариаций, отражающих особенности формы основных треугольников и их сторон, характера замкнутости дентиновых полей и взаиморасположения пар входящих углов, с возрастной структурой популяции. Предполагается, что вариации этих признаков тесно связаны с возрастными изменениями рисунка жевательной поверхности моляров, обусловленными процессами формирования и стирания коронки зуба.

Ключевые слова: европейская рыжая полевка, *Myodes glareolus*, фены, дискретные вариации, морфотипы, моляры, одонтологические признаки, сезонная изменчивость, возрастная изменчивость.

Введение. Фенетические исследования позволяют решить ряд популяционных задач, таких, как обнаружение границ между популяциями и их группами, установление уровня сходства и иерархии популяционных группировок, выявление закономерностей географической изменчивости, выявление действия естественного отбора и мн. др. (Яблоков, Ларина, 1985). Считается, что изучение динамики фенофона позволяет полно изучить динамику генетического состава популяций на различных стадиях волн численности и тем самым исследовать направления естественного отбора (Герасименко, 1984). Например, при изучении эпигенетического полиморфизма в строении черепа европейской рыжей полевки были получены данные о существовании «волн» изменчивости, корреляции в изменении частот ряда фенов, и параллелизм характера изменений в разных внутривидовых группировках (Крылов, Яблоков, 1972).

Мелкие млекопитающие, грызуны в частности, служат удобными модельными объектами при изучении вопросов микроэволюции ввиду своей многочисленности, высокой плодовитости и быстрой смены поколений. На территории европейской части России подобный вид – европейская рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreb.), – широко

распространенный представитель лесных полевых, доминирующий в европейских лесах разного типа (Викторов, 1971; Европейская рыжая полевка, 1981; Томашевский, Виктор, Тихонова, 1988; Томашевская, Томашевский, Виктор, 1989; Истомин, 1990, 1995; Томашевский, Томашевская, 1992; Карулин и др., 1993; Емельянова, Рождественская, Григорьева, 2002; Емельянова, 2004а, 2004б, 2004в, 2013; Сидорова, 2010; Емельянова, Сидорова, 2014). Так же *Myodes glareolus* может представлять интерес при изучении микроэволюционных процессов, как вид с непродолжительными циклами численности и хорошо развитыми механизмами популяционного гомеостаза (Андреева, 2008; Окулова, 2008; Истомин, 2009; Емельянова, 2013, 2015а, 2015б).

В популяционных исследованиях представителей подсемейства Arvicolinae широко используются вариации структурных элементов зубной системы, поскольку известно, что форма жевательной поверхности моляров, с одной стороны, находится под генным контролем, с другой – является признаком пищевой адаптации (Воронцов, 1967; Steven, 1953; Zimmermann, 1956, 1958, 1959). При том, возможное наличие половой, генерационной и других форм изменчивости заставляют строже подходить к выбору признаков при использовании фенетического подхода для решения тех или иных вопросов популяционной и эволюционной морфологии. Ранее исследования показали наличие возрастных изменений рисунка жевательной поверхности моляров у корнезубых полевых на примере *Myodes glareolus*, *M. rutilus* и *M. rufocanus* (Огнев, 1950; Кошкина, 1955; Котляров, 1985; Емельянова, 2005а; Дубинин, 2013; Сорокина, Сидорова, 2016; Zejda, 1960). В свете выше изложенного, особый интерес представляет анализ сезонной изменчивости одонтологических признаков лесных полевых ввиду различий возрастной структуры их популяций в весенне-летний и осенний периоды.

Материал и методы исследования. С целью изучения сезонной изменчивости состава и встречаемости фенотипических признаков нами были исследованы 3 серии европейской рыжей полевки из микропопуляции, обитающей в смешанном лесу в окр. д. Ферязкино (Калининский м.о. Тверской области); описание биотопа приводилось ранее (Емельянова и др., 2002). Зверьки отлавливались в сентябре 1997 г. (42 особи), июне–июле 1998 г. (42 ос.) и сентябре 1998 г. (59 ос.).

Выделение фенотипов производилось по рисункам, выполненным рисовальным аппаратом. На данном этапе работы было рассмотрено 195 черепов, и выполнено 1170 рисунков, с помощью которых были выявлены 296 вариаций 109 признаков элементов жевательной поверхности моляров. При выявлении спектра дискретной изменчивости структурных элементов рисунка жевательной

поверхности моляров рыжей полевки за основу были взяты признаки и их вариации (фены), предложенные Н.И. Лариной и И.В. Ереминой (1988), с дополнениями и изменениями. В «Каталоге основных вариаций краниологических признаков у грызунов» в качестве фенов жевательной поверхности моляров избраны вариации таких элементов их строения, как: передние и задние непарные петли, передние и задние стороны основных треугольников и прочих выступающих углов, вершины входящих и выступающих углов и пр. (Ларина, Еремина, 1988).

На этапе выявления фенов нами было замечено, что сочетание многих дискретных вариаций не случайно. Например, выпуклая форма передней стороны основных треугольников зачастую сочетается с выпуклой или вогнутой задней стороной этих же эмалевых призм, а прямая передняя сторона встречается совместно с прямой задней стороной. Кроме этого, обнаружена взаимосвязь вариаций разных признаков: острая вершина выступающих углов была найдена наряду с прямой передней и задней сторонами соответствующих основных треугольников, или в сочетании с выпуклой передней и вогнутой или прямой задней стороной. Таким образом, оказалось возможным выделить несколько вариантов строения выступающих треугольников на основе сочетания упомянутых признаков и их вариаций, которые использовались в качестве фенов в данной работе. Это позволило ограничить число анализируемых признаков. В случае затруднений при определении формы основных треугольников, их поверхность рассматривалась как несколько признаков (Емельянова, 2004а).

