

На правах рукописи



**ФОМИНЫХ**  
**Мария Андреевна**

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИАЛЬНЫХ И ОДОНТОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ  
ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (РОД *CLETHRIONOMYS*) УРАЛА**

03.02.04 - зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Екатеринбург - 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель кандидат биологических наук, доцент  
Бородин Александр Васильевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент  
Оленев Григорий Валентинович

кандидат биологических наук, доцент  
Погодина Наталья Валентиновна

Ведущая организация Учреждение Российской академии наук  
Институт проблем экологии и  
эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится «\_10\_» мая 2011 г. в 13<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202;  
Факс: (343)260-82-56.  
E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «\_8\_» апреля 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Золотарева Н.В.

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Лесные полевки рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850 представляют большой интерес для исследования закономерностей внутривидовой изменчивости в пространстве и во времени, поскольку являются широко распространенными в Северной Евразии и представляют одну из наиболее древних групп современных полевок с разной эволюционной историей видов в пределах рода (Historical biogeography ... , 2004; Wilson, Reeder, 2005). На территории Уральского региона обитают три вида лесных полевок – красно-серая *Cl. rufocanus* Sundevall, 1846, рыжая *Cl. glareolus* Schreber, 1780 и красная *Cl. rutilus* Pallas, 1779 полевки. Различия в стациальной приуроченности и трофических характеристиках, а также морфологические особенности данных видов позволяют рассматривать их как индикаторов при мониторинге современных экосистем (Большаков, 1965, 1972; Захаров, Яблоков, 1985; Оленев, 1988, 2009; Жигальский, 1994, 2006; Васильев и др., 1996, 2000; Окулова, Тупикова, 1998; Емельянова, 2005, 2010; Истомин, 2008; Лукьянова, Бобрецов, 2008; Seasonal variation in molar ... , 2009 и др.), а также при палеофаунистических исследованиях (Бородин, 1988; 1992; Rabeder, 1981; Tesakov, 1996; Chaline et al., 1999).

Краниальные и одонтологические признаки традиционно используются для оценки степени морфологической внутри- и межвидовой дифференциации лесных полевок. Необходимым этапом в этих исследованиях является учет основных форм изменчивости - возрастной, половой, географической и хронографической (Шварц, 1963; Яблоков, 1966). Наличие переходных форм по краниальным и одонтологическим признакам полевок рода *Clethrionomys* в зоне симпатрии, а также обнаружение гибридизации между *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* на территории Уральского региона (Deffontaine et al., 2005; Abramson et al., 2009) делают актуальным выявление взаимосвязи основных форм изменчивости этих структур в градиенте природных условий как при исследовании эволюционных тенденций, так и при решении задач экологического мониторинга.

**Цель исследования** - оценка внутривидовой и межвидовой дифференциации полевок рода *Clethrionomys* Уральского региона по краниальным и одонтологическим признакам.

### **Задачи исследования:**

1. Изучить качественные и количественные характеристики краниальных и дентальных структур у *Cl. rufocanus*, *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* Уральского региона и оценить степень их внутривидовой изменчивости: **а.** Провести сравнение методов определения относительного возраста у полевок по физиологическим, краниальным и дентальным параметрам и изучить возрастную изменчивость краниальных и одонтологических характеристик; **б.** Оценить степень полового диморфизма краниальных и одонтологических характеристик; **в.** Изучить географическую изменчивость краниальных и одонтологических характеристик на примере *Cl. rufocanus* и *Cl. rutilus*.

2. Разработать систему анализа морфометрических и морфотипических признаков черепа и зубной системы с целью интерпретации изменчивости этих признаков и оценки степени дифференциации современных и ископаемых лесных полевок.

3. Оценить значимость рассматриваемых факторов внутривидовой и межвидовой изменчивости краниальных и одонтологических признаков у лесных полевок при решении задач экологического мониторинга.

4. Изучить морфологические характеристики природного гибрида *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* из зоны симпатрии этих видов с учетом факторов внутривидовой и межвидовой изменчивости краниальных и дентальных структур.

**Научная новизна.** Впервые проведено сопоставление нескольких методов определения относительного возраста (физиологические группы; возрастные группы, выделенные по степени развития черепа; онтогенетические стадии моляров) на примере *Cl. glareolus*. Показано, что исследование изменчивости дентальных структур у полевок рода *Clethrionomys* наиболее корректно проводить с учетом онтогенетических стадий моляров. Впервые описаны краниальные и одонтологические характеристики природного гибрида F1 *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* из популяции Среднего Урала. Впервые с использованием модульного подхода при анализе формы нижней челюсти у полевок рода *Clethrionomys* выявлены существенные различия по уровню асимметрии отделов челюсти.

**Теоретическое и практическое значение.** Полученные данные по возрастной, географической, сезонной и годовой изменчивости и половому диморфизму краниальных и одонтологических признаков лесных полевок позволяют корректно интерпретировать степень внутри- и межвидовой дифференциации природных популяций,

а также чрезвычайно важны при проведении морфологических исследований в зоне симпатрии близкородственных рыжей и красной полевков в связи с наличием гибридизации этих видов. Закономерности проявления основных форм внутривидовой изменчивости имеют большое значение в связи с изучением вопросов эволюции данных видов полевков при сопоставлении современных и ископаемых форм.

Результаты проведенного исследования использованы при разработке программ лекционных и практических курсов по териологии на биологическом факультете Уральского государственного университета им. А.М. Горького.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Выделение возрастных групп на основании онтогенетических стадий моляров является наиболее корректным подходом для учета возрастной компоненты изменчивости при исследовании морфометрических и морфотипических признаков зубов лесных полевков.

2. Половой диморфизм по краниальным и одонтологическим признакам у лесных полевков, отловленных в разные сезоны и на разных фазах динамики численности, не выражен.

3. Тенденции географической изменчивости у *Cl. rutilus* и *Cl. rufocanus* различны. В пределах Уральского региона размерные характеристики моляров *Cl. rutilus* увеличиваются с юга на север. Для *Cl. rufocanus* установлено уменьшение размеров жевательной поверхности зубов в направлении с юга на север.

4. У природного гибрида F1 *Cl. rutilus*×*Cl. glareolus* из Висимского биосферного заповедника выражены морфологические характеристики как материнского (*Cl. rutilus*), так и отцовского (*Cl. glareolus*) видов. Большинство морфологических параметров зубной системы исследуемого гибридного экземпляра соответствуют характеристикам современной *Cl. rutilus*, но на грани переходных вариантов по морфологическим признакам с *Cl. glareolus*.

