

## ОЦЕНКА СЛОЖНОСТИ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК (ARVICOLINAE, RODENTIA): РАНЖИРОВАННЫЙ МОРФОТИПИЧЕСКИЙ ПОДХОД

© 2013 г. Е. А. Маркова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

e-mail: e.markova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 10.01.2013 г.

На основании анализа существующих в настоящее время описательных схем морфотипической изменчивости щечных зубов и сопоставления размаха изменчивости наиболее массовых и широко распространенных видов полевок современной фауны Северной Евразии разработана общая для подсемейства Arvicolinae схема ранжирования морфотипов зубов по сложности. Схема основана на учете дополнительных элементов коронки и соответствующих им полей жевательной поверхности и позволяет рассматривать сложность зубов как количественную переменную, измеренную по интервальной шкале. Предложенный подход позволяет сравнивать уровень сложности щечных зубов таксонов Arvicolinae разной степени филогенетической близости, а также может быть использован для исследования внутривидовой изменчивости в пространстве и времени. На основании анализа частот ранжированных показателей сложности зубов у разных видов полевок предложена модель, описывающая смену морфотипической структуры в направлении повышения сложности жевательной поверхности.

*Ключевые слова:* изменчивость, морфотип, жевательная поверхность, щечные зубы, Arvicolinae.

DOI: 10.7868/S0044513413080126

Полевки (Arvicolinae, Rodentia) – подсемейство грызунов, специализированное к питанию вегетативными частями растений, что обуславливает наличие общих морфологических признаков зубной системы. Щечные зубы полевок относят к призматическим, которые развились в ходе эволюции из бунодонтных зубов их хомякообразных предков. Переход к питанию малокалорийными вегетативными частями растений с усиленными абразивными свойствами и к перетирающим (в передне – заднем направлении) жевательным движениям привел к формированию гипсодонтного зуба полевочьего типа с коронкой, разделенной глубокими входящими углами на призмы, и плоской жевательной поверхностью. Усложнение щечных зубов путем добавления новых призм коронки является общей тенденцией в эволюции подсемейства полевок, отражающей степень эффективности перетирания клетчатковых кормов (Guthrie, 1971; Громов, Поляков, 1977; Agadjanian, 1996; Бородин, 2009). В большинстве филогенетических линий арвиколин могут быть прослежены тренды усложнения щечных зубов от плейстоценовых форм до современных таксонов, хотя темпы и характер эволюционных преобразований зубов могут существенно различаться даже у представителей одного рода (Смирнов, Большаков, 1985; Nadachowski, Zagorodnyuk, 1996 и др.). Вместе с тем сложность щечных зубов подвержена

внутривидовой изменчивости. Известны примеры географических трендов, связанных с изменением долей упрощенных либо усложненных вариаций (Guthrie, 1971; Markova et al., 2010). Широко обсуждаются вопросы о факторах, влияющих на темпы и направление эволюционных преобразований зубов полевок (Guthrie, 1971; Chaline et al. 1993; Jernvall et al., 2000), о генетической (Stohl, 1984) и онтогенетической составляющей сложности щечных зубов (Коурова, 1986; Чепраков, 2010). Несмотря на многочисленность работ по исследованию факторов, определяющих сложность зубов у полевок, результаты исследований, проводимых на разных модельных видах, напрямую часто не сравнимы друг с другом. Это связано, в первую очередь, с тем, что нет универсальной схемы оценки сложности зубной системы для полевок. Даже для одного вида разные исследователи, как правило, разрабатывают различные схемы морфологического анализа (набор морфотипов, схемы линейных и угловых измерений, схемы расстановки меток в геометрической морфометрии). Примерами могут служить широко распространенные виды, такие как обыкновенная полевка (*Microtus arvalis sensu lato*) (Rörig, Börner, 1905; Еремина, 1974; Schimmelpfennig, 1991; Рековец, 1994; Uhlíková, 2008; Markova et al., 2010), узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) (Большаков и др., 1980; Малеева, Шувалова, 1980; Nada-

chowski, 1982; Смирнов и др., 1986; Рековец, 1994), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) (Nadachowski, 1982; Niethammer, 1984; Рековец, 1994; Ledevin et al., 2010) и другие. В результате применения разных подходов к анализу изменчивости зачастую невозможно проверить, насколько тенденции к усложнению либо упрощению щечных зубов, выявленные в отдельных регионах или популяциях, характерны для вида в целом. Отсутствие единых методик морфологического анализа обуславливает также трудности сопоставления результатов, полученных на современном материале, с палеонтологическими данными.

Среди разных морфологических методов оценки сложности жевательной поверхности для полевок, наиболее простым является морфотипический анализ. Он подразумевает выделение условно дискретных вариаций строения жевательной поверхности – морфотипов – и оценку их встречаемости в современных природных популяциях и ископаемых выборках. Схемы морфотипической изменчивости разработаны для большинства современных видов (Rödig, Börner, 1905; Ангерманн, 1973; Еремина, 1974; Большаков и др., 1980; Niethammer, 1984; Канеко, 1996; Поздняков, 1993; 2005 и др.) и ископаемых форм полевок (Малеева, 1976; Малеева, Шувалова, 1980; Rabeder, 1981; Nadachowski, 1982; Смирнов и др., 1986; Рековец, 1994; Abramson, Nadachowski, 2001; Фадеева, Смирнов, 2008 и др.). Во всех этих схемах в разных сочетаниях учитываются такие признаки как число, форма, положение (супротивность-очередность) и степень слияния или разделения элементов жевательной поверхности. Это позволяет разработать схемы, максимально полно описывающие размах изменчивости видов, что имеет огромное значение для оценки надежности таксономической диагностики (Бородин, 2009), а также позволяет разработать многомерные схемы для сравнения полных спектров морфотипической изменчивости у разных видов (Schimmelpfennig, 1991; Поздняков, 2005). Использование схем морфотипического анализа, учитывающих максимально полный набор признаков (число, форма, степень слияния призм и т.д.), имеет существенное значение для понимания закономерностей изменчивости вида, однако для исследования факторов, регулирующих усложнение зубов у полевок, эти схемы не всегда пригодны. Как показано на примере полевок родов *Microtus* и *Alticola*, степень сложности зуба, оцениваемая по числу элементов жевательной поверхности и по слияниям ее элементов, не совпадает, т.е. признаки, характеризующие число элементов жевательной поверхности и слияния между ними, могут проявляться независимо друг от друга (Большаков и др., 1980).

Данные по развитию зубов в раннем онтогенезе (Jernvall et al., 2000) показывают, что установле-

ние латеральной топографии зуба (двурядное расположение основных элементов и установлении степени их смещения относительно друг друга – супротивность либо очередность) определяется действием молекулярных препаттернов задолго до формирования призматической структуры коронки, т.е. на самых ранних этапах морфогенеза. Закладка дополнительных элементов коронки происходит позднее, на фоне уже сформированной латеральной топографии зуба. Поскольку слияние элементов жевательной поверхности зуба полевок определяется положением призм и степенью их разделения, а число элементов жевательной поверхности – числом дентиновых призм, очевидно, что двумерные схемы морфотипов, построенные с учетом числа элементов жевательной поверхности и степени их слияния, включают признаки, относящиеся к разным этапам морфогенеза зуба. Формирование контура элементов жевательной поверхности происходит уже в постнатальном онтогенезе, в процессе стирания коронки, т.е. относится к еще более позднему онтогенетическому этапу.

Цель данной работы – разработать морфогенетически однородную одномерную схему оценки мофотипических характеристик зубной системы полевок, позволяющую ранжировать морфотипы по степени сложности, и оценить применимость данной схемы для исследования закономерностей изменчивости у различных представителей подсемейства Arvicolinae.

