



УДК:591.431:599.322/324:571.6  
DOI <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.28.63>

## Диапазон изменчивости углов рисунка жевательной поверхности коренных зубов красной полёвки *Myodes rutilus* (Rodentia, Arvicolinae) Дальнего Востока России

И. В. Донченко, А. В. Сенчик

Дальневосточный государственный аграрный университет, г. Благовещенск, Россия  
E-mail: [ivan.v.donchenko@yandex.ru](mailto:ivan.v.donchenko@yandex.ru)

**Аннотация.** На материалах многолетних сборов изучена изменчивость входящих и выступающих углов рисунка жевательной поверхности первых нижних ( $M_1$ ) и третьих верхних ( $M^3$ ) коренных зубов у красных полёвок *Myodes rutilus*, обитающих на Дальнем Востоке России. Рассчитаны теоретически возможные спектры вариантов (St – theoretical spectrum) для углов  $M_1$  и  $M^3$  лесных полёвок рода *Myodes*. Установлены общие закономерности качеств изменчивости признаков  $M_1$  и  $M^3$ , определено соотношение теоретического (St) и реального спектров изменчивости (Sr – real spectrum) обоих моляров. Выполнено сравнение реального разнообразия вариантов  $M_1$  и  $M^3$  у животных из материковых и изолированных островных популяций. Исследование подтверждает общую биологическую закономерность, показывая на популяционно-видовом уровне стабильность морфологического разнообразия зубной системы *Myodes rutilus*.

**Ключевые слова:** Rodentia, Cricetidae, *Myodes rutilus*, изменчивость, жевательная поверхность коренных зубов, Дальний Восток России, эпигенетическая теория эволюции, синтетическая теория эволюции.

**Для цитирования:** Донченко И. В., Сенчик А. В. Диапазон изменчивости углов рисунка жевательной поверхности коренных зубов красной полёвки *Myodes rutilus* (Rodentia, Arvicolinae) Дальнего Востока России // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2019. Т. 28. С. 63–90. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.28.63>

### Введение

Виды лесных полёвок рода *Myodes* (*Clethrionomys*) широко распространены в зоне бореальных лесов Евразии и Северной Америки, играют значительную роль в трофических цепях экосистем. Высокий интерес исследователей к этим видам определяют их массовость, биоценотическая и хозяйственная значимость [Европейская рыжая ... , 1981; The Biology of the Vole ... , 1998]. Виды лесных полёвок используются в палеоэкологических, биостратиграфических и экологических исследованиях, в том числе для биомониторинга на популяционном уровне [Бородин, 1992; Васильев, Васильева, Большаков, 2007; Маркова, Струкова, Бородин, 2017]. У грызунов подсемейства Arvicolinae рисунок жевательной поверхности коренных зубов, особенно первых нижних ( $M_1$ ) и третьих верхних ( $M^3$ ), используется

при описании видов, подвидов, анализа популяций, построении филогенетических систем, а также для совместного анализа морфологических и молекулярно-генетических данных [Abramson, Abramov, Varanova, 2009]. Поскольку одонтологическая диагностика рецентных и ископаемых полёвок этого рода до настоящего времени не доведена до совершенства [Бородин, 1992; Бородин, Коурова, Маркова, 2005; Бородин, Маркова, 2014; Смирнов, Большаков, Бородин, 1986; Tegelstrom, 1987], поиски новых путей изучения изменчивости зубов остаются актуальными.

Существует ряд методик изучения изменчивости рисунка жевательной поверхности, преимущественно используются те из них, которые основаны на выделении морфотипов [Огнёв, 1950; Большаков, Васильева, 1980; Бородин, Коурова, Маркова, 2005; Маркова, 2013; *The Biology of the Vole ...*, 1998 и др.]. Современные методы развиваются в направлении усиления математического аппарата, что делает возможным значительно увеличить число анализируемых признаков, но в конечном итоге позволяют лишь измерять степень сходства и достоверность различий сравниваемых объектов. Для выявления свойств самой изменчивости используется метод спектров, разработанный Е. Е. Коваленко [1996а, б]. Суть метода состоит в том, что первоначально рассчитывается спектр теоретически возможных вариантов строения структуры, а затем полученный максимальный спектр используется как инструмент анализа для оценки биологического разнообразия. Этот инструмент незаменим как внешняя точка отсчёта по отношению к сравниваемым рядам гомологической изменчивости объектов.

Целью настоящей работы является анализ диапазона изменчивости углов рисунка жевательной поверхности  $M_1$  и  $M^3$  у обитающих на Дальнем Востоке России (ДВР) красных полёвок (*Myodes rutilus*), выполненный с использованием метода спектров. Для реализации этого подхода были поставлены следующие задачи: рассчитать теоретически ожидаемую изменчивость данной структуры (theoretical spectrum – St); оценить реальную изменчивость структуры (real spectrum – Sr) относительно теоретически ожидаемой изменчивости данной структуры (St); очертить спектр наиболее вероятных для структуры комбинаций (possible spectrum – Sp).

### **Материалы и методика**

Красная полёвка выбрана в качестве объекта исследования как экологически пластичный эвритопный вид, населяющий все типы лесных и кустарниковых местообитаний. Вид широко распространён, его ареал охватывает лесную зону от Швеции и Норвегии на западе через всю Евразию до западных частей Северной Америки, заходя на север в лесотундру и южную тундру, на юг – в лесостепные участки Западной Сибири, Северного Казахстана и горные леса Северной Монголии, далее на северо-восток Китая, п-ов Корея и север Японии (о. Хоккайдо) [Каталог млекопитающих ... , 1981; Громов, Ербаева, 1995]. На территории ДВР красная полёвка распространена от южных районов Приморья до Чукотского п-ова, включая Камчатку. Обитает на островах Шантарских, Карагинский, Сахалин, Северных Кури-

лах (Парамушир) и Командорских [Огнёв, 1950; Тимофеева, Быков, 1975; Воронов, 1982; Конева, 1983; Костенко, 2000; Костенко, Нестеренко, 2004] (рис. 1). Повсеместно поселяется в жилых и хозяйственных постройках человека [Позвоночные животные ..., 1996].

Исследованы все описанные подвиды *Myodes rutilus* (*M. r. jochensoni* Allen, 1903; *M. r. amurensis* Schrenk, 1859; *M. r. micado* Thomas, 1905) [Громов, Поляков, 1977; Каталог млекопитающих, 1981; Громов, Ербаева, 1995; Костенко, 2000; Абрамсон, Лисовский, 2012; Abe, Fujimaki, Higuchi, 1984; Musser, Carleton, 2005], обитающие на территории ДВР. Используются материалы из коллекций лаборатории териологии Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (г. Владивосток), Дальневосточного федерального университета (ДВФУ) (г. Владивосток), Зоологического музея Московского государственного университета. Всего из коллекций обработано 3110 первых нижних моляров ( $M_1$ ) и 3150 третьих верхних моляров ( $M^3$ ) от 1693 черепов красной полёвки (табл. 1).

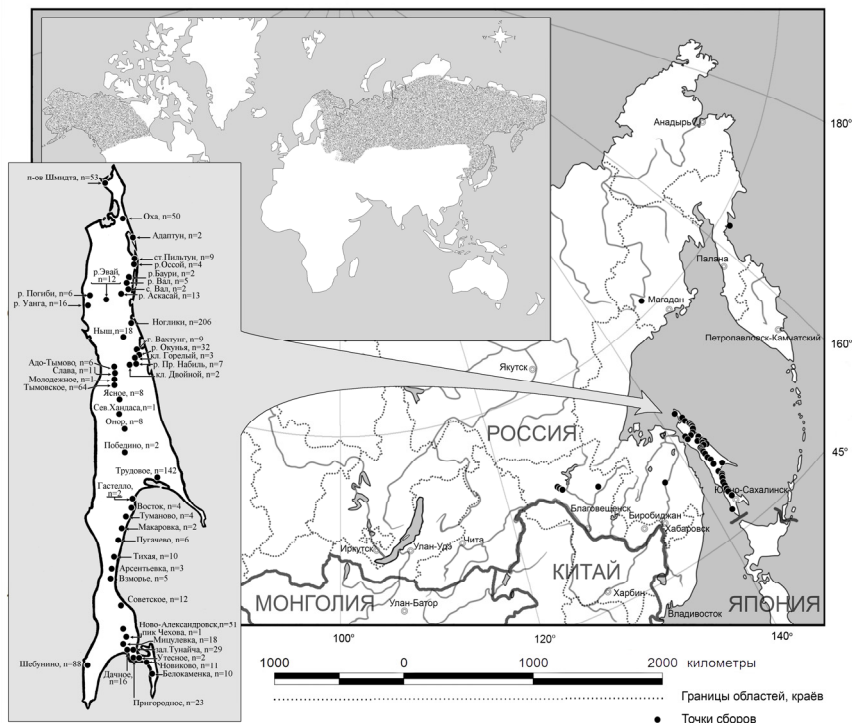


Рис. 1. Карта-схема точек сборов материалов на территории Дальнего Востока России, в том числе на о. Сахалин (врезка), и ареал красной полёвки в Голарктике (врезка)

Использованы преимущественно крупные выборки, единовременно собранные в одном месте. Малочисленные выборки объединены с учётом места и времени сбора (см. рис. 1 и табл. 1; о. Сахалин «Север» № 1, 2, «Поясок», «Юг» и о. Сахалин, 1967–2002 гг.).

Таблица 1

Характеристика использованных выборок черепов красной полёвки с территории ДВР

№	Подвид, место и дата сборов	Кол-во cranium	Кол-во M <sub>1</sub>	Кол-во M <sup>3</sup>
1	<i>M. r. jochensoni</i> , п-ов Чукотка, верховья р. Колымы, август 1975 г.	99	184	176
2	<i>M. r. jochensoni</i> , о. Карагинский, август 1975 г.	133	244	246
3	<i>M. r. amurensis</i> , Хабаровский край, Пивань, июль – август 1976 г.	80	152	134
4	<i>M. r. amurensis</i> , Амурская обл., верховья р. Зея, август – сентябрь 1978 г.	105	200	192
5	<i>M. r. amurensis</i> , Амурская обл., верховья р. Зея, июль – август 1979 г.	62	120	114
6	<i>M. r. amurensis</i> , Амурская обл., верховья р. Зея, май – сентябрь 1980 г.	63	120	114
7	<i>M. r. amurensis</i> , Амурская обл., р. Селемджа, сентябрь 1979 г.	147	292	288
8	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, п-ов Шмидта, август 2002 г.	53	106	106
9	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, пос. Ноглики, октябрь 1974 г.	202	346	354
10	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, «Север» № 1: пос. Оха, октябрь 1974 г.; площадка Адаптун (Пильтунская коса Пильтунского залива), стационар Пильтун, зал. Чайво, август 2001 г.; р. Осой, сентябрь 2001 г.; р. Вал и с. Вал, сентябрь 2001 г.; р. Баури, сентябрь 2001 г.; р. Аскасай, сентябрь 2001 г.; р. Эвай, февраль 2001 г.; пос. Ныш, сентябрь 2002 г.; р. Погиби, октябрь 2002 г.; устье р. Уанга, октябрь 2002 г.	136	250	252
11	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, «Север» № 2: с. Адо-Тымово, август 2000 г.; пос. Слава, август 2000 г.; с. Слава-Молодёжное, август 2001 г.; с. Тымовское, август 2001 г.; с. Ясное, август 2001 г., г. Вахтунг, август 2001 г.; р. Вось, август 2001 г.; р. Прав. Набиль, сентябрь 2001 г.; верховья кл. Горелый, сентябрь 2001 г.; р. Мутная, сентябрь 2001 г.; р. Пиленга, сентябрь 2002 г.; р. Сев. Хандаса, сентябрь 2002 г.; пос. Омор, октябрь 2002 г.; с. Победино, октябрь 2002 г.	107	188	196
12	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, пос. Шебунино, август – сентябрь 1974 г.	84	162	150
13	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, с. Трудовое, сентябрь 1974 г.	142	266	268
14	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, с. Тымовское, сентябрь 1974 г.	58	110	102
15	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, «Поясок»: пос. Гастелло, сентябрь 1991 г.; пос. Восток, август 2001 г.; ст. Туманово, сентябрь 2001 г.; р. Макаровка, июль 2000 г.; с. Пугачёво, август 2000 г.; ст. Тихая, сентябрь 2000 г.; пос. Арсентьевка, сентябрь 2002 г.; ст. Взморье, октябрь 2002 г.	35	60	66
16	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, «Юг»: с. Советское, май – июнь 1969 г.; г. Ново-Александровск, июль 1973 г.; с. Мицулёвка, июнь 1977 г.; пик Чехова, июль 1977 г.; пос. Калинино, август 1977 г.; с. Новиково, июль 2002 г.; зал. Тунайча, август 2002 г.; с. Дачное, август 2002 г.; с. Пригородное, сентябрь 2001 г.; стационар Белокаменка, август–октябрь 1967 г.	170	320	320
17	<i>M. r. micado</i> , о. Сахалин, 1967–2002 гг.	17	30	32
	Всего	1693	3150	3110

Наиболее изменчивыми частями жевательной поверхности моляров считаются передняя непарная петля  $M_1$  и задняя непарная петля  $M^3$  [Воронцов, 1967; Лозан, 1971, 1974; Fleishmann, 1891; Hinton, 1926; Guthrie, 1965]. Особое внимание в методике уделяется изменчивости этих отделов в области завершающей оконечности, в которой в онто- и филогенезе предполагается появление и развитие углов.

Для записи количества и взаимного расположения углов зуба использованы численные обозначения, названные вариантами. Помимо хорошо выраженных выступающих и входящих углов, углами также названы изгибы эмалевой линии на завершающей оконечности передней и задней непарных петель  $M_1$  и  $M^3$ . Завершающей оконечностью здесь назван участок передней и задней петель  $M_1$  и  $M^3$ , не входящий в состав хорошо выраженных углов (рис. 2, 3). По отношению к площади непарных петель зуба выгнутые вовне изгибы линии названы выступающими углами, а вогнутые внутрь – входящими. Количество выступающих углов отражает большой вариант. Малый вариант учитывает не только выступающие, но и входящие углы. Таким образом, каждый большой вариант включает в себя малые варианты с одинаковым количеством выступающих углов. Данная иерархия использована в табл. 2–7 и рис. 4.

