

УДК 599.323.43–143.14:575.21

УНИФИКАЦИЯ КРИТЕРИЕВ ВЫДЕЛЕНИЯ МОРФОТИПОВ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ЛЕММИНГОВ (LEMMINI, RODENTIA, ARVICOLINAE)

© 2018 г. Е. А. Маркова^{1,*}, А. В. Бобрецов², В. П. Стариков³,
М. И. Чепраков¹, А. В. Бородин^{1,4}

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

² Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, Якша 169436, Россия

³ Сургутский государственный университет, Сургут 628412, Россия

⁴ Уральский федеральный университет, Екатеринбург 620002, Россия

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

Поступила в редакцию 23.05.2017 г.

Обобщены данные по морфотипической изменчивости зубов современных леммингов (триба Lemmini) и их предполагаемых предков, полученные на основании анализа литературных материалов и изучения зоологических коллекций. Унифицированы критерии выделения морфотипов и предложены четыре метрики для оценки 1) сложности жевательной поверхности, 2) регулярности режущих граний эмали, 3) асимметрии буккальных и лингвальных призм и 4) степени выраженности цемента во входящих углах. Составлен каталог основных, резервных и редких вариаций щечных зубов сибирского и лесного леммингов. Разработанный подход рекомендован для решения исследовательских задач, связанных с изучением географической, временной, онтогенетической и других форм изменчивости.

Ключевые слова: Lemmini, изменчивость, зубная система, морфотип

DOI: 10.7868/S0044513418050124

В исследованиях географической и временной изменчивости широко распространенных видов животных важным этапом является выбор признаков и подходов, которые имеют достаточную разрешающую способность для выявления пространственно-временных тенденций и вместе с тем позволяют обобщать значительные по объему массивы данных. Одним из возможных путей решения задач синтеза данных в масштабах ареалов для широко распространенных видов является использование признаков и подходов, которые позволяют напрямую сравнивать результаты исследований разных авторов. Для грызунов подсемейства Arvicolinae таким подходом является морфотипический анализ жевательной поверхности щечных зубов, который традиционно основан на качественных признаках (например, Большаков и др., 1980), для оценки выраженности которых могут быть дополнительно введены линейные или угловые измерения (Кочев, 1983; Смирнов и др., 1986). Хотя морфотипический метод не позволяет в полной мере учесть непрерывный характер варьирования одонтологических признаков за счет условно вводимой дискретности, он является эффективным инструментом, позволяющим сравнивать резуль-

таты разных исследователей и объединять большие массивы данных. Будучи полезен в неонтологических исследованиях, морфотипический подход становится незаменим при сопоставлении масштабов изменчивости ныне живущих видов и их вымерших предшественников, поскольку в ходе радиации полевоочьих темпы структурных изменений щечных зубов были очень высокими в большинстве филетических линий (Chaline et al., 1993).

Настоящие, лесные и болотные лемминги представляют собой обособленную группу таксонов в подсемействе Arvicolinae, которая существенно отличается от остальных полевоочьих по генетическим, фенотипическим и экологическим параметрам. Будучи специализированными бриофагами, настоящие, лесные и болотные лемминги играют важную роль как консументы первого порядка в экосистемах Северного Полушария. Их современные ареалы достаточно обширны. Представители рода настоящих леммингов распространены в экосистемах тундры, лесотундры и разреженной тайги Евразии и Северной Америки. Ареал единственного вида рода лесных леммингов охватывает таежную зону Северной Евразии, а болотные лемминги распространены в пределах

таежных и умеренных смешанных лесов Северной Америки.

Результаты филогенетических реконструкций на основании молекулярно-генетических данных свидетельствуют о монофилии настоящих, лесных и болотных леммингов (Buzan et al., 2008; Абрамсон и др., 2009; Yannic et al., 2011). Дивергенция их общего предка произошла на этапе первой волны радиации Arvicolinae в позднем миоцене, около 7.2 ± 1.1 млн лет назад (Абрамсон и др., 2009). Согласно палеонтологическим данным (Fejfar et al., 2011), в раннем плиоцене уже произошло разделение настоящих (*Lemmini*) и болотных леммингов (*Synaptomyini*). Об этом свидетельствуют находки зубов двух возможных предков этих групп – корнезубых форм *Lemmini* gen. n., sp. n. и *Tobienia kretzoi* gen. n., sp. n. – в отложениях позднего русциния, биозона MN15b (Fejfar, Repenning, 1998). Считается, что обе формы произошли от ранних *Promimomys* и могли дать начало двум ветвям – *Lemini* и *Synaptomyini* соответственно (Fejfar et al., 2011).

В литературе нет единого мнения о таксономических категориях и надвидовых родственных связях настоящих, лесных и болотных леммингов. Так, выделяют одну трибу *Lemmini* Gray 1825, включающую три рода – *Lemmus*, *Myopus*, *Synaptomys* (Громов, Поляков, 1977; Musser, Carleton, 2005; Абрамсон, Лисовский, 2012), либо, наряду с *Lemmini*, рассматривают болотных леммингов как самостоятельную трибу *Synaptomyini* Von Königswald et Martin 1984 (Martin et al., 2003). В последней трактовке современные болотные лемминги рассматриваются как разные роды – *Synaptomys* и *Mictomys*, что отличается от традиционных представлений, согласно которым современные болотные лемминги считаются видами одного рода – *Synaptomys*.

Несмотря на отсутствие единого мнения о надвидовых и надродовых родственных связях, обособленность настоящих, лесных и болотных леммингов от остальных представителей подсемейства в настоящее время не оспаривается. Эта обособленность подтверждена как молекулярно-генетическими данными, так и результатами исследования ископаемой летописи. С привлечением обширного материала по современным и вымершим видам установлены эволюционные тренды в изменчивости зубной системы настоящих, лесных и болотных леммингов (Königswald, Martin, 1984; Abramson, 1993; Abramson, Nadachowski, 2001; Martin et al., 2003), проявляющиеся на фоне сохранения сходства фенотипически выраженных трофических адаптаций (Абрамсон, 1989). На протяжении своей эволюционной истории настоящие, лесные и болотные лемминги сохранили общность экологической специализации, в частности, спо-

собность к использованию наземных мхов в качестве основного пищевого ресурса (Rogers, Lewis, 1986; Eskelinen, 2004; Soininen et al., 2013).

Общность трофической специализации (бриофагия) обуславливает чрезвычайное сходство строения зубов, которое проявляется в наибольшей степени для палеарктических родов *Lemmus* и *Myopus*. Отсутствие видоспецифичных вариаций в строении зубов приводит к необходимости использования многомерных статистических методов, которые, однако, не дают 100% точности диагностики, либо их нельзя применять к изолированным молярам (Chaline et al., 1989; Смирнов и др., 1997; Бородин, 2009). В итоге при изучении временной изменчивости исследователи вынуждены прибегать к предположениям и допущениям о том, сколько видов леммингов представлено в том или ином комплексе ископаемых остатков (например, Ponomarev et al., 2015). При изучении современных видов также возможны сложные случаи определения некоторых представителей рода *Lemmus*, которые могут быть разрешены только путем применения молекулярно-генетических методов (например, Абрамсон, Петрова, 2016).

Географическая и временная изменчивость одонтологических признаков в рамках времени существования современных таксонов изучена отрывочно и преимущественно в контексте поиска межвидовых различий. Практически в каждой работе предложены разные схемы выделения морфотипов зубов, описывающие размах изменчивости одонтологических признаков (Nadachowski, 1982; Абрамсон, 1986; Смирнов и др., 1986; Чепраков, 1993; 2016; Abramson, 1993; Abramson, Nadachowski, 2001; Martin et al., 2003; Takken Beijersbergen, 2006; Ponomarev et al., 2015).