**Личный вклад автора.** Автором в течение нескольких лет выполнена работа по отлову лесных полевков на Среднем Урале, лабораторной обработке личных и коллекционных сборов *Cl. rufocanus*, *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* из других регионов, анализу и обобщению полученных результатов по теме диссертационной работы.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 18 научных работ, в том числе 1 статья в издании, рекомендованном ВАК РФ.

**Апробация работы.** Результаты исследования были представлены на конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2006-2010); Всероссийских конференциях «Динамика современных экосистем в голоцене» (Москва, 2006), «Результаты изучения природы Висимского биосферного заповедника» (Екатеринбург, 2006), «Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих» (Пенза, 2009) и «Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация» (Петергоф, 2010); Международном симпозиуме «Стратиграфия, палеонтология и палеосреда плиоцен-плейстоцена Забайкалья и межрегиональные корреляции» (Улан-Уде, 2006); VIII и IX съездах Териологического общества (Москва, 2007, 2010); 11 – ой Международной конференции «Грызуны и среда» (Мышкин, 2008); Международной конференции INQUA-SEQS «Четвертичная стратиграфия и палеонтология южной России: взаимосвязи между Европой, Африкой и Азией» (Ростов-на-Дону, 2010).

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 145 страницах, содержит 32 таблицы, 33 рисунка. Список литературы включает 228 работ, в том числе 57 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую признательность научному руководителю к.б.н., доценту А.В. Бородину за оказанную помощь и поддержку на всех этапах исследования. Искренне благодарна д.б.н., профессору Э.А. Гилевой, к.б.н. Е.А. Марковой и к.б.н. Л.Э. Ялковской (ИЭРиЖ УрО РАН ) за оказанную помощь и ценные советы при работе над некоторыми разделами диссертации. Благодарна д.б.н., доценту Г.В.Оленеву, к.б.н. Т.В. Струковой, к.г.-м.н. А.С. Тесакову, к.б.н. К.И. Бердюгину, к.б.н. Ю.А. Давыдовой, С.В. Зыкову (ИЭРиЖ УрО РАН) за поддержку при проведении экспедиционных и камеральных работ, а также за советы и критические замечания при обсуждении результатов. Выражаю искреннюю признательность к.б.н. И.А. Кузнецовой, к.б.н. Д.В. Нуртдиновой, Н.Г. Ерохину (ИЭРиЖ УрО РАН) и д.б.н. М.П. Тиуну (БПИ ДВО РАН) за возможность работать с коллекционными материалами по лесным полевкам.

Работа выполнена при поддержке Программы поддержки ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (02.740.11.0279).

# Глава 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Подглавы 1.1 – 1.2 содержат информацию о систематическом положении уральских лесных полевков, истории происхождения и филогенетических связях, особенностях их экологии и распространения. Изложены основные представления об уровне изменчивости морфологических параметров лесных полевков; рассмотрены подходы к изучению изменчивости краниальных и одонтологических признаков; описаны основные методы определения относительного возраста лесных полевков.

## Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Структура изученного материала. Изучены краниальные и одонтологические признаки 897 особей *Cl. rufocanus*, *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* из природных популяций Уральского региона (Табл. 1). Точки сбора материала приведены на Рисунке 1.



Рисунок 1 - Географическая приуроченность изученных выборок полевков рода *Clethrionomys*. Номера выборок соответствуют номерам в таблице 1

Для оценки степени дифференциации современных и ископаемых *Cl. rufocanus* и *Cl. rutilus* изучены 166 третьих верхних (МЗ/) и 324 первых нижних (/m1) моляров полевков из слоев 2 - 8А голоценовых отложений пещеры Черемухово-1 (Северный Урал (Струкова и др., 2006)) (коллекции музея ИЭРиЖ УрО РАН).

Таблица 1 - Количественный состав и региональная приуроченность выборок (1-13) трех видов лесных полевок рода *Clethrionomys* из природных популяций

| Регион          | Места сбора материала                              | Вид (число особей)  |                     |                   |
|-----------------|--|---------------------|---------------------|-------------------|
|                 |  | <i>Cl.rufocanus</i> | <i>Cl.glareolus</i> | <i>Cl.rutilus</i> |
| Полуостров Ямал | 1. р. Хадыга, ЯНАО*                                | -                   | -                   | 30                |
| Полярный Урал   | 2. г. Красный Камень, ЯНАО*                        | 2                   | -                   | 35                |
|                 | 3. р. Мокрая Сыня, ЯНАО*                           | 11                  | 5                   | 1                 |
| Северный Урал   | 4. Хребет Молебный Камень, Свердловская область ** | 10                  | 1                   | 48                |
| Средний Урал    | 5. д. Б. Галашки, Свердловская область*            | 30                  | 8                   | 24                |
|                 | 6. Висимский заповедник, Свердловская область*§    | 29                  | 440                 | 20                |
| Южный Урал      | 7. г. Кукшик, республика Башкортостан***           | 26                  | -                   | -                 |
|                 | 8. Красноармейский район, Челябинская область*     | -                   | -                   | 27                |
|                 | 9. Ильменский заповедник, Челябинская область****  | -                   | 20                  | -                 |
|                 | 10. р. Сим, Челябинская область*                   | -                   | 45                  | 25                |
| Дальний Восток  | 11. Уссурийский заповедник, Приморский край*****   | 28                  | -                   | -                 |
|                 | 12. о. Шикотан, Сахалинская область *****          | 19                  | -                   | -                 |
|                 | 13. о. Монерон, Сахалинская область*****           | 12                  | -                   | -                 |

Примечание - \* - коллекции музея ИЭРиЖ УрО; \*\* - коллекции к.б.н. И.А. Кузнецовой, ИЭРиЖ УрО РАН; \*\*\* - коллекции к.б.н. К.И. Бердюгина, ИЭРиЖ УрО РАН; \*\*\*\* - коллекции д.б.н. Г.В. Оленева, ИЭРиЖ УрО РАН; \*\*\*\*\* - коллекции Зоологического музея БПИ ДВО РАН; § - сборы автора

**2.2 Методы изучения изменчивости краниальных и дентальных структур лесных полевок рода *Clethrionomys* Уральского региона.** Для изучения изменчивости краниальных и дентальных структур лесных полевок использовали морфотипические и морфометрические методы, в том числе и метод геометрической морфометрии. Схема метрических признаков черепа, нижней челюсти и /m1 представлена на Рисунке 2. Измерение проводили по оцифрованным изображениям краниальных структур и моляров в программе TPSdig (Rohlf, 2001) в двух повторностях с их последующим усреднением (цифровая камера Nikon Coolpix 5100 через окуляр стереомикроскопов Carl Zeiss C-2000 и Leica M-80 при постоянном увеличении для черепа и нижней челюсти -  $\times 0,65$ , для жевательной поверхности моляров -  $\times 4,0$  и  $\times 5,0$ ).