В исследовании использовались моляры правой стороны черепа; при этом анализировались фены M^1 , M^2 , M^3 , M_1 , M_2 , т.е. 244 фена 85 признаков (рис. 1–5). Поскольку прежде всего нас интересовали признаки и их вариации, перспективные в смысле возможности обнаружения возрастной составляющей в сезонной изменчивости рисунка жевательной поверхности моляров, внимание было сосредоточено на фенах, описывающих число замкнутых дентиновых пространств, взаиморасположение входящих углов и складчатость внутренней и внешней сторон эмалевых призм, для части из которых ранее была отмечена возрастная изменчивость (Емельянова, 2005а). В настоящей статье не рассматривается сезонная изменчивость встречаемости морфотипов M_1 и M^3 по И.В. Ереминой, анализ которой представляет отдельный интерес (Ларина, Еремина, 1988).

Об отсутствии полового диморфизма по набору фенов зубной системы и распределению частот их встречаемости сообщалось многими авторами и подтверждалось результатами собственных исследований, поэтому выборки рассматривались без разделения по

полу (Еремина, 1974; Голикова, Еремина, 1974; Окулова, Хелевина, 1989; Емельянова, 1997; Дубинин, 2013). Сезонная изменчивость констатировалась при наличии определенных повторяющихся закономерностей в изменении частот встречаемости фенов в выборках полевок, отловленных за два осенних сезона, по сравнению с серией, добытой в летний сезон. Оценка достоверности различий серий полевок по частотам вариантов признаков проводилась методом χ^2 , констатация различий между выборками происходила при уровне значимости $p \leq 0,05$, $\chi^2 \text{ табл.} \geq 3,84$ (Плохинский, 1970).

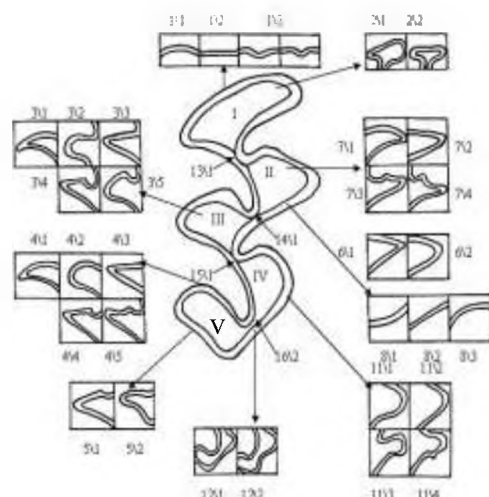


Рис. 1. Жевательная поверхность и некоторые вариации её элементов (здесь и далее приводятся рисунки моляров правой стороны тела; описание фенов см. Емельянова, 2004а).

А – M^1 : I – передняя непарная петля (передний воротничок);
II – V – основные треугольники (протокон, гипокон, паракон, метакон)

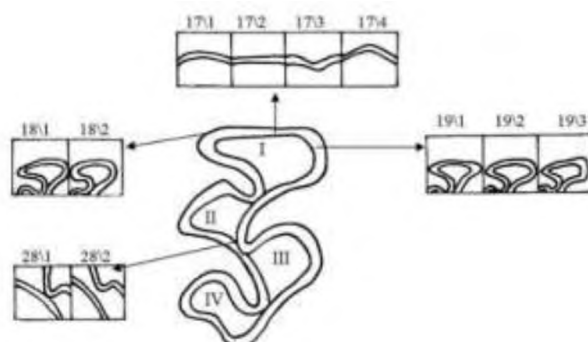


Рис. 2. Жевательная поверхность M^2 и некоторые вариации её элементов. I – передняя непарная петля (протокон); II – IV основные треугольники (гипокон, паракон, метакон)

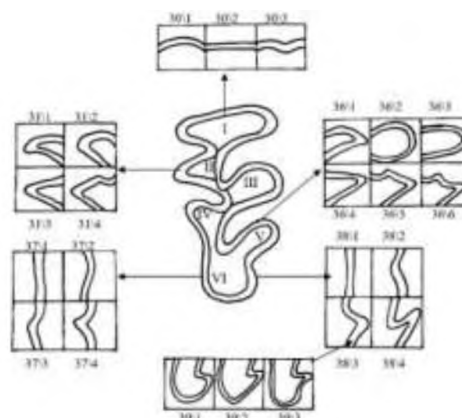


Рис. 3. Жевательная поверхность M^3 и некоторые вариации её элементов. I – передняя непарная петля; II – IV – основные треугольники (протокон, гипокон, паракон, метакон); VI – талонус, или задняя непарная петля

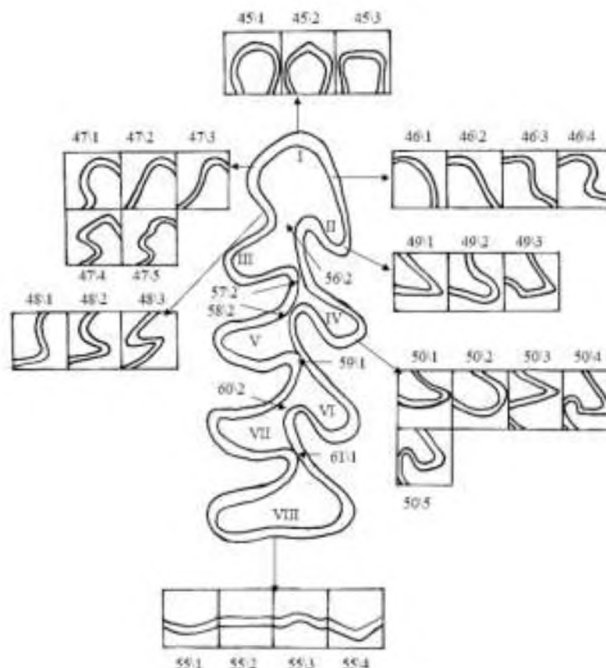


Рис. 4. Жевательная поверхность M^1 и некоторые вариации её элементов. I – II – параконидный отдел (I - непарная петля, II – наружный треугольник в основании непарной петли); III – IV – треугольники в основании параконида; V – VII – основные треугольники (метаконид, протоконид, энтоконид); VIII – гипоконид (задняя непарная петля)

