

УДК 599.323.43:591.431.4:574.34

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ М³ И М₁ МОЛЯРОВ У РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ЦИКЛИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2020 г. М. И. Чепраков*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: cheprakov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 03.06.2019 г.

После доработки 26.09.2019 г.

Принята к публикации 04.10.2019 г.

Ключевые слова: *Clethrionomys glareolus*, жевательная поверхность М³ и М₁ моляров, возрастные и половые различия, динамика численности

DOI: 10.31857/S0367059720030051

В циклической популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), изучению которой посвящено данное исследование, выявлено множество эффектов популяционной плотности [1]. Установлено, что у этого вида складчатость М³ и М₁ моляров меняется в зависимости от фаз популяционного цикла [2, 3]. В обеих работах использованы материалы по прибылым особям. Однако именно перезимовавшие особи осуществляют преемственность в популяции от предыдущего года к следующему. В начале сезона размножения при любом уровне численности только они обеспечивают воспроизводство популяции и формирование ее репродуктивного ядра, а в годы пиков именно они составляют основу ядра популяции на протяжении всего сезона размножения. Поэтому принципиально важно знать, как изменяются параметры жевательной поверхности М³ и М₁ моляров у перезимовавших полевок в циклической популяции.

Цель настоящей работы – изучить влияние фаз популяционного цикла, пола, возраста и положения в челюсти (правая и левая части) на изменчивость строения жевательной поверхности М³ и М₁ моляров у перезимовавших рыжих полевок. Для этого необходимо было: 1) оценить влияние факторов (независимых переменных) на изменчивость таких составляющих жевательной поверхности М³ и М₁ моляров, как складчатость (число выступающих углов) и число замкнутых дентиновых полей; 2) выявить взаимодействия факторов и раскрыть их содержание; 3) изучить взаимосвязи между составляющими изменчивости жевательной поверхности в пределах одного моляра и между молярами.

Наблюдения за динамикой обилия локальной популяции рыжей полевки проводили на краевом

участке елово-пихтового леса площадью около 8 га на Среднем Урале (локалитет Шигаево, 57.35° с.ш., 58.71° в.д.). Этот вид занимает доминирующее положение в изучаемом сообществе мелких млекопитающих. С 1999 г. по 2017 г. раз в сезон во второй половине июля проводили отловы животных живоловушками, помещенными в линию с интервалом 7 м. Приманкой служил хлеб с подсолнечным маслом. Ловушки проверяли 3 раза в сутки: утром, днем и вечером. Для оценки популяционного обилия рыжей полевки использовали показатели попадаемости на 100 лов.-сут в первые два дня отлова. Выделяли три уровня численности: низкую (от 0 до 12, спад), среднюю (от 13 до 25, подъем) и высокую (более 25 ос./100 лов.-сут, пик). Подробности изложены в работе [1]. Возраст полевок определяли по уравнению, связывающего их возраст (y) в днях с индексом корня второго верхнего моляра, полученному как отношение длины корня к высоте зуба (x): $y = 70 + 426.4x$. Это уравнение было вычислено по данным Г.В. Оленева [4].

Для каждой особи определяли дату рождения. Общее количество исследованных перезимовавших полевок составило 172 экз. При анализе использовали правый и левый моляры. Использование правых и левых моляров в одной выборке позволяет избежать погрешности, связанной с асимметрией морфотипов на индивидуальном уровне [5]. Всего было изучено 338 третьих верхних моляров М³ (табл. 1) и 342 первых нижних моляра М₁ (табл. 2). Собранные материалы хранятся в Музее ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург. Изменчивость моляров оценивали по двум составляющим: складчатости (числа выступающих углов) и числу замкнутых дентиновых полей (рис. 1).