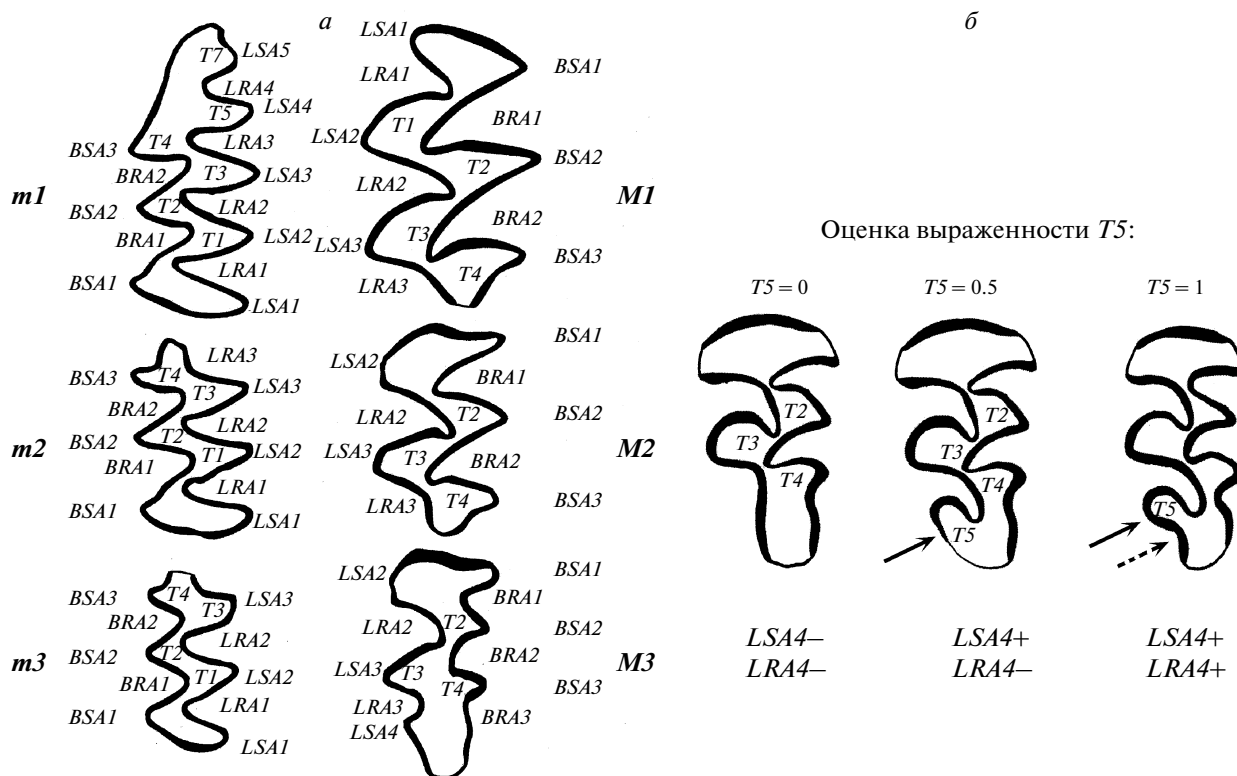
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Материал

Работа проведена на примере массовых и широко распространенных видов полевок Северной Евразии, в частности, видов, ареалы которых охватывают Урал и прилегающие равнины. Материалом для данной работы послужили коллекции зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН, а также опубликованные данные по изменчивости современных и ископаемых форм (Огнев, 1950; Большаков и др., 1980; Nadachowski, 1982; Смирнов и др., 1986; Рековец, 1994; Тесаков, 2004; Бородин, 2009; Rabeder, 1981; Markova et al., 2010 и др.). Количественная оценка размаха морфотипической изменчивости зубов проведена для 1916 особей 16 видов современной фауны.

### Терминология и статистический анализ

В работе использована номенклатура жевательной поверхности зубов полевок по Ван дер Мейлену (Van der Meulen, 1973). Буквенные обозначения:  $m1$ ,  $m2$ ,  $m3$  – нижние и  $M1$ ,  $M2$ ,  $M3$  – верхние щечные зубы с учетом порядкового номера зуба;  $T1-Tn$  – парные элементы коронки и



**Рис. 1.** Условные обозначения (а) элементов жевательной поверхности щечных зубов (по: Van Der Meulen, 1973; Тесак-ков, 2004) и (б) принцип определения наличия (+) или отсутствия (-) дополнительной призмы коронки на примере закладки пятой призмы  $T5$  на третьем верхнем зубе серых полевков. Стрелкой обозначено положение четвертого лингвального выходящего угла ( $LSA4$ ), пунктирной стрелкой – четвертого входящего лингвального угла ( $LRA4$ ), маркирующих степень завершенности формирования  $T5$ . Сокращения – см. в тексте.

соответствующие им поля жевательной поверхности,  $RA$  – входящий угол,  $SA$  – выступающий угол,  $L$  – лингвальный,  $B$  – буккальный. Нумерация всех элементов соответствует традиционной схеме и приведена на рис. 1. Статистическую обработку материала проводили в пакете программ Statistica 6.0. Использовали тест Колмогорова-Смирнова для проверки распределений на нормальность.

### Подходы к выделению морфотипов

Проанализированы морфотипические схемы изменчивости зубов современных видов и ископаемых форм полевков (Rösig, Börner, 1905; Hinton, 1926; Ангерманн, 1973; Еремина, 1974, Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Rabeder, 1981; Nadachowski, 1982; Niethammer, 1984; Смирнов и др., 1986; Schimmelpfennig, 1991; Поздняков, 1993; Рековец, 1994; Фадеева, Смирнов, 2008; Бородин, 2009 и др.).

Для редукции описательных схем морфотипов были выбраны только меристические признаки – число выходящих и входящих углов на лингвальной и буккальной сторонах щечных зубов, а также

наличие соответствующих полей на жевательной поверхности. Для выделения рангов сложности морфотипов учитывали только собственно призмы коронки – основные и дополнительные, тогда как призматические складки и марки (Громов, Поляков, 1977) не рассматривали, поскольку эти элементы жевательной поверхности элиминируются в ходе эволюции большинства линий арвиколин. Слияния элементов жевательной поверхности и их латеральное смещение не учитывали на основании данных о морфогенезе зубов полевков, согласно которым формирование латеральной топографии и дополнительных элементов коронки происходит на разных морфогенетических этапах (Jernvall et al., 2000).

Морфотипические характеристики учитывали для особей на пост-ювенильных этапах онтогенеза, т.е. у всех щечных зубов жевательная поверхность полностью сформирована. В анализ включены как правые, так и левые щечные зубы.

### Ранжирование морфотипов по сложности

Сложность зубов анализировали в рамках традиционного морфотипического подхода (напри-

мер, Большаков и др., 1980), когда морфотипы рассматриваются как условно дискретные варианты строения жевательной поверхности, а частоты морфотипов несут информацию о долях особей с определенным фенотипом в популяции. Однако для учета общей для полевок эволюционной тенденции к усложнению контура жевательной поверхности было проведено упорядочивание и ранжирование морфотипов по сложности. Ранг сложности определяется по числу дентиновых призм и соответствующих им полей жевательной поверхности (рис. 1). Учитываются как полностью сформированные, так и формирующиеся (дополнительные) призмы, соответствующие треугольным петлям жевательной поверхности; складки и марки не рассматриваются. Полное формирование одного дополнительного элемента — дентиновой призмы и соответствующего ей выходящего угла — обуславливает повышение ранга сложности морфотипа на 1. Это позволяет считать, что ранжированные вариации отделены друг от друга формально равными дистанциями — различаются на один дополнительный элемент жевательной поверхности. Такое ранжирование позволяет рассматривать сложность зубов как количественную переменную, измеренную по интервальной шкале. Сложность морфотипа может быть оценена таким образом на индивидуальном уровне (например, для отдельных особей) для любого щечного зуба.