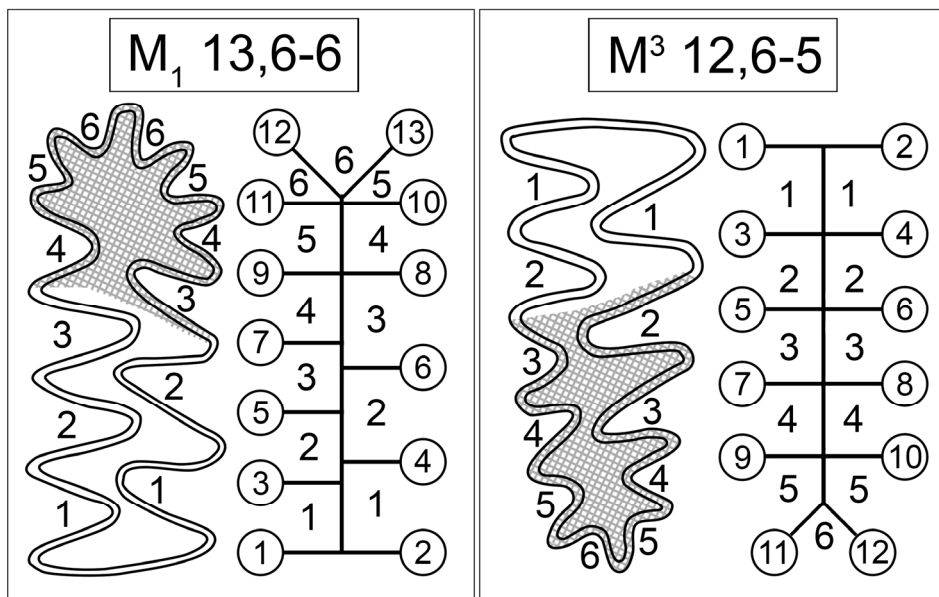


Рис. 2. Изображения (слева) и схемы (справа) теоретически возможных вариантов  $M_1$  и  $M^3$  с наибольшим количеством входящих и выступающих углов для жевательной поверхности лесных полёвок. На схемах окружностями обведены числа, обозначающие выступающие углы. В рамках приведены обозначения малых вариантов (13,6-6 и 12,6-5). Штриховкой указаны передняя непарная петля  $M_1$  и задняя непарная петля  $M^3$ , для которых проведён расчёт спектров теоретически возможных вариантов (St)

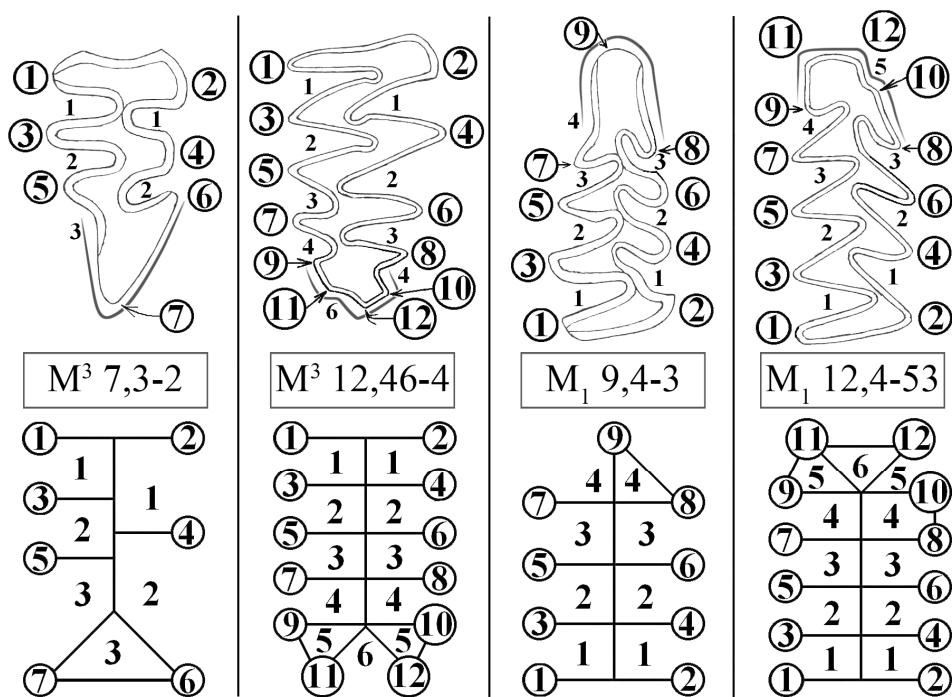


Рис. 3. Изображения и схемы вариантов жевательной поверхности  $M_1$  и  $M^3$  четырёх конкретных особей красных полёвок из выборок с территории ДВР. Окружностями обведены числа, обозначающие выступающий угол. В рамках приведены обозначения (характеристики) малых вариантов. На каждом изображении жевательной поверхности параллельной чертой отмечен участок передней и задней непарных петель  $M_1$  и  $M^3$ , на котором углы отмечались без учёта их выраженности

Пределы реальной изменчивости моляров полёвок подробно описаны [Огнёв, 1950; Ангерманн, 1973; Большаков, Васильева, Малеева, 1980; Бородин, Маркова, 2014; Rörig, Bögner, 1905 и др.], поэтому нам известны реальные большие варианты зубов с минимальным и максимальным количеством выступающих углов, а также минимально и максимально возможное количество входящих углов для каждого большого варианта. Опираясь на данные реальные ограничения изменчивости зубов, можно вычислить все возможные комбинации выступающих и входящих углов (St малых вариантов) (см. рис. 2).

Примеры разноски наблюдений по вариантам приведены на рис. 3. Если рассматривать изображения жевательной поверхности четырёх зубов слева направо (см. рис. 3), то к варианту 7,3-2 отнесён  $M^3$  экземпляра № 12136 (колл. БПИ, о. Сахалин, р. Пиленга, 28.09.2002). К варианту 12,46-4 отнесён  $M^3$  экземпляра № 3833, а к варианту 9,4-3 –  $M_1$  экземпляра № 3763 (колл. БПИ, о. Сахалин, окр. пос. Трудовое, сентябрь 1974 г.). К варианту 12,4-53 отнесён  $M_1$  экземпляра № 33 (колл. ДВФУ, о. Сахалин, п-ов Шмидта, 22.09.2002). Под каждым изображением жевательной поверхности в рамке помещено обозначение соответствующего малого варианта, включающее

три числа. Число крайнее слева перед запятой обозначает количество всех выступающих углов: взятое отдельно, оно соответствует большому варианту. Два числа после запятой, разделённые прочерком, обозначают входящие углы. Для  $M_1$  число перед прочерком обозначает количество входящих углов с лингвальной, а после прочерка – с лабиальной стороны. Для  $M^3$  числа, обозначающие входящие углы с лингвальной и лабиальной сторон, взаимно меняются местами. В случаях, когда на жевательной поверхности зуба нет входящего угла, на схеме между соседними выступающими углами проведена черта, «закрывающая» отсутствующий входящий угол. Отсутствующие входящие углы также не обозначены числами на изображении моляра.

**Результаты**

Общее количество реальных больших вариантов (Sr) углов  $M_1$  и  $M^3$  равно шести для каждого: для  $M_1$  это варианты 8–13, для  $M^3$  – 7–12. Малые варианты (St) (комбинации выступающих и входящих углов) рассчитаны в пределах данных реализованных больших вариантов. Общее число теоретически возможных малых вариантов (St) углов  $M_1$  и  $M^3$  равно 252 для каждого (табл. 2–7). Численные обозначения больших вариантов на рис. 4 и в табл. 2–7 ранжированы сверху вниз по убыванию количества выступающих углов. Реальные малые варианты на рис. 4 и численные обозначения малых вариантов в табл. 2–7 в горизонтальных рядах ранжированы слева направо по возрастанию количества входящих углов.

Таблица 2

Спектр теоретически возможных малых вариантов углов  $M_1$  (St  $M_1$ ) лесных полёвок рода *Myodes* и реальный спектр (Sr  $M_1$ ) *M. rutilus* в объединённой выборке с территории ДВР ( $n = 3150$ )

		St $M_1$							
Реальные большие варианты	13	13,3–6	13,36–6	13,35–6	13,356–6	13,4–6	13,46–6	13,5–6	13,6–6
		13,3–6542	13,36–6542	13,35–6542	13,356–6542	13,4–6542	13,46–6542	13,5–6542	13,6–6542
		13,3–653	13,36–653	13,35–653	13,356–653	13,4–653	13,46–653	13,5–653	13,6–653
		13,3–652	13,36–652	13,35–652	13,356–652	13,4–652	13,46–652	13,5–652	13,6–652
		13,3–64	13,36–64	13,35–64	13,356–64	13,4–64	13,46–64	13,5–64	13,6–64
		13,3–642	13,36–642	13,35–642	13,356–642	13,4–642	13,46–642	13,5–642	13,6–642
		13,3–63	13,36–63	13,35–63	13,356–63	13,4–63	13,46–63	13,5–63	13,6–63
		13,3–62	13,36–62	13,35–62	13,356–62	13,4–62	13,46–62	13,5–62	13,6–62
		13,3–5	13,36–5	13,35–5	13,356–5	<b>13,4–5</b>	13,46–5	<b>13,5–5</b>	13,6–5
		13,3–542	13,36–542	13,35–542	13,356–542	13,4–542	13,46–542	13,5–542	13,6–542
	13,3–53	13,36–53	13,35–53	13,356–53	<b>13,4–53</b>	13,46–53	13,5–53	13,6–53	
	13,3–52	13,36–52	13,35–52	13,356–52	13,4–52	13,46–52	13,5–52	13,6–52	
	13,3–4	13,36–4	13,35–4	13,356–4	13,4–4	13,46–4	13,5–4	13,6–4	
	13,3–42	13,36–42	13,35–42	13,356–42	13,4–42	13,46–42	13,5–42	13,6–42	
	13,3–3	13,36–3	13,35–3	13,356–3	13,4–3	13,46–3	13,5–3	13,6–3	
	13,3–2	13,36–2	13,35–2	13,356–2	13,4–2	13,46–2	13,5–2	13,6–2	
	12	12,3–5	12,36–5	12,35–5	12,356–5	<b>12,4–5</b>	12,46–5	<b>12,5–5</b>	12,6–5
		12,3–542	12,36–542	12,35–542	12,356–542	12,4–542	12,46–542	12,5–542	12,6–542
		12,3–53	12,36–53	12,35–53	12,356–53	<b>12,4–53</b>	12,46–53	<b>12,5–53</b>	12,6–53
		12,3–52	12,36–52	12,35–52	12,356–52	12,4–52	12,46–52	12,5–52	12,6–52
12,3–4		12,36–4	12,35–4	12,356–4	<b>12,4–4</b>	12,46–4	<b>12,5–4</b>	12,6–4	
12,3–42		12,36–42	12,35–42	12,356–42	12,4–42	12,46–42	12,5–42	12,6–42	
12,3–3		12,36–3	12,35–3	12,356–3	<b>12,4–3</b>	12,46–3	<b>12,5–3</b>	12,6–3	
12,3–2	12,36–2	12,35–2	12,356–2	12,4–2	12,46–2	12,5–2	12,6–2		

Окончание табл. 2

	<b>11</b>	11,3-4	11,3-5	11,35-4	11,35-5	<b>11,4-4</b>	<b>11,4-5</b>	<b>11,5-4</b>	<b>11,5-5</b>
		11,3-42	11,3-542	11,35-42	11,35-542	11,4-42	11,4-542	11,5-42	11,5-542
		11,3-3	11,3-53	11,35-3	11,35-53	<b>11,4-3</b>	<b>11,4-53</b>	<b>11,5-3</b>	<b>11,5-53</b>
		11,3-2	11,3-52	11,35-2	11,35-52	11,4-2	11,4-52	11,5-2	11,5-52
	<b>10</b>	<b>10,3-3</b>	<b>10,3-4</b>	10,35-3	10,35-4	<b>10,4-3</b>	<b>10,4-4</b>	<b>10,5-3</b>	10,5-4
		10,3-2	10,3-42	10,35-2	10,35-42	10,4-2	10,4-42	10,5-2	10,5-42
	<b>9</b>	9,3-2	<b>9,3-3</b>	9,3-42	9,3-4	9,4-2	<b>9,4-3</b>	9,4-42	<b>9,4-4</b>
	<b>8</b>	8,3-2	<b>8,3-3</b>	<b>8,4-2</b>	<b>8,4-3</b>				

Примечание: жирным шрифтом выделены реальные варианты (Sr) M<sub>1</sub> *M. rutilus* в объединённой выборке с территории ДВР.