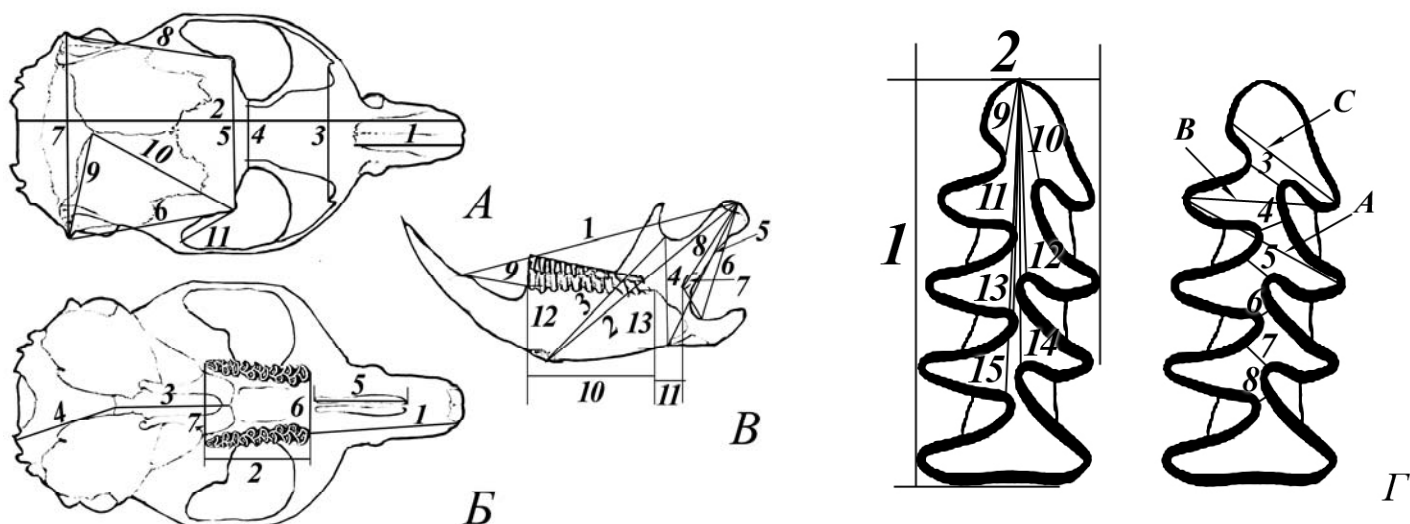


Рисунок 2 - Схема метрических признаков крыши (А), основания (Б) черепа, нижней челюсти (В) и жевательной поверхности первого нижнего моляра (Г)

В рамках морфотипического подхода к оценке изменчивости одонтологических признаков лесных полевок выделяли 12 морфотипов МЗ/ и 21 морфотип /m1 моляров с использованием схемы Дж. Нитхаммера (Niethammer, 1984), основанной на оценке степени слияния дентиновых полей на жевательной поверхности зуба.

Методом геометрической морфометрии исследована асимметрия формы нижней челюсти лесных полевок с применением модульного подхода к анализу краниальных структур (Leamy, 1993; Klingenberg et al., 2001, 2003). Двукратную расстановку, вычисление и выравнивание координат 12 меток на правой и левой нижней челюсти относительно размера центроида в прокрустовом пространстве проводили с использованием программ TPSdig и TPSrelw (Rohlf, 1998, 2001). При изучении асимметрии нижней челюсти использовали методологию А. Палмера, С. Стробека (Palmer, Strobeck, 2003). Величину индекса асимметрии для каждой метки рассчитывали на основании значений ее прокрустовых координат на правой и левой стороне челюсти (Klingenberg, McIntyre, 1998). Интегральные оценки асимметрии модулей для каждого животного были получены путем усреднения индексов асимметрии меток.

**2.3 Статистическая обработка результатов исследования.** При статистической обработке результатов (метод главных компонент, дисперсионный и дискриминантный анализ) использован пакет прикладных программ Statistica v.6.0. для Windows. Для оценки популяционной изменчивости морфотипических характеристик использованы показатели, предложенные Л.А. Животовским (1982).

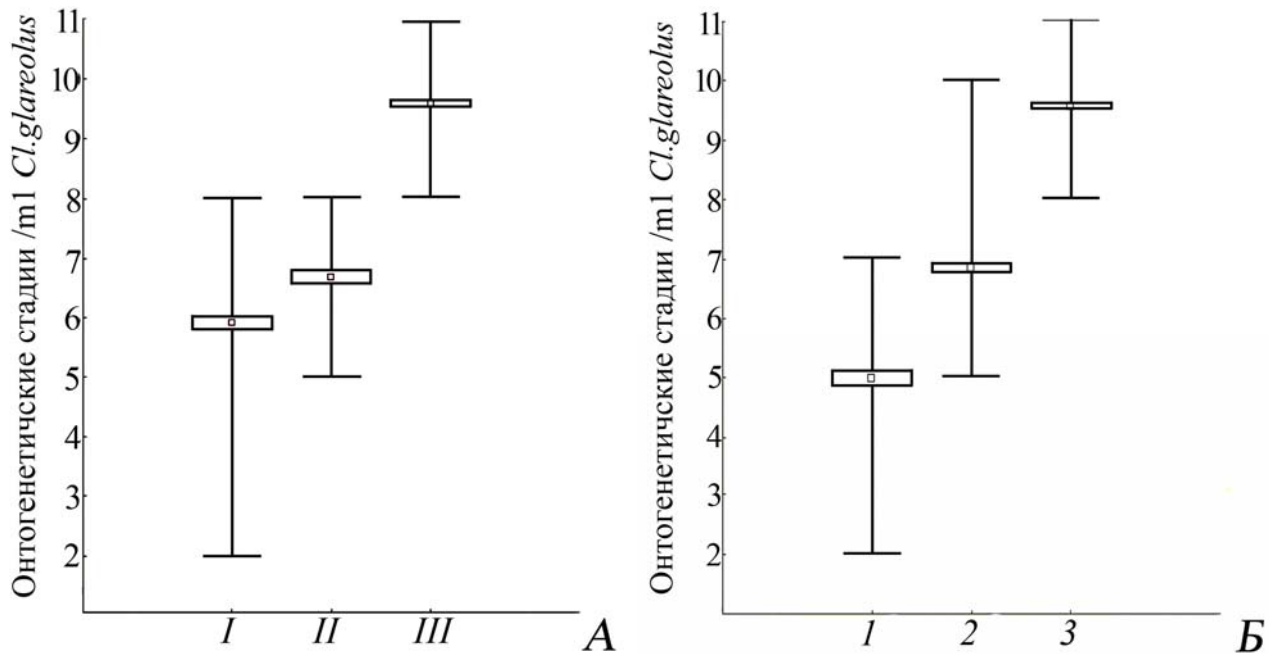
Глава 3. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ И ФОРМЫ  
КРАНИАЛЬНЫХ И ДЕНТАЛЬНЫХ СТРУКТУР СОВРЕМЕННЫХ ПОЛЕВОК  
РОДА *CLETHRIONOMYS* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