Критерием, по которому фиксировали наличие дополнительной призмы коронки, служило наличие выходящего угла так, как это показано на рис. 1 на примере третьего верхнего зуба серых полевок (рис. 1б). Если отсутствует призма  $T5$  и не фиксируются углы  $LSA4$  и  $LRA4$ , то ранг сложности равен 0. Если призма  $T5$  сформирована полностью (т.е. имеются  $LSA4$  и  $LRA4$ ), то ранг сложности равен 1. Если же  $T5$  находится в стадии формирования (выходящий угол  $LSA4$  есть, но входящий угол  $LRA4$  не развит настолько, что его глубину можно измерить), то этот вариант строения оценивается как промежуточный между 0 и 1, т.е. численно равен 0.5.

### Выделение основных и резервных морфотипов

Выделение основных и резервных морфотипов проводили на основании оценки частот встречаемости вариаций с определенным рангом сложности у современных видов. Этот подход основан на классификации, предложенной А.Г. Малеевой для исследования изменчивости зубов полевок в пространстве и времени. Согласно этой классификации морфотипы, доля которых в выборке 36% и более, рассматриваются как сверхдоминирующие, 12 – 35.9% – доминантные и субдоминантные, менее 12% – резервные; в группу основных морфотипов входят вариации, доля которых превышает 12% (Большаков и др., 1980).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

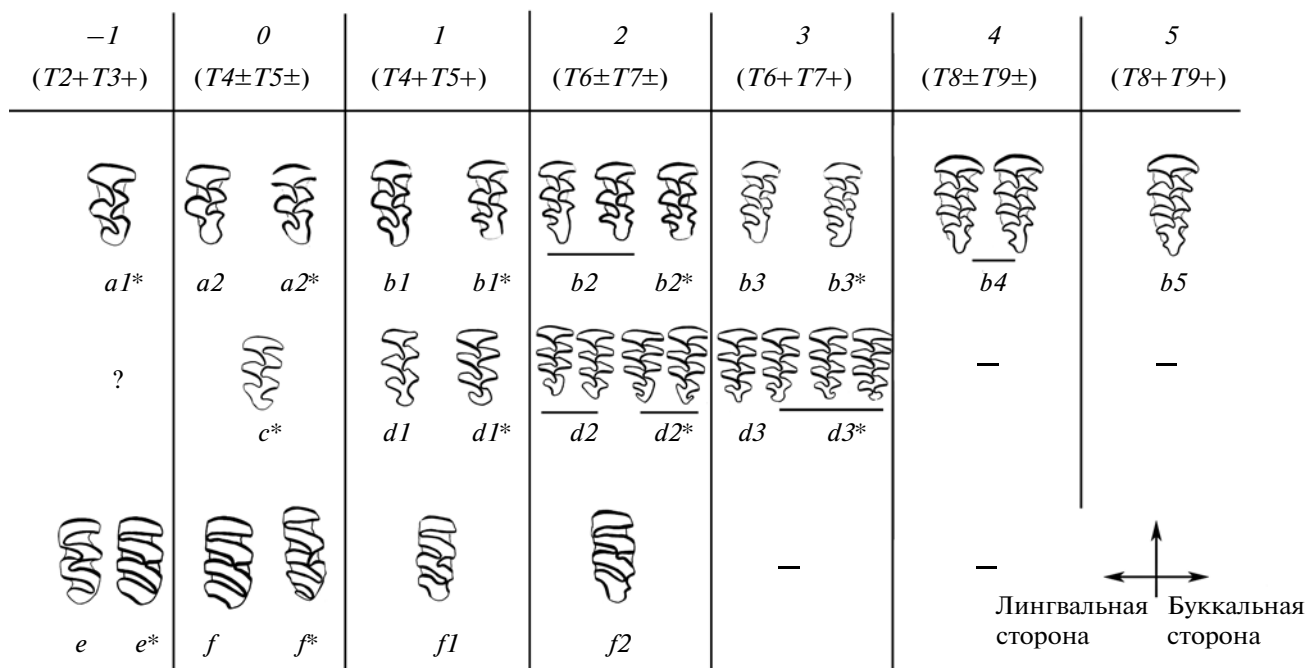
### Ранжирование морфотипов по сложности и оценка универсальности подхода в пределах подсемейства

Сопоставление морфотипических схем современных и ископаемых форм полевок показало, что ранжированные ряды морфотипов по наличию основных и дополнительных призм коронки могут быть построены для любого вида подсемейства. Это позволяет предложить принцип для определения ранга сложности любого щечного зуба полевок (табл. 1). Выделенные ранги сложности характеризуют определенные этапы эволюционных изменений каждого щечного зуба.

В отличие от традиционных классификаций, предлагаемая схема (табл. 1) подразумевает не только упорядочивание морфотипов, но и задает интервал между ними. Каждый из рангов сложности отражает этап завершения формирования одного последовательно добавляющегося элемента — дентиновой призмы — от ее полного формирования до начала появления на ее основе следующей пары призм. Повышение ранга сложности на 1 происходит тогда, когда полностью формируется одна из следующих призм (лингвальная или буккальная), на 2 — когда полностью формируются и буккальная, и лингвальная призмы.

Интервалы между рангами сложности морфотипов в предлагаемой схеме являются морфологическими дистанциями. Темпы и характер реализации тенденции к добавлению призм коронки у разных видов, родов и филогенетических линий существенно различаются (в эволюционных масштабах времени). Поэтому могут быть предложены два варианта шкалы для выделения интервалов — целочисленная и дробная. Целочисленная шкала (табл. 1) может быть использована для сопоставления эволюционных тенденций на межвидовом уровне и для представления разных филогенетических линий. Для исследования изменчивости на внутривидовом уровне, а также для филогенетически близких видов возможно разделение предложенных интервалов и введение дробной шкалы (например, с шагом 0.5). Дробную шкалу целесообразно использовать в тех случаях, когда изменчивость в пределах одного ранга сложности достаточно высока (например, для копытных леммингов и полевок рода *Microtus*) (рис. 2, 3).

Предложенная схема (табл. 1) универсальна для каждого щечного зуба ( $m1$ ,  $m2$ ,  $m3$ ,  $M1$ ,  $M2$ ,  $M3$ ) и может быть применена для любого таксона полевок. Анализ встречаемости рангов сложности у современных полевок (табл. 2, 3) показал, что для любого таксона могут быть выделены преобладающие ранги сложности морфотипов и относительно редкие вариации; основными для вида морфотипами являются наиболее близкие по рангу сложности морфотипы.