Таблица 1. Число моляров (экз.) для двух составляющих изменчивости жевательной поверхности М³ и группирующих факторов

Возраст, мес.	Пол	Фазы цикла	Категории складчатости				Категории числа замкнутых полей			
			1	2	3	всего	1	2	3	всего
10–12	Самцы	Спад	3/4	2/1	0/0	5/5	0/0	3/3	2/2	5/5
		Подъем	1/1	3/3	0/0	4/4	2/1	1/2	1/1	4/4
		Пик	13/11	13/15	5/5	31/31	7/8	22/18	2/5	31/31
	Самки	Спад	2/2	1/1	0/0	3/3	1/0	1/1	1/2	3/3
		Подъем	0/0	2/2	0/0	2/2	2/2	0/0	0/0	2/2
		Пик	4/5	19/17	6/7	29/29	11/5	14/20	4/4	29/29
13–15	Самцы	Спад	3/4	6/4	1/2	10/10	1/1	6/5	3/4	10/10
		Подъем	8/10	11/9	0/0	19/19	8/8	8/9	3/2	19/19
		Пик	18/17	11/11	1/2	30/30	11/13	15/15	4/2	30/30
	Самки	Спад	7/7	4/6	2/0	13/13	3/4	6/5	4/4	13/13
		Подъем	3/3	4/4	0/0	7/7	1/2	6/5	0/0	7/7
		Пик	5/7	7/7	4/2	16/16	4/5	11/10	1/1	16/16

Примечание. Над чертой – для левой челюсти, под чертой – для правой.

Таблица 2. Число моляров (экз.) для двух составляющих изменчивости жевательной поверхности М₁ и группирующих факторов

Возраст, мес.	Пол	Фазы цикла	Категории складчатости				Категории числа замкнутых полей			
			1	2	3	всего	1	2	3	всего
10–12	Самцы	Спад	2/2	0/0	3/3	5/5	0/0	3/3	2/2	5/5
		Подъем	3/3	1/1	0/0	4/4	2/2	1/1	1/1	4/4
		Пик	9/14	12/7	10/10	31/31	3/2	19/20	9/9	31/31
	Самки	Спад	1/1	1/1	1/1	3/3	0/0	1/1	2/2	3/3
		Подъем	1/1	0/1	1/0	2/2	1/2	1/0	0/0	2/2
		Пик	7/6	11/10	11/13	29/29	1/1	22/22	6/6	29/29
13–15	Самцы	Спад	5/5	4/4	2/2	11/11	0/0	6/6	5/5	11/11
		Подъем	11/10	5/5	2/3	18/18	3/3	11/10	4/5	18/18
		Пик	16/14	8/12	7/5	31/31	7/4	17/23	7/4	31/31
	Самки	Спад	7/7	2/3	4/3	13/13	1/1	6/5	6/7	13/13
		Подъем	3/4	1/1	3/2	7/7	0/1	5/4	2/2	7/7
		Пик	7/10	5/5	5/2	17/17	1/1	9/6	7/10	17/17

Примечание. Над чертой – для левой челюсти, под чертой – для правой.

Выделяли по три категории в каждой составляющей изменчивости. К первой категории складчатости относили наименее сложные моляры: с тремя буккальными (BSA) и тремя лингвальными (LSA) выступающими углами (3/3, 1A) для М³ и с четырьмя BSA и четырьмя LSA (4/4, 2A) для М₁. Во вторую категорию включали моляры с семью SA (4/3, 1B и 3/4, 1C) для М³ и со слабо выраженным 5LSA для М₁ (2B). В третью категорию попадали моляры с восемью SA (4/4, 1D) для М³ и хорошо выраженным 5LSA для М₁ (2C). По числу замкнутых полей моляры делили на категории: первая – с одним-двумя замкнутыми полями,

вторая – с тремя полями, третья – с четырьмя-пятью замкнутыми полями. При статистической обработке данных использовали пакет программ StatSoft STATISTICA for Windows 6.0: логлинейный анализ, статистику χ^2 , ранговую корреляцию Спирмена – R_s , множественный регрессионный анализ, регрессионный коэффициент B .

Когда данные представлены в виде многомерных (многофакторных) таблиц частот, логлинейный анализ позволяет оценить влияние факторов (объясняющих или независимых переменных), присутствующих в таблице сопряженности, на изучаемый параметр – переменную отклика или

зависимую переменную. Взаимодействие факторов в их влиянии на переменную отклика также может быть оценено. Логлинейный анализ позволяет представить многомерную таблицу частот как отражение главных и взаимодействующих влияний, которые складываются линейным образом. Статистическая значимость влияния оценивается с помощью статистики χ^2 [6].