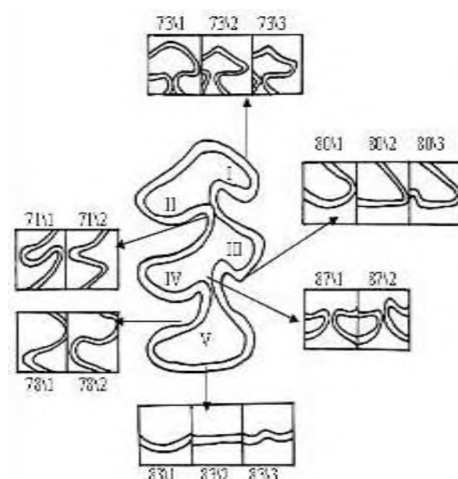


Рис 5. Жевательная поверхность M_2 и некоторые вариации её элементов. I – параконид; II – метаконид; III – протоконид; IV – энтоконид; V – гипоконид (задняя непарная петля)

Результаты и обсуждение. В целом для 37 одонтологических признаков в той или иной степени была отмечена сезонная изменчивость, что составило 43,5% от общего числа рассматриваемых признаков; были зарегистрированы сезонные изменения встречаемости 75 фенов – 30,7% от исследованных. При этом отличия, достигшие уровня достоверности, были зафиксированы для 16 признаков и 24 фенов – 18,8% и 9,8% – от проанализированных соответственно (табл. 1–3).

Таблица 1

Встречаемость признаков с зарегистрированной сезонной изменчивостью для некоторых моляров европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus*)

Моляры	Всего выделено		Доля с сезонной изменчивостью (от общего количества для моляра, в %)		Доля с сезонной изменчивостью, достигшей достоверного уровня (от общего количества для моляра, в %)	
	признаков	фенов	признаков	фенов	признаков	фенов
M^1	16	46	50	28,3	25	10,9
M^2	13	36	61,5	41,7	7,7	2,8
M^3	14	44	42,9	38,6	28,6	18,8
M_1	17	56	52,9	32,1	17,6	8,9
M_2	25	62	24	19,4	16	8,1
Всего	85	244	43,5	30,7	18,8	9,8

В ходе исследования были найдены некоторые закономерности сезонной изменчивости встречаемости вариаций рисунка жевательной поверхности коренных зубов рыжей полевки, различия по которым не подтвердились методами математической статистики, при том общие тенденции сходны у подобных структурных элементов разных моляров. Так, у животных летней серии реже встречался фен 1\2 – плоская передняя сторона непарной петли M^1 – встречаемость 21,4% против 35,7% и 35,6% осенью 1997 и 1998 гг. соответственно; у них же чаще встречались моляры M^1 с округлой со срезанной вершиной формой гипокона (фен 3\5) – 7,1% против 2,4% и 3,4%. Кроме того, преимущественно у полевок летней серии регистрировалось уменьшение доли фенов, соответствующих вогнутой задней стороне ряда основных треугольников – протокона M^1 (фен 8\3) – встречаемость 28,6% против 33,3% и 32,2% осенью 1997 и 1998 гг. соответственно, метакона M^2 (22\2) – 35,7% против 50% и 45,8%, и паракона M^2 (25\3) – 2,4% против 7,1% и 10,2% (табл. 2; рис. 1, 2, 6).

Таблица 2

Сезонная изменчивость встречаемости фенов рисунка жевательной поверхности моляров рыжей полевки (*Myodes glareolus*) (%)

Фены	осень 1997	лето 1998	осень 1998
1\2	35,7	21,4	35,6
3\4*	14,3	2,4	23,7
3\5	2,4	7,1	3,4
7\4*	7,1	26,2	8,5
8\3	33,3	28,6	32,2
10\3*	21,4	4,8	18,6
10\4*	2,4	7,1	0
12\2	85,7	83,3	88,1
16\1*	26,2	7,1	35,6
16\2	73,8	92,9	64,4
22\2	50	35,7	45,8
25\3	7,1	2,4	10,2
25\4*	2,4	7,1	0
27\2	66,7	83,3	76,3
28\2	83,3	88,1	74,6
29\2	76,2	83,3	74,6
32\4	9,5	7,1	16,9
37\1*	21,4	59,5	28,8
37\4*	23,8	4,8	22
38\1*	2,4	59,5	5,1
38\2*	2,4	16,7	3,4
38\3*	66,7	7,1	47,5
38\4*	28,6	16,7	44
39\1*	35,7	23,8	49,2
40\2	85,7	92,2	88,1

41\1*	16,7	40,5	8,5
46\2*	71,4	38,1	59,3
46\3*	11,9	52,4	40,7
49\3	7,1	0	3,4
50\4*	23,8	0	22
50\5*	9,5	26,2	13,5
52\4	9,5	4,8	8,5
61\1*	42,8	14,3	25,4
63\1	69	47,6	64,4
67\2*	35,7	16,7	47,5
75\2*	69	21,4	55,9
75\3*	31	76,2	42,4
76\1*	0	11,9	1,7
86\1	7,1	23,8	10,2
86\2	92,9	76,2	89,7
87\1*	2,4	35,7	8,5
87\2	97,6	64,3	91,5

Примечание: * – фены с выявленной статистически значимой сезонной изменчивостью встречаемости

Таблица 3

Оценка достоверности различий серий рыжих полевок по частотам фенов зубной системы (метод X^2 , $p \leq 0,05$)*

	лето 1998/ осень 1998	лето 1998/ осень 1997
Фены М ¹		
3\4	7,46	3,59
7\4	4,82	4,60
10\3	3,64	4,48
10\4	4,2	1,01
16\1	8,28	4,59
Фены М ²		
25\4	4,1	1,01
Фены М ³		
37\1	5,52	7,57
37\4	4,88	5,36
38\1	25,99	22,27
38\2	4,81	4,52
38\3	12,88	20,27
38\4	5,59	1,28

39\1	4,04	1,67
41\1	11,4	41,19
Фены M_1		
46\2	2,17	4,28
46\3	0,73	10,76
50\4	7,29	10,05
50\5	7,3	8,14
61\1	1,45	6,03
Фены M_2		
67\2	6,65	2,93
75\2	6,96	10,58
75\3	4,92	8,07
76\1	4,27	5,03
87\1	9,11	12,31

Примечание: – заливка – различия достигают уровня достоверности (X^2 табл. $\geq 3,84$)