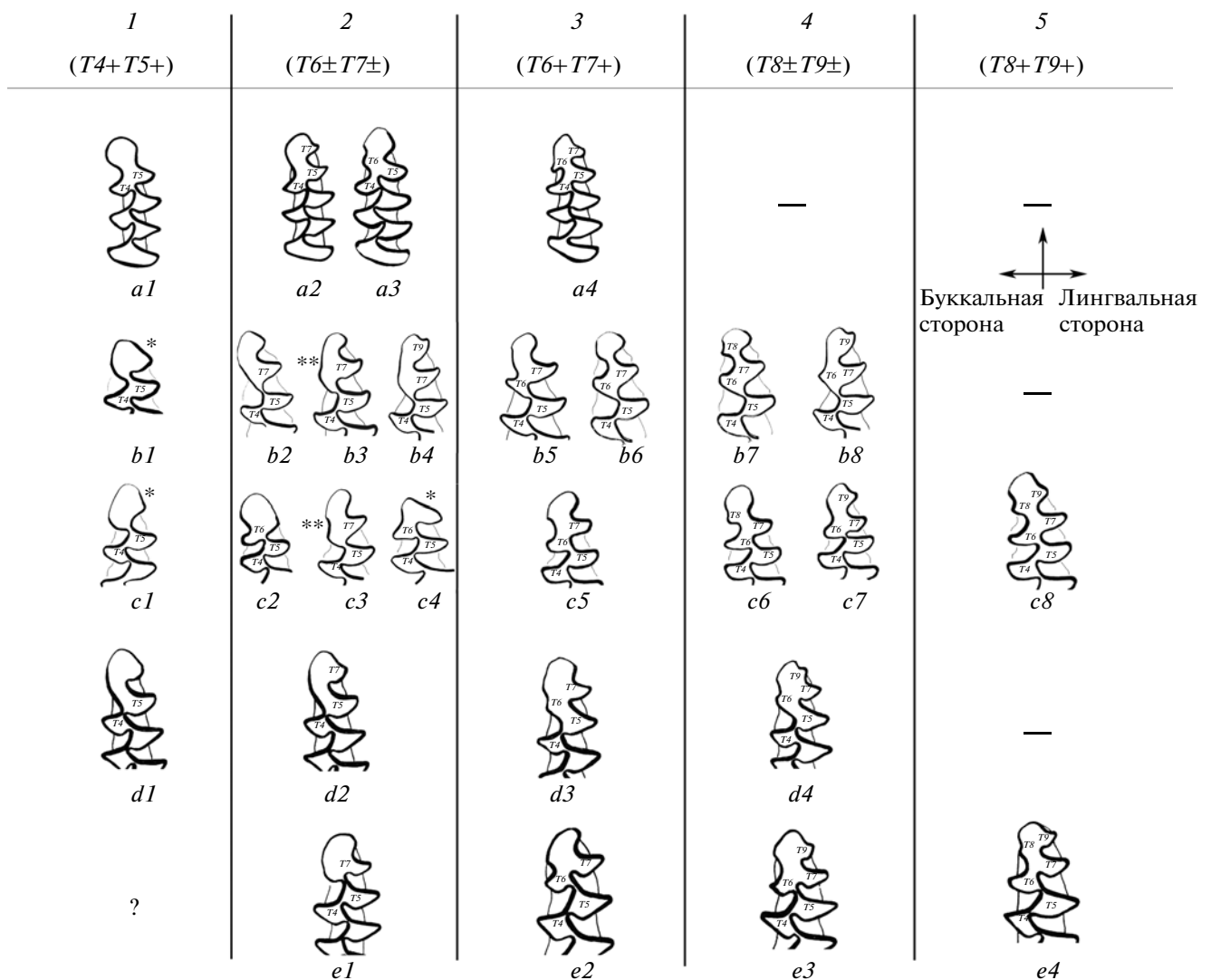
**Рис. 2.** Схема ранжирования морфотипов щечных зубов по сложности на примере третьего верхнего зуба представителей филогенетических линий *Allophaiomys*-*Microtus* (a–b), *Praedicrostonyx* – *Dicrostonyx* (c–d) и трибы Lemmini (e–f). От –1 до 5 – ранги сложности морфотипов по целочисленной интервальной шкале (принцип ранжирования – см. табл. 1); морфотипы M3: a1\*–a3\* – род *Allophaiomys*† (Рековец, 1994; Бородин, Ивакина, 2000; Тесаков, 2004); b1–b5 – род *Microtus* (Rörlig, Börlner, 1905; Ангерманн, 1973); c\* – *Dicrostonyx simplicior*† (Borodin et al., 1998), d1 – род *Praedicrostonyx*†, d1\*–d3\* – род *Dicrostonyx* (Смирнов и др., 1986); e–f2 – Lemmini (Смирнов и др., 1986; Abramson, Nadachowski, 2001). Звездочкой отмечены вариации, для которых возможно использование дробной шкалы с шагом 0.5 (пояснения в тексте).

### Практическое применение ранжированного подхода к исследованию изменчивости полевков в пространстве и времени

Ранжированный подход к анализу сложности щечных зубов полевков может быть использован для решения различных исследовательских задач. На уровне отдельных видов он был использован при исследовании внутривидовой изменчивости. На примере обыкновенной полевки показано, что при сравнении географически удаленных популяций может наблюдаться смена основных и резервных морфотипов, а разнообразие рангов сложности в одной популяции может варьировать от сниженного (сверхдоминирует один ранг) до повышенного, когда основные морфотипы относятся к трем последовательным рангам сложности (Markova et al., 2010). Также показана возможность применения ранжированного морфотипического подхода для исследования возрастной изменчивости гипселодонтных полевков, зубы которых растут на протяжении всей жизни – для полевки-экономки (Кропачева и др., 2012) и узкочерепной полевки (Markova et al., 2013). Путем снятия серий прижизненных отпечатков m1 установлено, что в ходе стирания коронки на постювенильных стадиях у одной и той же особи значения показателя сложности могут меняться в

пределах одного реже двух рангов, но эти изменения не носят систематического характера (может наблюдаться как некоторое повышение, так и понижение ранга сложности). В ходе дисперсионного анализа (Markova et al., 2013) показано, что возрастные изменения показателя сложности можно считать пренебрежимо малыми по сравнению с изменчивостью между особями. Сопоставление размаха изменчивости корнезубных форм на примере родов *Ellobius* и *Clethrionomys* (табл. 2, 3) показало, что варьирование показателей сложности у видов этих родов выше, чем у некорнезубных форм, за счет поздних онтогенетических стадий. При постепенном стирании призм коронки у старых особей происходит уменьшение числа элементов жевательной поверхности, что выражается в снижении ранга сложности (табл. 2, 3). Следовательно, ранжированный морфотипический подход для корнезубных форм следует использовать с обязательным учетом стадии стирания коронки.

Применение ранжированного морфотипического подхода для сопоставления размаха изменчивости во времени в пределах одной филогенетической линии может быть продемонстрировано на примере *M. arvalis obscurus* и предковых для этого вида форм: *M. arvalinus* (ранний плейстоцен), *Allophaiomys pliocaenicus* (поздний эоплейстоцен –