Таблица 3

Спектр теоретически возможных малых вариантов углов M<sup>3</sup> (St M<sup>3</sup>)  
лесных полёвок рода *Myodes* и реальный спектр (Sr M<sup>3</sup>) *M. rutilus*  
в объединённой выборке с территории ДВР (n=3110)

		St M <sup>3</sup>							
Реальные большие варианты	<b>12</b>	12,26-5	12,256-5	12,246-5	12,2456-5	12,36-5	12,356-5	12,46-5	12,6-5
		12,26-542	12,256-542	12,246-542	12,2456-542	12,36-542	12,356-542	12,46-542	12,6-542
		12,26-53	12,256-53	12,246-53	12,2456-53	12,36-53	12,356-53	<b>12,46-53</b>	12,6-53
		12,26-52	12,256-52	12,246-52	12,2456-52	12,36-52	12,356-52	12,46-52	12,6-52
		12,26-4	12,256-4	12,246-4	12,2456-4	12,36-4	12,356-4	<b>12,46-4</b>	<b>12,6-4</b>
		12,26-42	12,256-42	12,246-42	12,2456-42	12,36-42	12,356-42	12,46-42	12,6-42
		12,26-3	12,256-3	12,246-3	12,2456-3	12,36-3	12,356-3	12,46-3	12,6-3
		12,26-2	12,256-2	12,246-2	12,2456-2	12,36-2	12,356-2	12,46-2	12,6-2
		12,2-5	12,25-5	12,24-5	12,245-5	12,3-5	12,35-5	12,4-5	12,5-5
		12,2-542	12,25-542	12,24-542	12,245-542	12,3-542	12,35-542	12,4-542	12,5-542
		12,2-53	12,25-53	12,24-53	12,245-53	12,3-53	12,35-53	12,4-53	12,5-53
		12,2-52	12,25-52	12,24-52	12,245-52	12,3-52	12,35-52	12,4-52	12,5-52
	12,2-4	12,25-4	12,24-4	12,245-4	12,3-4	12,35-4	<b>12,4-4</b>	<b>12,5-4</b>	
	12,2-42	12,25-42	12,24-42	12,245-42	12,3-42	12,35-42	12,4-42	12,5-42	
	12,2-3	12,25-3	12,24-3	12,245-3	12,3-3	12,35-3	12,4-3	12,5-3	
	12,2-2	12,25-2	12,24-2	12,245-2	12,3-2	12,35-2	12,4-2	12,5-2	
	<b>11</b>	11,2-5	11,25-5	11,24-5	11,245-5	<b>11,3-5</b>	11,35-5	<b>11,4-5</b>	11,5-5
		11,2-542	11,25-542	11,24-542	11,245-542	11,3-542	11,35-542	11,4-542	11,5-542
		11,2-53	11,25-53	11,24-53	11,245-53	11,3-53	11,35-53	<b>11,4-53</b>	11,5-53
		11,2-52	11,25-52	11,24-52	11,245-52	11,3-52	11,35-52	11,4-52	11,5-52
11,2-4		11,25-4	11,24-4	11,245-4	<b>11,3-4</b>	11,35-4	<b>11,4-4</b>	<b>11,5-4</b>	
11,2-42		11,25-42	11,24-42	11,245-42	11,3-42	11,35-42	11,4-42	11,5-42	
11,2-3		11,25-3	11,24-3	11,245-3	11,3-3	11,35-3	<b>11,4-3</b>	<b>11,5-3</b>	
11,2-2	11,25-2	11,24-2	11,245-2	11,3-2	11,35-2	11,4-2	11,5-2		
<b>10</b>	10,2-4	10,25-4	10,24-4	10,245-4	<b>10,3-4</b>	<b>10,35-4</b>	<b>10,4-4</b>	<b>10,5-4</b>	
	10,2-42	10,25-42	10,24-42	10,245-42	10,3-42	10,35-42	10,4-42	10,5-42	
	10,2-3	10,25-3	10,24-3	10,245-3	<b>10,3-3</b>	<b>10,35-3</b>	<b>10,4-3</b>	<b>10,5-3</b>	
	10,2-2	10,25-2	10,24-2	10,245-2	10,3-2	10,35-2	10,4-2	10,5-2	
<b>9</b>	9,2-3	9,2-4	9,24-3	<b>9,24-4</b>	<b>9,3-3</b>	<b>9,3-4</b>	<b>9,4-3</b>	<b>9,4-4</b>	
	9,2-2	9,2-42	9,24-2	9,24-42	9,3-2	9,3-42	9,4-2	9,4-42	
<b>8</b>	8,2-2	<b>8,2-3</b>	8,24-2	8,24-3	8,3-2	<b>8,3-3</b>	8,4-2	<b>8,4-3</b>	
<b>7</b>	<b>7,2-2</b>	<b>7,2-3</b>	<b>7,3-2</b>	<b>7,3-3</b>					

Примечание: Жирным шрифтом выделены реальные варианты (Sr) M<sup>3</sup> *M. rutilus* в объединённой выборке с территории ДВР.

Согласно нашим данным, из указанных возможных St для полёвок *Myodes* в изученном материале *M. rutilus* с территории ДВР реализована меньшая часть, около одной восьмой.



Так, среди 6 реализованных больших вариантов  $M_1$  в варианте 13 реализовано 3 из 128 возможных малых вариантов; в варианте 12 – 8 из 64; в варианте 11 – 8 из 32; в варианте 10 – 5 из 16; в варианте 9 – 3 из 8; в варианте 8 – 3 из 4. Таким образом, реальный спектр (Sr)  $M_1$  красной полёвки ДВР состоит из 30 малых вариантов (при  $n = 3150$ ) (см. табл. 2).

Реализовано также 6 больших вариантов  $M^3$ : в варианте 12 реализовано 5 из 128 возможных малых вариантов; в варианте 11 – 8 из 64; в варианте 10 – 8 из 32; в варианте 9 – 5 из 16; в варианте 8 – 3 из 8; в варианте 7 – 3 из 4. Таким образом, Sr  $M^3$  у *M. rutilus* Дальнего Востока России состоит из 32 реальных малых вариантов углов (при  $n = 3110$ ) (см. табл. 3).

Примеры реальных вариантов (Sr), присутствующих у *M. rutilus* ДВР, приведены на рис. 4.

Перейдём к рассмотрению частных выборок, входящих в состав обсуждавшейся выше объединённой выборки с территории ДВР.

У *M. rutilus* с о. Карагинский реализовано 4 больших варианта  $M_1$ : в варианте 12 реализовано 2 из 64 возможных малых вариантов; в варианте 11 – 3 из 32; в варианте 10 – 2 из 16; в варианте 9 – 1 из 8. Таким образом, Sr  $M_1$  состоит из 8 малых вариантов углов (при  $n = 244$ ) (см. табл. 4). Реализовано также 6 больших вариантов  $M^3$ : в варианте 12 – 3 из 128 возможных малых вариантов; в варианте 11 – 5 из 64; в варианте 10 – 8 из 32; в варианте 9 – 5 из 32; в варианте 8 – 4 из 16; в варианте 7 – 4 из 8, т. е. Sr  $M^3$  состоит из 12 реальных малых вариантов углов (при  $n=246$ ) (см. табл. 4).

У *M. rutilus* с о. Сахалин реализовано 6 больших вариантов  $M_1$ : в варианте 13 – 3 из 128 возможных малых вариантов; в варианте 12 – 8 из 64; в варианте 11 – 8 из 32; в варианте 10 – 4 из 16; в варианте 9 – 3 из 8; в варианте 8 – 3 из 4. Таким образом, Sr  $M_1$  состоит из 29 реальных малых вариантов (при  $n = 1838$ ) (см. табл. 5). Для  $M^3$  реализовано 6 больших вариантов: в варианте 12 – 5 из 128; в варианте 11 – 8 из 64; в варианте 10 – 7 из 32; в варианте 9 – 4 из 16; в варианте 8 – 3 из 8; в варианте 7 – 3 из 4, т. е. Sr  $M^3$  состоит из 30 реальных малых вариантов (при  $n = 1846$ ) (см. табл. 5).

В выборках *M. rutilus* с материковой части ДВР реализовано 4 больших варианта  $M_1$ : в варианте 12 – 5 из 64 возможных малых вариантов; в варианте 11 – 6 из 32; в варианте 10 – 4 из 16; в варианте 9 – 3 из 8. Таким образом, Sr  $M_1$  состоит из 18 реальных малых вариантов (при  $n = 1070$ ) (см. табл. 6). Также реализовано 6 больших вариантов  $M^3$ : в варианте 12 – 3 из 128 возможных малых вариантов; в варианте 11 – 5 из 64; в варианте 10 – 8 из 32; в варианте 9 – 5 из 16; в варианте 8 – 3 из 8; в варианте 7 – 2 из 4, т. е. Sr  $M^3$  состоит из 26 реальных малых вариантов (при  $n = 1018$ ) (см. табл. 6).

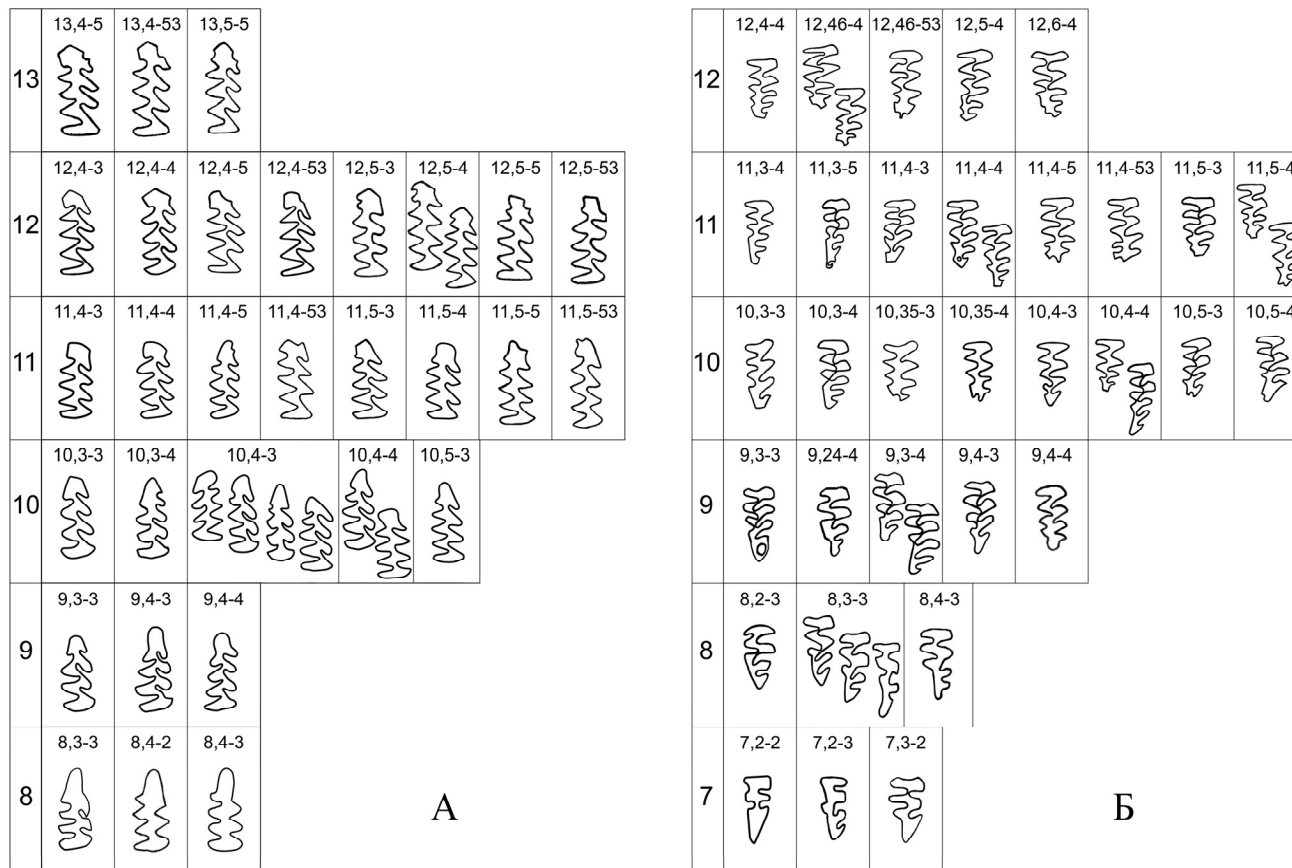


Рис. 4. Изображения зубов конкретных особей *M. rutilus* из объединённой выборки с территории ДВР, представляющие реальные спектры вариантов углов ( $St$ ) для  $M_1$  (А) и  $M^3$  (Б)

ЖЕВАТЕЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ ЗУБОВ КРАСНОЙ ПОЛЁВКИ

Спектры теоретически возможных малых вариантов углов (St)  $M_1$  и  $M^3$  лесных полёвок рода *Myodes* и реальных вариантов (Sr)  $M_1$  ( $n = 244$ ) и  $M^3$  ( $n = 246$ ) *M. rutilus* с о. Карагинский

		St $M_1$							
Реальные большие варианты	12	13,3–6	13,36–6	13,35–6	13,356–6	13,4–6	13,46–6	13,5–6	13,6–6
		13,3–6542	13,36–6542	13,35–6542	13,356–6542	13,4–6542	13,46–6542	13,5–6542	13,6–6542
		13,3–653	13,36–653	13,35–653	13,356–653	13,4–653	13,46–653	13,5–653	13,6–653
		13,3–652	13,36–652	13,35–652	13,356–652	13,4–652	13,46–652	13,5–652	13,6–652
		13,3–64	13,36–64	13,35–64	13,356–64	13,4–64	13,46–64	13,5–64	13,6–64
		13,3–642	13,36–642	13,35–642	13,356–642	13,4–642	13,46–642	13,5–642	13,6–642
		13,3–63	13,36–63	13,35–63	13,356–63	13,4–63	13,46–63	13,5–63	13,6–63
		13,3–62	13,36–62	13,35–62	13,356–62	13,4–62	13,46–62	13,5–62	13,6–62
		13,3–5	13,36–5	13,35–5	13,356–5	13,4–5	13,46–5	13,5–5	13,6–5
		13,3–542	13,36–542	13,35–542	13,356–542	13,4–542	13,46–542	13,5–542	13,6–542
		13,3–53	13,36–53	13,35–53	13,356–53	13,4–53	13,46–53	13,5–53	13,6–53
		13,3–52	13,36–52	13,35–52	13,356–52	13,4–52	13,46–52	13,5–52	13,6–52
	13,3–4	13,36–4	13,35–4	13,356–4	13,4–4	13,46–4	13,5–4	13,6–4	
	13,3–42	13,36–42	13,35–42	13,356–42	13,4–42	13,46–42	13,5–42	13,6–42	
	13,3–3	13,36–3	13,35–3	13,356–3	13,4–3	13,46–3	13,5–3	13,6–3	
	13,3–2	13,36–2	13,35–2	13,356–2	13,4–2	13,46–2	13,5–2	13,6–2	
	11	12,3–5	12,36–5	12,35–5	12,356–5	12,4–5	12,46–5	12,5–5	12,6–5
		12,3–542	12,36–542	12,35–542	12,356–542	12,4–542	12,46–542	12,5–542	12,6–542
		12,3–53	12,36–53	12,35–53	12,356–53	<b>12,4–53</b>	12,46–53	12,5–53	12,6–53
		12,3–52	12,36–52	12,35–52	12,356–52	12,4–52	12,46–52	12,5–52	12,6–52
		12,3–4	12,36–4	12,35–4	12,356–4	<b>12,4–4</b>	12,46–4	12,5–4	12,6–4
		12,3–42	12,36–42	12,35–42	12,356–42	12,4–42	12,46–42	12,5–42	12,6–42
		12,3–3	12,36–3	12,35–3	12,356–3	12,4–3	12,46–3	12,5–3	12,6–3
	12,3–2	12,36–2	12,35–2	12,356–2	12,4–2	12,46–2	12,5–2	12,6–2	
	10	11,3–4	11,3–5	11,35–4	11,35–5	<b>11,4–4</b>	11,4–5	11,5–4	11,5–5
		11,3–42	11,3–542	11,35–42	11,35–542	11,4–42	11,4–542	11,5–42	11,5–542
		11,3–3	11,3–53	11,35–3	11,35–53	<b>11,4–3</b>	<b>11,4–53</b>	11,5–3	11,5–53
		11,3–2	11,3–52	11,35–2	11,35–52	11,4–2	11,4–52	11,5–2	11,5–52
	9	10,3–3	10,3–4	10,35–3	10,35–4	<b>10,4–3</b>	<b>10,4–4</b>	10,5–3	10,5–4
		10,3–2	10,3–42	10,35–2	10,35–42	10,4–2	10,4–42	10,5–2	10,5–42
	8	9,3–2	9,3–3	9,3–42	9,3–4	9,4–2	<b>9,4–3</b>	9,4–42	9,4–4
	7	8,3–2	8,3–3	8,4–2	8,4–3				