Наши предыдущие исследования (Маркова, 2013; Markova et al., 2017) показали, что описательные схемы морфотипов щечных зубов Arvicolinae могут быть преобразованы в исследовательские схемы путем введения формализованных критериев, основанных на данных по морфогенезу зубов и эволюционным трендам в пределах подсемейства. В отличие от схем описательного характера, в исследовательских схемах при выделении морфотипов учитывается тот факт, что признаки, по которым выделяются морфотипы, лишь условно дискретны, и отражают общие тенденции эволюционных преобразований, характерные для той или иной группы. Ранжированные морфотипические схемы исследовательского характера достаточно широко используются при изучении вековой изменчивости серых полевков трибы Arvicolini, пеструшек Lagurini, копытных леммингов Dicrostonychini (Большаков и др., 1980; Смирнов и др., 1986; Круковер, 1992; Хензыхенова, 2003 и др.). Однако для *Lemmini* до сих пор не было

Таблица 1. Материалы из современных популяций леммингов трибы Lemmini

Вид	Регион и локалитет	Место хранения	N, особей
<i>S. cooperi</i>	Северная Америка	ЗИН РАН	5
<i>M. schisticolor</i>	Северное Предуралье, ПИГПЗ	ПИГПЗ	474
	Северный Урал, Кытлым	Музей ИЭРиЖ УрО РАН	8
	Западная Сибирь, Малая Сосьва	Музей ИЭРиЖ УрО РАН	3
	Западная Сибирь, Сибирские Увалы	Сургутский университет	28
	Западная Сибирь, Сорумский заказник	Сургутский университет	22
<i>L. sibiricus</i>	Полярное Предуралье, Воркута	Музей ИЭРиЖ УрО РАН	64
	П-ов Ямал, р. Сеяха	Музей ИЭРиЖ УрО РАН	30
	П-ов Ямал, р. Харасавей	Музей ИЭРиЖ УрО РАН	71m1, 80 m3, 132M3*

*Материал представлен пищевыми остатками хищных птиц.

введено какое-либо ранжирование морфотипов. Согласно устоявшемуся мнению, для представителей трибы не характерна вариабельность признаков сложности жевательной поверхности (Abramson, 1993). Исключением является третий верхний зуб, гипотеза об усложнении которого на протяжении плейстоцена была выдвинута для леммингов, идентифицированных как *Lemmus cf. sibiricus* (Смирнов и др., 1986).

Ранее (Маркова, 2013) нами было высказано предположение, что единый для полевоцых принцип выделения рангов сложности щечных зубов может быть применен и для Lemmini. Однако вопрос о том, как соотносится общая для полевоцых тенденция к варьированию признаков сложности щечных зубов с установленными для трибы специфическими адаптациями к бриофагии, остается открытым.

Данная работа посвящена унификации критериев выделения морфотипов щечных зубов леммингов трибы Lemmini с целью разработки ранжированных схем количественной оценки признаков, отражающих основные тенденции в эволюции щечных зубов подсемейства (сложность щечных зубов), трибы (попарное слияние призм коронки на фоне увеличения относительной ширины жевательной поверхности) и некоторых родов (усиление асимметрии буккальных и лингвальных элементов зуба).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили коллекции (табл. 1) трех современных видов: *Synaptomys cooperi* (Baird 1858), *Myopus schisticolor* (Lill. 1844), *Lemmus sibiricus* (Kerr 1792), а также опубликованные материалы по изменчиво-

сти современных и ископаемых форм Lemmini (Nadachowski, 1982; Смирнов и др., 1986; Чепраков, 2010; 2016; Круковер, 1992; Abramson, 1993; Abramson, Nadachowski, 2001; Хензыхенова, 2003; Martin et al., 2003; Takken Beijersbergen, 2006; Ponomarev et al., 2015). Систематика современных форм приведена по классификации Абрамсон и Лисовского (2012).

В анализ включены как правые, так и левые щечные зубы. Морфотипические характеристики учитывали для особей на пост-ювенильных этапах онтогенеза, т.е. у всех щечных зубов жевательная поверхность полностью сформирована. Для оценки возраста особей использовали методику Лариной и Лапшова (1974), позволяющую определять степень зрелости черепа в процентах.

Терминология и сокращения

В работе использована номенклатура жевательной поверхности зубов полевок по Ван дер Мейлену (Van der Meulen, 1973). Список использованных сокращений: m1, m2, m3 – нижние и M1, M2, M3 – верхние щечные зубы с учетом порядкового номера в челюсти; AL – передняя непарная лопасть, AC – передняя непарная петля m1, PL – задняя непарная лопасть, T1-Tn – парные элементы коронки и 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.

Сокращения названий организаций: ИЭРиЖ – Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, ПИГПЗ – Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, ЗИН – Зоологический институт РАН.

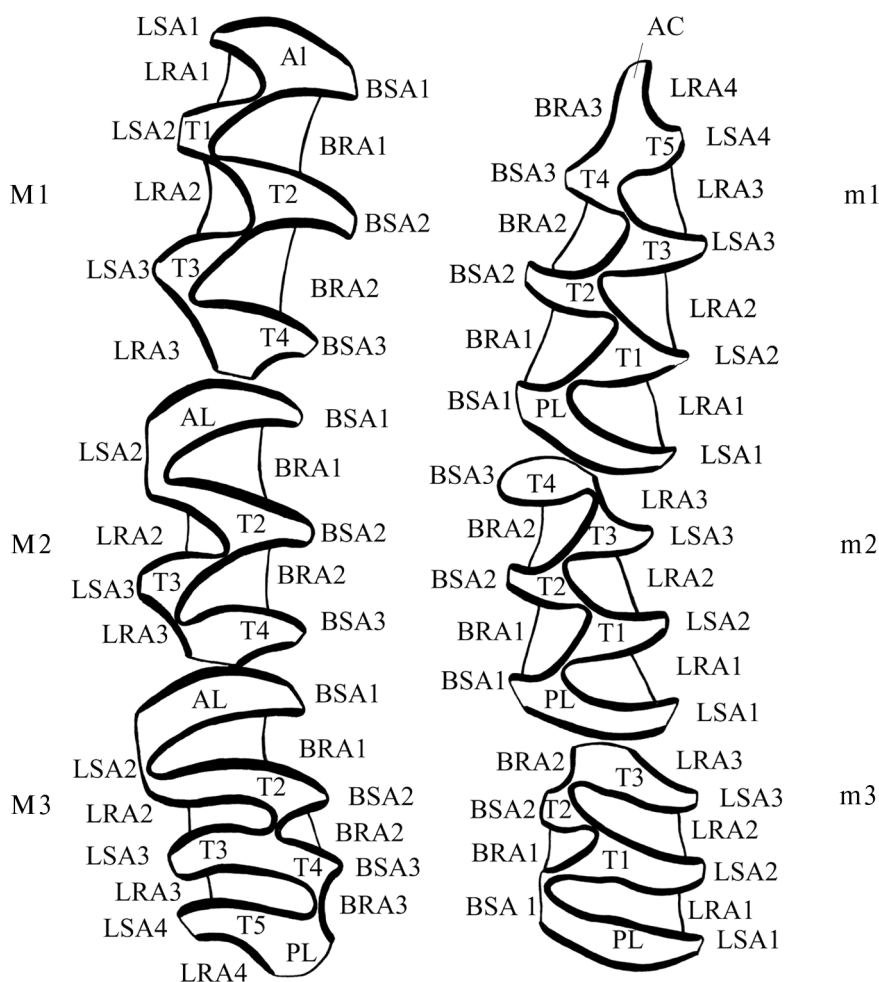


Рис. 1. Номенклатура жевательной поверхности щечных зубов леммингов трибы Lemmini.

Подходы к выделению морфотипов

В работе проанализированы описательные морфотипические схемы изменчивости зубов современных видов и ископаемых форм настоящих, лесных и болотных леммингов (Nadachowski, 1982; Königswald, Martin, 1984; Смирнов и др., 1986; Круковер, 1992; Чепраков, 2010; 2016; Абрамсон, 1989; Abramson, 1993; Abramson, Nadachowski, 2001; Martin et al., 2003; Takken Beijersbergen, 2006; Ponomarev et al., 2015; Бородин, 2009 и др.).