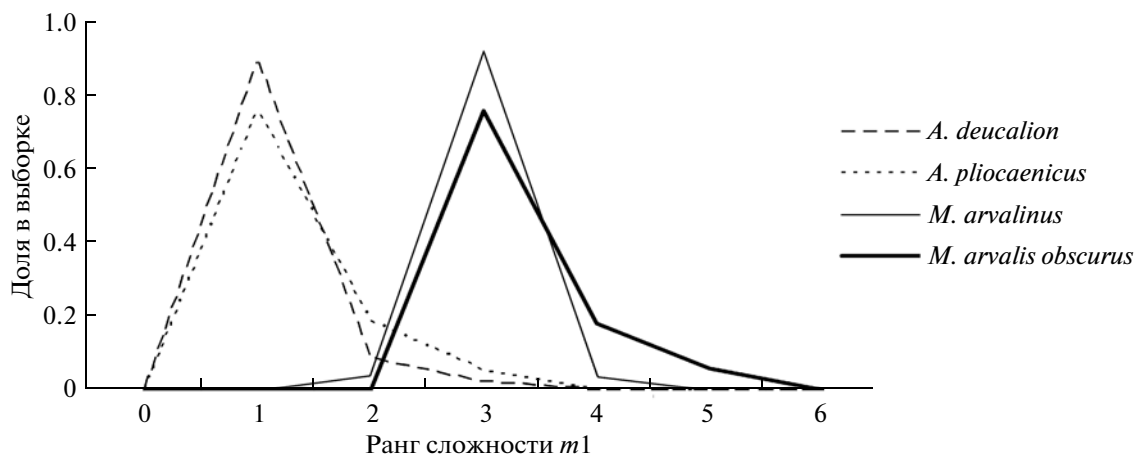
**Рис. 3.** Схема ранжирования морфотипов *m1* по сложности на примере серых полевок центральной части Северной Евразии. 1–5 – ранги сложности по целочисленной шкале из табл. 1; морфотипы: *a1–a4* – род *Allophaiomys*† (Рековец, 1994; Бородин, Ивакина, 2000; Тесаков, 2004), *b1* – *Microtus* ex gr. *hintoni-gregaloides*† (Рековец, 1994), *b2–b8* – *M. gregalis* (Малева, Шувалова, 1980; Markova et al., 2013), *c1* – *M. ex gr. arvalis*, *c2–c8* – *M. arvalis sensu lato* (Markova et al., 2010), *d1–d4* – *M. oeconomus* (Смирнов и др., 1986 и оригинальные данные), *e1–e4* – *M. middendorffi* (Смирнов и др., 1986). Звездочкой отмечены вариации с незавершенным формированием призмы *T7*, двумя звездочками – незавершенное формирование призмы *T6*.

начало раннего плейстоцена) и *A. deucalion* (ранний эоплейстоцен).

Материалом для сравнения послужили данные по изменчивости *m1* *M. arvalis obscurus* (выборка из г. Йошкар-Ола по: Markova et al., 2010) и рисунки *m1* *M. arvalinus*, *Allophaiomys pliocaenicus* и *A. deucalion* из местонахождений юга Восточной Европы (Рековец, 1994). Распределения значений сложности *m1* с применением ранжированного подхода показаны на рис. 4. При сверхдоминировании ранга 1 для *A. deucalion* и *A. pliocaenicus* последний характеризуется более высокой долей усложненных зубов. Для *M. arvalinus* и *M. arvalis*

*obscurus* сверхдоминирует ранг 3, причем увеличение долей сложных морфотипов у *M. arvalis obscurus* по сравнению с *M. arvalinus* сопоставимо с различиями *A. deucalion* – *A. pliocaenicus*.

Помимо графического представления исследуемых тенденций для анализа показателей сложности могут быть использованы методы параметрической либо непараметрической статистики. В качестве показателей сложности на индивидуальном уровне рассматривается ранг сложности, на уровне популяций – средние значения сложности (в случае нормального распределения рангов сложности) либо модальные значения сложности



**Рис. 4.** Сравнение морфотипических характеристик  $m_1$  современного вида *M. arvalis obscurus* Восточной Европы (Марий Эл, данные по: Markova et al., 2010,  $N = 88$ ) и предковых для него форм (местонахождения юга Восточной Европы, данные по: Рековец, 1994) — *M. arvalinus*† (ранний плейстоцен,  $N = 102$ ), *Allophaiomys pliocaenicus*† (начало раннего плейстоцена-поздний эоплейстоцен,  $N = 56$ ) и *A. deucalion*† (ранний эоплейстоцен,  $N = 48$ ).

в случае, если распределение рангов сложности отличается от нормального.

Анализ распределения частот встречаемости ранжированных показателей сложности зубов у полевок Урала и прилежащих равнин показал, что для многих видов распределения частот встречаемости показателей сложности  $m_1$  и  $M_3$  характеризуются положительным эксцессом и асимметрией (например, распределение рангов сложности  $m_1$  *M. arvalis obscurus*), а также могут иметь симметричное распределение и отрицательные значения эксцесса (например, распределение рангов сложности  $M_3$  копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus*).

На основании анализа распределений рангов сложности может быть предложена модель, описывающая смену морфотипической структуры щечных зубов у полевок в направлении повышения сложности жевательной поверхности.

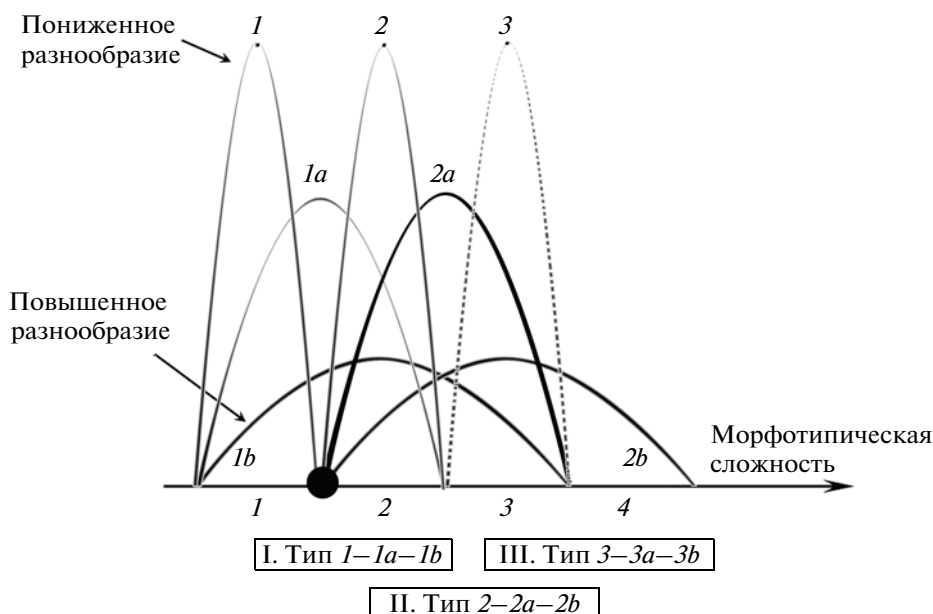
#### Модель смены морфотипической структуры в направлении повышения сложности жевательной поверхности

Комбинации основных морфотипов в популяциях современных видов либо в ископаемых выборках могут быть представлены в виде схемы (рис. 5, комбинации обозначены дугами), описывающей постепенный переход от относительно простого к более сложному типу морфотипической структуры щечных зубов у полевок. Пусть точки 1 и 2 представляют собой состояния популяции при переходе от простого (1) к более сложному (2) строению щечных зубов. Каждое из этих состояний может реализовываться с разным уровнем разнообразия от пониженного (когда в популяции отмечается сверхдоминирование од-

ного ранга сложности (1, 2) до сбалансированного (1a, 2a) и повышенного (1b, 2b) (рис. 5). В соответствии с этим ранг сложности 2 может представлять собой резервный прогрессивный вариант в рамках морфотипической структуры 1-1a-1b и вместе с тем он дает начало следующему более сложному типу зубной системы 2-2a-2b. Наиболее простой переход из состояния 1 к состоянию 2 возможен из состояний 1a и 1b в результате постепенного снижения доли сверхдоминирующих простых морфотипов (ранг 1) вплоть до полного их перехода в категорию резервных и скрытых в генофонде популяции.

#### ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ существующих морфотипических схем показал, что, несмотря на более чем столетний период разработки подходов к классификации изменчивости зубов полевок, до настоящего времени отсутствовали общепринятые критерии для выделения морфотипов. В зависимости от целей создания схемы и критериев выделения морфотипов, все известные классификации могут быть условно разделены на описательные и исследовательские. В первом случае цель — полное описание размаха изменчивости по одному признаку (например, Niethammer, 1984) либо по сочетанию признаков (например, Большаков и др., 1980; Поздняков, 1993). В качестве критериев выделения морфотипов в описательных схемах могут быть использованы практически любые признаки, поддающиеся формализации (чаще всего степень слияния дентиновых полей и число выходящих углов), сочетания которых рассматриваются как дискретные вариации. В исследовательских схемах при выделении морфотипов учитывается тот факт, что признаки, по которым выделяются



**Рис. 5.** Модель, объясняющая морфологический переход в сторону повышения сложности щечных зубов у полевок, основанная на смене комбинаций основных морфотипов. 1–4 ранги сложности морфотипа из табл. 1 и их возможная реализация в популяциях вида: 1, 2, 3 – пониженное разнообразие (в группе основных представлены морфотипы одного ранга сложности), 1a, 2a – сбалансированное разнообразие (содоминирование морфотипов двух рангов сложности), 1b, 2b – повышенное разнообразие (содоминируют морфотипы трех рангов сложности). I–III – типы морфотипической структуры, соответствующие доминирующим рангам сложности. Черной точкой отмечена смена доминирующего морфотипа: переход морфотипа с рангом сложности 1 из категории основных в категорию резервных.

морфотипы, лишь условно дискретны, и отражают общую для полевок тенденцию к усложнению контура жевательной поверхности путем постепенного формирования новых элементов коронки. Такие схемы наиболее часто используются при исследовании временной изменчивости только в пределах отдельных филетических линий или родов *Arvicolinae* (Большаков и др., 1980; Смирнов и др., 1986), хотя возможность построения общей для подсемейства схемы морфотипов зубов отмечена более сорока лет назад (Ангерманн, 1973).

Ранжированный ряд для любого вида полевок построен путем расстановки морфотипов в порядке увеличения числа призматических элементов коронки, что позволяет учесть общую для полевок эволюционную тенденцию к усложнению щечных зубов. Разработанная схема восходит к принципу выделения морфотипов, предложенному еще Реригом и Бернером (1905), и является логическим продолжением идей Ангерманн о гомологических рядах изменчивости полевок (1973), Малеевой о смене основных и резервных морфотипов в ходе филетической эволюции (Большаков и др., 1980) и Бородина о типах усложнения зубов у полевок (Бородин, 2009). Однако в отличие от традиционных морфотипических классификаций, предлагаемая схема подразумевает не только упорядочивание морфотипов, но и задает интервал между ними. Интервал между рангами

сложности отражает морфологические дистанции между морфотипами: каждый из выделенных рангов отражает этап завершения формирования одного последовательно добавляющегося дополнительного элемента – дентиновой призмы. Отличием от существовавших до этого морфотипических схем является также отнесение к одному рангу сложности морфотипов с усложнением буккальной или лингвальной стороны зуба. Подобное объединение нецелесообразно с точки зрения принципов построения описательных классификаций, однако при ранжировании морфотипов с учетом эволюционно значимых изменений в строении зубов подобное объединение обоснованно, поскольку дополнительные призмы являются парными элементами. Одностороннее многократное усложнение для призматических зубов полевого типа у современных видов не известно и представляется невозможным с точки зрения морфогенетических механизмов закладки парных элементов (Jernvall et al., 2000). Ранги сложности, таким образом, представляют собой не дискретные вариации, а интервалы, в которые могут попадать морфотипы, различающиеся по форме, характеру слияний дентиновых полей и т.п., но имеющие формально одинаковую степень развития дополнительных элементов коронки. Эти интервалы могут быть заданы целочисленной шкалой значений либо разрешающая способность подхода может быть увеличена за



**Таблица 1.** Определение ранга сложности щечных зубов *Agriocolinea* по наличию либо отсутствию дополнительных призм коронки (дополнительные призмы фиксируются по наличию соответствующих выходящих углов (рис. 1)) и эволюционно-морфологическая характеристика соответствующих этапов усложнения щечных зубов

Формирующаяся пара призм	Наличие (+) или отсутствие (-) призм коронки и соответствующих им полей жевательной поверхности щечных зубов									
	$T1/2-T3-$	$T1/2+T3+$	$T4+T5-$ ; $T4-T5+$ ; [ $T4+T5-(T6+T8+)$ ]; $T4-T5+(\{T7+T9+\})$ ]	$T4+T5+$	$T6+T7-$ ; $T6-T7+$ ; [ $T6+T7-T8+(\{T10+\})$ ]; $T6-T7+T9+(\{T11+\})$ ]	$T6+T7+$	$T8+T9-$ ; $T8-T9+$ ; [ $T8+T9-T10+(\{T12+\})$ ]; $T8-T9+T11+(\{T13+\})$ ]	$T8+T9+$	$T10\pm T11\pm$ ]	
$T1/2T3$	$T1/2+T3+$	$T1/2+T3+$	$T4+T5+$	$T4+T5+$	$T6+T7+$	$T6+T7+$	$T8+T9+$	$T1/2+T3+$	$T1/2+T3+$	
$T4T5$	-	$T4+T5-$ ; $T4-T5+$ ; [ $T4+T5-(T6+T8+)$ ]; $T4-T5+(\{T7+T9+\})$ ]	$T4+T5+$	$T4+T5+$	$T6+T7+$	$T6+T7+$	$T8+T9+$	$T4+T5+$	$T4+T5+$	
$T6T7$	-	-	-	$T6+T7-$ ; $T6-T7+$ ; [ $T6+T7-T8+(\{T10+\})$ ]; $T6-T7+T9+(\{T11+\})$ ]	$T6+T7+$	$T6+T7+$	$T8+T9+$	$T6+T7+$	$T6+T7+$	
$T8T9$	-	-	-	-	-	$T8+T9-$ ; $T8-T9+$ ; [ $T8+T9-T10+(\{T12+\})$ ]; $T8-T9+T11+(\{T13+\})$ ]	$T8+T9+$	$T8+T9+$	$T8+T9+$	
Ранг сложности зуба	$-2(-3)$	$-1$	$0$	$1$	$2$	$3$	$4$	$5$	$6$	
Характеристика эволюционно-морфологического этапа	Редукция призм коронки: лишь отдельные призмы проследживаются как выходящие углы ( $-2$ ). Либо полная утрата призматической структуры зуба ( $-3$ )**	$T4$ не сформирован либо редуцирован, $T1/2$ и $T3$ имеются	Наиболее простой тип строения: формируется пара призм $T4T5$ (одна из них не сформирована полностью)*	Завершение формирования пары $T4T5$ (дополнительных выходящих углов после $T4T5$ нет)	Начало формирования пары $T6T7$ (сформирована только одна из этих призм)	Завершение формирования пары $T6T7$ (дополнительных выходящих углов после $T6T7$ нет)	Начало формирования пары $T8T9$ (сформирована только одна из этих призм)	Пара $T8T9$ сформирована (дополнительных элементов после $T8T9$ нет)	Начало формирования пары $T10T11$	

Примечание. В квадратных скобках приведены варианты неравномерного усложнения лингвальной и буккальной сторон зуба: четные дополнительные элементы ( $T2, T4, T6, T8$  и т.д.) — усложнение буккальной стороны, нечетные ( $T1, T3, T5, T7$  и т.д.) — лингвальной; в фигурных скобках — гипотетические варианты.

\* — Для  $m1$  этот этап соответствует формированию вторично-простого зуба.

\*\* Этот этап может быть обусловлен 1) редукцией призм коронки в ходе эволюции (например, род *Ellobius*), 2) стиранием призм коронки у корнезубных форм, 3) морфогенетическими сбоями естественными либо искусственно вызванными (Jepvall et al., 2000).