Фен 12\2 M_1^1 , сходный с упомянутыми – «выемка в месте перехода задней стороны паракона во внутреннюю сторону метакона», также несколько реже встречался у летних полевых – 83,3% против 85,7% и 88,1%. Кроме того, в летней серии реже отмечалась срезанная форма выходящих треугольников: встречаемость вариации «срезанная форма второго наружного выходящего треугольника (паракона) M^3 » (фен 32\4) составила 7,1% против 9,5% и 16,9% осенью 1997 и 1998 гг. соответственно; вариация «срезанная форма наружного выходящего угла в основании петли параконида M_1 » (фен 49\3) в летней выборке отсутствовала – 0% против 7,1% и 3,4%; доля вариации «срезанная форма первого внутреннего выходящего треугольника M_1 » (фен 52\4) составила 4,8% против 9,5% и 8,5%. У полевых, отловленных летом, реже встречалась вариация «вершина переднего наружного выступающего угла M_2 заостренная» (фен 63\1), – 47,6% против 69% и 64,4% осенью 1997 и 1998 гг. (табл. 2; рис. 1–4, 6).

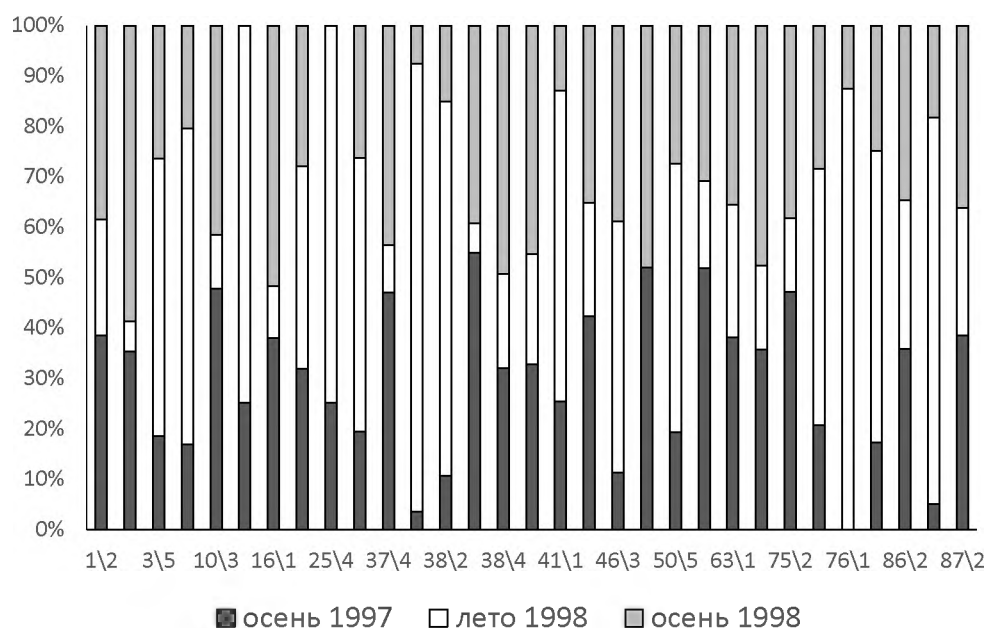


Рис. 6. Сезонная изменчивость встречаемости фенов рисунка жевательной поверхности моляров рыжей полевки (*Myodes glareolus*) (%)

При сопоставлении частот фенов характера складчатости боковых сторон моляров в выборках полевок, отловленных в летний и осенний периоды, для ряда вариаций были зафиксированы статистически достоверные различия. Данные отличия не всегда подтверждались методами математической статистики одновременно для всех попарных сопоставлений долей фенов у рыжих полевок в июне 1998 г. и сентябре 1997г. и 1998г., что может быть связано с недостаточными объемами выборок; при этом наличие сезонной изменчивости подтверждалось единым направлением изменений частот встречаемости фенов у животных, отловленных осенью 1997 и 1998 гг., по сравнению со зверьками, добытыми в летний сезон (табл. 2, 3; рис. 6).

Уровня достоверности достигли отличия летних и осенних выборок по частоте встречаемости фенов 3\4, 7\4, 10\3 и 10\4 M^1 , фенов 50\4 и 50\5 M_1 , что выражалось малой встречаемостью у зверьков летней серии срезанной формы гипокона и передней стороны паракона M^1 , а также первого наружного выходящего треугольника M_1 ; при этом чаще регистрировались моляры с вогнутой передней стороной протокона и паракона M^1 и округлая со срезанной вершиной форма наружного выходящего треугольника M_1 (табл. 2, 3; рис. 1, 4, 6).

Примечательно, что форма перехода наружной поверхности передней непарной петли параконида M_1 в наружный выходящий угол в её основании обнаружила сезонную изменчивость: в летней серии полевок реже регистрировалась прямая форма перехода (фен 46\2) и чаще вогнутая (фен 46\3). В первом случае – 38,1% против 71,4% и 59,3% у полевок, добытых осенью 1997 и 1998 гг., во втором случае – 52,4% против 11,9% и 40,7% осенью 1997 и 1998 гг. Данный факт представляет интерес, поскольку именно вариации строения параконидного отдела M_1 и его элементов считаются высоко наследственно обусловленными, были избраны в качестве фенотипической поверхности моляров, вошли в «Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов», и широко используются в популяционной и эволюционной биологии при исследовании микроэволюционных процессов и решения ряда других задач этих разделов биологии (Ларина, Еремина, 1988) (табл. 2, 3; рис. 4, 6).

Уровня достоверности достигли различия летней и осенних выборок по встречаемости вариации 25\4 M^2 – задняя сторона паракона с дополнительным эмалевым выступом встречалась чаще у зверьков, отловленных летом – 7,1% против 2,4% и 0% осенью 1997 и 1998 гг. (табл. 1, 2; рис. 2, 6).