		St M <sup>3</sup>							
Реальные большие варианты	13	12,26-5	12,256-5	12,246-5	12,2456-5	12,36-5	12,356-5	12,46-5	12,6-5
		12,26-542	12,256-542	12,246-542	12,2456-542	12,36-542	12,356-542	12,46-542	12,6-542
		12,26-53	12,256-53	12,246-53	12,2456-53	12,36-53	12,356-53	12,46-53	12,6-53
		12,26-52	12,256-52	12,246-52	12,2456-52	12,36-52	12,356-52	12,46-52	12,6-52
		12,26-4	12,256-4	12,246-4	12,2456-4	12,36-4	12,356-4	12,46-4	12,6-4
		12,26-42	12,256-42	12,246-42	12,2456-42	12,36-42	12,356-42	12,46-42	12,6-42
		12,26-3	12,256-3	12,246-3	12,2456-3	12,36-3	12,356-3	12,46-3	12,6-3
		12,26-2	12,256-2	12,246-2	12,2456-2	12,36-2	12,356-2	12,46-2	12,6-2
		12,2-5	12,25-5	12,24-5	12,245-5	12,3-5	12,35-5	12,4-5	12,5-5
		12,2-542	12,25-542	12,24-542	12,245-542	12,3-542	12,35-542	12,4-542	12,5-542
		12,2-53	12,25-53	12,24-53	12,245-53	12,3-53	12,35-53	12,4-53	12,5-53
		12,2-52	12,25-52	12,24-52	12,245-52	12,3-52	12,35-52	12,4-52	12,5-52
	12,2-4	12,25-4	12,24-4	12,245-4	12,3-4	12,35-4	12,4-4	12,5-4	
	12,2-42	12,25-42	12,24-42	12,245-42	12,3-42	12,35-42	12,4-42	12,5-42	
	12,2-3	12,25-3	12,24-3	12,245-3	12,3-3	12,35-3	12,4-3	12,5-3	
	12,2-2	12,25-2	12,24-2	12,245-2	12,3-2	12,35-2	12,4-2	12,5-2	
	12	11,2-5	11,25-5	11,24-5	11,245-5	11,3-5	11,35-5	11,4-5	11,5-5
		11,2-542	11,25-542	11,24-542	11,245-542	11,3-542	11,35-542	11,4-542	11,5-542
		11,2-53	11,25-53	11,24-53	11,245-53	11,3-53	11,35-53	11,4-53	11,5-53
		11,2-52	11,25-52	11,24-52	11,245-52	11,3-52	11,35-52	11,4-52	11,5-52
		11,2-4	11,25-4	11,24-4	11,245-4	11,3-4	11,35-4	<b>11,4-4</b>	<b>11,5-4</b>
		11,2-42	11,25-42	11,24-42	11,245-42	11,3-42	11,35-42	11,4-42	11,5-42
		11,2-3	11,25-3	11,24-3	11,245-3	11,3-3	11,35-3	11,4-3	11,5-3
	11	11,2-2	11,25-2	11,24-2	11,245-2	11,3-2	11,35-2	11,4-2	11,5-2
		10,2-4	10,25-4	10,24-4	10,245-4	<b>10,3-4</b>	10,35-4	<b>10,4-4</b>	10,5-4
		10,2-42	10,25-42	10,24-42	10,245-42	10,3-42	10,35-42	10,4-42	10,5-42
		10,2-3	10,25-3	10,24-3	10,245-3	<b>10,3-3</b>	10,35-3	<b>10,4-3</b>	10,5-3
	10	10,2-2	10,25-2	10,24-2	10,245-2	10,3-2	10,35-2	10,4-2	10,5-2
		9,2-3	9,2-4	9,24-3	9,24-4	<b>9,3-3</b>	<b>9,3-4</b>	<b>9,4-3</b>	<b>9,4-4</b>
		9,2-2	9,2-42	9,24-2	9,24-42	9,3-2	9,3-42	9,4-2	9,4-42
	8	8,2-2	8,2-3	8,24-2	8,24-3	8,3-2	<b>8,3-3</b>	8,4-2	<b>8,4-3</b>
	7	7,2-2	7,2-3	7,3-2	7,3-3				

Примечание: жирным шрифтом выделены реальные малые варианты (Sr) M<sub>1</sub> и M<sup>3</sup> *M. rutilus* с о. Карагинский.

Таблица 5

Спектры теоретически возможных малых вариантов углов (St)  $M_1$  и  $M^3$  лесных полёвок рода *Myodes* и реальные малые варианты (Sr)  $M_1$  ( $n = 1838$ ) и  $M^3$  ( $n = 1846$ ) *M. rutilus* с о. Сахалин

		St $M_1$							
Реальные большие варианты	13	13,3-6	13,36-6	13,35-6	13,356-6	13,4-6	13,46-6	13,5-6	13,6-6
		13,3-6542	13,36-6542	13,35-6542	13,356-6542	13,4-6542	13,46-6542	13,5-6542	13,6-6542
		13,3-653	13,36-653	13,35-653	13,356-653	13,4-653	13,46-653	13,5-653	13,6-653
		13,3-652	13,36-652	13,35-652	13,356-652	13,4-652	13,46-652	13,5-652	13,6-652
		13,3-64	13,36-64	13,35-64	13,356-64	13,4-64	13,46-64	13,5-64	13,6-64
		13,3-642	13,36-642	13,35-642	13,356-642	13,4-642	13,46-642	13,5-642	13,6-642
		13,3-63	13,36-63	13,35-63	13,356-63	13,4-63	13,46-63	13,5-63	13,6-63
		13,3-62	13,36-62	13,35-62	13,356-62	13,4-62	13,46-62	13,5-62	13,6-62
		13,3-5	13,36-5	13,35-5	13,356-5	<b>13,4-5</b>	13,46-5	<b>13,5-5</b>	13,6-5
		13,3-542	13,36-542	13,35-542	13,356-542	13,4-542	13,46-542	13,5-542	13,6-542
		13,3-53	13,36-53	13,35-53	13,356-53	<b>13,4-53</b>	13,46-53	13,5-53	13,6-53
		13,3-52	13,36-52	13,35-52	13,356-52	13,4-52	13,46-52	13,5-52	13,6-52
		13,3-4	13,36-4	13,35-4	13,356-4	13,4-4	13,46-4	13,5-4	13,6-4
	13,3-42	13,36-42	13,35-42	13,356-42	13,4-42	13,46-42	13,5-42	13,6-42	
	13,3-3	13,36-3	13,35-3	13,356-3	13,4-3	13,46-3	13,5-3	13,6-3	
	13,3-2	13,36-2	13,35-2	13,356-2	13,4-2	13,46-2	13,5-2	13,6-2	
	12,3-5	12,36-5	12,35-5	12,356-5	<b>12,4-5</b>	12,46-5	<b>12,5-5</b>	12,6-5	
	12,3-542	12,36-542	12,35-542	12,356-542	12,4-542	12,46-542	12,5-542	12,6-542	
	12,3-53	12,36-53	12,35-53	12,356-53	<b>12,4-53</b>	12,46-53	<b>12,5-53</b>	12,6-53	
	12,3-52	12,36-52	12,35-52	12,356-52	12,4-52	12,46-52	12,5-52	12,6-52	
	12,3-4	12,36-4	12,35-4	12,356-4	<b>12,4-4</b>	12,46-4	<b>12,5-4</b>	12,6-4	
	12,3-42	12,36-42	12,35-42	12,356-42	12,4-42	12,46-42	12,5-42	12,6-42	
	12,3-3	12,36-3	12,35-3	12,356-3	<b>12,4-3</b>	12,46-3	<b>12,5-3</b>	12,6-3	
	12,3-2	12,36-2	12,35-2	12,356-2	12,4-2	12,46-2	12,5-2	12,6-2	
	11,3-4	11,3-5	11,35-4	11,35-5	<b>11,4-4</b>	<b>11,4-5</b>	<b>11,5-4</b>	<b>11,5-5</b>	
	11,3-42	11,3-542	11,35-42	11,35-542	11,4-42	11,4-542	11,5-42	11,5-542	
	11,3-3	11,3-53	11,35-3	11,35-53	<b>11,4-3</b>	<b>11,4-53</b>	<b>11,5-3</b>	<b>11,5-53</b>	
	11,3-2	11,3-52	11,35-2	11,35-52	11,4-2	11,4-52	11,5-2	11,5-52	
	10,3-3	10,3-4	10,35-3	10,35-4	<b>10,4-3</b>	<b>10,4-4</b>	<b>10,5-3</b>	<b>10,5-4</b>	
	10,3-2	10,3-42	10,35-2	10,35-42	10,4-2	10,4-42	10,5-2	10,5-42	
	9,3-2	<b>9,3-3</b>	9,3-42	9,3-4	9,4-2	<b>9,4-3</b>	9,4-42	<b>9,4-4</b>	
	8,3-2	<b>8,3-3</b>	<b>8,4-2</b>	<b>8,4-3</b>					
			St $M^3$						
Реальные большие варианты	12	12,26-5	12,256-5	12,246-5	12,2456-5	12,36-5	12,356-5	12,46-5	12,6-5
		12,26-542	12,256-542	12,246-542	12,2456-542	12,36-542	12,356-542	12,46-542	12,6-542
		12,26-53	12,256-53	12,246-53	12,2456-53	12,36-53	12,356-53	<b>12,46-53</b>	12,6-53
		12,26-52	12,256-52	12,246-52	12,2456-52	12,36-52	12,356-52	12,46-52	12,6-52
		12,26-4	12,256-4	12,246-4	12,2456-4	12,36-4	12,356-4	<b>12,46-4</b>	<b>12,6-4</b>
		12,26-42	12,256-42	12,246-42	12,2456-42	12,36-42	12,356-42	12,46-42	12,6-42
		12,26-3	12,256-3	12,246-3	12,2456-3	12,36-3	12,356-3	12,46-3	12,6-3
		12,26-2	12,256-2	12,246-2	12,2456-2	12,36-2	12,356-2	12,46-2	12,6-2
		12,2-5	12,25-5	12,24-5	12,245-5	12,3-5	12,35-5	12,4-5	12,5-5
		12,2-542	12,25-542	12,24-542	12,245-542	12,3-542	12,35-542	12,4-542	12,5-542
		12,2-53	12,25-53	12,24-53	12,245-53	12,3-53	12,35-53	12,4-53	12,5-53
		12,2-52	12,25-52	12,24-52	12,245-52	12,3-52	12,35-52	12,4-52	12,5-52
		12,2-4	12,25-4	12,24-4	12,245-4	12,3-4	12,35-4	<b>12,4-4</b>	<b>12,5-4</b>
	12,2-42	12,25-42	12,24-42	12,245-42	12,3-42	12,35-42	12,4-42	12,5-42	
	12,2-3	12,25-3	12,24-3	12,245-3	12,3-3	12,35-3	12,4-3	12,5-3	
	12,2-2	12,25-2	12,24-2	12,245-2	12,3-2	12,35-2	12,4-2	12,5-2	
	11,2-5	11,25-5	11,24-5	11,245-5	<b>11,3-5</b>	11,35-5	<b>11,4-5</b>	11,5-5	
	11,2-542	11,25-542	11,24-542	11,245-542	11,3-542	11,35-542	11,4-542	11,5-542	
	11,2-53	11,25-53	11,24-53	11,245-53	11,3-53	11,35-53	<b>11,4-53</b>	11,5-53	

Окончание табл. 5

Реальные большие варианты		11,2–52	11,25–52	11,24–52	11,245–52	11,3–52	11,35–52	11,4–52	11,5–52
		11,2–4	11,25–4	11,24–4	11,245–4	<b>11,3–4</b>	11,35–4	<b>11,4–4</b>	<b>11,5–4</b>
		11,2–42	11,25–42	11,24–42	11,245–42	11,3–42	11,35–42	11,4–42	11,5–42
		11,2–3	11,25–3	11,24–3	11,245–3	11,3–3	11,35–3	<b>11,4–3</b>	<b>11,5–3</b>
	11,2–2	11,25–2	11,24–2	11,245–2	11,3–2	11,35–2	11,4–2	11,5–2	
	10	10,2–4	10,25–4	10,24–4	10,245–4	<b>10,3–4</b>	<b>10,35–4</b>	<b>10,4–4</b>	<b>10,5–4</b>
		10,2–42	10,25–42	10,24–42	10,245–42	10,3–42	10,35–42	10,4–42	10,5–42
		10,2–3	10,25–3	10,24–3	10,245–3	<b>10,3–3</b>	10,35–3	<b>10,4–3</b>	<b>10,5–3</b>
		10,2–2	10,25–2	10,24–2	10,245–2	10,3–2	10,35–2	10,4–2	10,5–2
	9	9,2–3	9,2–4	9,24–3	9,24–4	<b>9,3–3</b>	<b>9,3–4</b>	<b>9,4–3</b>	<b>9,4–4</b>
		9,2–2	9,2–42	9,24–2	9,24–42	9,3–2	9,3–42	9,4–2	9,4–42
	8	8,2–2	<b>8,2–3</b>	8,24–2	8,24–3	8,3–2	<b>8,3–3</b>	<b>8,4–2</b>	<b>8,4–3</b>
	7	7,2–2	<b>7,2–3</b>	<b>7,3–2</b>	7,3–3				

Примечание: жирным шрифтом выделены реальные малые варианты (Sr)  $M_1$  и  $M^3$  *M. rutilus* с о. Сахалин.