Динамика численности популяции рыжей полевки. За период исследований наблюдали шесть полных циклов: четыре трехлетних, один двухлетний и один четырехлетний. Двухлетний цикл состоит из года средней и высокой численности. Четырехлетний цикл представлен тремя годами низкой численности и пиковым годом. В трехлетних циклах годы низкой (спад), средней (подъем) и высокой (пик) численности следуют друг за другом [1].

Изменчивость жевательной поверхности M^3 моляра. Самые сложные по складчатости M^3 моляры (4/4) наименее многочисленны (11% от $n = 338$), наименее сложные встречаются в 41% случаев, а преобладают (48%) моляры второй категории складчатости (3/4 – 45% и 4/3 – 3%). Доминируют моляры с тремя замкнутыми дентиновыми полями (55%), с одним-двумя полями встречаются реже (30%), с четырьмя-пятью полями – самые малочисленные (15%). Разделение 2 встречается в 91% из 307 моляров, далее идут разделения 3 (72%), 4 (13%), 1 (8%) и отсутствие разделений (3%). Моляры всех трех категорий сложности для обоих признаков встречаются у полевок, достигших возраста около 15 мес.

Факторы, влияющие на изменчивость изучаемых показателей, оценивали с помощью логлинейного анализа. Положение в челюсти (правая и левая части) не влияет на изменчивость всех изучаемых признаков ($p > 0.42$). Если изменчивость числа замкнутых полей не связана с возрастом как для левых и правых моляров, так и для объединенной выборки ($\chi^2 < 7.3$, $df = 6$, $p > 0.29$), то частота первой категории складчатости повышается с возрастом ($\chi^2 > 12.7$, $df = 2$, $p < 0.002$): в возрасте 10–12 мес. она составляет 31% (левые- $s = 31\%$, правые- $d = 31\%$), а в 13–15 мес. достигает 48% ($s = 51\%$, $d = 46\%$). Подобные изменения наблюдали на выборках из других популяций этого вида [3, 7].

Изменчивость числа замкнутых полей меняется в зависимости от фазы популяционного цикла статистически значимо ($\chi^2 = 21.6$, $df = 4$, $p < 0.001$). Для односторонних выборок (правая либо левая сторона челюсти) эта связь также статистически значима ($\chi^2 > 11.8$, $df = 4$, $p < 0.02$). При низкой численности доля моляров третьей категории выше (35%, $s = 32\%$, $d = 39\%$), а первой – ниже (16%, $s = 16\%$, $d = 16\%$), чем при средней и высокой – соответственно 11% ($s = 12\%$, $d = 9\%$) и 11% ($s = 10\%$,

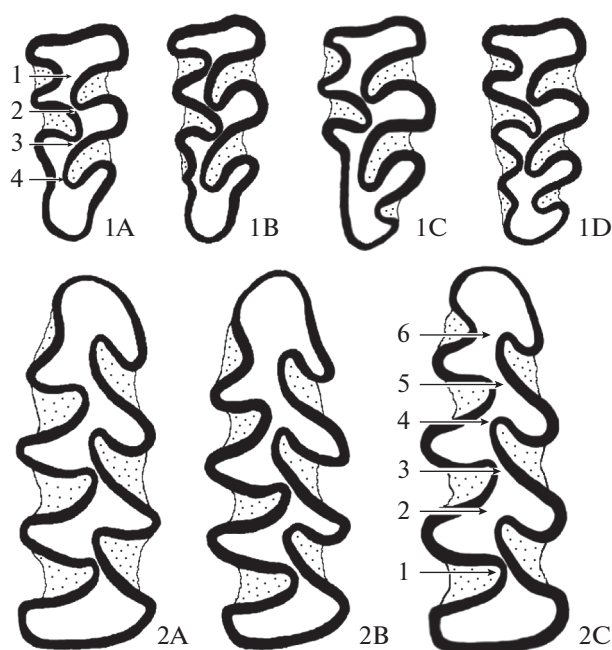


Рис 1. Морфотипы складчатости третьего верхнего (1А–1D) и первого нижнего (2А–2С) моляров. Цифры со стрелками – номера точек разделения дентинового поля.