У животных, отловленных летом, отмечена сравнительно большая доля M^3 с ровной наружной поверхностью талонуса (фен 37\1) – 59,5%; осенью 1997г. и 1998г. доли зверьков с этим фенотипом составили 21,4% и 28,8%. Примечательно, что наружная поверхность талонуса с дополнительным выступающим углом (фен 37\4) чаще встречалась в осенних выборках – 23,8% и 22%, у летних зверьков доля моляров с этим фенотипом составила 4,8%. Для всех вариаций признака «форма внутренняя поверхность талонуса» (признак 38) отмечена сезонная изменчивость: у летних полевок достоверно чаще встречались вариации 38\1 и 38\2 – прямая или слегка вогнутая внутренняя поверхность талонуса и внутренняя поверхность талонуса со слабо выраженным изгибом – 59,5% и 16,7%. У животных, отловленных осенью, встречаемость вариации 38\1 составила 2,4% и 5,1% – в 1997г. и 1998г. соответственно; доли фена 38\2 – 2,4% и 3,4% – в 1997г. и 1998г. В летних сериях полевок значительно реже по сравнению с осенними выборками встречались фены 38\3 и 38\4 – внутренняя поверхность талонуса с дополнительным тупым выходящим углом и с дополнительным острым выходящим углом – 7,1% и 16,7%. Кроме того, в летних сериях реже регистрировался фен 39\2 – округлая задняя сторона выходящего угла талонуса – 23,8% против 35,7% и 49,2% осенью 1997г. и 1998г. (табл. 1, 2; рис. 3, 6).

Факты, касающиеся сезонной изменчивости деталей строения талонидного комплекса, так же и по тем же причинам, представляют значительный интерес, как и указанная выше сезонная вариативность строения параконидного отдела M_1 . В целом многими исследователями отмечалась значительная внутривидовая вариабельность структурных особенностей строения M^3 (Rörig, Börner, 1905; Hinton, 1926; Heller, 1958; Stein, 1958; Chaline, 1972; Огнев, 1950; Еремина, 1972, 1974; Ангерманн, 1973). Заметим, что наиболее известное разбиение на дискретные классы (морфотипы) различных вариантов рисунка жевательной поверхности по числу входящих и выступающих углов щечной и лингвальной стороны M^3 успешно используется в систематике представителей подсемейства Arvicolinae (Rorig, Borner, 1905). При этом, позже появились сведения, что признаки складчатости внутренней и внешней сторон M^3 проявляют непрерывную изменчивость и имеют сложную наследственную природу, и, как все количественные признаки, сильно варьируют под влиянием условий среды (Большаков и др., 1980).

У добытых летом полевок достоверно реже встречалась вариация «вершина наружного угла гипоконида (непарной петли) M_2 закругленная» (фен 67\2) – 16,7% против 35,7% и 47,5% осенью 1997 и 1998 гг. Так же у летних полевок по сравнению с осенними выборками реже встречалась вариация «плоская наружная сторона петли гипоконида» (фен 75\2) – 21,4% против 69% и 55,9% осенью 1997 и 1998 гг.; и чаще встречались вариации «вогнутая наружная сторона петли гипоконида» (фен 75\3) и «выпуклая передняя сторона первого внутреннего основного треугольника (метаконида)» (фен 76\1). В двух последних случаях частоты фенов летом 1998 г составляли – 76,2% против 31% и 42,4% у полевок, добытых осенью 1997 и 1998 гг., и – 11,9% против 0% и 1,7% осенью 1997 и 1998 гг. (табл. 2, 3; рис. 5, 6).

Анализируя сезонную изменчивость признаков характера замкнутости зубных полей, можно отметить явную тенденцию к слиянию дентиновых полей у полевок летней серии – это проявлялось в том, что в упомянутой группе достоверно реже встречались 4-е разделение дентиновых полей M^1 (фен 16\1) – 7,1% против 26,2% и 35,6% у полевок, отловленных осенью 1997 и 1998 гг., и 6-е разделение дентиновых полей M_1 (фен 61\1) – 14,3% против 42,8% и 25,4% в осенних выборках 1997 и 1998 гг. У этих же зверьков статистически недостоверно, но чаще отмечалось отсутствие 1-го, 2-го и 3-го разделения дентиновых полей M^2 (фены 27\2, 28\2, 29\2) – 83,3%, против 66,7% и 76,3% осенью 1997 и 1998 гг., 88,1% против 83,3% и 74,6%, 83,3% против 76,2% и 74,6%; так же чаще встречалось отсутствие 1-ого разделения дентиновых полей M^3 (фен 40\2) – 92,2%

против 85,7% и 88,1% осенью 1997 и 1998 гг. У зверьков, отловленных летом, по сравнению с полевками осенних серий статистически достоверно чаще встречались моляры M^3 со 2-ым разделением дентиновых полей (фен 41\1) – 40,5% против 16,7% и 8,5% осенью 1997 и 1998 гг. Так же обнаруживали сезонную изменчивость признаки взаиморасположения пар входящих углов у M_2 , заключающуюся в увеличении частоты встречаемости супротивного положения первой и второй пар входящих углов моляров у зверьков, добытых в летний период: доля фена 86\1 – 23,8% против 7,1% и 10,2% осенью 1997 и 1998 гг. соответственно; 87\1 – 35,7% против 2,4% и 8,5%, в последнем случае различия подтверждаются статистически (табл. 2–3; рис. 1–5, 6).

Таким образом, зафиксированная нами сезонная изменчивость жевательной поверхности моляров затрагивала такие элементы, как форма основных треугольников, их передних и задних сторон, выступающих углов, характер замкнутости дентиновых полей и взаиморасположения пар входящих углов. Это соответствует отмеченным нами ранее возрастным изменениям одонтологических признаков, обусловленным процессами формирования и стирания коронки зуба у корнезубых полевок (Емельянова, 2005а).