Таблица 6

Спектры теоретически возможных малых вариантов углов (St)  $M_1$  и  $M^3$  лесных полёвок рода *Myodes* и реальные малые варианты (Sr)  $M_1$  ( $n = 1\ 070$ ) и  $M^3$  ( $n = 1\ 018$ ) *M. rutilus* с материковой части ДВР

		St $M_1$							
Реальные большие варианты	13	13,3–6	13,36–6	13,35–6	13,356–6	13,4–6	13,46–6	13,5–6	13,6–6
		13,3–6542	13,36–6542	13,35–6542	13,356–6542	13,4–6542	13,46–6542	13,5–6542	13,6–6542
		13,3–653	13,36–653	13,35–653	13,356–653	13,4–653	13,46–653	13,5–653	13,6–653
		13,3–652	13,36–652	13,35–652	13,356–652	13,4–652	13,46–652	13,5–652	13,6–652
		13,3–64	13,36–64	13,35–64	13,356–64	13,4–64	13,46–64	13,5–64	13,6–64
		13,3–642	13,36–642	13,35–642	13,356–642	13,4–642	13,46–642	13,5–642	13,6–642
		13,3–63	13,36–63	13,35–63	13,356–63	13,4–63	13,46–63	13,5–63	13,6–63
		13,3–62	13,36–62	13,35–62	13,356–62	13,4–62	13,46–62	13,5–62	13,6–62
		13,3–5	13,36–5	13,35–5	13,356–5	13,4–5	13,46–5	13,5–5	13,6–5
		13,3–542	13,36–542	13,35–542	13,356–542	13,4–542	13,46–542	13,5–542	13,6–542
		13,3–53	13,36–53	13,35–53	13,356–53	13,4–53	13,46–53	13,5–53	13,6–53
		13,3–52	13,36–52	13,35–52	13,356–52	13,4–52	13,46–52	13,5–52	13,6–52
		13,3–4	13,36–4	13,35–4	13,356–4	13,4–4	13,46–4	13,5–4	13,6–4
	13,3–42	13,36–42	13,35–42	13,356–42	13,4–42	13,46–42	13,5–42	13,6–42	
	13,3–3	13,36–3	13,35–3	13,356–3	13,4–3	13,46–3	13,5–3	13,6–3	
	13,3–2	13,36–2	13,35–2	13,356–2	13,4–2	13,46–2	13,5–2	13,6–2	
	12	12,3–5	12,36–5	12,35–5	12,356–5	<b>12,4–5</b>	12,46–5	12,5–5	12,6–5
		12,3–542	12,36–542	12,35–542	12,356–542	12,4–542	12,46–542	12,5–542	12,6–542
		12,3–53	12,36–53	12,35–53	12,356–53	12,4–53	12,46–53	12,5–53	12,6–53
		12,3–52	12,36–52	12,35–52	12,356–52	12,4–52	12,46–52	12,5–52	12,6–52
		12,3–4	12,36–4	12,35–4	12,356–4	<b>12,4–4</b>	12,46–4	<b>12,5–4</b>	12,6–4
		12,3–42	12,36–42	12,35–42	12,356–42	12,4–42	12,46–42	12,5–42	12,6–42
		12,3–3	12,36–3	12,35–3	12,356–3	<b>12,4–3</b>	12,46–3	<b>12,5–3</b>	12,6–3
	12,3–2	12,36–2	12,35–2	12,356–2	12,4–2	12,46–2	12,5–2	12,6–2	
	11	11,3–4	11,3–5	11,35–4	11,35–5	<b>11,4–4</b>	<b>11,4–5</b>	<b>11,5–4</b>	11,5–5
		11,3–42	11,3–542	11,35–42	11,35–542	11,4–42	11,4–542	11,5–42	11,5–542
		11,3–3	11,3–53	11,35–3	11,35–53	<b>11,4–3</b>	<b>11,4–53</b>	<b>11,5–3</b>	11,5–53
	11,3–2	11,3–52	11,35–2	11,35–52	11,4–2	11,4–52	11,5–2	11,5–52	
	10	10,3–3	<b>10,3–4</b>	10,35–3	10,35–4	<b>10,4–3</b>	<b>10,4–4</b>	<b>10,5–3</b>	10,5–4
		10,3–2	10,3–42	10,35–2	10,35–42	10,4–2	10,4–42	10,5–2	10,5–42
	9	9,3–2	<b>9,3–3</b>	9,3–42	9,3–4	9,4–2	<b>9,4–3</b>	9,4–42	<b>9,4–4</b>
	8	8,3–2	8,3–3	8,4–2	8,4–3				

Окончание табл. 6

		St M <sup>3</sup>							
Реальные большие варианты	12	12,26-5	12,256-5	12,246-5	12,2456-5	12,36-5	12,356-5	12,46-5	12,6-5
		12,26-542	12,256-542	12,246-542	12,2456-542	12,36-542	12,356-542	12,46-542	12,6-542
		12,26-53	12,256-53	12,246-53	12,2456-53	12,36-53	12,356-53	<b>12,46-53</b>	12,6-53
		12,26-52	12,256-52	12,246-52	12,2456-52	12,36-52	12,356-52	12,46-52	12,6-52
		12,26-4	12,256-4	12,246-4	12,2456-4	12,36-4	12,356-4	12,46-4	12,6-4
		12,26-42	12,256-42	12,246-42	12,2456-42	12,36-42	12,356-42	12,46-42	12,6-42
		12,26-3	12,256-3	12,246-3	12,2456-3	12,36-3	12,356-3	12,46-3	12,6-3
		12,26-2	12,256-2	12,246-2	12,2456-2	12,36-2	12,356-2	12,46-2	12,6-2
		12,2-5	12,25-5	12,24-5	12,245-5	12,3-5	12,35-5	12,4-5	12,5-5
		12,2-542	12,25-542	12,24-542	12,245-542	12,3-542	12,35-542	12,4-542	12,5-542
		12,2-53	12,25-53	12,24-53	12,245-53	12,3-53	12,35-53	12,4-53	12,5-53
		12,2-52	12,25-52	12,24-52	12,245-52	12,3-52	12,35-52	12,4-52	12,5-52
	12,2-4	12,25-4	12,24-4	12,245-4	12,3-4	12,35-4	<b>12,4-4</b>	<b>12,5-4</b>	
	12,2-42	12,25-42	12,24-42	12,245-42	12,3-42	12,35-42	12,4-42	12,5-42	
	12,2-3	12,25-3	12,24-3	12,245-3	12,3-3	12,35-3	12,4-3	12,5-3	
	12,2-2	12,25-2	12,24-2	12,245-2	12,3-2	12,35-2	12,4-2	12,5-2	
	11,2-5	11,25-5	11,24-5	11,245-5	11,3-5	11,35-5	11,4-5	11,5-5	
	11,2-542	11,25-542	11,24-542	11,245-542	11,3-542	11,35-542	11,4-542	11,5-542	
	11,2-53	11,25-53	11,24-53	11,245-53	11,3-53	11,35-53	<b>11,4-53</b>	11,5-53	
	11,2-52	11,25-52	11,24-52	11,245-52	11,3-52	11,35-52	11,4-52	11,5-52	
	11,2-4	11,25-4	11,24-4	11,245-4	<b>11,3-4</b>	11,35-4	<b>11,4-4</b>	<b>11,5-4</b>	
	11,2-42	11,25-42	11,24-42	11,245-42	11,3-42	11,35-42	11,4-42	11,5-42	
	11,2-3	11,25-3	11,24-3	11,245-3	11,3-3	11,35-3	<b>11,4-3</b>	11,5-3	
	11,2-2	11,25-2	11,24-2	11,245-2	11,3-2	11,35-2	11,4-2	11,5-2	
	10,2-4	10,25-4	10,24-4	10,245-4	<b>10,3-4</b>	<b>10,35-4</b>	<b>10,4-4</b>	<b>10,5-4</b>	
	10,2-42	10,25-42	10,24-42	10,245-42	10,3-42	10,35-42	10,4-42	10,5-42	
	10,2-3	10,25-3	10,24-3	10,245-3	<b>10,3-3</b>	<b>10,35-3</b>	<b>10,4-3</b>	<b>10,5-3</b>	
	10,2-2	10,25-2	10,24-2	10,245-2	10,3-2	10,35-2	10,4-2	10,5-2	
	9,2-3	9,2-4	9,24-3	<b>9,24-4</b>	<b>9,3-3</b>	<b>9,3-4</b>	<b>9,4-3</b>	<b>9,4-4</b>	
	9,2-2	9,2-42	9,24-2	9,24-42	9,3-2	9,3-42	9,4-2	9,4-42	
	8,2-2	<b>8,2-3</b>	8,24-2	8,24-3	8,3-2	<b>8,3-3</b>	8,4-2	<b>8,4-3</b>	
	7	<b>7,2-2</b>	7,2-3	<b>7,3-2</b>	7,3-3				

Примечание: жирным шрифтом выделены реальные малые варианты (Sr) M<sub>1</sub> и M<sup>3</sup> *M. rutilus* с материковой части ДВР.

Реальные спектры (Sr) M<sub>1</sub> и M<sup>3</sup> красных полёвок закономерно расположены в пределах спектров теоретических (St), и для того, чтобы очертить спектр наиболее вероятных малых вариантов (Sp), достаточно ввести следующие ограничения. При расчёте Sp для M<sub>1</sub> в качестве постоянных у больших вариантов 8–10 использовать пять (1–3 с лингвальной и 1, 2 с лабиальной стороны), а у вариантов 11–13 – семь входящих углов (1–4 с лингвальной и 1–3 – с лабиальной стороны). При расчёте Sp для M<sup>3</sup> у больших вариантов 7–9 использовать как постоянные четыре (1, 2 с лингвальной и 1, 2 с лабиальной стороны), а у 10–12 – шесть входящих углов (1–3 с лингвальной и 1–3 с лабиальной стороны). Составленные сокращённые спектры (Sp) для M<sub>1</sub> и M<sup>3</sup> содержат по 84 малых варианта каждый (см. табл. 7).

Таким образом, проведённый нами анализ показал, что между популяциями красной полёвки ДВР (как островными, так и материковыми) наблюдается сходство постоянного набора диапазона изменчивости вариантов M<sub>1</sub> и M<sup>3</sup>.

Таблица 7

Спектры наиболее вероятных малых вариантов углов (Sp)  $M_1$  и  $M^3$  лесных полёвок рода *Myodes* и реальные малые варианты (Sr)  $M_1$  ( $n = 3150$ ) и  $M^3$  ( $n = 3110$ ) *M. rutilus* из объединённой выборки с территории ДВР

		Sp $M_1$								
Реальные большие варианты	13	<b>13,4–5</b>	13,4–6	13,46–5	13,46–6	<b>13,5–5</b>	13,5–6	13,6–5	13,6–6	
		<b>13,4–53</b>	13,4–653	13,46–53	13,46–653	13,5–53	13,5–653	13,6–53	13,6–653	
		13,4–4	13,4–64	13,46–4	13,46–64	13,5–4	13,5–64	13,6–4	13,6–64	
			13,4–3	13,4–63	13,46–3	13,46–63	13,5–3	13,5–63	13,6–3	13,6–63
	12	<b>12,4–4</b>	<b>12,4–5</b>	12,46–4	12,46–5	<b>12,5–4</b>	<b>12,5–5</b>	12,6–4	12,6–5	
		<b>12,4–3</b>	<b>12,4–53</b>	12,46–3	12,46–53	<b>12,5–3</b>	<b>12,5–53</b>	12,6–3	12,6–53	
	11	<b>11,4–3</b>	<b>11,4–4</b>	<b>11,4–53</b>	<b>11,4–5</b>	<b>11,5–3</b>	<b>11,5–4</b>	<b>11,5–53</b>	<b>11,5–5</b>	
	10	<b>10,3–3</b>	<b>10,3–4</b>	10,35–3	10,35–4	<b>10,4–3</b>	<b>10,4–4</b>	<b>10,5–3</b>	10,5–4	
		10,3–2	10,3–42	10,35–2	10,35–42	10,4–2	10,4–42	10,5–2	10,5–42	
	9	9,3–2	<b>9,3–3</b>	9,3–42	9,3–4	9,4–2	<b>9,4–3</b>	9,4–42	<b>9,4–4</b>	
	8	8,3–2	<b>8,3–3</b>	<b>8,4–2</b>	<b>8,4–3</b>					
			Sp $M^3$							
Реальные большие варианты	12	12,3–5	12,36–5	12,35–5	12,356–5	12,4–5	12,46–5	12,5–5	12,6–5	
		12,3–53	12,36–53	12,35–53	12,356–53	12,4–53	<b>12,46–53</b>	12,5–53	12,6–53	
		12,3–4	12,36–4	12,35–4	12,356–4	<b>12,4–4</b>	<b>12,46–4</b>	<b>12,5–4</b>	<b>12,6–4</b>	
		12,3–3	12,36–3	12,35–3	12,356–3	12,4–3	12,46–3	12,5–3	12,6–3	
	11	<b>11,3–4</b>	<b>11,3–5</b>	11,35–4	11,35–5	<b>11,4–4</b>	<b>11,4–5</b>	<b>11,5–4</b>	11,5–5	
		11,3–3	11,3–53	11,35–3	11,35–53	<b>11,4–3</b>	<b>11,4–53</b>	<b>11,5–3</b>	11,5–53	
	10	<b>10,3–3</b>	<b>10,3–4</b>	<b>10,35–3</b>	<b>10,35–4</b>	<b>10,4–3</b>	<b>10,4–4</b>	<b>10,5–3</b>	<b>10,5–4</b>	
	9	9,2–3	9,2–4	9,24–3	<b>9,24–4</b>	<b>9,3–3</b>	<b>9,3–4</b>	<b>9,4–3</b>	<b>9,4–4</b>	
		9,2–2	9,2–42	9,24–2	9,24–42	9,3–2	9,3–42	9,4–2	9,4–42	
	8	8,2–2	<b>8,2–3</b>	8,24–2	8,24–3	8,3–2	<b>8,3–3</b>	8,4–2	<b>8,4–3</b>	
7	<b>7,2–2</b>	<b>7,2–3</b>	<b>7,3–2</b>	<b>7,3–3</b>						

Примечание: жирным шрифтом выделены реальные малые варианты (Sr)  $M_1$  ( $n = 3150$ ) и  $M^3$  ( $n = 3110$ ) *M. rutilus* из объединённой выборки с территории ДВР.