$d = 11\%$), 41% ($s = 41\%$, $d = 41\%$) и 30% ($s = 31\%$, $d = 29\%$). Логлинейный анализ показал, что ни пол, ни возраст, ни сторона челюсти не изменяют характер этой зависимости, и она остается отрицательной (для трехфакторных взаимодействий $\chi^2 < 4.8$, $df = 4$, $p > 0.30$).

Из результатов логлинейного анализа следует, что для складчатости связь с фазами популяционного цикла более сложная. Она проявляется при взаимодействии либо с полом ($\chi^2 = 5.5$, $df = 1$, $p = 0.02$), либо с возрастом ($\chi^2 = 8.6$, $df = 1$, $p < 0.01$).

У самок доля моляров первой категории складчатости при низкой численности выше (56%, $s = 56\%$, $d = 56\%$, $\chi^2 > 4.5$, $df = 1$, $p < 0.04$), чем при средней и высокой вместе взятых (25%, $s = 22\%$, $d = 28\%$). У самцов доля моляров этой категории меняется от низкой численности (47%, $s = 53\%$, $d = 40\%$) к средней и высокой вместе взятых (47%, $s = 46\%$, $d = 48\%$) статистически незначимо ($\chi^2 < 0.3$, $df = 1$, $p > 0.58$). Эти же результаты могут быть представлены другим образом: различия в пропорциях категорий складчатости между самцами и самками при низкой численности отсутствуют, а при средней и высокой вместе взятых они выражены и заключаются в большей доле сложных моляров у самок (3/4), чем у самцов (1/2).

У полевок в возрасте 13–15 мес. частота моляров первой категории складчатости меняется по фазам популяционного цикла статистически незначимо – от 46% ($s = 48\%$, $d = 42\%$) до 51% ($s =$

52%, d – 50%, $\chi^2 < 0.5$, $df = 2$, $p > 0.77$). В возрасте 10–12 мес. эта частота при низкой численности выше (69%, s – 75%, d – 63%, $\chi^2 = >4.1$, $df = 1$, $p < 0.04$), чем при средней и высокой вместе взятых – 27% (s – 26%, d – 27%).

При низкой численности связь с возрастом доли моляров первой категории складчатости отрицательная ($R_s = -0.27$, $p = 0.03$) по сравнению с другими фазами популяционного цикла, когда она положительная ($R_s = 0.37$, $p = 0.003$ и $R_s = 0.25$, $p = 0.001$). Это могло произойти в результате действия избирательной элиминации в постнатальный период в пользу упрощенной категории складчатости при низкой численности среди полевок, имеющих возраст 10–12 мес. Сбалансированный полиморфизм складчатости М³ моляра у рыжей полевки трактуется как проявление двухаллельной системы с неполным доминированием [8, 9]. Видимо, рыжие полевки при низкой численности проявляют большую степень зеленоядности, чем при более высокой. В изучаемой популяции более высокая численность рыжих полевок чаще сочетается с большими урожаями шишек ели, являющейся основным лесобразующим элементом [1]. В годы низкой продукции семян лесобразующих деревьев в желудках рыжих полевок плодоядение встречается реже (19%), чем в годы высокой урожайности (70%) [10].

Изменчивость жевательной поверхности М₁ моляра. Моляры первой категории складчатости встречаются наиболее часто (44% от $n = 342$), второй и третьей категорий с одинаковой частотой – 27% и 29%. Моляры с тремя замкнутыми полями преобладают (59%), с четырьмя-пятью встречаются реже (30%), с одним-двумя наиболее малочисленные (11%). Чаще (в 95 и 90% случаев) встречаются разделения 1 и 3, далее идут разделения 4 (19%), 5 (13%), отсутствие разделений (3%) и разделение 2 (2%). Разделение 6 и моляры с более чем четырьмя разделениями не обнаружены. Моляры всех трех градаций сложности для обоих признаков встречаются у полевок вплоть до возраста 15 мес.