**3.1 Возрастные изменения краниальных и дентальных структур полевок рода *Clethrionomys*.** Для определения краниального возраста лесных полевок описана методика выделения возрастных классов по степени развития структур черепа, а также выраженности альвеолярного бугорка на верхнечелюстной кости (Разоренова, 1952). На примере /m1 выделены 11 онтогенетических стадий зуба по степени стертости коронки, выраженности корней и изменений жевательной поверхности моляра (Внутрипопуляционная изменчивость..., 2010). По комплексу краниальных и дентальных структур предложена схема определения относительного возраста животного.

**3.2 Сопоставление и оценка разрешающей способности методов определения возраста у *Clethrionomys glareolus* при проведении внутривидовых сравнений.** На примере *Cl. glareolus* из Висимского биосферного заповедника сопоставлена разрешающая способность трех методов определения относительного возраста: 1 – выделение возрастных групп по физиологическим параметрам (несозревшие, созревшие сеголетки и зимовавшие животные) (Оленев, 2009); 2 – по краниальным структурам (3 группы по степени развития структур черепа); 3 – по дентальным структурам (11 онтогенетических стадий /m1). Показано, что выделяемые данными методами возрастные группы неоднородны по соотношению онтогенетических стадий зубов и зрелости структур черепа (Рис. 3). При выделении групп по физиологическим параметрам или развитию структур черепа к одному возрасту могут быть отнесены особи, находящиеся на разной стадии дентальной зрелости.

Для оценки разрешающей способности разных трех методов определения возраста проведено сравнение 18 морфометрических признаков жевательной поверхности /m1 *Cl. glareolus*, отловленных в разные сезоны. Для выявления взаимосвязи между признаками использовали метод главных компонент. Выделено 5 главных компонент (ГК), объясняющих 80% общей дисперсии, и используемых в качестве самостоятельных признаков при проведении последующих анализов. В ходе дисперсионного анализа (ANOVA) с факторами «сезон» и «возраст» в пределах физиологических групп и возрастных групп по степени развития черепа показано, что значимы эффекты факторов «возраст» ( $F=26.7-27.4$ ,  $p<0.01$ ), «сезон» ( $F=5.7-6.6$ ,  $p=0.011-0.018$ ), а

также их взаимодействие ( $F=4.5-9.6$ ,  $p=0.0001-0.012$ ). При проведении анализа в пределах онтогенетических стадий /m1 значимые различия выявлены только для фактора «возраст» ( $F=8.6$ ,  $p<0.01$ ), в то время как различия между сезонами отлова не выявлены ( $F=0.17$ ,  $p=0.684$ ).



А - I – незрелые сеголетки, II – зрелые сеголетки и III – зимовавшие животные;  
 Б – 1 – череп с ювенильными признаками, 2 – череп с частично развитыми структурами,  
 3 – череп максимально развит и скульптурирован

Рисунок 3 - Среднее, ошибка среднего и размах изменчивости степени выраженности корней /m1 (по онтогенетическим стадиям) *Cl. glareolus* в пределах возрастных групп, выделяемых по физиологическим параметрам (А) и степени развития структур черепа (Б)

На основании полученных результатов составлена таблица соответствия трех методов определения относительного возраста и характера изменчивости морфометрических признаков /m1 лесных полевок в возрастных группах, выделенных данными методами.

При исследовании морфологических характеристик жевательной поверхности моляров выделение онтогенетической стадии зуба является наиболее корректным методом определения относительного возраста, поскольку использование групп, выделенных по физиологическим параметрам или по степени развития структур черепа, не позволяет адекватно учесть вклад возрастной изменчивости.

### 3.3 Возрастная изменчивость краниальных и одонтологических признаков *Clethrionomys glareolus* Уральского региона. Проведена оценка изменчивости мор-

фометрических признаков /m1 (по значениям ГК 1-5) на примере модельной популяции *Cl. glareolus* из Висимского биосферного заповедника с учетом факторов: пол, возраст животного (11 онтогенетических стадий), сезон отлова и фаза динамики численности (Кшнясев, Давыдова, 2005).

В результате дисперсионного анализа (ANOVA), показано, что самцы и самки не отличаются по метрическим признакам /m1 ( $F_{\text{пол}}(1; 414)=0.40-2.15, p=0.143-0.529$ ). По всем ГК значимо отличаются животные, моляры которых находятся на разных онтогенетических стадиях ( $F_{\text{возраст}}(8; 414)=3.1-31.7, p=0.000-0.002$ ) (Рис. 4). Различия между сезонами и фазами численности выявлены только по ГК4 (признаки 3 и 7, Рис. 2) ( $F_{\text{сезон}}(2; 339)=5.36, p=0.005; F_{\text{фаза}}(2; 405)=3.86, p=0.022$ ). Таким образом, наибольший вклад в изменчивость метрических признаков моляров рыжей полевки вносят возрастные изменения.