### Обсуждение

Все исследователи отмечают выраженную внутривидовую изменчивость строения жевательной поверхности моляров полёвок со значительной трансгрессией признаков между видами [Ангерманн, 1973; Громов, Поляков, 1977; Маркова, 2013 и др.]. Тем не менее, видовую принадлежность особей морфологически близких видов лесных полёвок на территории ДВР можно определять просто и точно, поскольку красные полёвки хорошо отличаются по длине зубного ряда от красно-серых (*Myodes rufocanus*) и шикотанских полёвок (*Myodes sikotanensis*) [Донченко, 2006]. Благодаря точности определения вида нами были получены верные данные о размахе изменчивости жевательной поверхности зубов именно красной полёвки.

Мы считаем важным дополнительно пояснить некоторые особенности используемой методики. В данной работе рассматривается размах изменчивости рисунка жевательной поверхности зубов, а не просто изменения количества углов. Рисунок плоской жевательной поверхности коренного зуба создаёт окаймляющая дентиновое пространство изогнутая в складки единая эмалевая линия, которую можно представить в виде двухмерной геометрической фигуры, состоящей из выступающих и входящих углов. Величины углов варьируют непрерывно от хорошей выраженности до полного отсутствия. Рисунок каждого зуба своеобразен, и одноимённые зубы различаются



по рисунку даже у одной особи. Например, геометрические фигуры многоугольников – треугольник, четырёхугольник и пятиугольник отличаются по количеству углов, что отражено в их названии. Но когда мы сравниваем геометрические фигуры многоугольников, то мы имеем в виду именно их форму, хотя данные фигуры, несомненно, отличаются количеством углов друг от друга. У более сложной формы – рисунка жевательной поверхности моляров, углы образованы складками единой эмалевой линии, и поэтому количество углов можно посчитать так же, как количество изгибов тела ползущей змеи, несмотря на их непрерывные изменения.

Численные обозначения вариантов можно использовать для подсчёта количества выступающих и входящих углов, их средних величин и других вычислений, однако изначально варианты разработаны для описания жевательной поверхности зубов, подобно морфотипам. Например, на основе данной методики морфотипы *simplex*, *typica*, *duplicata* и *variabilis* [Большаков, Васильева, Малеева, 1980; Rörig, Börner, 1905] разнятся соответственно между большими вариантами 7–10 (см. рис. 5), которые отличаются лишь по количеству выступающих углов.

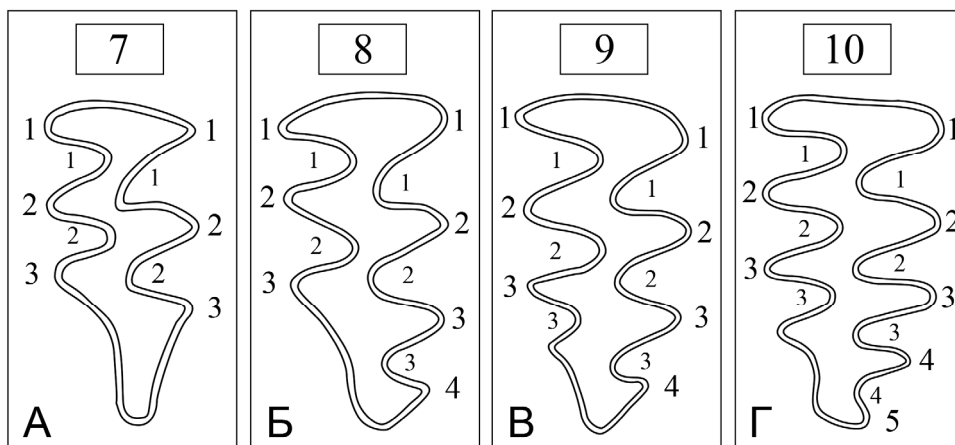


Рис. 5. Соответствие больших вариантов рисунка жевательной поверхности зубов морфотипам  $M^3$ : А – *simplex*, Б – *typical*, В – *duplicate*, Г – *variabilis* [Большаков, Васильева, Малеева, 1980; Rörig, Börner, 1905].

Следует обратить внимание на отсутствие дискретности у вариантов, отчего они названы именно «вариантами», а не морфотипами. Общеизвестно, что изменчивость складчатости зубов является мерным признаком, т. е. изменяется непрерывно [Большаков, Васильева, Малеева, 1980; Маркова, 2013]. Выделенные нами варианты также получили своё название в соответствии с правилами биометрии, вследствие непрерывного характера варьирования признаков. В соответствии с теми же правилами [Лакин, 1990] согласно предложенной методике интервалы непрерывного вариационного ряда признаков учитывались как отдельные единицы (и обозначались дискретными – целыми числами). Только благодаря тому, что рисунок жева-

тельной поверхности зубов описывается дискретными численными обозначениями, были рассчитаны теоретически возможные и наиболее вероятные для изменчивости структуры спектры ( $St$  и  $Sp$ ). Развивая использованный подход, углы вполне можно «разбить» на острые, прямые и тупые, определив интервалы в градусах (от и до) и также обозначить их соответствующими числами. Однако при подобном «дроблении» углов количество возможных комбинаций (вариантов) возрастает, вариационный ряд неоправданно увеличивается и становится необозримым, чрезмерно громоздким и неудобным для работы. По этой же причине нами отвергнута идея использовать вариационный ряд из комбинаций углов и дентиновых пространств. Для изучения изменчивости дентиновых пространств был построен отдельный вариационный ряд [Донченко, 2012], демонстрирующий, кстати, те же закономерности качеств изменчивости.

Специально для демонстрации непрерывности варьирования мы приводим на рис. 4 вариации  $M_1$  и  $M^3$ , иллюстрирующие отсутствие дискретности у вариантов. Непрерывность варьирования признаков складчатости хорошо заметна в пределах каждого варианта, а по сути интервала, лишь обозначенного дискретными числами. Иными словами, числа, обозначающие интервалы, дискретны, а интервал (обозначенный числом) по определению не дискретен. Примерами могут служить изображения реальных  $M_1$  вариантов 10,4-3, 8,3-3, 9,3-4 и других.

Мы не выделяем варианты по неким критериям, это несовместимо с нашей методикой, выделение используется для морфотипов. Варианты же все без исключения известны, поскольку заранее рассчитаны теоретически. Пример того, как большие варианты по сравнению с морфотипами описывают рисунок моляров, приведён на рис. 5.

Р. Манн [Mann, 1890] и А. Флейшманн [Fleishmann, 1891] впервые отметили сходство  $M_1$  и  $M^3$  по характеру выступающих углов, по расположению конечной лопасти. При сравнении прочих коренных зубов было также выявлено, что нижний ряд зубов по строению отдельных компонентов повторяет верхний ряд, но лишь в обратном порядке. Издавна авторами также отмечалось, что  $M_1$  по сравнению с  $M^3$  обладает более постоянной структурой [Огнёв, 1950]. Наши результаты не подтверждают большую изменчивость  $M^3$  по сравнению с  $M_1$ . На исследованном материале у  $M_1$  и  $M^3$  красных полёвок нами найдено сходное количество реальных вариантов, однако полного совпадения вариантов между  $M_1$  и  $M^3$  из-за разницы в количестве выступающих и входящих углов не выявлено. Если рассматривать вариационные ряды зубов  $M_1$  и  $M^3$ , заметно, что шесть больших вариантов  $M_1$  (8–13) отличаются от шести больших вариантов  $M^3$  (7–12) лишь на один выступающий угол. Таким образом, диапазон вариации  $M_1$  «сдвинут в координатах чисел» относительно вариации  $M^3$  на один угол. К тому же у  $M_1$  и  $M^3$  наблюдается сходное распределение количества реальных малых вариантов между реализованными большими вариантами. При этом  $Sg$  обоих зубов весьма сходно располагаются в  $St$ . Выявленное закономерное сходство  $M_1$  и  $M^3$ , выраженное в наличии сходных пределов размаха изменчивости углов

этих моляров, позволило рассчитать по 84 малых варианта, аналогичных  $Sr$ , для  $M_1$  и  $M^3$ . При большом объёме фактического материала (3150  $M_1$  и 3110  $M^3$ ) случайное сходство размаха изменчивости для обоих зубов исключено. Поэтому при дальнейшем увеличении объёма выборок результат, по нашему мнению [Донченко, 2014], не выйдет за рамки выявленных закономерностей.

Согласно биологической концепции вида однородность и дискретность видов поддерживается обменом генов внутри вида [Майр, 1968, 1974]. По определению популяции вида должны свободно скрещиваться, иметь общий генофонд. Популяций лесных полёвок на территории ДВР бесчётное множество, при этом она разделена многочисленными непреодолимыми для полёвок крупными реками и горными хребтами. Морские проливы совершенно изолируют популяции зверьков на островах (Карагинский, Сахалин). Таким образом, многие изученные популяции полёвок полностью изолированы географически (а значит, и генетически), по меньшей мере, на протяжении нескольких последних тысяч лет. Среда обитания, как и спектр кормов лесных полёвок, значительно различается от тундр на севере до широколиственных лесов на юге. Вдобавок разнообразные источники корма полёвок нестабильны: временами обильные, они могут исчезать в течение года в зависимости от сезона. Для лесных полёвок характерны высокая численность, плодовитость и быстрая смена поколений [Огнёв, 1950; Воронцов, 1961; Костенко, 2000 и др.]. Перечисленные факторы и характеристики теоретически весьма благоприятны для высоких (по сравнению с крупными млекопитающими) темпов эволюции. Изученные популяции, обитающие в разнообразных биотопах, не обмениваются генами, питаются разными по составу кормами, тем не менее изоляция не привела к накоплению морфологических отличий зубной системы. Чем же можно объяснить отсутствие отличий по реальному разнообразию вариантов  $M_1$  и  $M^3$  между популяциями лесных полёвок? Напомним, что согласно популяционно-генетической (синтетической) теории признаки случайно возникают и изменяются в итоге мутаций и рекомбинаций генов. Далее отбор оценивает жизнеспособность признаков и различно воспроизводит фенотипы, формируя состав популяции. Помимо отбора, накоплению случайных отличий в признаках мешает обмен генами, обеспечивающий однородность состава популяции в соответствии с усреднёнными характеристиками отбора.

Особенность динамики численности лесных полёвок такова, что за годами с высокой численностью наступают годы депрессии, когда немногочисленные особи сохраняются лишь в стациях переживания. Модель прерывистого равновесия [Eldredge, Gould, 1972] подразумевает, что резкие изменения размера популяции («бутылочное горлышко») должны вызывать значительные изменения генофонда. Однако мы нашли сходство в пространстве и времени реального спектра изменчивости зубной системы разных популяций полёвок. Экспериментальная проверка не подтвердила действие «принципа основателя», поскольку в лабораторных условиях показано, что потомство пары взятых из природы особей воспроизводит весь спектр разнообразия родительской популяции [Шварц, Покровский, Овчинникова,

1966; Коваленко, 1996а, 1996б, 2003]. Данная парадигма не объясняет наличие факта морфологического стазиса вида как общей биологической закономерности [Расницын, 2002]. Результаты нашего исследования свидетельствуют скорее в пользу эпигенетической, чем синтетической концепции эволюции [Шишкин, 1984, 1987, 1988а, б]. Итоги нашего исследования не уникальны, поскольку у парентных видов длительно изолированные популяции нередко остаются сходными [Расницын, 2014].

Стоит особо отметить, что пищеварительная система лесных полёвок эволюционно замечательно приспособлена к питанию разнообразными кормами, резко отличающимися по составу по сезонам года [Воронцов, 1961, 1967]. Известны возрастные особенности питания *Myodes*: питание недавно покинувших гнездо молодых особей существенно отличается от питания взрослых [Огнёв, 1950; Воронцов, 1961; Костенко, 2000]. Молодые *Myodes* питаются зелёными частями растений как стенофаги и близки по типу питания к серым полёвкам рода *Microtus*. Взрослым красным полёвкам присущ семянодный тип питания, они эврифаги. Эти различия в питании отражаются в возрастных изменениях строения зубной системы. Ряд характеристик (поздняя закладка корней, большая острота эмалевых призм и проч.) отличает молодых особей *Myodes* от взрослых. Эти приспособления к интенсивной перетирающей деятельности соответствуют зеленоядному характеру питания молодых *Myodes* и сходны с таковыми у *Microtus*. Степень эври- и стенобионтности видов относительна, так же относительно морфологические ряды соответствуют экологическим. Жизненные условия видов чрезвычайно разнообразны: они неодинаковы для разновозрастных особей, резко разнятся по сезонам, неодинаковы в одни сезоны разных лет, крайне изменчивы в разных частях ареала. Географическая, сезонная и даже возрастная внутривидовая изменчивость питания красной полёвки целиком перекрывает межвидовые различия в питании *Myodes*. Даже в одной зоне, в тот же сезон, однако в разные годы, питание особей вида может разниться так, как разнятся далёкие формы разных экологических групп. Морфологическое строение органов пищеварения в большей или меньшей степени приспособлено к существующим в природе колебаниям жизненных условий, выражающимся в резкой смене типов питания [Воронцов, 1961, 1967].