Как и для М³ моляра, изменчивость числа замкнутых дентиновых полей для М₁ моляра не связана с возрастом как для левых и правых моляров, так и для объединенной выборки ($\chi^2 < 2.1$, $df = 2$, $p > 0.34$). Для категорий складчатости М₁ моляра такая связь присутствует. Частота моляров первой категории складчатости повышается с возрастом ($\chi^2 = 13.0$, $df = 2$, $p < 0.002$): в возрасте 10–12 мес. она составляет 34% (s – 31%, d – 36%), а в 13–15 мес. эта частота достигает 51% (s – 51%, d – 52%). Подобные изменения наблюдали на выборках из других популяций этого вида [3].

Изменчивость числа замкнутых полей М₁ моляра меняется в зависимости от фазы популяци-

онного цикла статистически значимо ($\chi^2 = 21.5$, $df = 4$, $p < 0.001$). Доля моляров с четырьмя-пятью замкнутыми полями при низкой численности выше (48%), чем при средней (24%) и высокой (27%). Для односторонних выборок эта связь также статистически значима ($\chi^2 > 5.5$, $df = 1$, $p < 0.02$). Изменение некоторых элементов жевательной поверхности, связанных с числом замкнутых полей на М₁ моляре, в зависимости от динамики численности наблюдали у рыжей полевки [11].

Для категорий складчатости связь с фазами популяционного цикла отсутствует ($\chi^2 < 6.1$, $df = 4$, $p > 0.19$). На выборках, состоящих из прибылых особей, такую связь наблюдали [3].

Взаимосвязь между составляющими изменчивости жевательной поверхности М³ и М₁ моляров между собой и другими факторами. Для установления этой взаимосвязи мы использовали множественную регрессию. Когда складчатость М³ моляра выступает в роли зависимой переменной, только пол ($B = 0.21 \pm 0.07$, $p < 0.01$) и возраст ($B = -0.19 \pm 0.08$, $p < 0.02$) из всего набора независимых переменных статистически значимо влияют на нее, а фазы популяционного цикла влияют на уровне тенденции ($B = 0.08 \pm 0.05$, $p = 0.07$). Для складчатости М₁ моляра, числа замкнутых полей М³ и М₁ моляров и стороны челюсти $B < 0.05 \pm 0.04$, $p > 0.29$.

Если в роли зависимой переменной выступает число замкнутых полей М³ моляра, то статистически значимые связи наблюдаются с фазами популяционного цикла ($B = -0.15 \pm 0.04$, $p < 0.001$) и числом замкнутых полей М₁ моляра ($B = 0.37 \pm 0.06$, $p < 0.001$), а на уровне тенденции – с возрастом ($B = -0.13 \pm 0.07$, $p = 0.07$). Для складчатости М³ и М₁ моляров, пола и стороны челюсти $B < 0.07 \pm 0.04$, $p > 0.18$.

При использовании складчатости М₁ моляра в роли зависимой переменной обнаружены статистически значимые связи с возрастом ($B = -0.27 \pm 0.09$, $p < 0.01$) и числом замкнутых полей М₁ моляра ($B = 0.17 \pm 0.08$, $p < 0.03$). Для складчатости и числа замкнутых полей М³ моляра, фаз популяционного цикла, пола и стороны челюсти $B < 0.10 \pm 0.06$, $p > 0.18$.

При использовании числа замкнутых полей М₁ моляра в роли зависимой переменной обнаружены статистически значимые связи с числом замкнутых полей М³ моляра ($B = 0.32 \pm 0.05$, $p < 0.001$), со складчатостью М₁ моляра ($B = 0.09 \pm 0.04$, $p < 0.03$) и полом ($B = 0.13 \pm 0.06$, $p < 0.05$). Для складчатости М³ моляра, фаз популяционного цикла, возраста и стороны челюсти $B < 0.07 \pm 0.04$, $p > 0.18$. Если исключить из числа независимых переменных число замкнутых полей М³ моляра, то связь с

фазами популяционного цикла становится статистически значимой ($B = -0.10 \pm 0.04, p < 0.03$).

В целом результаты множественного регрессионного анализа хорошо согласуются с данными логлинейного анализа. Кроме того, они позволили установить, что изменчивость складчатости M^3 моляра не связана с изменчивостью ни числа замкнутых полей этого же моляра, ни с одной из составляющих изменчивости жевательной поверхности M_1 моляра. В то же время между числом замкнутых полей M^3 и M_1 моляров, складчатостью и числом замкнутых полей M_1 моляра наблюдается взаимосвязь.