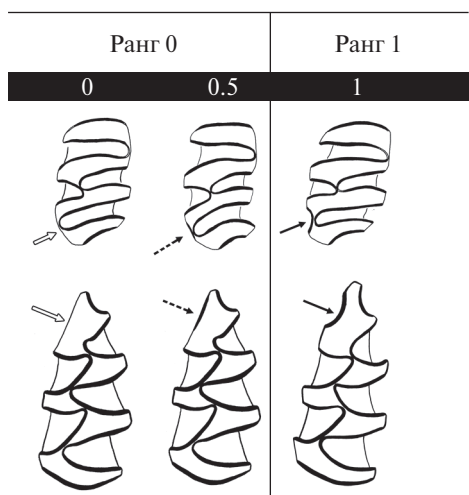
Для редукции описательных схем морфотипов были выбраны группы признаков, характеризующие основные эволюционные тренды, установленные для подсемейства в целом – сложность коронки (Guthrie, 1971; Chaline et al., 1993; Бородин, 2009), а также для рассматриваемой клады – изменение регулярности чередования режущих граней за счет попарного слияния призм коронки и некоторых родов – усиление асимметрии буккальных и лингвальных элементов коронки (Königswald, Martin, 1984; Abramson, 1993). В данной работе мы не рассматриваем признаки, характеризующие форму отдельных эмалевых петель. Это связа-

но с тем, что в большинстве случаев эти признаки определяются степенью развития входящих и выходящих углов (и, следовательно, могут быть оценены по критериям, используемым для определения степени сложности коронки и регулярности чередования режущих граней). Отдельно мы рассматриваем такой признак как формирование отложений цемента во входящих углах. Использование этого признака для выделения морфотипов зубов лесных и настоящих леммингов было предложено относительно недавно (Ponomarev et al., 2015; Чепраков, 2016).

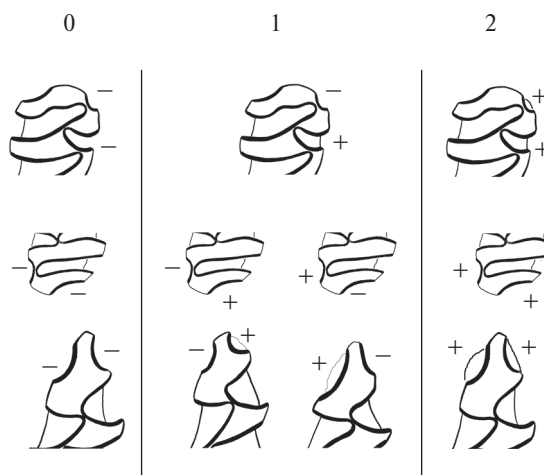
Сложность коронки, регулярность чередования режущих граней, степень выраженности цемента во входящих углах зубов и асимметрию оценивали для каждой особи в соответствии со схемами на рис. 2.

В ходе оценки сложности критерием служила степень выраженности призмы как функционального элемента коронки, которую определяли по наличию входящих углов и соответствующих эмалевых граней так, как это показано на рис. 1 на примере рангов 0 и 1 третьего верхнего и первого

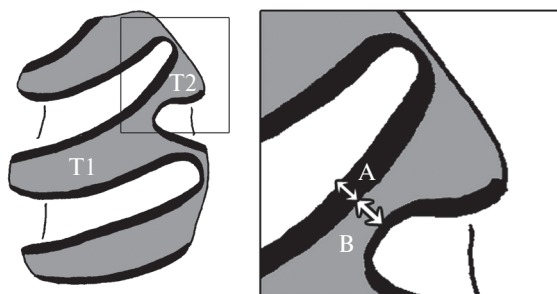
I. Сложность жевательной поверхности



III. Степень развития отложений цемента

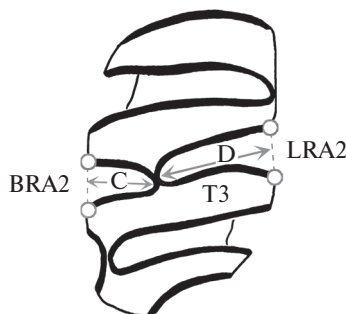


II. Степень слияния дентиновых полей



0 – $A > B$
 0.5 – $A = B$
 1 – $A < B$

IV. Степень асимметрии входящих углов



0 – $D \geq C$
 1 – $1/2C < D < C$
 2 – $D \leq 1/2C$
 3 – $D \ll 1/2C$, T3 редуцирован

Рис. 2. Критерии ранжирования морфотипов щечных зубов леммингов по сложности (I), степени слияния полей жевательной поверхности (II), наличию цемента (III) и степени асимметрии входящих углов (IV). I – Стрелкой обозначено положение угла BRA3, маркирующего степень выраженности призмы T4: светлая стрелка – отсутствие наружной эмалевой грани T4 (ранг 0), пунктирная стрелка – эмалевая грань есть, но BRA3 не сформирован (ранг 0.5), темная стрелка – наружная эмалевая грань T4 есть, BRA3 есть (ранг 1). II – A – ширина наиболее толстой эмалевой грани; B – расстояние между эмалевыми гранями противоположащих входящих углов; 0, 0.5, 1 – степень слияния полей жевательной поверхности от полного разделения (0) до неполного разделения (0.5) и полного слияния (1). III – Варианты m3, M3 и m1 без отложений цемента в двух входящих углах (0), с наличием цемента в одном из входящих углов (1) и с отложениями цемента в обоих входящих углах (2); + и – маркируют отложения цемента в тех входящих углах, где была отмечена вариабельность этого признака. IV – Оценка степени асимметрии входящих углов на примере M3: 0 – отсутствие асимметрии, T3 имеется; 1 – слабая асимметрия, T3 имеется; 2 – сильная асимметрия, T3 имеется; 3 – полная асимметрия, призма T3 редуцирована. C – глубина угла BRA2, D – глубина угла LRA2.

нижнего зубов (рис. 1, II). Если не фиксировался входящий угол BRA3 и отсутствовала буккальная эмалевая грань призмы T4, то ранг сложности считали равным 0. Если BRA3 отчетливо выражен, то ранг сложности равен 1. Если же BRA3 отсутствовал, но буккальная эмалевая грань T4 имелась, то этот вариант строения считали промежуточным между 0 и 1, т.е. численно равным 0.5. Наличие складки на передне-буккальной эмалевой грани передней непарной петли m1 либо дополнитель-

ной стенки эмали не считали признаком усложнения жевательной поверхности m1, поскольку для этих признаков не выявлено непрерывного характера варьирования в одной и той же популяции (встречены в качестве редких морф без переходных вариантов). Ювенильные признаки, такие как эмалевые островки или марки, отмеченные у ископаемых леммингов (например, Смирнов и др., 1986, рис. 25, 9), также не рассматривали в качестве усложнения, поскольку их появление может быть