Факт наличия одинакового спектра реальной изменчивости моляров у красной полёвки из дальневосточных популяций показывает морфологический стазис рецентного вида в пространстве и времени. Найденный нами стазис может быть объяснён тем, что морфологическое строение зубной системы полёвок ДВР зафиксировано жестким компромиссом между противоречивыми требованиями оптимизации всех адаптивных функций [Расницын, 2014].

### **Заключение**

Исходя из реально существующих пределов изменчивости признаков (входящих и выступающих углов жевательной поверхности зубов) рассчитаны спектры теоретически возможных вариантов строения (всех возмож-

ных комбинаций признаков) (St)  $M_1$  и  $M^3$  полёвок рода *Myodes*, содержащие по 252 малых варианта углов каждый.

Суммарный спектр реальной изменчивости (Sr)  $M_1$  красных полёвок содержит 6 больших и 30 малых вариантов, а Sr  $M^3$  – 6 больших и 32 малых варианта.

Найдены общие закономерности качеств изменчивости признаков разных зубов: во-первых, теоретический спектр изменчивости (St) обоих моляров в восемь раз превышает реальный (Sr); во-вторых, можно констатировать сходный размах и характер Sr для обоих зубов, поскольку у них реализовано сходное количество реальных вариантов, а Sr обоих зубов весьма сходно располагаются в St (сходно ограничены диапазоны изменчивости).

Найденное закономерно ограниченное размещение Sr в St позволило очертить спектры (Sp), содержащие по 84 наиболее вероятных малых варианта углов для  $M_1$  и  $M^3$ .

Анализ материала показал, что изолированные островные популяции *M. rutilus* не отличаются по реальному разнообразию вариантов  $M_1$  и  $M^3$  как друг от друга, так и от материковых популяций. Результаты нашего исследования подтверждают общую биологическую закономерность, согласно которой реальная изменчивость структуры закономерно ограничена и во много раз меньше теоретически возможной.

Согласно «элементаристской парадигме», островные популяции вида обычно отличаются от материковых обеднённым разнообразием морфотипов. Однако согласно нашим данным, учитывая закономерное влияние объёма выборок на их состав [Донченко, 2014], островные популяции по разнообразию наборов вариантов зубов не уступают популяциям с материка. Найденные нами отличия между природными популяциями по редким вариантам  $M_1$  и  $M^3$ , по нашему мнению, также прямо связаны с объёмом выборки [Донченко, 2014]. Означает ли это, что влияние «бутылочного горлышка» эволюции ограничено во времени и потомки «особей-основателей» за счёт изменчивости полностью восстанавливают разнообразие морфотипа (по изученным признакам складчатости жевательной поверхности зубов) или возможны другие варианты теоретического истолкования? Настоящая работа лишь констатирует факт стазиса вида, оставляя этот вопрос открытым для дальнейших исследований.

*Авторы благодарят В. А. Костенко (БПИ ДВО РАН), О. А. Бурковского (ДВФУ) и И. Я. Павлинова (МГУ) за любезно предоставленные для исследования материалы коллекций.*

#### Список литературы

Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Полёвочки // Млекопитающие России: систематико-географический справочник : сб. тр. Зоологического музея МГУ / ред.: И. Я. Павлинов, А. А. Лисовский. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2012. Т. 52. С. 220–276.

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полёвок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Новосибирск : Наука, 1973. Т. 3. С. 108–188.

Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полёвок. М. : Наука, 1980. 139 с.

Бородин А. В. Возможности использования соотношения видов полёвок рода *Clethrionomys Tilesius* (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала. Свердловск : Изд-во УрО РАН, 1992. С. 87–97.

Бородин А. В., Коурова Т. П., Маркова Е. А. Размерные характеристики щёчных зубов лесных полёвок *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 2. С. 236–244.

Бородин А. В., Маркова Е. А. Ключи для определения современных и плейстоценовых полёвок (Arvicolinae, Rodentia) Урала и Западной Сибири по одонтологическим признакам // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 9. С. 1128–1139.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы её изучения. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. 279 с.

Воронов Г. А. Аклиматизация млекопитающих на Сахалине и Курильских островах (Итоги и перспективы). М. : Наука, 1982. 126 с.

Воронцов Н. Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полёвок (*Clethrionomys Tilesius*) европейского северо-востока // Морфология и экология позвоночных животных. Тр. ЗИН АН СССР, 1961. Т. 29. С. 101–136.

Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1967. 235 с.

Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. : Изд-во ЗИН РАН, 1995. 522 с.

Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полёвки (Microtinae). Л. : Наука, 1977. Т. 3, Вып. 8. 504 с.

Донченко И. В. Использование длины зубного ряда для идентификации видов лесных полёвок (*Myodes*, Cricetidae), обитающих на Дальнем Востоке России // Проблемы экологии Верхнего Приамурья : сб. науч. тр. Благовещенск : Изд-во БГПУ, 2006. Вып. 9. С. 203–206.

Донченко И. В. Диапазон изменчивости дентиновых пространств рисунка жевательной поверхности зубов красных полёвок (Arvicolinae, *Myodes rutilus*) острова Сахалин // Естественные и технические науки. 2012. № 5. С. 165–170.

Донченко И. В. Влияние объёма выборки на результаты исследований на примере зубов красных полёвок (Arvicolinae, *Myodes rutilus*) // Проблемы и перспективы развития науки, производства, образования : материалы науч.-практ. конф. Благовещенск : Изд-во Дальневост. гос. агр. ун-та, 2014. С. 203–207.

Европейская рыжая полёвка / ред. Н. В. Башенина. М. : Наука, 1981. 351 с.

Каталог млекопитающих СССР : плиоцен – современность / Г. Ф. Барышников, В. Е. Гаррут, И. М. Соколов. Л. : Наука, 1981. 456 с.

Коваленко Е. Е. Анализ изменчивости крестца *Anura*. Сообщение 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. журн. 1996а. Т. 75, № 1. С. 53–66.

Коваленко Е. Е. Анализ изменчивости крестца *Anura*. Сообщение 2. Изменчивость крестца у представителей рода *Rana* // Зоол. журн. 1996б. Т. 75, № 2. С. 222–236.

Коваленко Е. Е. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. СПб., 2003. Вып. 2. С. 66–87.

Конева И. В. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск : Наука, 1983. 216 с.

Костенко В. А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 2000. 210 с.

Костенко В. А., Нестеренко В. А., Трухин А. М. Млекопитающие Курильского архипелага. Владивосток: Дальнаука, 2004. 186 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.

Лозан М. Н. Грызуны Молдавии. Кишинёв, 1971. Т. 1. 186 с.

- Лозан М. Н. Изменчивость параконидного комплекса  $M_1$  у *Microtus arvalis* Pall. (Rodentia) // 1-й междунар. конгр. по млекопитающим: реф. докл., 1974. Т. 1. С. 380–382.
- Маркова Е. А. Оценка сложности щёчных зубов полёвок (Arvicolinae, Rodentia) : ранжированный подход морфотипической подход // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 8. С. 986–980.
- Маркова Е. А., Струкова Т. В., Бородин А. В. Полёвки (Arvicolinae, Rodentia) как объект палеоэкологических исследований: классификация видов центральной части Северной Евразии по экологическим предпочтениям современных форм // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 10. С. 1254–1266.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 460 с.
- Огнёв С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М., Л. : Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
- Позвоночные животные Северо-востока России. Владивосток : Дальнаука, 1996. 308 с.
- Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Рус. энтомол. общества. 2002. Т. 73. С. 1–108.
- Расницын А. П. Эволюционная теория: современный этап // Палеонтологический журнал. 2014. № 1. С. 3–8.
- Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М. : Наука, 1986. 145 с.
- Тимощева А. А., Быков Ю. М. К вопросу о распространении полёвок и их влиянии на лесные насаждения Сахалинской области / Природные ресурсы Сахалина, их охрана и использование : сб. науч. тр. Южно-Сахалинск, 1975. С. 137–151.
- Шварц И. И., Покровский А. В., Овчинникова Н. А. Экспериментальное исследование принципа основателя // Экспериментальное исследование внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск : УФ АН СССР. 1966. 387 с.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. Т. 15, № 2. С. 115–136.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М. : Наука, 1987. С. 76–124.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 1. М. : Недра, 1988а. С. 142–169.
- Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. Т. 1. М. : Недра, 1988б. С. 169–209.
- Abe H., Fujimaki Y., Higuchi S. Study of wild murid rodents in Hokkaido. Hokkaido : Hokkaido University Press, 1984. 400 p.
- Abramson N. I., Abramov A. V., Baranova G. I. New species of red-backed vole (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in fauna of Russia: molecular and morphological evidences. (Proc. Zool. Inst. RAS. Vol. 313. N 1). St. Petersburg : Zool. Inst. RAS, 2009. P. 3–9.
- Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in paleobiology / Ed. T. J. M. Schopf. San Francisco : Freeman, 1972. P. 82–115.
- Fleishmann A. Die Grundform der Backenzähne bei Säugetieren und die Homologie der Höcker, Sitzungsber. Berlin : Der Königl. preus. Akad. d. Wissensch., 1891. S. 894–895.
- Hinton M. A. S. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) Living and Extinct. London : Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Publ., 1926. 488 p.
- Guthrie R. D. Variability in character undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* Molars // Evolution. 1965. Vol. 19, N 2. P. 214–233. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1965.tb01708.x>
- Mann R. Bau und Entwicklund der Molaren bei Mus und Arvicola // Morphol. Jahrbuch, 1890. Bd. XVI, Heft 4. P. 25–26.

Musser G. G., Carleton M. D. Superfamily Muroidea // Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference / D. E. Wilson, D. M. Reeder (eds.). Baltimore : John Hopkins University Press, 2005. Vol. 2. P. 894–1531.

Rörig G., Börner C. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer rezenter Mäuse // Arbeiten aus der Kaiserl. Biol. Anstalt f. Land-und Forstwirtschaft. 1905. Bd. 5. H. 2. S. 37–89.

Tegelstrom H. Transfer of mitochondrial DNA from the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) to the bank vole (*C. glareolus*) // J. Mol. Evol. 1987. Vol. 24, N 3. P. 218–227. <https://doi.org/10.1007/bf02111235>

The Biology of the Vole *Clethrionomys rufocanus*: a Review / Y. Kaneko, K. Nakata, T. Saitoh, N. Stenseth, O. Bjørnstad // Researches on Population Ecology. 1998. Vol. 40. P. 21–37. <https://doi.org/10.1007/BF02765219>

## Variability of Angles of Molar Occlusal Surface Pattern in Northern Red-Backed Vole *Myodes rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) of Far East of Russia

I. V. Donchenko, A. V. Senchik

*Far Eastern State Agrarian University, Blagoveshchensk, Russian Federation*

**Abstract.** Based on materials from long-term collections, the variability of angles of the occlusal surface pattern of the first lower ( $M_1$ ) and third upper ( $M^3$ ) molars of the northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) living of Far East of Russia has been studied. The spectrums of theoretically possible variants of structural (all possible combinations of characters) (theoretical spectrum – St) for the angles of  $M_1$  and  $M^3$  of red-backed voles of the genus *Myodes* have been calculated, containing 252 small variants of angles each. The general laws of the qualities of variability of signs  $M_1$  and  $M^3$  are established. The relationship between the theoretical spectrum (St) and the real variability spectrum (real spectrum – Sr) of both molars is determined. The total spectrum of real variability (Sr)  $M_1$  of red voles contains 6 large and 30 small variants, and Sr  $M^3$  contains 6 large and 32 small variants. We have found that the theoretically greatest maximum possible variability (St) of both molars is eight times higher than their real variability (Sr). A similar range and nature of Sr was established for both teeth, since they realized a similar number of real variants, and the Sr of both teeth are very similarly located in St (the ranges of variability are similarly limited). The found naturally limited placement of Sr in St made it possible to outline the spectrums (possible spectrum – Sp) containing 84 of the most probable small variants of the angles for  $M_1$  and  $M^3$  each. A comparison is made of the real diversity of variants  $M_1$  and  $M^3$  in animals from continental and isolated island populations. An analysis of the material showed that the isolated island populations of *M. rutilus* do not differ in the real diversity of the  $M_1$  and  $M^3$  variants, either from each other or from the mainland populations. The results of our study confirm the general biological pattern, according to which the real variability of the structure is naturally limited and many times less than theoretically possible. And also our study confirms yet another general biological pattern, showing at the population-species level the stasis of the morphological diversity of the dental system *M. rutilus*.

**Keywords:** Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae, *Myodes rutilus*, variability, occlusal surface of molar teeth, Russian Far East, epigenetic theory of evolution, synthetic theory of evolution.