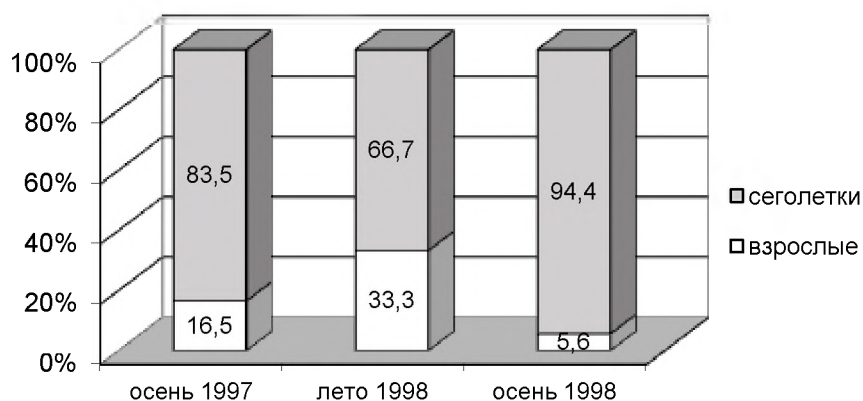


Рис. 7. Сезонные изменения возрастной структуры популяции европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus*) (Тверская область, Калининский м.о.)

Данный факт может объясняться спецификой возрастной структуры популяции рыжей полевки в разные сезоны года, а именно – преобладанием в осенний период зверьков младших возрастных групп (Sb_1 и Sb_2) и сравнительной редкостью в отловах взрослых, перезимовавших полевок (Ad) и полувзрослых, способных к размножению сеголеток (Sb_3 – Ab). Так, в исследованной нами микропопуляции осенью 1997 и 1998 гг. доля неполовозрелых сеголеток

составила 83,8% и 94,4%, а летом 1998 г. молодые полевки представляли 66,7% населения (рис. 7).

Исходя из этого, можно предположить, что рассмотренные нами сезонные различия фенокомплексов могут быть обусловлены отличием возрастного состава популяции в раннелетний и ранне-осенний периоды, когда производились отловы (Емельянова, 2019). Это подтверждается полным совпадением ряда наших данных об особенностях сезонной встречаемости некоторых фенов с данными по встречаемости их в разных возрастных группах. Так, частота встречаемости фена 1\2, свойственного, по нашим сведениям, возрастным группам Sb₁–Sb₂, немного выше в сентябре 1997 и 1998 гг. – 35,7% и 35,6% соответственно, против 21,4% – в июне-июле 1998 г. Фен 3\5, характерный для групп Sb₃ – Ab, чаще встречался летом 1998 г. – 7,1% против 2,4% и 3,4% в сентябре 1997 и 1998 гг. Вариация 63\1 – заостренная вершина переднего наружного выступающего угла M₂, характерная для неполовозрелых сеголеток Sb₁–Sb₂, также чаще фиксировалась осенью 1997 и 1998 гг. – 69% и 64,4% против 47,6% летом 1998 г. Встречаемость вариаций 16\2, 86\1, 87\1, отражающих тенденции к слиянию дентиновых полей и супротивному расположению входящих углов эмалевых призм M¹ и M₂, и свойственных группам Sb₃–Ab, была больше в летний сезон 1998 г. Соответственно, фены разделения дентиновых полей и смещения входящих углов относительно друг друга (16\1, 86\2, 87\2) характерны зверькам Sb₁–Sb₂, и чаще встречались в осенний период 1997 и 1998 гг. (Емельянова, 2005а; Емельянова, 2019) (табл., 2, 3; рис. 6).

Ранее при исследовании возрастной изменчивости одонтологических признаков рыжей полевки нами отмечалось, что полученные статистически значимые различия возрастных групп по встречаемости вариаций, относящихся к деталям строения наружной и внутренней сторон талонуса и параконидного отделов M³ и M₁, обнаруживают хаотичное распределение частот в возрастных группах, и по этой причине не могут в полной мере объясняться возрастной изменчивостью (Емельянова, 2005а). Заметим, что это утверждение справедливо только относительно признаков, которые явились основанием для выделения морфотипов указанных коренных зубов и касаются числа входящих и выступающих углов эмалевых призм (Европейская рыжая полевка, 1981). Отмеченная нами выше сезонная изменчивость строения талонидного комплекса и параконидного отдела, по всей видимости, касается элементов стенок моляров, подверженных интенсивному снашиванию в ходе совершения жевательных движений, в результате чего небольшие выступающие и входящие эмалевые углы со временем могут исчезать, а форма стенок изменяться на изогнутую

или прямую согласно форме нижележащих призм. В целом зверькам, отловленным осенью, присущи M^3 с более угловатыми боковыми поверхностями талонуса, что характерно для сеголеток (Емельянова, 2005а). Относительно строения параконида M_1 столь однозначные утверждения проблематичны, поскольку сезонные изменения встречаемости отмечены только для двух из четырех вариаций формы перехода наружной поверхности передней непарной петли в наружный выходящий угол в её основании, и здесь общая тенденция свидетельствует о некотором упрощении строения наружной стороны параконида у зверьков, отловленных осенью.

В ходе исследования было обнаружено, что у разных моляров в разной степени проявляется сезонная изменчивость рисунка жевательной поверхности; если оперировать данными о статистически достоверных отличиях встречаемости признаков и их вариаций в летний и осенний периоды, пред нами предстает следующий ряд моляров в порядке убывания степени выраженности сезонной изменчивости: третий верхнечелюстной (M^3) – 28,6% признаков, 18,8% фенов от общего количества для моляра; первый верхнечелюстной (M^1) – 25% признаков, 10,9% фенов; первый нижнечелюстной (M_1) – 17,6% признаков, 8,9% фенов; второй нижнечелюстной (M_2) – 16% признаков, 8,1% фенов; второй верхнечелюстной (M^2) – 7,7% признаков, 2,8% фенов (табл. 1). То есть, явственные сезонные изменения рисунка жевательной поверхности представлены у моляров, испытывающих наибольшую нагрузку при совершении челюстями перетирающих движений – согласно литературным данным – M^3 и M_1 . Это косвенно подтверждает наши предположения о присутствии возрастной составляющей в сезонной изменчивости, поскольку возрастные изменения рисунка жевательной поверхности связаны с процессами формирования и стирания коронки зуба (Огнев, 1950; Европейская рыжая полевка, 1981; Емельянова, 2005а). Заметим, что, исходя из результатов анализа наших данных, M^1 и M_2 – так же коренные зубы с достаточно выраженной жевательной нагрузкой. Для второго верхнечелюстного моляра M^2 отмечены максимальные доли признаков и фенов с присутствием тенденций к сезонной изменчивости – 61,5% и 41,7% соответственно, но доли статистически достоверных отличий встречаемости признаков и их вариаций в летний и осенний периоды оказались минимальны среди рассматриваемых моляров (табл. 1).