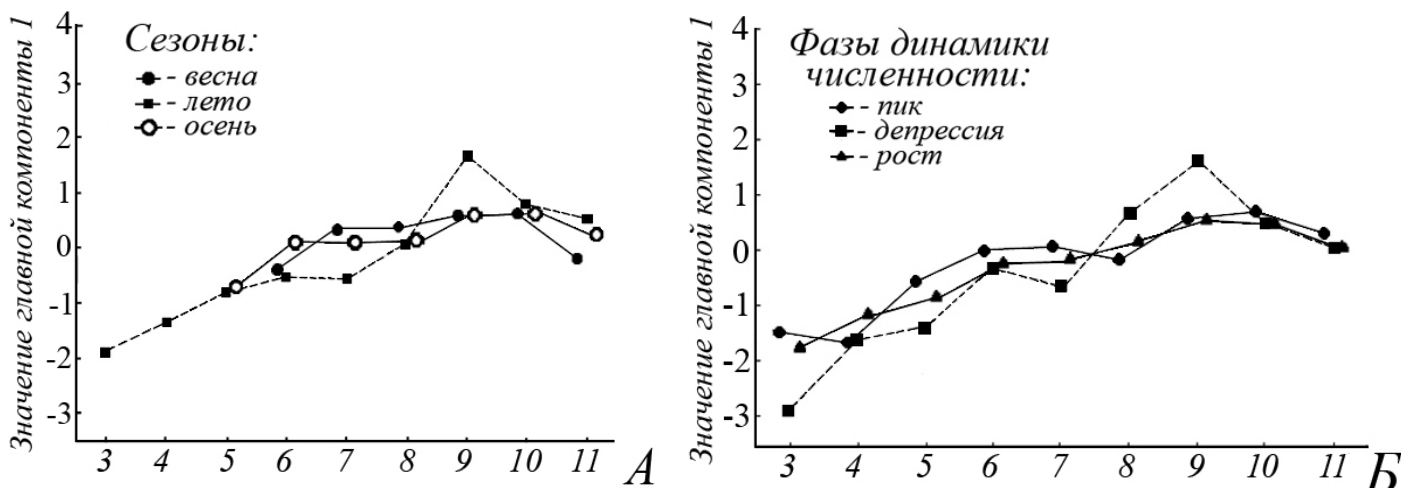


Рисунок 4 - Средние значения главной компоненты 1, характеризующей общие размеры жевательной поверхности первого нижнего моляра у *Cl. glareolus* в разные сезоны (А) и фазы динамики численности (Б) по онтогенетическим стадиям /m1

Изучена возрастная изменчивость метрических признаков черепа и нижней челюсти на примере *Cl. glareolus*. В результате анализа взаимосвязи данных признаков (метод главных компонент) описаны 4 ГК (79% общей дисперсии). Показаны статистически значимые различия по ГК1-4 между животными разных возрастных классов, выделенных по степени зрелости черепа ( $F_{\text{возраст}}(2; 32)=3.15, p=0.04$ ), которые проявляются в изменении общих размеров черепа и нижней челюсти с возрастом, а также в развитии гребней на черепе полевок.

**3.4 Половой диморфизм краниальных и одонтологических признаков трех видов лесных полевок рода *Clethrionomys* Уральского региона.** Различия по при-

знакам черепа, нижней челюсти и /m1 между самцами и самками, при учете онтогенетической стадии моляра не выявлены у *Cl. rufocanus*:  $F_{\text{пол}}(1; 80)=0.24$ ,  $p=0.94$ ; *Cl. glareolus*:  $F_{\text{пол}}(1; 123)=0.85$ ,  $p=0.51$ ; *Cl. rutilus*:  $F_{\text{пол}}(1; 107)=0.86$ ,  $p=0.51$ ).

**3.5 Географическая изменчивость краниальных и одонтологических признаков *Cl. rutilus* и *Cl. rufocanus*.** Географическая изменчивость краниальных признаков *Cl. rutilus* проявляется в увеличении размерных параметров черепа и нижней челюсти с юга на север. Красные полевки с Южного Урала имеют меньшие значения морфометрических признаков краниальных структур по сравнению животными с Северного и Полярного Урала (Рис. 5). Выборки из северных регионов (с Северного и Полярного Урала) не обнаруживают значимых различий ( $F(1; 31)=0.40$ ,  $p=0.53$ ).

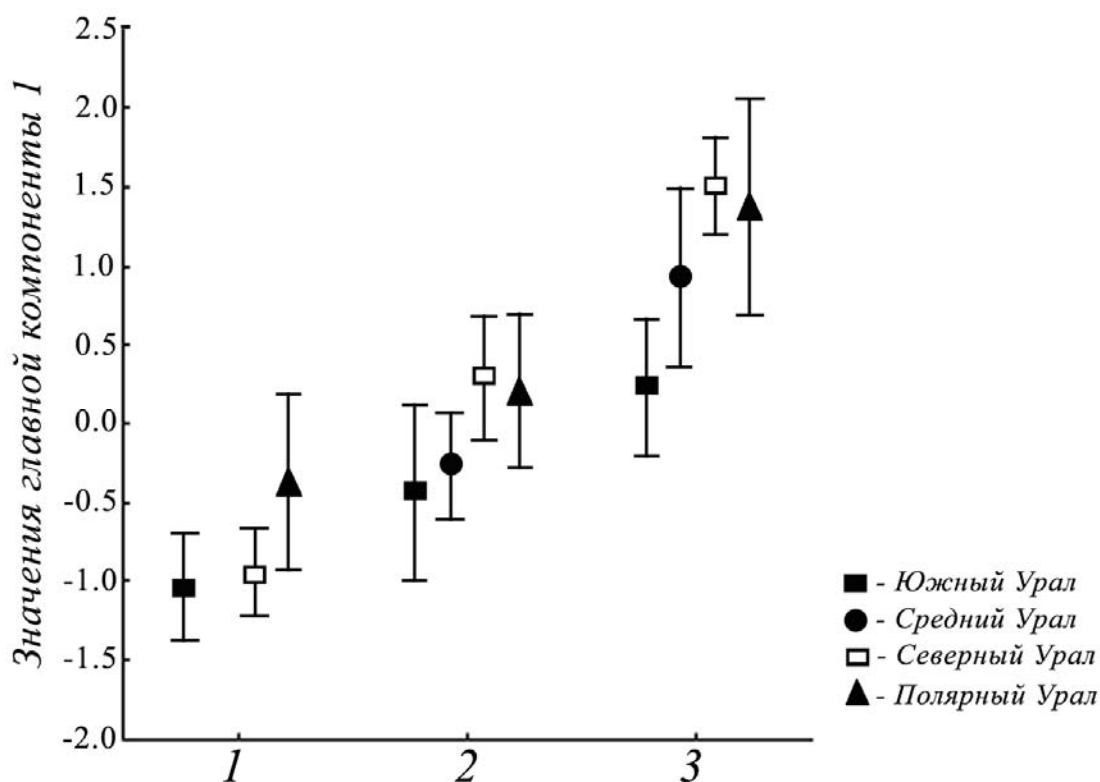


Рисунок 5 - Среднее и размах изменчивости значений главной компоненты 1, характеризующей общие размеры черепа и нижней челюсти по возрастным классам зрелости черепа (1-3) *Cl. rutilus* из разных регионов Урала

Несколько иная тенденция проявляется при рассмотрении морфометрических признаков /m1. Минимальные размеры моляров характерны для красных полевок как с Южного, так и с Северного Урала, а максимальные – для полевок с п-ова Ямал.