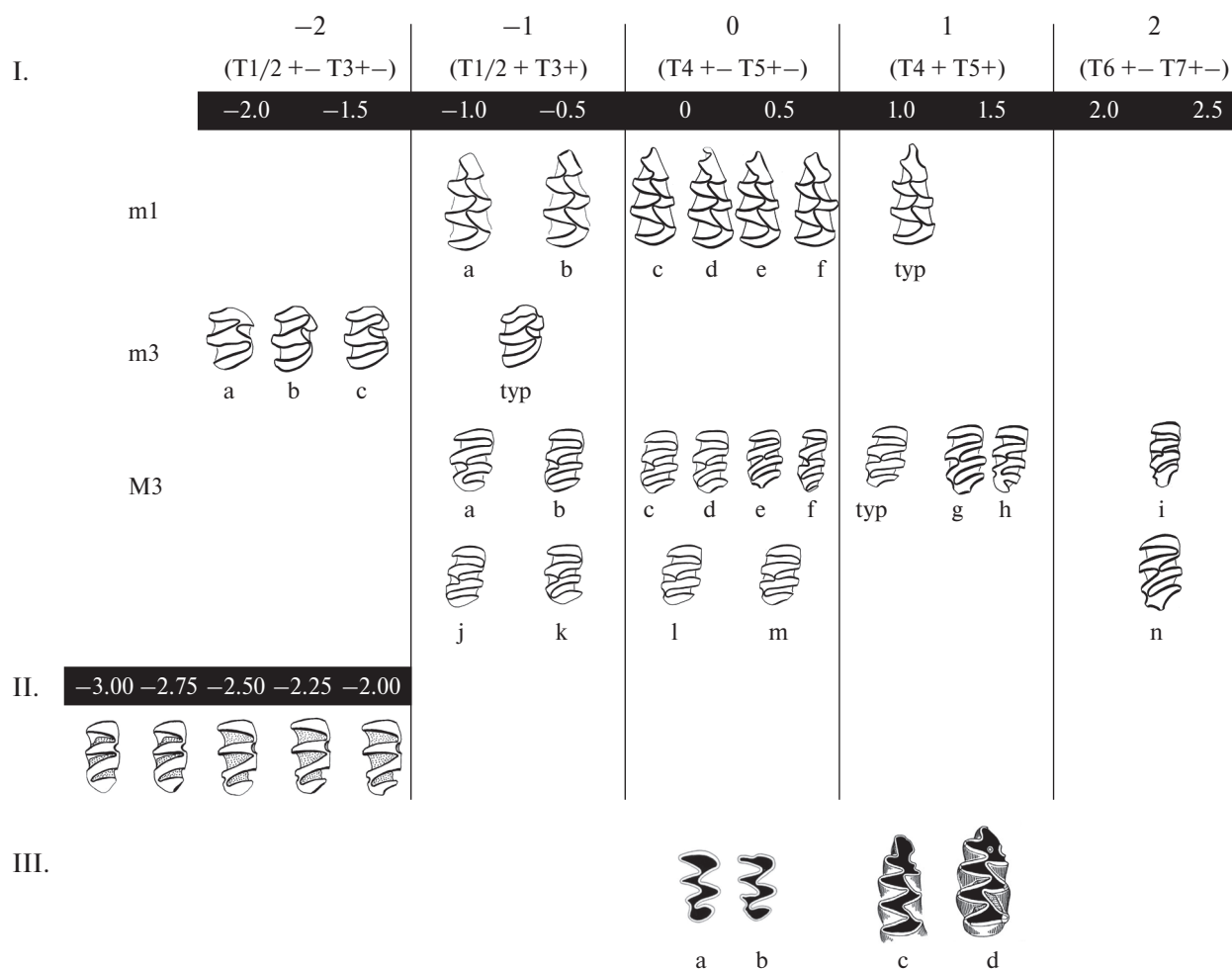


Рис. 3. Ранжирование морфотипов щечных зубов Lemmini по сложности, основанное на наличии (+) или отсутствия (-) дентиновых призм T1-T7 с детализацией для родов *Lemmus* и *Myopus* (I), а также пример ранжирования морфотипов M3 рода *Synaptomys* (II) и предположительных предковых форм современных леммингов (III). I. Морфотипы *Lemmus* и *Myopus*: a-n – резервные и редкие морфы, typ – типичные морфы. II. Морфотипы M3 *Synaptomys*: M3_rank-2.00 – *S. borealis* (Fejfar, Repenning, 1998); M3_rank-2.25, M3_rank-2.75 – *S. cooperi* (по: Martin et al., 2003); M3_rank-2.50 – *S. cooperi* (коллекция ЗИН РАН), M3_rank-3.00 – гипотетически предположен для рода. III. Иллюстрации предполагаемых предковых форм современных леммингов: a-c – *Tobienia kretzoi*, d – Lemmini gen.n., sp.n. (Fejfar et al., 2011), расположенные в соответствии с рангами сложности M3 и m1.

связано с рекапитуляцией этапов формирования вторично простого m1 на ранних этапах эволюции трибы, которые в настоящее время изучены недостаточно (Бородин, 2009).

Наличие складки в заднем отделе M3 (рис. 3, I; рис. 4, II, M3_e, M3_g, M3_n) зафиксировано в нескольких популяциях, причем отмечено существование нескольких переходных форм от слабой до сильной выраженности признака в одной и той же популяции. Такой непрерывный характер варьирования позволил считать складку на задне-лингвальной поверхности M3 элементом усложнения, который может быть обозначен как LSA5 и включен в схему ранжирования сложности морфотипов (рис. 3, I).

Ранжирование морфотипов m3 по сложности проводили на основании выраженности призм T2

и T3. Если имелись передние эмалевые грани T2 и T3, а входящие углы BRA2 и LRA3 были выражены достаточно для того, чтобы их глубину можно было бы измерить, то ранг считали равным -1. Если передние эмалевые грани призм T2-T3 имелись, но не было одного или обоих входящих углов (BRA2 и/или LRA3), то ранг считали равным -1.5. Если передняя стенка эмали и соответствующий входящий угол были только на одной из призм T2 или T3, а на другой эмаль и входящий угол отсутствовали, то ранг считали равным -2. Если не было эмали на передних стенках как T2, так и T3, то ранг считали равным -3.

Для оценки регулярности чередования эмалевых граней жевательной поверхности учитывали степень попарного слияния призм коронки и соответствующих дентиновых полей (рис. 2, II).

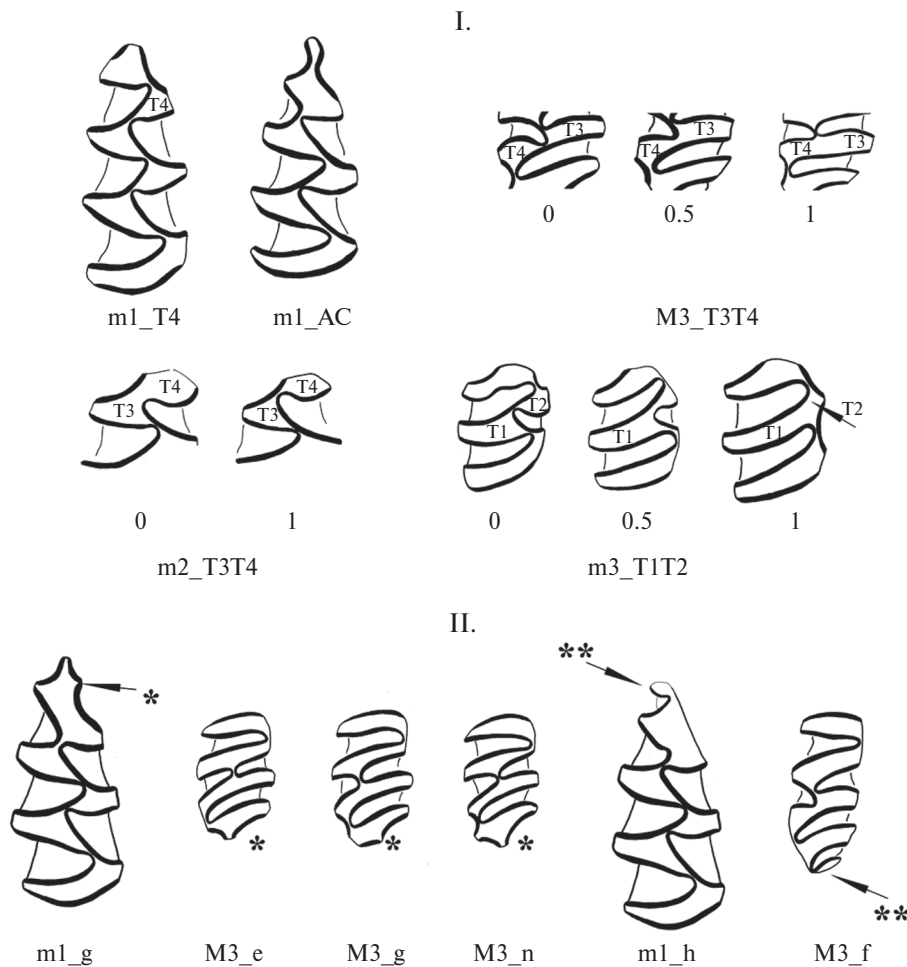


Рис. 4. Морфотипы щечных зубов настоящих и лесных леммингов, выделенные на основании степени слияния дентиновых призм от 0 до 1 (I), а также некоторые редкие морфы с дополнительными элементами в виде эмалевых складок (*) или стенок (**) в передних отделах нижних и задних отделах верхних зубов (II). Морфотипы: m1_T4 – *L. sibiricus*, Воркута; m1_AC, m2_T3T4, M3_T3T4, m1_g, m1_h, M3_e, M3_g, M3_n – *M. schisticolor*, Печоро-Ильчский заповедник; m3_T1T2 – *M. schisticolor*, Сибирские Увалы, Западная Сибирь; M3_f – *Lemmus* cf. *sibiricus*, средний плейстоцен (Смирнов и др., 1986).