Заключение. В заключение отметим, что для 75 фенов 37 одонтологических признаков европейской рыжей полевки в той или иной степени отмечалась сезонная изменчивость; для 16 признаков и 24 фенов – 18,8% и 9,8%, – зафиксированы отличия, достигшие уровня достоверности. Обнаруженная сезонная изменчивость встречаемости

вариаций некоторых одонтологических признаков моляров коррелировала с сезонными особенностями возрастной структуры популяции, что позволяет связать таковую с возрастными изменениями рисунка жевательной поверхности. Присутствие возрастной составляющей в сезонной изменчивости рисунка жевательной поверхности моляров подтверждается полным совпадением данных о специфике встречаемости некоторых фенов в летний и осенний периоды с данными по встречаемости их в разных возрастных группах (Емельянова, 2005а, 2019). К признакам, подверженным данному типу изменчивости, относились вариации формы основных треугольников, их передних и задних сторон, выступающих углов, характер замкнутости дентиновых полей и взаиморасположения пар входящих углов. В популяционных исследованиях возможно использование данных фенов либо в одновозрастных группах, либо при объединении смежных возрастных групп, различие между которыми по частоте встречаемости вариаций статистически недостоверно (Емельянова, 2005б, 2008). Однако в этом случае фенокомплексы скорее будут отражать специфику кормовой базы, влияющую на степень снашивания моляров, а не генетические особенности групп особей.

Список литературы

- Ангерманн Р. 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. Т.3. С. 104-110.
- Андреева Т.А. 2008. Внутривидовая дифференциация европейской рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schr., 1780: автореферат дис. ... кандидата биологических наук : 03.00.08 / Андреева Татьяна Алексеевна; [Место защиты: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН]. Москва. 26 с.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Викторов Л.В. 1971. Сезонная динамика численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Калининской области // Учен. зап. Рязан. пед. ин-та. Рязань. Т. 105. С. 78-83.
- Воронцов Н.Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов: Мышеобразные. Новосибирск, 240 с.
- Герасименко О.Г. 1985. Зависимость фенотипической структуры популяций лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* L.) от волн численности и условий существования // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюзн. совещ. М. С. 213-214.
- Голикова В.Л., Еремина И.В. 1974. Изменчивость строения черепных отверстий и жевательной поверхности коренных зубов у рыжей полевки // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов. Вып. 2(4). С. 50-58.

- Дубинин Е.А. 2013. Изменчивость жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба красно-серой полевки Магаданской области // Вестник СВГУ. Вып. 20. С. 56-62.
- Европейская рыжая полевка. 1981 / ред. Н. В. Башенина М.: Наука. 351 с.
- Емельянова А.А. 1997. Сравнительная характеристика зубной системы рыжей полевки Тверской области // Вопросы морфологии и экологии животных Тверь. С. 117-127.
- Емельянова А.А. 2004а. Изменчивость рыжей полевки верховий Волги и сопредельных территорий : Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 : Москва. 173 с.
- Емельянова А.А. 2004б. Изменчивость рыжей полевки верховий Волги и сопредельных территорий : автореферат дис. ... кандидата биологических наук : 03.00.08 / Моск. гос. обл. ун-т. Москва. 21 с.
- Емельянова А.А. 2004в. Численность рыжей полевки в лесных биотопах некоторых районов Тверской области // Ресурсы диких животных Тверской области: проблемы их охраны и использования. Тверь: Изд-во Тверского гос. техн. ун-та. № 11. С. 52-55.
- Емельянова А.А. 2005а. Возрастная изменчивость одонтологических признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Вестник Тверского государственного университета. № 4 (10). Серия Биология и экология. Вып. 1. С. 88-96.
- Емельянова А.А. 2005б. Результаты исследования адаптивности фенотипа зубной системы на примере популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Естествознание и гуманизм: Сборник научных работ. Томск. Т. 2. № 5. С. 49-51.
- Емельянова А.А. 2008. Некоторые закономерности полиморфической изменчивости одонтологических признаков европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber), обитающей в верховьях Волги и на сопредельных территориях // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. Вып. 7. №7(67). С. 79-88.
- Емельянова А.А. 2013. Видовой состав, численность и ее динамика мелких млекопитающих (Micromammalia) в некоторых районах Тверской области // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. Вып. 31. № 23. Тверь: ТвГУ. С. 44-63.
- Емельянова А.А. 2015а. Особенности биотопического размещения и динамики численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.), обитающей на территории Тверской области. Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 2. С. 48-57.
- Емельянова А.А. 2015б. Особенности динамики численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.), обитающей на территории Тверской области // Изучение и охрана природного и исторического наследия Валдайской возвышенности и сопредельных регионов. Материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященный 25-летию национального парка «Валдайский», г. Валдай, Новгородская область, 24-25 апреля 2015 года. Вышний Волочек. С. 172-177.
- Емельянова А.А. 2019. Сезонная изменчивость одонтологических признаков

- европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber) / Современное состояние, проблемы и перспективы исследований в биологии, географии и экологии : материалы Национальной научнопрактической конференции с международным участием, посвящённой 85-летию естественно-географического факультета РГУ имени С. А. Есенина и 90-летию со дня рождения профессора Леопольда Васильевича Викторова, 3–5 октября 2019 г. / под. ред. А.В. Водорезова. Рязань : Ряз. гос. ун-т им. С.А. Есенина. С. 17–20.
- Емельянова А. А., Рождественская И.В., Григорьева Н.С. 2002. Материалы учета мелких млекопитающих некоторых районов Тверской области // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов и их отдельные компоненты: Межвузовский сборник научных трудов. М.: Изд-во МПУ. С. 106-121.
- Емельянова А.А., Сидорова О.В. 2014. Сравнительная характеристика видового состава мелких млекопитающих естественных и антропогенно изменённых биотопов Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников в период 2005-2009 гг. Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. № 2. Тверь: ТвГУ. С. 48-62.
- Еремина И.В. 1972. Изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов рыжей полевки (*Clethrionomys glareous* Schreb.) в некоторых частях её ареала // Вопросы физиологической и популяционной экологии. Саратов. Вып. 2(4). С. 57-63.
- Еремина И.В. 1974. География и эволюция фенотипа рисунка жевательной поверхности коренных зубов некоторых представителей подсемейства Microtinae (Rodentia, Cricetidae) : диссертация ... кандидата биологических наук : 03.00.08. Саратов. 169 с.
- Истомин А.В. 1990. Рыжая полевка – перспективный объект для разработки региональной программы в заповедниках лесной зоны Европейской части СССР // Научные исследования в заповедниках и принципы разработки региональных программ для заповедников лесной зоны Европейской части СССР. Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Рахов. С. 50-53.
- Истомин А.В. 1995. Млекопитающие Центрально-Лесного биосферного заповедника // Флора и фауна заповедников России. Позвоночные животные Центрально-Лесного заповедника. Вып. 59. М. С. 33-42.
- Истомин А.В. 2009. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем (на примере Каспийско-Балтийского водораздела): автореф. докт. дисс. Москва. 51 с.
- Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Истомин А.В., Ананьина Ю.В. 1993. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) — основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 5. С. 113-122.
- Котляров О.Н. 1985. Возрастная изменчивость морфологических признаков, используемых в фенетике популяций грызунов // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюз. совещ. М. С. 220-222.
- Кошкина Т.В. 1955. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения // Зоол. журн. Т. 34. Вып. 3. С. 631-639.

- Крылов Д.Г., Яблоков А.В. 1972. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки // Зоол. журн. Т. 51. № 4. С. 576-584.
- Ларина Н.И., Ерёмкина И.В. 1988. Каталоги основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М. С. 8-52.
- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран // Грызуны. М.-Л.: АН СССР. Т.7. 706 с.
- Окулова Н.М. 2008. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) по данным изменчивости жевательной поверхности зуба M^3 // Зоол. журн. Т. 87. Вып. 8. С. 991-1003.
- Окулова Н.М., Хелевина С.А. 1989. Мелкие лесные млекопитающие Ивановской области и её окрестностей. Иваново. 100 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 367 с.
- Сидорова О.В. 2010. Сравнительная характеристика видового состава мелких млекопитающих естественных и антропогенно измененных биотопов Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников в период 2005–2007 гг. // Природный, культурно-исторический и туристический потенциал Валдайской возвышенности, его охрана и использование: материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 20-летию Национального парка «Валдайский» г. Валдай, 14-17 апреля 2010 г. Санкт-Петербург. С. 168-173.
- Сорокина Н.В., Сидорова С.К. 2016. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зубов M_1 и M^3 лесных полевок р. *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Среднего Зауралья // Известия Самарского научного центра РАН. №2-2. С. 498-501.
- Томашевский К.Е., Викторов Л.В., Тихонова Г.Н. 1988. Стационарное распределение рыжей полевки Верхневолжья // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР. Калинин. С. 91-110.
- Томашевская Л.Б., Томашевский К.Е., Викторов Л.В. 1989. Еловые леса Верхневолжья и мелкие млекопитающие // Флора и растительность южной тайги. Калинин. С. 112-123.
- Томашевский К.Е., Томашевская Л.Б. 1992. Материалы учета мелких млекопитающих в зоне Калининской АЭС // Фауна и экология животных. Тверь. С. 92-99.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М. 160 с.
- Steven D.M. 1953. Recent evolution in the genus *Clethrionomys* // Symp. Soc. Exp. Biol. V. 7. Evolution. P. 310-319.
- Chaline J. 1972. Les Rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France. Paris. 410 p.
- Heller F. 1958. Eine neue altquartär Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb.) // Neues Jahrb. Geol. Und Paläontol. Abh. Bd. 107. H. 1. S. 1-102.
- Hinton M.A.C. 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinea) living and extinct // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Publ. P. 1-488.
- Rörig G., Börner C. 1905. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer rezenter

- Mäuse // Arb. Kais. biol. Inst. Hand. und Forstwirtschaft. Bd. 5. H. 2. S. 37-89.
- Stein G. 1958. Über den Selektionswert der sinpol Jahnform der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas) // Zool. Jahrb. Syst. Bd. 86. № 1/2. S. 27-34.
- Zeida J. 1960. The influence of age on the formation of third upper molar in the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Zoologické listy. V. 9 (23). № 2. P. 159-166.
- Zimmermann Z. 1956. Zur Evolution der molaren Struktur der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.) // Zool. Jahrb. Syst. Bd. 84. S. 269-274.
- Zimmermann Z. 1958. Selektionswert der Simplex – Jahrform bei der Feldmaus (Eine Engengung) // Zool. Jahrb. Syst. Bd. 86. S. 35-40.
- Zimmermann Z. 1959. Über eine Kreuzung von Unterarten der Feldmaus *Microtus arvalis* // Zool. Jahrb. Syst. Bd. 87. S. 1-12.

ON THE AGE COMPONENT IN SEASONAL VARIABILITY OF THE PATTERN OF THE CHEWING SURFACE OF THE MOLARS OF THE BANK VOLE (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER)

A.A. Emelyanova
Tver State University, Tver

Seasonal variations in the occurrence of certain phenes of the molar occlusal surface pattern in *Myodes glareolus* were studied. Correlations were found between changes in the frequencies of certain variations, reflecting the shape of the main triangles and their sides, the nature of the closure of the dentinal fields, and the relative positions of the reentrant angles, and the age structure of the population. It is hypothesized that variations in these traits are closely linked to age-related changes in the molar occlusal surface pattern, caused by the formation and wear of the tooth crown.

Keywords: *European bank vole, Myodes glareolus, phenes, discrete variations, morphotypes, molars, dental features, seasonal variation, age variation.*

Об авторе

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Emelyanova.AA@tversu.ru.

Емельянова А.А. О возрастной составляющей в сезонной изменчивости рисунка жевательной поверхности моляров рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber) / А.А. Емельянова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2026. № 2(82). С. 72-91.

Дата поступления рукописи в редакцию: 13.04.26
Дата подписания рукописи в печать: 01.06.26