**Таблица 2.** Частота встречаемости *mI* различных рангов сложности (в долях от 1) и основные морфотипы *mI* современных полевок центральной части Северной Евразии по коллекционным (численные значения) и литературным данным (отмечены знаком +)

Таксон	Ранг сложности <i>mI</i>									N (зубов)
	-2 (-3)	-1	0	1	2	3	4	5	6	
<i>Ellobius talpinus</i>	с	с	<b>0.17</b>	<b>0.82</b>	+	-	-	-	-	122*
<i>Lemmus sibiricus</i>	-	-	+	<b>1</b>	-	-	-	-	-	76
<i>Myopus schisticolor</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	Лит.
<i>Arvicola terrestris</i>	-	-	-	<b>0.82</b>	<b>0.12</b>	0.06	-	-	-	34
<i>Clethrionomys rutilus</i>	с	с	с	<b>0.48</b>	<b>0.48</b>	0.04	-	-	-	44
<i>C. glareolus</i>	с	с	с	<b>0.39</b>	<b>0.55</b>	0.06	-	-	-	36
<i>C. rufocanus</i>	с	с	с	<b>0.48</b>	<b>0.36</b>	<b>0.16</b>	-	-	-	42
<i>Microtus oeconomus</i>	-	-	-	0.01	<b>0.56</b>	<b>0.43</b>	+	-	-	109
<i>M. gregalis</i>	-	-	-	-	<b>0.20</b>	<b>0.79</b>	0.01	-	-	363
<i>Lagurus lagurus</i>	-	-	-	-	0.09	<b>0.90</b>	0.01	-	-	82
<i>M. middendorffi</i>	-	-	-	-	<b>0.15</b>	<b>0.79</b>	0.06	+	-	80
<i>M. arvalis arvalis</i>	а	-	-	-	0.005	<b>0.94</b>	0.05	0.005	-	798
<i>M. arvalis obscurus</i>	-	-	-	-	+	<b>0.90</b>	0.08	0.02	-	536
<i>M. rossiaemeridionalis</i>	-	-	-	-	+	<b>0.67</b>	<b>0.22</b>	0.11	-	386
<i>M. agrestis</i>	а	-	-	-	-	<b>0.81</b>	<b>0.15</b>	0.04	-	244
<i>Ondatra zibethicus</i>	-	-	-	-	-	0.11	0.09	<b>0.80</b>	-	54
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	-	-	-	-	-	0.05	<b>0.12</b>	<b>0.80</b>	0.03	153

Примечание. Основные морфотипы выделены жирным шрифтом либо двумя знаками +. Буквами обозначены редкие варианты упрощения жевательной поверхности: с – стирание коронки у старых особей корнезубых форм (возможны стадии стирания от 0 до -3); а – аномалии морфогенеза зуба с полной (-3) либо частичной (-2) утратой призматической структуры зуба.

\* Коллекции Н.Г. Евдокимова и Н.В. Синевой, ИЭРиЖ УрО РАН.

счет введения градаций внутри каждого интервала. Выделение градаций внутри интервалов возможно на основании количественных критериев, например, градусных мер углов, используемых для выделения морфотипов щечных зубов копытных леммингов и узкочерепной полевки (Кочев, 1983; Смирнов и др., 1986).

Предложенный подход может быть использован для любого щечного зуба любого вида Arvicolinae и может учитывать как усложнение жевательной поверхности, так и редукцию отдельных элементов коронки. Он позволяет рассматривать сложность зубов как количественную переменную и сравнивать таксоны разной степени филогенетической близости в пределах подсемейства Arvicolinae, а также исследовать внутривидовую изменчивость в пространстве (например, сравнение внутривидовых форм и географически разобщенных популяций одного вида) и времени (например, сравнение таксонов одной филогене-

ской линии) по показателям сложности зубной системы.

Таким образом, ранжированная морфотипическая схема для проведения внутри- и межвидовых сравнений у полевок удовлетворяет следующим условиям: 1) одномерность для однозначного ранжирования морфотипов по сложности; 2) морфогенетическая однородность (схема не включает признаки, формирующиеся на разных этапах морфогенеза); 3) интерпретируемость с точки зрения эволюционных тенденций в конкретных филогенетических линиях и в подсемействе в целом. Ранжированный морфотипический подход может быть использован как самостоятельный метод оценки сложности контура жевательной поверхности либо в комплексе с линейными измерениями или методом геометрической морфометрии. Такой подход позволяет получить биологически осмысленную оценку степени сложности и параметров разнообразия одонтологиче-

**Таблица 3.** Частота встречаемости *M3* различных рангов сложности (в долях от 1) и основные морфотипы *M3* современных полевок центральной части Северной Евразии по коллекционным (численные значения) и литературным данным (отмечены знаком +)

Таксон	Ранг сложности <i>M3</i>									N (зубов)
	-2 (-3)	-1	0	1/1.5	2	3	4	5	6	
<i>Ellobius talpinus</i>	<b>0.96</b> (0.04)	—	—	—	—	—	—	—	—	122*
<i>Arvicola terrestris</i>	—	—	+	<b>0.78</b> /0.06	<b>0.12</b>	0.06	—	—	—	38
<i>Lagurus lagurus</i>	—	—	<b>0.13</b>	0.01	<b>0.86</b>	—	—	—	—	84
<i>Lemmus sibiricus</i>	—	—	—	<b>0.92</b> /0.05	0.03	—	—	—	—	74
<i>Myopus schisticolor</i>	—	—	—	++	—	—	—	—	—	Лит.
<i>Ondatra zibethicus</i>	с	с	0.10	<b>0.21</b>	0.69	—	—	—	—	58
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	с	с	0.03	<b>0.50</b> /0.07	<b>0.34</b>	0.06	—	—	—	125
<i>C. glareolus</i>	с	с	с	<b>0.19</b> /0.19	<b>0.54</b>	0.08	—	—	—	34
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	—	—	—	0/0.41	<b>0.39</b>	<b>0.20</b>	—	—	—	152
<i>C. rutilus</i>	с	с	с	0.018/0.05	<b>0.72</b>	<b>0.21</b>	0.002	—	—	533**
<i>Microtus arvalis arvalis</i>	а	—	—	0.08/0.29	<b>0.35</b>	<b>0.24</b>	0.04	—	—	792
<i>M. arvalis obscurus</i>	—	—	—	0.01/0.29	<b>0.41</b>	<b>0.27</b>	0.02	—	—	421
<i>M. rossiaemeridionalis</i>	—	—	—	0.07/0.17	<b>0.38</b>	<b>0.34</b>	0.04	—	—	323
<i>M. gregalis</i>	—	—	—	0/0.17	<b>0.39</b>	<b>0.39</b>	0.05	—	—	436
<i>M. agrestis</i>	а	—	—	0/0.13	<b>0.19</b>	<b>0.59</b>	0.09	—	—	261
<i>M. oeconomus</i>	—	—	—	0/0.02	0.11	<b>0.58</b>	<b>0.26</b>	0.03	—	229
<i>M. middendorffi</i>	—	—	—	—	0.02	<b>0.81</b>	<b>0.15</b>	0.02	—	151

Примечание. Основные морфотипы выделены жирным шрифтом либо двумя знаками +. Буквами обозначены редкие варианты упрощения жевательной поверхности: с — стирание коронки у старых особей корнезубых форм (возможны стадии стирания от 0 до -3); а — аномалии морфогенеза зуба с полной (-3) либо частичной (-2) утратой призматической структуры зуба.

\* Коллекции Н.Г. Евдокимова и Н.В. Синевой, ИЭРиЖ УрО РАН. \*\* Данные М.А. Фоминых.