Красные полевки, обитающие на полуострове Ямал (р. Хадыта) и выделяемые в отдельный подвид *Cl. r. tundrensis* Bol'shakov, Shvarz, 1965, имеют значимые отличия от уральских (*Cl. r. uralensis* Koljushev ex Vinogradov, 1936) по одонтологическим

признакам. По размерам жевательной поверхности (признаки 1, 2, 9-15, А) и ширине шейки антероконида /m1 (признак 3) красные полевки с Ямала крупнее уральских, однако ширина дентиновых слияний в основании антероконида (признак 4), основных треугольников (признаки 5-7) меньше, чем у *Cl. r. uralensis*.

Географическая изменчивость *Cl. rufocanus* не выражена по большинству размерных параметров черепа и нижней челюсти. Только для молодых животных (с классом черепа 1 и 2), обитающих на Среднем Урале, выявлены значимые различия по сравнению с другими выборками красно-серых полевок по конфигурации тела челюсти, расположению нижнечелюстного отверстия относительно зубного ряда и углового отростка (признаки 7, 11-13), а также размерным параметрам мозгового отдела черепа (признаки 7, 9) ( $F_{\text{регион}}(1; 22)=4.97-14.11$ ;  $p=0.001-0.040$ ). *Cl. rufocanus* с Южного Урала имеют крупные размеры /m1 (признаки 1, 2, 9-С) с более узкими слияниями дентиновых полей (признаки 4-8), а у полевок с Полярного Урала, напротив, при больших значениях ширины слияний размеры моляров несколько меньше, чем в южных популяциях (ГК1:  $F_{\text{регион}}(3; 36)=5.33$ ,  $p<0.01$ ; ГК2:  $F_{\text{регион}}(3; 36)=7.05$ ,  $p<0.01$ ).

Для сопоставления степени дифференциации уральских популяций *Cl. rufocanus* с уровнем внутривидовых различий в масштабе современного ареала вида изучена изменчивость морфометрических признаков черепа, нижней челюсти и /m1 полевок, обитающих на материковой части Дальнего Востока (Приморский край) (подвид *Cl. r. ircutensis* Ognev, 1924) и островах Шикотан и Монерон (подвид *Cl. r. bromleyi* Kostenko, 1984a). По размерным параметрам черепа, нижней челюсти и /m1 уральские красно-серые полевки (подвид *Cl. r. rufocanus* Sundevall, 1846) занимают промежуточное положение между крупным островным подвидом *Cl. r. bromleyi* и материковым подвидом *Cl. r. ircutensis*, обладающим самыми мелкими размерами краниальных и дентальных структур (Рис. 6).

При сравнении уральских и дальневосточных полевок по ширине слияний дентиновых полей жевательной поверхности /m1 (признаки 4-8) показано, что полевки из популяций Дальнего Востока не отличаются от животных с Полярного Урала на 4 стадии моляров (Полярный Урал - Приморский край:  $F_{\text{регион}}(1; 7)=0.53$ ,  $p=0.49$ ; Полярный Урал - о.Шикотан:  $F_{\text{регион}}(1; 14)=0.21$ ,  $p=0.65$ ). Однако на дефинитивной стадии /m1 островные *Cl. rufocanus* с Дальнего Востока имеют более узкие слияния по сравнению с животными Полярного Урала ( $F_{\text{регион}}(6; 12)=7.33$ ,  $p=0.002$ ).

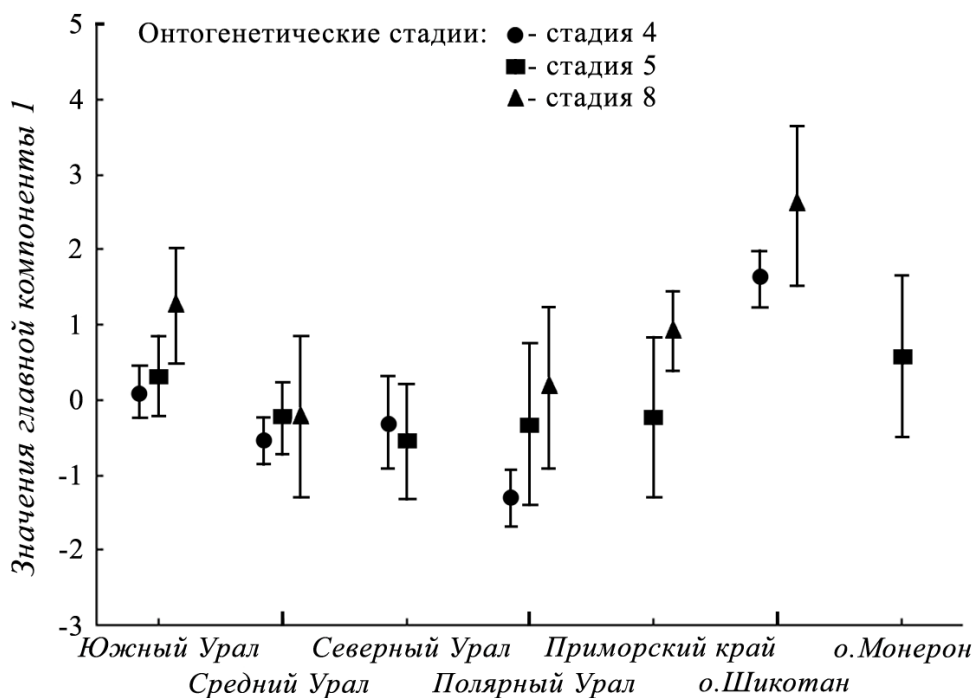


Рисунок 6 - Среднее и размах изменчивости значений главной компоненты 1, характеризующей размерные параметры /mm моляров *Cl. rufocanus* по онтогенетическим стадиям 4, 5 и 8 из популяций Урала и Дальнего Востока