Таким образом, впервые у перезимовавших особей рыжей полевки изучена изменчивость числа замкнутых дентиновых полей M^3 и M_1 моляров в зависимости от фаз динамики численности, возраста, пола и положения в челюсти. Обнаружено ранее неизвестное, ярко выраженное явление, состоящее в увеличении при низкой численности популяции доли M^3 и M_1 моляров с повышенным числом замкнутых дентиновых полей на жевательной поверхности. Вероятно, это явление возникает как приспособление к большей степени зеленоядности в данный период. Оно могло возникнуть в результате действия избирательной элиминации отдельных особей. На представителях Arvicolinae из лабораторных колоний было показано, что число замкнутых полей — наследственно детерминированный признак [12, 13]. Известно также, что более зеленоядная красно-серая полевка (*Cl. rufocanus*) отличается большим числом замкнутых полей на жевательной поверхности M^3 и M_1 моляров [14].

Следовательно, у замкнутых дентиновых полей M^3 и M_1 моляров не выражена возрастная изменчивость в пределах перезимовавших особей, в то время как складчатость M^3 и M_1 моляров подвержена этой изменчивости. Последнее было известно ранее и подтверждено нами.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119031890087-7 Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чепраков М.И. Изменчивость демографических характеристик рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в циклической популяции // Экология. 2018. № 4. С. 312–317. [Cheprakov M.I. Variability of demographic parameters in a cyclic population of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // Rus. J. Ecol. 2018. V. 49. № 4. P. 343–348.]
2. Окулова Н.М., Андреева Т.А. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) по данным изменчивости жевательной поверхности зуба M^3 // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 8. С. 991–1003.
3. Zejda J., Zukal J., Steiner H.M. Variation in the shape pattern of molars in populations of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Fol. Zool. 1994. V. 43. № 2. P. 121–133.
4. Оленев Г.В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 102–115. [Olenev G.V. Determining the age of cyclomorphic rodents: functional-ontogenetic determination, ecological aspects // Rus. J. Ecol. 2009. V. 40. № 2. P. 93–104.]
5. Markova E.A., Malygin V.M., Montuire S. et al. Dental variation in sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia): between-species comparisons and geography of morphotype dental patterns // J. Mammal. Evol. 2010. V. 17. P. 121–139.
6. Bishop Y.M., Fienberg S.E., Holland P.W. Discrete multivariate analysis: theory and practice. New York: Springer Science et Business Media, 2007. 559 p.
7. Zejda J. The influence of age on the formation of the third upper molar in the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) (Mammalia: Rodentia) // Fol. Zool. 1960. V. 9. № 2. P. 159–166.
8. Steven D.M. Untersuchungen über die britischen formen von *Clethrionomys* // Z. Säugetierk. 1955. Bd 20. H 2–3. S. 70–74.
9. Bauchau V., Chaline J. Variabilité de la troisième molaire supérieure de *Clethrionomys glareolus* (Arvicolidae, Rodentia) et sa signification évolutive // Mammalia. 1987. V. 51. № 4. P. 587–598.
10. Drozd A. Food habits and food supply of rodents in the beech forest // Acta Theriol. 1966. V. 11. № 10–20. P. 363–384.
11. Фоминых М.А., Маркова Е.А., Бородин А.В., Давыдова Ю.А. Внутривидовая изменчивость одонтометрических признаков рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber, 1780 на Среднем Урале // Экология. 2010. № 6. С. 468–471. [Fominykh M.A., Markova E.A., Borodin A.V., Davydova Yu. A. Intrapopulation variation in odontometric characters of the bank vole *Myodes glareolus* Schreber, 1780 in the Middle Urals // Rus. J. Ecol. 2010. V. 41. № 2. P. 93–104.]
12. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
13. Markova E., Smirnov N. Phenotypic diversity arising from a limited number of founders: A study of dental variation in laboratory colonies of collared lemmings, *Dicrostonyx* (Rodentia: Arvicolinae) // Biol. J. Linn. Soc. 2018. V. 125. P. 777–793.
14. Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука, 1977. 502 с.