Степень слияния дентиновых полей считали равной 0 в тех случаях, когда расстояние между эмалевыми гранями противоположащих углов В было меньше максимальной толщины эмалевой грани А (рис. 2, II). Если расстояние В превышало максимальную толщину эмалевой грани А, то степень слияния дентиновых полей считали равной 1. При В=А степень слияния считали равной 0.5. При полном слиянии дентиновых полей (В>А) относительное положение вершин входящих углов не учитывали из-за невозможности четкой формализации критериев оценки данного признака.

Степень выраженности цемента оценивали для тех зубов, для которых характерна вариабельность этого признака (рис. 2, III). Учитывали только наличие (+) и отсутствие (-) цемента во входящих углах; глубину заполнения входящих углов не учитывали.

Степень асимметрии входящих углов оценивали на основании соотношения глубины буккального и лингвального углов BRA2 и LRA2 для M3 так, как это показано на рис. 2 (IV). Глубиной входящего угла считали расстояние от его вершины до середины отрезка, соединяющего края эмалевых граней, формирующих этот угол. Аналогичным образом степень асимметрии может быть оценена для любой пары противоположащих входящих углов.

Обозначение морфотипов и их вариаций (морф)

В данной работе термин морфотип использован для условно дискретных вариаций, различающихся по степени сложности коронки, степени слияния-разделения ее элементов или степени развития цемента во входящих углах и степени асимметрии призм зуба. Критерии для выделения морфотипов показаны на рис. 2, I–IV. Таким образом, морфо-

типы – условные абстракции, позволяющие количественно оценивать выраженность четырех групп признаков. В пределах каждого морфотипа могут быть выделены морфы – реальные варианты контура жевательной поверхности, каждый из которых, с одной стороны, удовлетворяет критериям соответствующего морфотипа, а с другой – может рассматриваться как дискретная вариация, если критерии выделения этой морфы могут быть четко формализованы.

Морфотипы, характеризующие степень развития призм T1–Tn (сложность коронки), обозначали в соответствии с рангами сложности от 2 до –3, например, M3_rank2, M3_rank1, M3_rank0, M3_rank-1, M3_rank-2, M3_rank-3, m1_rank1 и т.д. Вариации в пределах каждого ранга обозначали буквами (рис. 3).

Морфотипы, характеризующие степень разделения-слияния дентиновых полей (регулярность чередования эмалевых граней), обозначали в соответствии с наименованием изолированного элемента жевательной поверхности (например, m1_T4 – изолированная призма T4 на m1, m1_AC – изолированная головка передней непарной пели m1) либо пары полностью разделенных элементов (M3_T3T4 – третий верхний зуб с разделенными призмами T3 и T4 (A=B или A>B на рис. 2, II).

Степень развития отложений цемента обозначали в соответствии с рис. 2, III, например, m1_cement0, m1_cement1, m1_cement2 и т.д.

Степень асимметрии входящих углов обозначали по степени выраженности асимметрии, например, M3_asym0÷3 (рис. 2, IV). По такому же принципу может быть обозначена степень асимметрии LRA1-BRA1 для m1 и m3, а также любой другой пары входящих углов.

Классификация морфотипов по частоте проведена в соответствии с подходом А.Г. Малеевой (Большаков и др., 1980).

Статистический анализ

Статистическую обработку материала проводили в пакете программ Statistica 8.0.

Для учета степени взаимозависимости признаков, лежащих в основе выделения морфотипов разных групп, рассчитывали коэффициенты корреляции Спирмена (R_s).

Для оценки статистической значимости различий между видами, популяциями и возрастными классами по рангам сложности зубов применяли дисперсионный анализ. Использована перекрестная модель с факторами вид и возрастной класс (фиксированные факторы), а также иерархическая модель с факторами вид (фиксированный) и локалитет (случайный).

Для морфотипов, характеризующих регулярность чередования эмалевых граней и наличие цемента во входящих углах, использовали непараметрический тест Краскела-Уоллиса (H – критерий Краскела-Уоллиса), поскольку распределения частот морфотипов этих групп характеризовались выраженной асимметрией.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе составления ранжированных рядов морфотипов, отражающих сложность щечных зубов, использованы как коллекционные материалы, так и литературные данные по изменчивости современных Lemmini и их наиболее ранних предполагаемых предков (рис. 3). Современные лемминги Старого Света сохранили исходный ранг сложности m1 в качестве основного морфотипа (рис. 3, m1_typ), однако утратили складки и марки на передней непарной петле, характерные для их предполагаемых предков (рис. 3, III), а также многих линий вымерших Arvicolinae, происхождение которых связывают с родом *Promimomys* (Fejfar et al., 2011).

Частоты встречаемости рангов сложности были рассчитаны для репрезентативных выборок (число зубов одной категории ≥ 30), представленных в табл. 1. Пример сибирского и лесного леммингов показывает, что в современных природных популяциях Lemmini проследиваться вариабельность признаков сложности щечных зубов, сопоставимая по размаху с другими видами Arvicolinae (табл. 2).

Анализ частот встречаемости рангов сложности, а также других групп морфотипов зубов лесного и настоящего леммингов показывает, что, согласно традиционной классификации (Большаков и др., 1980), все выделенные ранги сложности могут быть отнесены к одной из трех категорий – основные, резервные и редкие (табл. 2). Набор выделенных морфотипов и доминирующие ранги сложности одни и те же у двух видов, однако для лесного лемминга характерно существенно более высокое разнообразие за счет повышения доли упрощенных вариаций m1, m3, M3. Морфотипы остальных групп (слияние элементов жевательной поверхности, асимметрия, выраженность цемента) относятся к двум категориям – основные и редкие.

Оценку статистической значимости различий между видами проводили относительно возрастной и географической изменчивости на примере лесного и сибирского леммингов. В анализ включены пять возрастных классов со зрелостью черепа 50, 70–100%, представленные в выборках обоих видов. В результате перекрестной модели дисперсионного анализа с фиксированными факторами вид и возрастной класс установлено, что межвидовые различия статистически значимы по рангам сложности

Таблица 2 Частоты встречаемости морфотипов и морф щечных зубов лесного и сибирского леммингов с классификацией по частоте встречаемости на основные (Осн), резервные (Рез) и редкие (Р)