### 3.6 Асимметрия формы нижней челюсти полевок рода *Clethrionomys*

**Уральского региона.** Изучено влияние внутривидовых факторов (пола, возраста), динамики численности и сезона отлова на величину флуктуирующей асимметрии (ФА) отделов нижней челюсти в популяции *Cl. glareolus* из Висимского биосферного заповедника. Показаны значимые различия отделов нижней челюсти по уровню ФА, что свидетельствует о правомерности используемого модульного подхода для анализа формы этой структуры (Елькина, Ялковская, 2007, 2008). ФА модуля II (нижнечелюстная дуга и отростки) более чем в два раза превосходит значения для модуля I (диастемная область). Различия между животными разного пола и возраста не выявлены по величине асимметрии модуля I ( $F_{\text{пол}}(1; 318)=0.357$ ,  $p=0.551$ ;  $F_{\text{возраст}}(2; 318)=0.237$ ,  $p=0.789$ ) и модуля II ( $F_{\text{пол}}(1; 318)=0.847$ ,  $p=0.258$ ;  $F_{\text{возраст}}(2; 318)=0.942$ ,  $p=0.391$ ). Выявлена тенденция к увеличению ФА модуля II у полевок, отловленных осенью, по сравнению с летними животными. Значимые межгодовые различия уровня ФА модуля II нижней челюсти ( $F_{\text{год отлова}}(5; 318)=3.704$ ;  $p=0.003$ ) не связаны непосредственно с изменением структуры и плотности популяции, а обусловлены повышением асимметрии у животных в 2006 году ( $F_{\text{год отлова}}(1; 48)=8.653$ ;  $p=0.005$ ) по сравнению с 2001-2005 гг. Вероятно, обнаруженный эффект связан с процессами, вы-

завшими нарушение чередования фаз трехлетней циклики данной популяции, наблюдаемое в последующие годы.

#### Глава 4. МЕЖВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

**4.1 Дифференциация современных полевок рода *Clethrionomys*. *Cl. rufocanus*** отличается по всем метрическим и морфотипическим признакам моляров от *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus*. У рыжей и красной полевок значения морфометрических признаков моляров могут перекрываться. Использование пошагового дискриминантного анализа по морфометрическим признакам жевательной поверхности /m1 позволяет дифференцировать современные виды лесных полевок на высоком уровне 95-100%. Однако характер дифференциации по этим признакам на разных стадиях развития моляров меняется. При изучении моляров лесных полевок на 4 стадии (не до конца сформирована жевательная поверхность) дистанции между видами примерно одинаковы и они дифференцируются на 100% уровне. Однако на дефинитивной стадии развития моляров (5-8 стадии) красная и рыжая полевки близки при наличии переходных вариантов, а красно-серая полевка отдалена от этих видов и с возрастом эта дистанция увеличивается. В связи с этим, при исследовании межвидовой дифференциации современных лесных полевок, а также при проведении видовой диагностики по одонтологическим признакам важно учитывать стадию развития моляров. Полученные результаты могут быть использованы для видовой диагностики ископаемых форм лесных полевок по морфологическим признакам зубов.

**4.2 Межвидовая гибридизация *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus*.** В связи с обнаружением природного гибрида первого поколения самки *Cl. rutilus* × самца *Cl. glareolus* (Абрамсон и др., 2009) на территории Висимского заповедника исследованы его морфологические характеристики черепа и зубной системы и сопоставлены с одновозрастными рыжими и красными полевками из того же местообитания. Выявлено, что большая часть одонтологических признаков (конфигурация M3/ и /m1) соответствует материнскому виду (*Cl. rutilus*). К признакам отцовского вида (*Cl. glareolus*) относятся характеристики M2/ (форма дентинового поля T4 и выраженность внутреннего входящего угла) (Бородин и др., 2010). По пропорциям жевательной поверхности моляров (Бородин и др., 2005) гибридный экземпляр соответствовал *Cl. rutilus*.



**4.3 Дифференциация ископаемых форм *Cl. rufocanus* и *Cl. rutilus*.** Изучены возрастная структура и морфотипические характеристики МЗ/ и /m1 выборок полевок рода *Clethrionomys* голоценовых отложений местонахождения Черемухово-1 (Северный Урал). Остатки лесных полевок из данного местонахождения были отнесены к двум видам: *Cl. rufocanus* и *Cl. rutilus*. Показано, что морфотипические характеристики МЗ/ и /m1 голоценовых *Cl. rufocanus* и *Cl. rutilus* из местонахождения Черемухово-1 соответствуют современным видам.

## ВЫВОДЫ

1. Разработанная схема морфометрических признаков и предложенные подходы к определению относительного возраста краниальных и денальных структур у лесных полевок при учете основных форм внутривидовой изменчивости позволяют корректно интерпретировать уровень изменчивости признаков черепа, нижней челюсти и моляров и оценить степень дифференциации современных и ископаемых лесных полевок.

2. Наибольший вклад в изменчивость краниальных и одонтологических признаков вносит возрастная изменчивость. Внутривидовые и межвидовые сравнения по краниальным признакам правомерно проводить в пределах возрастных классов зрелости черепа или с учетом онтогенетической стадии моляров, а сравнения по денальным признакам - только с учетом онтогенетической стадии моляров. Без учета относительного возраста животного за всеми полученными результатами морфологических сравнений могут стоять различия в возрастной структуре выборок, что необходимо учитывать при палеофаунистических исследованиях, а также в работах, связанных с экологическим мониторингом.

3. Различия морфометрических признаков между самцами и самками лесных полевок, отловленных в разные сезоны и в разные фазы динамики численности, не прослеживаются как по размерам жевательной поверхности первого нижнего моляра, так и по большинству признаков, отражающих ее конфигурацию, если учитываются онтогенетические стадии моляров.

4. Показано, что при сравнении красных полевок Уральского региона с юга на север увеличиваются размеры краниальных и одонтологических признаков. Красные полевки, обитающие на полуострове Ямал (*Cl. r. tundrensis*) отличаются от ураль-

ских полевок (*Cl. r. uralensis*) более крупными размерами, более широкой шейкой антероконида /m1 и, в тоже время, более узкими слияниями основных дентиновых полей /m1.

