

УДК 599.323.43:591.431.4:574.34

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ М<sup>3</sup> И М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> моляров у перезимовавших рыжих полевок. Для этого необходимо было: 1) оценить влияние факторов (независимых переменных) на изменчивость таких составляющих жевательной поверхности М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> (табл. 1) и 342 первых нижних моляра М<sub>1</sub> (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 М<sup>3</sup> 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 М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> и с четырьмя BSA и четырьмя LSA (4/4, 2A) для М<sub>1</sub>. Во вторую категорию включали моляры с семью SA (4/3, 1B и 3/4, 1C) для М<sup>3</sup> и со слабо выраженным 5LSA для М<sub>1</sub> (2B). В третью категорию попадали моляры с восемью SA (4/4, 1D) для М<sup>3</sup> и хорошо выраженным 5LSA для М<sub>1</sub> (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  $\chi^2$ , 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

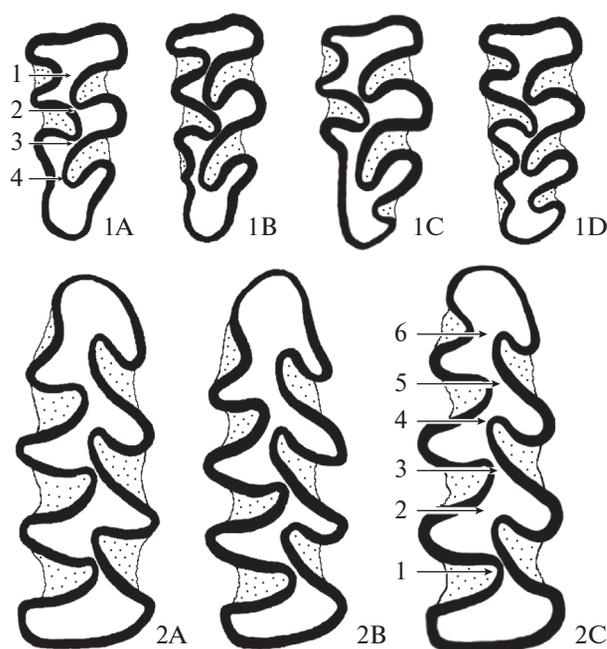
зависимую переменную. Взаимодействие факторов в их влиянии на переменную отклика также может быть оценено. Логлинейный анализ позволяет представить многомерную таблицу частот как отражение главных и взаимодействующих влияний, которые складываются линейным образом. Статистическая значимость влияния оценивается с помощью статистики  $\chi^2$  [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 М<sup>3</sup> 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 плодоем встречается реже (19%), чем в годы высокой урожайности (70%) [10].

**Изменчивость жевательной поверхности М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> моляра, изменчивость числа замкнутых дентиновых полей для М<sub>1</sub> 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 М<sub>1</sub> 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 М<sub>1</sub> 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 М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> моляров между собой и другими факторами.** Для установления этой взаимосвязи мы использовали множественную регрессию. Когда складчатость М<sup>3</sup> 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 М<sub>1</sub> моляра, числа замкнутых полей М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> моляров и стороны челюсти  $B < 0.05 \pm 0.04$ ,  $p > 0.29$ .

Если в роли зависимой переменной выступает число замкнутых полей М<sup>3</sup> моляра, то статистически значимые связи наблюдаются с фазами популяционного цикла ( $B = -0.15 \pm 0.04$ ,  $p < 0.001$ ) и числом замкнутых полей М<sub>1</sub> 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 М<sup>3</sup> и М<sub>1</sub> моляров, пола и стороны челюсти  $B < 0.07 \pm 0.04$ ,  $p > 0.18$ .

При использовании складчатости М<sub>1</sub> моляра в роли зависимой переменной обнаружены статистически значимые связи с возрастом ( $B = -0.27 \pm 0.09$ ,  $p < 0.01$ ) и числом замкнутых полей М<sub>1</sub> моляра ( $B = 0.17 \pm 0.08$ ,  $p < 0.03$ ). Для складчатости и числа замкнутых полей М<sup>3</sup> моляра, фаз популяционного цикла, пола и стороны челюсти  $B < 0.10 \pm 0.06$ ,  $p > 0.18$ .

При использовании числа замкнутых полей М<sub>1</sub> моляра в роли зависимой переменной обнаружены статистически значимые связи с числом замкнутых полей М<sup>3</sup> моляра ( $B = 0.32 \pm 0.05$ ,  $p < 0.001$ ), со складчатостью М<sub>1</sub> моляра ( $B = 0.09 \pm 0.04$ ,  $p < 0.03$ ) и полом ( $B = 0.13 \pm 0.06$ ,  $p < 0.05$ ). Для складчатости М<sup>3</sup> 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 М<sup>3</sup> 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. Saugetierk. 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.