ских признаков представителей подсемейства Arvicolinae.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность А.В. Бородину за помощь и поддержку на разных этапах работы, Н.Г. Евдокимову, Н.В. Синевой, А.С. Тесакову, А. Надаховскому за предоставленные коллекционные материалы и М.А. Фоминых за сотрудничество в ходе анализа одонтологических признаков рода *Clethrionomys*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (12-04-01377).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Вып. 3. С. 104–119.

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

Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен — современность). Екатеринбург: УрО РАН. 100 с.

Бородин А.В., Ивакина (Погодина) Н.В., 2000. Таксономический статус полевок рода *Allophaiomys* (*Arvicolinae*, *Rodentia*) Южноуральского региона // Зоологический журнал. Т. 79. № 12. С. 1465–1475.

Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Млекопитающие. Л.: Наука. 502 с. (Фауна СССР. Т. 3. Вып. 8).

Еремина И.В., 1974. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки // Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузов. науч. сб. Вып. 2(4). Саратов: Изд-во Саратовского университета. С. 77–91.

Коурова Т.П., 1986. Изменение рисунка жевательной поверхности зубов трех видов полевок на постювенильных стадиях развития // IV съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. М. Т. 2. С. 65.

- Кочев В.А., 1983. Количественная оценка изменчивости жевательной поверхности коренных у копытных леммингов // Морфологические особенности позвоночных животных Украины. Киев: Наукова Думка. С. 59–62.
- Кропачева Ю. Э., Смирнов Н. Г., Маркова Е. А., 2012. Индивидуальный возраст и одонтологические характеристики полевки-экономки // Доклады Академии наук. Т. 446. № 2. С. 234–237.
- Малева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 60. С. 48–57.
- Малева А.Г., Шувалова Т.Г., 1980. Различные типы усложнения передней непарной петли  $M_1$ , характерные для узкочерепной полевки // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Уральский государственный университет. С. 5–14.
- Огнев С.И., 1950. Звери Восточной Европы и Северной Азии: Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 752 с. (Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7).
- Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы "maximowiczii" (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125. — 2005. Структура морфотипической изменчивости  $M^3$  серых полевок (*Microtus* Schrank, 1798) // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. С.-Петербург. С. 102–115.
- Роковец Л.И., 1994. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. Киев: Наукова Думка. 372 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., 1985. Неравномерность темпов усложнения зубной системы копытных леммингов // Доклады АН СССР. Т. 281. № 4. С. 1017–1020.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В., 1986. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука. 145 с.
- Тесаков А.С., 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы: (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с. (Труды Геол. ин-т РАН. Вып. 554).
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., 2008. Мелкие млекопитающие Пермского Предуалья в позднем плейстоцене. Екатеринбург: Голицынский. 170 с.
- Чепраков М.И., 2010. Изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенных леммингов (*Lemmus*) // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. № 1 (64). С. 75–82.
- Abramson N.I., Nadachowski A., 2001. Revision of fossil lemmings (*Lemmina*) from Poland with special reference to the occurrence of *Synaptomys* in Eurasia // Acta Zool. Cracov. V. 44. № 1. P. 65–77.
- Agadjanian A.K., 1996. Modes of phytophagy in mammals // Paleontological J. V. 30. № 6. P. 723–729.
- Borodin A., Kosintsev P., Zinoviev E., Trofimova S., Nekrasov A., 1998. Paleocological investigations of the landscape inhabited by the early Middle Pleistocene mammoth *Archidiskodon trogontherii* from Chembakchino, Western Siberia // Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO. № 60. P. 343–353.
- Chaline J., Laurin P., Brunet-Lecomte P., Viriot L., 1993. Morphological trends and rates of evolution in arvicolids (Arvicolidae, Rodentia): Towards a punctuated equilibria/disequilibria model // Quaternary International. V. 19. P. 27–39.
- Guthrie R.D., 1971. Factors Regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity // Z. Säugetierkunde. Bd. 36. S. 37–54.
- Hinton M., 1926. Monograph of the voles and lemmings (*Microtinae*) living and extinct // Brit. Mus. Natur. Hist. London. 488 p.
- Jernvall J., Keranen S.V.E., Thesleff I., 2000. Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography // Proc. of the National Acad. of Sci. USA. V. 97. P. 14444–14448.
- Kaneko Y., 1996. Age variation of the third upper molar in *Eothenomys smithii* // Mammal Study. V. 21. P. 1–13.
- Ledevin R., Quéré J.-P., Renaud S., 2010. Morphometrics as an insight into processes beyond tooth shape variation in a bank vole population // PLoS One. 5(11), e15470.
- Markova E., Malygin V., Montuire S., Nadachowski A., Quéré J.-P., Ochman K., 2010. Dental variation in sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia): between-species comparisons and geography of morphotype dental patterns // J. Mammal. Evol. V. 17. P. 121–139.
- Markova E.A., Smirnov N.G., Kourova T.P., Kropacheva Yu. E., 2013. Ontogenetic variation in occlusal shape of ever-growing molars in voles: An intravital study in *Microtus gregalis* Pall. (Arvicolinae, Rodentia) // Mammalian Biology. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2013.03.004>.
- Nadachowski A., 1982. Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa; Krakov: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 110 p.
- Nadachowski A., Zagorodnyuk I.V., 1996. Recent Allophaiomys-like species in the Palaearctic: Pleistocene relicts or a return to an initial type // Acta Zool. Cracov. V. 39. P. 387–394.
- Niethammer J., 1984. Rötelmäuse (*Clethrionomys*) in Gewöllen der Sperbereule (*Surnia ulula*) // Säugetierkundlich mitteilungen. V. 31. P. 171–177.
- Rabeder G., 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozan und dem älteren Pleistozan von Niederösterreich // Beitr. Paläont. Österr. V. 8. S. 1–373.
- Rörig G., Börner C., 1905. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // Arbeit aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey & Verlagsbuchhandlung Julius Springer. Bd. 5. Ht. 2. S. 35–96.
- Schimmelpfennig R., 1991. Variabilität der Schmelzschlingemuster (simplex-Form und forma maskii) bei *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) // Populationsökologie von Kleinsäugerarten. Wiss. Beitr. Univ. Halle. 34. P. 42. S. 197–206.
- Stohl G., 1984. Über einige Besonderheiten "künstlicher" Feldmaus-Populationen (*Microtus arvalis* [Pallas]) (Mammalia, Rodentia) // Vertebrata hungarica. V. 22. P. 51–63.
- Uhlíková J., 2004. Epigenetic and dental variation of the common vole, *Microtus arvalis* (Mammalia: Rodentia) in the Czech Republic // Folia Zool. V. 53. № 2. P. 157–170.

*Van der Meulen A.J.*, 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Quaternaria*. V. 17. P. 1–144.

## ASSESSMENT OF TOOTH COMPLEXITY IN ARVICOLINES (RODENTIA): A MORPHOTYPE-BASED RANKING APPROACH

**E. A. Markova**

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia  
e-mail: e.markova@ipae.uran.ru*

A unified ranking scheme to assess variation of teeth according to their complexity was developed for arvicolines based on the analysis of existing descriptive classifications of molar morphotypes and comparison of dental variability in species of the subfamily Arvicolinae that are widespread in northern Eurasia. The scheme relies on counting the number of additional prisms of the crown and the corresponding number of dentine elements of the occlusal surface in m1, m2, m3, M1, M2, and M3. This approach allows one to consider the dental complexity as an interval-scale quantitative variable; it can be implemented when comparing the arvicoline taxa separated by various phylogenetic distances or when studying temporal or spatial patterns of intraspecific variation. Based on analyzing the frequencies of the ranked complexity estimates in different species, a model to describe a morphological shift towards increased tooth complexity in arvicolines is proposed.