Морфотип	<i>Myopus schisticolor</i>			<i>Lemmus sibiricus</i>			Категория морфотипа
	ПИГПЗ	Сорум	Сибирские Увалы	Воркута	Сеяха	Харасавэй	
1	2	3	4	5	6	7	8
Ранги сложности жевательной поверхности							
m1_rank-1	0.001	0.068	0.019	0	0	0	Р
m1_rank0	0.036	0.091	0.037	0.031	0	0	Р
m1_rank1	0.963	0.841	0.944	0.969	1	1	Осн
m2_rank-0.5	1	1	1	1	1	1	Осн
m3_rank-3	0	0	0	0	0	0	Р*
m3_rank-2	0.14	0.046	0.222	0	0	0.013	Рез/Р
m3_rank-1.5	0.14	0.136	0.278	0	0	0.013	Осн/Р
m3_rank-1	0.72	0.818	0.500	1	1	0.974	Осн
M1_rank0	1	1	1	1	1	1	Осн
M2_rank0	1	1	1	1	1	1	Осн
M3_rank-1	0.012	0	0.018	0	0	0	Р
M3_rank0	0.141	0.20	0.196	0	0	0.008	Осн/Р
M3_rank1	0.832	0.75	0.786	0.976	0.966	0.962	Осн
M3_rank1.5	0.011	0	0	0.016	0.034	0.008	Р
M3_rank2	0.004	0.05	0	0.008	0	0.022	Р
Морфотипы с разделением дентиновых полей (степень слияния ≤ 0.5)							
m1_T4	0	0	0	0.023	0	0	Р
m1_AC	0.002	0	0	0.008	0	0	Р
m2_T3T4	0.999	1	1	1	1	1	Осн
m3_T1T2	0.997	1	0.963	0.933	0.933	1	Осн
M3_T3T4	0.007	0	0	0	0	0.023	Р
M3_T4T5	0.003	0	0	0.033	0	0	Р
Морфотипы, выделенные по наличию цемента во входящих углах							
m1_cement0	0.995	1	1	0.563	0.458	0.465	Осн
m1_cement1	0.005	0	0	0.437	0.542	0.521	Р/Осн
m1_cement2	0	0	0	0	0	0.014	Р
m3_cement0	0	0	0.019	0	0	0	Р
m3_cement1	1	1	0.981	0.992	1	1	Осн
m3_cement2	0	0	0	0.008	0	0	Р
M3_cement0	1	1	1	0.992	1	0.977	Осн
M3_cement1	0	0	0	0.008	0	0.023	Р
M3_cement2	0	0	0	0	0	0	Р*

Таблица 2 (окончание)

Морфотип	<i>Myopus schisticolor</i>			<i>Lemmus sibiricus</i>			Категория морфотипа
	ПИГПЗ	Сорум	Сибирские Увалы	Воркута	Сеяха	Харасавэй	
Морфотипы, выделенные по степени асимметрии входящих углов							
m1_asym0	1	1	1	1	1	1	Осн
M3_asym0	1	1	1	1	1	1	Осн
Морфы, выделенные на основании наличия дополнительных элементов							
m1_g	0.002	0	0	0	0	0	Р
m1_h	0.001	0	0	0	0	0	Р
M3_e	0.001	0	0	0.031	0	0	Р
M3_g	0.011	0.045	0	0.008	0.034	0	Р
M3_n	0.004	0	0	0.008	0	0	Р
M3_f	0	0	0	0	0	0	Р*
M3_h	0	0	0	0	0	0	Р*
M3_i	0	0	0	0.008	0	0.008	Р

*Морфотипы и морфы, выделенные по литературным данным.

m3 ($F=28.5$, $p<0.001$) и M3 ($F=21.1$, $p<0.001$), но не достигают уровня статистической значимости по рангам m1 ($F=3.5$, $p=0.063$). Различия между возрастными классами по рангам сложности m1, m3, M3 не прослеживаются ($F=0.2-0.5$, $p=0.741-0.963$).

Результаты иерархической модели дисперсионного анализа с факторами вид (фиксированный) и локалитет (случайный, включен в вид) свидетельствуют о том, что межвидовые различия по рангам сложности m3 и M3 превышают уровень различий между локалитетами (m3: $F=15.0$, $p=0.016$; M3: $F=43.1$, $p<0.001$). По рангам m1 межвидовые различия статистически не значимы ($F=3.5$, $p=0.134$), хотя средние значения у сибирского лемминга несколько выше (рис. 5).

Таким образом, применение ранжированных показателей сложности щечных зубов позволяет выявить межвидовые различия: лесной лемминг отличается от сибирского более высокой долей упрощенных вариаций щечных зубов.

Морфотипы с разделением дентиновых полей на m1 и M3 (степень слияния ≤ 0.5) и слиянием призм m2 и m3 (степень слияния >0.5) встречаются с частотой от 0 до 6.7%, т.е. относятся к категории редких. Межвидовые различия достигают уровня статистической значимости только для морфотипа M3_T3T4 ($N(1, N=1378)=5.0$, $p=0.026$). У сибирского лемминга доля этого морфотипа оказалась

в среднем выше за счет повышения частоты встречаемости M3 с полным разделением T3 и T4 в одной из выборок до 2.3% (табл. 2).

Межвидовые различия по степени выраженности цемента статистически значимы в случае m1 ($N(1, N=1317)=535.6$, $p<0.001$). Для m3 и M3 вариабельность степени выраженности цемента во входящих углах крайне низка. С возрастом степень выраженности цемента в среднем увеличивается, однако различия между возрастными классами у обоих видов не достигают уровня статистической значимости (рис. 6).

На примере материалов по лесному и сибирскому леммингам (табл. 1) проанализирована корреляция признаков, используемых для выделения морфотипов. Показано, что ранжированные показатели сложности верхних и нижних зубов положительно коррелируют друг с другом ($R_s=0.09-0.21$, $p<0.01$) и со степенью выраженности цемента во входящих углах передней непарной петли m1 ($R_s=0.09-0.15$, $p<0.01$). Степень слияния дентиновых полей M3 не демонстрирует связи с рангами сложности ($R_s=-0.05-0.2$, $p>0.05$) и степенью выраженности цемента во входящих углах передней непарной петли m1 ($R_s=-0.07$, $p>0.05$). Статистически значимая корреляция отмечена также между степенью слияния T1 и T2 на m3 и отсутствием цемента в обоих буккальных входящих углах ($R_s=-0.24$).