5. Различия *Cl. rufocanus* с Южного, Среднего и Северного Урала по большинству признаков черепа и нижней челюсти не выражены. Размеры жевательной поверхности зубов красно-серых полевок с Южного Урала крупнее по сравнению с животными из более северных популяций. Сравнение краниальных и одонтологических признаков уральских *Cl. rufocanus* с дальневосточным островным подвидом (*Cl. r. bromleyi*) и материковым подвидом (*Cl. r. ircutensis*) подтверждают их подвидовой статус - *Cl. r. rufocanus*.

6. Показано, что значения уровней асимметрии нижней челюсти отражают ее модульное строение - величина асимметрии нижнечелюстной дуги и отростков более чем в два раза превосходит значения для диастемной области. Значимые межгодовые различия уровней асимметрии модуля нижнечелюстной дуги и отростков не связаны непосредственно с изменением структуры и плотности популяции, а обусловлены повышением асимметрии у животных в год, предшествующий нарушению чередования фаз трехлетней популяционной циклики в последующие годы.

7. Отловленная в природе гибридная особь F1 *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* несет морфологические признаки как материнского (*Cl. rutilus*), так и отцовского (*Cl. glareolus*) вида, что свидетельствует о том, что наличие трудно диагностируемых особей лесных полевок в природных популяциях не всегда является следствием несовершенства методик диагностики, а может быть обусловлено явлением гибридизации. Большая часть одонтологических признаков гибрида соответствует материнскому виду (*Cl. rutilus*). К признакам отцовского вида (*Cl. glareolus*) относятся характеристики M2/ (форма дентинового поля T4 и выраженность внутреннего входящего угла). В связи с этим целесообразно в полевых условиях проводить определение переходных форм по открытой номенклатуре.

8. Размерные и морфотипические характеристики третьего верхнего и первого нижнего моляров *Cl. rufocanus*, *Cl. glareolus*, *Cl. rutilus* при учете стадии развития моляров могут быть использованы для диагностики ископаемых форм лесных полевок.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### В издании, рекомендованном ВАК РФ:

1. Внутривидовая изменчивость одонтометрических признаков рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber, 1780 на Среднем Урале / **М.А. Фоминых**, Е.А. Маркова, А.В. Бородин, Ю.А. Давыдова // Экология. 2010. №6. С. 468-471. (Rus. J. Ecology, 2010. Vol. 41, № 6. P. 535-538).

### В других изданиях:

2. Бородин А.В., **Елькина М.А.** Морфологические особенности зубов полевок рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850 из местонахождения Черемухово-1 (Северный Урал) // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы Рос. науч. конф. М., 2006. С. 51-56.
3. Бородин А.В., Давыдова Ю.А., **Елькина М.А.** Одонтологические характеристики полевок рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850. Висимского заповедника // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике: материалы науч. конф., посвященной 35-летию Висимского заповедника / ИЭРиЖ УрОРАН. Екатеринбург, 2006. С. 77-85.
4. Dental characters in recent and late pleistocene muroid rodents from Urals and West-Siberian plain / A.V. Borodin, E.A. Markova, A.A. Belaya, **М.А. Elkina**, S.V. Zykov // Stratigraphy, paleontology and paleoenvironment of Pliocene-Pleistocene of Transbaikalia and interregional correlations: Intern. Symp., Aug. 28th-Sept. 3d 2006, Ulan-Ude: Vol. of Abstr. Ulan-Ude, 2006. P. 25.
5. Бородин А.В., Маркова Е.А., **Елькина М.А.** Полевки рода *Clethrionomys* как объект палеоэкологических исследований // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териол. о-ва): материалы Междунар. совещ. М., 2007. С. 59.
6. **Елькина М.А.**, Ялковская Л.Э. Флуктуирующая асимметрия нижней челюсти у *Clethrionomys glareolus*: модульный подход // Экология от Арктики до Антарктики: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрОРАН. Екатеринбург, 2007. С. 87-93.
7. **Елькина М.А.**, Ялковская Л.Э. Внутри- и межвидовые сравнения онтогенетической нестабильности нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрОРАН. Екатеринбург, 2008. С. 296-303.

8. Yalkovskaya L.E., **El'kina M.A.**, Borodin A.V. Developmental instability of mandibular shape in voles *Clethrionomys*: modularity approach // 11th International Conference on Rodent Biology *Rodens et Spatium*: Abstr. of oral and poster papers, 24–28 Jul., 2008. Myshkin. [Myshkin, 2008]. P. 150.
9. Кузнецова И.А., **Фоминых М.А.**, Коурова Т.П. Население мелких млекопитающих Северного Урала (на примере горного массива Молебный Камень) // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих: материалы Всерос. конф. Пенза, 2009. С.41.
10. Природный гибрид красной (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) и рыжей (*M. glareolus* Schreber, 1780) полевков на Среднем Урале: морфология и экологическая детерминированность / А.В. Бородин, К.И. Бердюгин, И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова, **М.А. Фоминых** // Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация: материалы конф. М., 2010. С. 21.
11. Бородин А.В., Тиунов М.П., **Фоминых М.А.** Морфологические критерии таксономического статуса лесных полевков подрода *Craseomys* Дальнего Востока // Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация: материалы конф. М., 2010. С. 22.
12. **Фоминых М.А.**, Ялковская Л.Э. Внутрипопуляционная изменчивость асимметрии нижней челюсти у рыжей полевки // Экология от южных гор до северных морей: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2010. С. 185-190.
13. Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: connection between Europe and Asia / A. Borodin, E. Markova, E. Zinov'ev, T. Strukova, **M. Fominykh**, S. Zykov // Quaternary stratigraphy and paleontology of the Southern Russia: connection between Europe, Africa and Asia: Abstr. Vol. 2010 annual meeting INQUA- SEQS, Rostov-on-Don, Russia, June 21-26, 2010. Rostov-on-Don , 2010. P. 31-32.
14. **Фоминых М.А.**, Маркова Е.А., Бородин А.В. Оценка возрастной изменчивости морфологических характеристик зубной системы у корнезубых полевков на примере *Clethrionomys glareolus* // Териофауна России и сопредельных территорий (IX съезд Териол. о-ва): материалы Междунар. совещ. М., 2011. С. 502.

---

Подписано в печать 04.04.2011 г. Формат 60×84 1/16.  
Усл. п. л. 1,0. Тираж 120 экз. Заказ № 113

---

Отпечатано в типографии Института экономики УрО РАН  
620014 г.Екатеринбург, ул. Московская, 29. Тел. 7(343)371-16-12