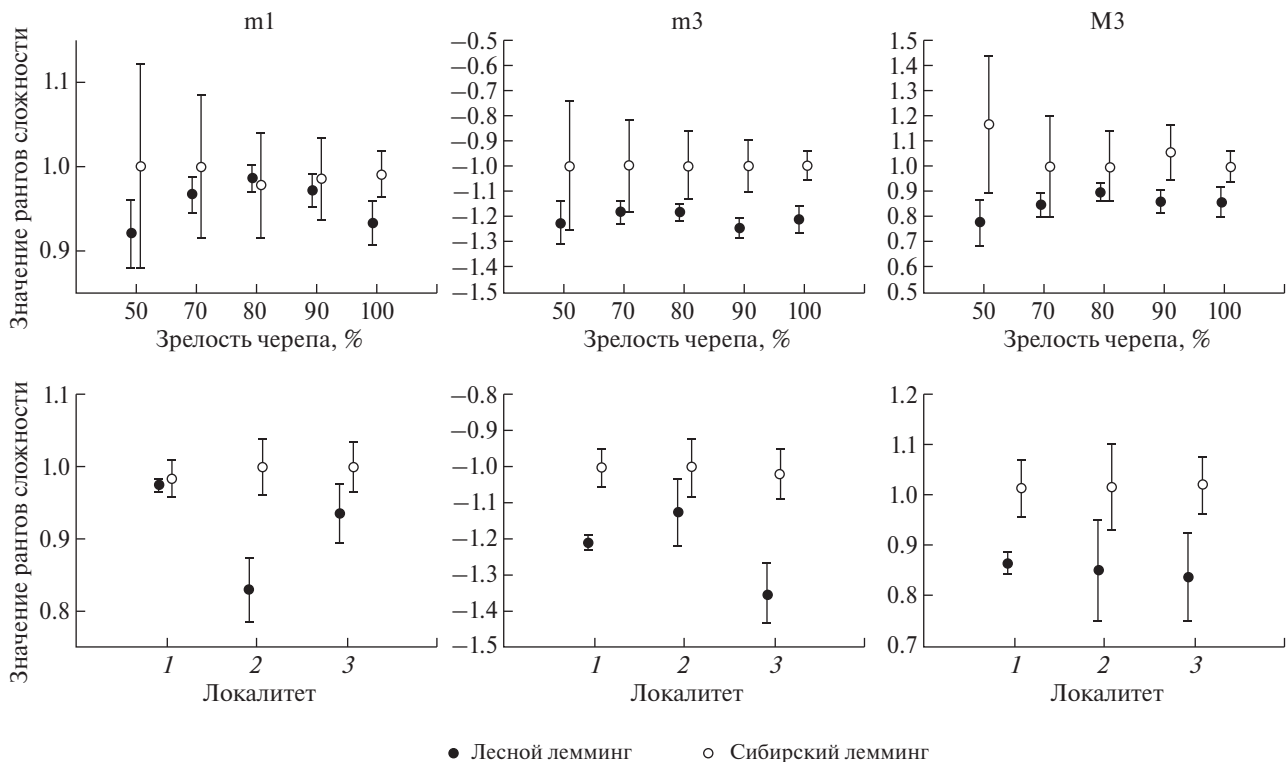


Рис. 5. Средние значения и 95% доверительный интервал рангов сложности m1, m3, M3 лесного и сибирского леммингов с учетом возраста особей (верхний ряд, показаны возрастные группы, со зрелостью черепа 50, 70, 80, 90, 100%, представленные в выборках обоих видов) и локалитета (нижний ряд, показаны локалитеты, откуда получены репрезентативные выборки лесного (1 – ПИГПЗ, 2 – Сорум, 3 – Сибирские Увалы) и сибирского (1 – Воркута, 2 – Сеяха, 3 – Харасавэй) леммингов.

Результаты корреляционного анализа указывают на независимый характер варьирования признаков сложности и регулярности чередования эмалевых граней. Степень выраженности цемента демонстрирует связь со степенью развития соответствующих входящих углов, т.е. может рассматриваться как вспомогательный, но не самостоятельный признак при выделении морфотипов жевательной поверхности.

Отсутствие выраженной изменчивости по степени асимметрии входящих углов у современных леммингов Старого Света не позволяет оценить корреляционные связи признаков этой группы на имеющемся материале. Однако можно предположить, что отрицательной будет связь степени асимметрии со степенью выраженности цемента в соответствующих входящих углах, но положительной – со степенью слияния дентиновых полей. Основанием для первого предположения является тот факт, что в вариантах с полной асимметрией (например, M3_asym3, обнаруженный у всех экземпляров *S. cooperi*, или m3_asym3, обнаруженный у единичных экземпляров лесного лемминга (рис. 4, I, M3_T1T2, 1)) цемент во входящих углах не откладывается. Второе предположение осно-

вывается на литературных данных по временной изменчивости вымерших форм Lemmini, согласно которым увеличение степени асимметрии входящих углов происходит на фоне слияния соот-

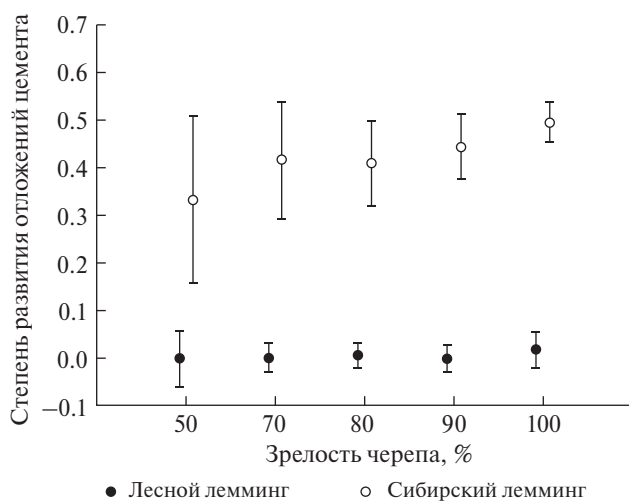


Рис. 6. Средние значения и 95% доверительный интервал показателя выраженности отложений цемента во входящих углах m1 у лесного и сибирского леммингов в зависимости от зрелости черепа особи.

ветствующих призм коронки (Königswald, Martin, 1984; Abramson, 1993).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в современных природных популяциях Lemmini проследивается варибельность признаков сложности щечных зубов. Наименее изменчивы в этом отношении представители рода *Lemmus*, частота нетипичных морфотипов у которых в современных популяциях сохраняется на крайне низком уровне. Для *Myopus* характерна высокая доля упрощенных вариаций зубов, которые присутствуют в качестве со-доминирующих или резервных морфотипов в изученных выборках. Сопоставление ранжированных показателей сложности m1 и M3 современных леммингов с вариациями, приводимыми в литературе для их наиболее вероятных корнезубых предков, позволяет сделать вывод, что особенности морфотипической структуры лесных леммингов можно интерпретировать как сдвиг в сторону упрощения щечных зубов за счет переднего отдела m1 и заднего отдела M3. Для ответа на вопрос, является ли данный сдвиг особенностью современного рода *Myopus* или же наличие упрощенных вариаций унаследовано от предковых некорнезубых форм, необходимы дальнейшие исследования. При высокой доле упрощенных вариаций, усложненные M3 отмечены у лесного лемминга в современных популяциях в качестве редких морф.

У сибирского лемминга упрощенные вариации, сопоставимые с рангом сложности –1, отмечены для m1 и M3, определенных как *Lemmus cf. sibiricus* в раннеплейстоценовых фаунах Западной Сибири (Смирнов и др., 1986). Однако видовое определение ископаемых выборок требует уточнения.

По нашим данным, морфотипы с разделением дентиновых полей m3 и M3 (степень слияния ≤ 0.5) встречаются в природных популяциях лесного и сибирского леммингов с частотой от 0 до 6.7%, т.е. относятся к категории редких. Наибольшая варибельность характерна для T3 и T4 третьего верхнего зуба, что ранее было неоднократно отмечено для Lemmini (Abramson, 1993; Хензыхенова, 2003; Ponomarev et al., 2015 и др.). Анализ литературных данных по частотам встречаемости морфотипов с полным и частичным разделением T3-T4 показал, что в материковых популяциях сибирского лемминга из Большеземельской тундры, Таймыра, Магаданской обл. частоты морфотипов с разделенными T3-T4 сохраняются на уровне редких (Abramson, 1993; Хензыхенова, 2003). В островных популяциях сибирского лемминга может происходить повышение частоты встречаемости M3_T3T4(0) и M3_T3T4(0.5), а для о-ва Врангеля отмечен переход этих морфотипов в категорию

основных (Abramson, 1993). Это позволяет предполагать, что у сибирского лемминга в условиях длительной изоляции происходит повышение доли редких одонтологических признаков подобно тому, как это отмечено для островных популяций других представителей подсемейства (Markova et al., 2016).

Полученные нами данные о характере встречаемости вариаций m1_cement2, m3_cement2, M3_cement1, M3_cement2 согласуются с опубликованными данными (Ponomarev et al., 2015; Чепраков, 2016), что позволяют считать эти вариации редкими как для рода *Lemmus*, так и для *Myopus*. Морфотип m1_cement1 также является крайне редким для *Myopus*, но у рода *Lemmus* частота достаточно высока для отнесения этого морфотипа к категории основных. По нашим данным, частота встречаемости экземпляров m1 с цементом в LRA4 у *Lemmus sibiricus* – 44–54%, в выборках из других природных популяций – 59–69% (Ponomarev et al., 2015). В лабораторных колониях сибирских леммингов частота этого признака еще выше – 62–90% (Чепраков, 2016). Следует отметить, что в лабораторных колониях других видов Lemmini также отмечена более высокая, по сравнению с природными популяциями, частота морфотипа m1_cement1, достигающая, например, 30% у лесного лемминга. Сходная тенденция отмечена для этого морфотипа и у *Lemmus lemmus* – 43–93% в природных популяциях и 81–95% в лабораторных колониях (Чепраков, 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате обобщения данных зоологических коллекций и литературных материалов по изменчивости современных леммингов (триба Lemmini) и их наиболее древних предполагаемых предков проведена унификация критериев выделения морфотипов щечных зубов. Выделены группы морфотипов на основании следующих групп признаков: 1) сложность жевательной поверхности; 2) регулярность эмалевых граней и степень слияния призм коронки; 3) асимметрия буккальных и лингвальных входящих углов; 4) степень выраженности цемента во входящих углах. Показано, что признаки сложности жевательной поверхности и степень слияния призм коронки представляют собой независимые группы признаков. Выраженность цемента во входящих углах зависит от степени сложности и регулярности эмалевых граней.

На примере лесного и сибирского леммингов составлен каталог основных, резервных и редких вариаций щечных зубов. Каталог может быть рекомендован для решения задач, связанных с изучением географической, временной, онтогенетической и других форм изменчивости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Музея ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург), а также всем коллегам, принимавшим участие в отловах и камеральной обработке изученных коллекций.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (16–04–01486).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 1986. Морфотипическая изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов у палеарктических видов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 65. Вып. 3. С. 416–425.
- Абрамсон Н.И., 1989. Настоящие лемминги Lemmini Simpson, 1945 (Rodentia, Cricetidae), положение в системе и эволюция. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоол. ин-т. 22 с.
- Абрамсон Н.И., Лебедев В.С., Тесаков А.С., Баникова А.А., 2009. Надвидовые родственные связи в подсемействе полевоочих (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae): неожиданный результат анализа ядерных генов // Молекулярная биология. Т. 43 (5). С. 897–909.
- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство Arvicolinae // Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 220–276.
- Абрамсон Н.И., Петрова Т.В., 2016. Ревизия состава и распространения настоящих леммингов (*Lemmus* Link, 1795) Северо-Востока России по данным генетического анализа музейных коллекций // Териофауна России и сопредельных территорий. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 9.
- 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.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Млекопитающие. Л.: Наука. 502 с. (Фауна СССР; т. 3, вып. 8).
- Кочев В.А., 1983. Количественная оценка изменчивости жевательной поверхности коренных у копытных леммингов // Морфологические особенности позвоночных животных Украины. Киев: Наукова Думка. С. 59–62.
- Круковер А.А., 1992. Четвертичные микротириофауны приледниковой и внеледниковой зон Западной Сибири. Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Новосибирск. 19 с.
- Ларина Н.И., Лапшов В.А., 1974. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузовский научный сборник. Вып. 2 (4). Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 92–97.
- Маркова Е.А., 2013. Оценка сложности щечных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 968–980.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В., 1986. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука. 145 с.
- Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.И., 1997. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей. С. 60–90.
- Хензыхенова Ф.И., 2003. Мелкие млекопитающие Байкальского региона в среднем неоплейстоцене – раннем голоцене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 23 с.
- Чепраков М.И., 1993. Морфологическая изменчивость палеарктических представителей рода *Lemmus* в лабораторных условиях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН. 24 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.
- Чепраков М.И., 2016. Встречаемость отложений цемента в терминальных синклиналях моляров у евразийских представителей трибы Lemmini (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 95. № 8. С. 966–975.
- Abramson N. I., 1993. Evolutionary trends in the dentition of true lemmings (Lemmini, Cricetidae, Rodentia): functional-adaptive analysis // Journal of Zoology. V. 230. P. 687–699.
- Abramson N.I., Nadachowski A., 2001. Revision of fossil lemmings (Lemmini) from Poland with special reference to the occurrence of *Synaptomys* in Eurasia // Acta Zoologica Cracoviensia. V. 44. № 1. P. 65–77.
- Buzan E.V., Krystufek B., Hänfling B., Hutchinson W.F., 2008. Mitochondrial phylogeny of Arvicolinae using comprehensive taxonomic sampling yields new insights // Biological Journal of the Linnean Society. V. 94. № 4. P. 825–835.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Brochet G., Martin F., 1989. Les Lemmings Fossiles Du Genere *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia) Dans Le Pleistocene De France // Geobios. № 22, fasc. 5. P. 613–623.
- 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.

- Eskelinen O.*, 2004. Studies on the ecology of the wood lemming, *Myopus schisticolor*. Joensuu: University of Joensuu. 74 p.
- Fejfar O., Repenning Ch. A.*, 1998. The ancestors of lemmings (Lemmini, Arvicolidae, Cricetidae, Rodentia) in the early Pliocene of Wölfersheim near Frankfurt am Main; Germany // *Senckenbergia Lethaea*. V. 77. P. 161–193.
- Fejfar O., Heinrich W.D., Kordos L., Maul L.C.*, 2011. Microtoid cricetids and the early history of arvicolids (Mammalia, Rodentia) // *Palaeontologia Electronica*. V. 14. P. 1–38.
- Guthrie R.D.*, 1971. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity // *Zeitschrift für Säugetierkunde*. Bd. 36. S. 37–54.
- Königswald W. von, Martin L.D.*, 1984. Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia) // Mengel R. M. (ed.). *Papers in Paleontology Honoring Robert Warren Wilson*. Pittsburgh: Carnegie Museum Natural History Special Publication. V. 9. P. 122–137.
- Markova E., Sibiryakov P., Ehrich D.*, 2016. Surviving in the High Arctic: dental variation in a casually introduced population of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) on Svalbard // *Acta Zoologica*. V. 97. № 4. P. 442–453.
- Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartavtseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V., et al.*, 2017. What can an invasive species tell us about evolution? A study of dental variation in disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // *Journal of Mammalian Evolution*. DOI: 10.1007/s1091401794011
- Martin R.A., Duobinis-Gray L., Crockett C.P.*, 2003. A new species of early Pleistocene *Synaptomys* (Mammalia, Rodentia) from Florida and its relevance to southern bog lemming origins // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 23. № 4. P. 917–936.
- Musser G.G., Carleton M.D.*, 2005. Superfamily Muroidea // Wilson D.E. and Reeder D.M. (Eds). *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd Edn. Baltimore: J. Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Nadachowski A.*, 1982. Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa; Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 110 p.
- Ponomarev D., Puzachenko A., Isaychev K.*, 2015. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia // *Acta Zoologica*. V. 96. P. 14–29.
- Rodgers A.R., Lewis M.C.*, 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use // *Canadian Journal of Zoology*. V. 64. P. 2717–2727.
- Soininen E.M., Zinger L., Gielly L., Ims R.A.*, 2013. Shedding new light on the diet of Norwegian lemmings: DNA metabarcoding of stomach content // *Polar Biology*. V. 36. № 7. P. 1069–1076.
- Takken Beijersbergen L.M.*, 2006. The Middle Pleistocene *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) in NorthWestern Europe // *Courier Forschungsinstiut Senckenberg*. V. 256. P. 173–192.
- 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.
- Yannic G., Burri R., Malikov V.G., Vogel P.*, 2011. Systematics of snow voles (*Chionomys*, Arvicolinae) revisited // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 62. № 3. P. 806–815.

UNIFICATION OF THE CRITERIA FOR DISTINGUISHING THE CHEEK TEETH MORPHOTYPES IN LEMMINGS (LEMMINI, ARVICOLINAE, RODENTIA)

E. A. Markova^{1,*}, A. V. Bobretsov², V. P. Starikov³, M. I. Cheprakov¹, A. V. Borodin^{1,4}

¹ *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg 620144, Russia*

² *Pechora-Ilych State Nature Reserve, Yaksha 169436, Russia*

³ *Surgut State University, Surgut 628412, Russia*

⁴ *Ural Federal University, Ekaterinburg 620002, Россия*

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

The paper summarizes data on morphotype dental patterns in recent lemmings (Lemmini) and their earliest presumed ancestors as obtained based on an analysis both of existing literature and zoological collections. The criteria for distinguishing the morphotypes are unified and four metrics are proposed to assess 1) the occlusal surface complexity, 2) the regularity of enamel cutting edges, 3) the asymmetry of lingual and buccal prisms, and 4) the degree of cement deposition at reentrant angles. A catalogue of basic, reserve and rare morphotypes is created for *Lemmus sibiricus* and *Myopus schisticolor*. The approach developed here is recommended for further research in spatial, temporal, and ontogenetic variations in Lemmini, based on their dental characters.

Keywords: Lemmini, variation, dentition, morphotype