**For citation:** Donchenko I.V., Senchik A.V. Variability of Angles of Molar Occlusal Surface Pattern in Northern Red-Backed Vole *Myodes rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) of Far East of Russia. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2019, vol. 28, pp. 63–90. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.28.63> (in Russian)



## References

- Abramson N.I., Lisovskiy A.A. Polovoch'i [Voles and Lemmings]. Pavlinov I.Ya, Lissovsky A.A. (eds.) *Mlekopitayushchiye Rossii: sistematiko-geograficheskiy spravochnik. Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU*, vol. 52 [The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference. Archive of the Zoological Museum of MSU, vol. 52]). Moscow, KMK Science Press, 2012, pp. 220-276. (in Russian)
- Angermann R. Gomologicheskaja izmenchivost korennyh zubov u poljovok (Microtinae) [Homological variability of molars at voles (Microtinae)]. *Problemy evolyutsii* [Evolutionary problems]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1973, vol. 3. pp. 108-188. (in Russian)
- Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Maleeva A.G. *Morfotipicheskaja izmenchivost' zubov poljovok* [Morphotypical variability of teeth of voles]. Moscow, Nauka Publ., 1980, 139 p. (In Russian)
- Borodin A.V. Vozmozhnosti ispolzovaniya sootnosheniya vidov polevok roda Clethrionomys Tilesius (1850) pri paleofaunisticheskikh issledovaniyah [Possibilities of use of a ratio of species of voles of the species Clethrionomys Tilesius (1850) at the paleofaunistic researches]. *Istorija sovremennoj fauny Juzhnogo Urala* [History of modern fauna of South Ural]. Sverdlovsk, UB RAS Publ., 1992, pp. 87-97. (in Russian)
- Borodin A.V., Kourova T.P., Markova E.A. Razmernyye kharakteristiki shchochnykh zubov lesnykh polovok Clethrionomys (Craseomys) rufocanus, Cl. (Clethrionomys) glareolus, Cl. (Cl.) rutilus (Arvicolinae, Rodentia) i ikh ispol'zovaniye dlya vidovoy identifikatsii [Dimensional characteristics of molar teeth in Clethrionomys (Craseomys) rufocanus, Cl. (Clethrionomys) glareolus, Cl. (Cl.) rutilus (Arvicolinae, Rodentia) and their use for species identification]. *Zoologicheskij Zhurnal* [Zool. J.], 2005, vol. 84, no 2, pp. 236-244. (in Russian)
- Borodin A.V., Markova E.A. Klyuchi dlya opredeleniya sovremennykh i pleystotsenovykh polovok (Arvicolinae, Rodentia) Urala i Zapadnoy Sibiri po odontologicheskim priznakam [Keys to identify Modern and Pleistocene Arvicolines (Arvicolinae, Rodentia) of the Urals and Western Siberia based on dental characters]. *Zoologicheskij Zhurnal* [Zool. J.], 2014, vol. 93, no 9, pp. 1128-1139. (in Russian)
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Bol'shakov V.N. *Fenogeticheskaja izmenchivost' i metody ejo izuchenija* [Phenogenetics variability and methods of her studying]. Ekaterinburg, Ural St. Univ. Publ., 2007. 279 pp. (in Russian)
- Voronov G.A. *Akklimatizacija mlekopitajushhih na Sahaline i Kuril'skikh ostrovah (Itogi i perspektivy)* [Acclimatization of mammals on Sakhalin and the Kuril Islands (Results and prospects)]. Moscow, Nauka Publ., 1982, 126 p. (in Russian)
- Vorontsov N.N. Ekologicheskkiye i nekotoryye morfologicheskkiye osobennosti ryzhikh polovok (Clethrionomys Tilesius) yevropeyskogo severo-vostoka [Ecological and some morphological features of red voles (Clethrionomys Tilesius) of the European northeast]. *Morfologiya i ekologiya pozvonochnykh zivotnykh* [Morphology and ecology of vertebrates. Tr. ZIN USSR Academy of Sciences], 1961, vol. 29, pp. 101-136. (in Russian)
- Vorontsov N.N. *Jevoljucija pishhevaritelnoj sistemy gryzunov (Mysheobraznye)* [Evolution of the alimentary system Myomorph Rodents]. Novosibirsk, Nauka Publ., Siberian Branch, 1967, 235 p. (in Russian)
- Gromov I.M., Erbaeva M.A. *Mlekopitajushhie fauny Rossii i sopredel'nyh territoriy. Zajceobraznye i gryzuny* [The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents]. St. Petersburg, Zool. Inst. RAN Publ., 1995, vol. 167, 522 p. (in Russian)
- Gromov I.M., Poljakov I.Ya. *Fauna SSSR: Mlekopitajushhie. Poljovki (Microtinae)* [Voles (Microtinae)/ Fauna USSR. Mammals]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1977, vol. 3, iss. 8, 504 p. (in Russian)
- Donchenko I.V. Ispolzovaniye dliny zubnogo ryada dlya identifikatsii vidov lesnykh polovok (Myodes, Cricetidae) obitayushchikh na Dalnem Vostoke Rossii [Using of the length of molar teeth for the species identification in genus Myodes (Rodentia, Cricetidae) ranged in the Far East of Russia]. *Problemy ekologii Verkhnego Priamur'ya* [Ecological problems of the

Upper Amur Region]. Blagoveshchensk, Blagoveshchensk St. Pedagog. Univ. Publ., 2006, vol. 9, pp. 203-206. (in Russian)

Donchenko I.V. Diapazon izmenchivosti dentinovykh prostranstv risunka zhevatel'noy poverkhnosti zubov krasnykh polovok (Arvicolinae, Myodes rutilus) ostrova Sakhalin [Diapason of variability of dentine fields of the occlusal surface pattern of molar teeth in Myodes rutilus (Arvicolinae, Myodes rutilus) of Sakhalin island]. *Natural and technical sciences*, 2012, no 5, pp. 165-170. (in Russian)

Donchenko I.V. Vliyaniye ob'yoma vyborki na rezul'taty issledovaniy na primere zubov krasnykh polevok (Arvicolinae, Myodes rutilus) [Effect of sample size on the results research of the occlusal surface pattern molar teeth of red voles (Arvicolinae, Myodes rutilus)]. *Problemy i perspektivy razvitiya nauki, proizvodstva, obrazovaniya: materialy nauchno-praktich. konferentsii* [Problems and Prospects of Development of Science, Production, Education: Reg. Sci. Conference, Blagoveshchensk, Russia]. Blagoveshchensk, Far East St. Agr. Univ. Publ., 2014, pp. 203-207. (in Russian)

*Evropejskaja ryzhaja polevka* [European Bank Vole]. Moscow, Nauka Publ., 1981, 351 p. (in Russian)

*Katalog mlekopitajushhih SSSR: pliocen – sovremennost* [Catalogue of mammals of USSR (Pliocene to Recent)]. G.F. Baryshnikov, V.E. Garrut, I.M. Sokolov (eds). St. Petersburg, Nauka Publ., 1981, 456 p. (in Russian)

Kovalenko E.E. Analiz izmenchivosti kresttsa Anura. Soobshcheniye 1. Metod analiza izmenchivosti kresttsa beskhvostykh amfibiy [Analysis of variability of a sacrum of Anura. Message 1. Method of the analysis of variability of a sacrum of tailless amphibians]. *Zoologicheskiy Zhurnal* [Zool. J.], 1996 a, vol. 75, no 1, pp. 53-66. (in Russian)

Kovalenko E.E. Analiz izmenchivosti kresttsa Anura. Soobshcheniye 2. Izmenchivost' kresttsa u predstaviteley roda Rana [Analysis of variability of a sacrum of Anura. Message 2. Variability of a sacrum at representatives of the gen Rana]. *Zoologicheskiy Zhurnal* [Zool. J.], 1996 b, vol. 75, no 2, pp. 222-236. (in Russian)

Kovalenko E.E. Effekt normy priznaka i yego teoreticheskoye znachenije [The effect of the characteristic's norm and its theoretical significance] / *Evolyucionnaya biologiya: istoriya i teoriya* [Evolutionary biology: history and theory]. St. Petersburg, St. Petersburg St. Univ. Publ., 2003, vol. 2, pp. 66-87. (in Russian)

Koneva I.V. *Gryzuny i zajceobraznye Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Rodents and Lagomorphs of the Siberia and the Far East]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1983, 216 p. (In Russian)

Kostenko V.A. *Gryzuny (Rodentia) Dalnego Vostoka Rossii* [Rodents (Rodentia) of the Russian Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2000, 210 p. (in Russian)

Kostenko V.A., Nesterenko V.A., Trukhin A.M. *Mlekopitayushchie Kuril'skogo arhipelaga* [Mammals of the Kuril Archipelago]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2004, 186 p. (in Russian)

Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1990, 352 p. (in Russian)

Lozan M.N. *Gryzuny Moldavii* [Rodents of Moldova.]. Chisinau, 1971, vol. 1, 186 p. (in Russian)

Lozan M.N. Izmenchivost parakonidnogo kompleksa M<sub>1</sub> u *Microtus arvalis* Pall. (Rodentia) [Variability of the paraconid M<sub>1</sub> complex at *Microtus arvalis* Pall. (Rodentia)]. *Pervyy Mezhdunarodnyy kongr. po mlekopitajushhim: ref. dokl.* [1st Int. Congress on Mammals: Moscow, Russia], 1974, vol. 1, pp. 380-382. (in Russian)

Markova E.A. Otsenka slozhnosti shchochnykh zubov polovok (Arvicolinae, Rodentia): ranzhirovanny podkhod morfotipicheskoy podkhod [Assessment of tooth complexity in Arvicolines (Rodentia): a morphotype-based ranking approach]. *Zoologicheskiy Zhurnal* [Zool. J.], 2013, vol. 92, no 8, pp. 986-980. (in Russian)

Markova E.A., Strukova T.V., Borodin A. V. Polovki (Arvicolinae, Rodentia) kak ob'yekt paleoekologicheskikh issledovaniy: klassifikatsiya vidov tsentral'noy chasti Severnoy

Yevrazii po ekologicheskim predpochteniyam sovremennykh form [Arvicolines (Arvicolinae, Rodentia) as paleoenvironmental proxies: classifying the species from the central part of Northern Eurasia, based on ecological preferences of their modern representatives]. *Zoologicheskii Zhurnal* [Zool. J.], 2017, vol. 96, no 1, pp. 1254-1266. (in Russian)

Mayr E. *Zoologicheskii vid i evolyutsiya* [Zoological Species and Evolution]. Moscow, Mir Publ., 1968, 598 p. (in Russian)

Mayr E. *Populyatsii, vidy i evolyutsiya* [Populations, Species, and Evolution]. Moscow, Mir Publ., 1974, 460 p. (in Russian)

Ognjov S.I. *Zveri SSSR i prilozhashhih stran. Vol. VII. Gryzuny* [Mammals of the USSR and adjacent countries (Mammals of Eastern Europe and Northern Asia). Rodents, vol. 7. Microtinae]. Moscow, St. Petersburg, AS SSSR Publ., 1950, 706 p. (in Russian)

*Pozvonochnye zhivotnye Severo-vostoka Rossii* [Vertebrate animals of North-East Russia]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 1996, 308 p. (in Russian)

Rasnitsyn A.P. Protsess evolyutsii i metodologiya sistematiki [The process of evolution and systematic methodology]. *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva* [Trans. Rus. Entomol. Soc.], 2002, vol. 73, pp. 1-108. (in Russian)

Rasnitsyn A. P. Evolyutsionnaya teoriya: sovremennyy etap [Evolutionary Theory: The Current State]. *Paleontologicheskii zhurnal* [Paleontol. J.], 2014, no 1. pp. 3-8. (in Russian)

Smirnov N.G., Bol'shakov V.N., Borodin A.V. *Plejstocenovye gryzuny Severa Zapadnoj Sibiri* [Pleistocene's rodents of the North of Western Siberia]. Moscow, Nauka Publ., 1986, 145 p. (in Russian)

Timofeeva A.A., Bykov Yu.M. K voprosu o rasprostraneni poljovok i ih vlijanii na lesnye nasazhdenija Sahalinskoj oblasti [To distribution of voles and their influence on forest plantings of the Sakhalin region]. *Prirodnye resursy Sahalina, ih ohrana i ispolzovanie* [Natural resources of Sakhalin, their protection and use]. Yuzhno-Sakhalinsk Publ., 1975, pp. 137-151. (in Russian)

Shvarts I.I., Pokrovskiy A.V., Ovchinnikova N.A. Eksperimental'noye issledovaniye printsipa osnovatelya [An experimental study of the founder's principle] / *Eksperimental'noye issledovaniye vnutrividovoy izmenchivosti pozvonochnykh zhivotnykh* [An experimental study of the intraspecific variation of vertebrates]. Sverdlovsk, UB AN USSR publ., 1966. 387 p. (in Russian)

Shishkin M.A. *Individualnoye razvitiye i yestestvennyy otbor* [Individual development and natural selection]. *Ontogenez* [Ontogenesis], 1984, vol. 15, no. 2, pp. 115-136. (in Russian)

Shishkin M.A. Individual'noye razvitiye i evolyutsionnaya teoriya [Individual development and evolutionary theory]. *Evolutsiya i biotsenoticheskie krizisy* [Evolution and biocenotic crises]. Moscow, Nauka Publ., 1987, pp. 76-124. (in Russian)

Shishkin M.A. Evolyutsiya kak epigeneticheskii protsess [Evolution as an epigenetic process]. *Sovremennaya paleontologiya* [Modern paleontology], vol. 1. Moscow, Nedra Publ., 1988a, pp. 142-169. (in Russian)

Shishkin M.A. Zakonomernosti evolyutsii ontogeneza [Patterns of evolution of ontogenesis] // *Sovremennaya paleontologiya* [Modern paleontology], vol. 1. Moscow, Nedra Publ., 1988b. pp. 169-209. (in Russian)

Abe H., Fujimaki Y., Higuchi S. et al. *Study on wild murid rodens in Hokkaido*. Hokkaido, Hokkaido University Press, 1984, 400 p.

Abramson N.I., Abramov A.V., Baranova G.I. New species of red-backed vole (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in fauna of Russia: molecular and morphological evidences. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. St.-Peterburg, 2009, vol. 313, no. 1, pp. 3-9.

Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *Models in paleobiology*. Ed. by T. J. M. Schopf. San Francisco, Freeman, 1972, pp. 82-115.

Fleishmann A. *Die Grundform der Backenzähne bei Säugetieren und die Homologie der Höcker*, *Sitzungsber.* Berlin, Der Königl. preus. Akad. d. Wissensch, 1891, pp. 894-895.

Hinton M.A.S. *Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) Living and Extinct*. London, Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Publ., 1926, 488 p.

Guthrie R.D. Variability in character undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* Molars. *Evolution*, 1965, vol. 19, no. 2, pp. 214-233.

Mann R. Bau und Entwicklung der Molaren bei *Mus* und *Arvicola*. *Morphol. Jahrbuch*, 1890, bd. XVI, heft 4, pp. 25-26.

Musser G.G., Carleton M.D. Superfamily Muroidea. Eds. D.E. Wilson and D.M. Reeder. *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. Baltimore, Johns Hopkins University Press, 2005, vol. 2, pp. 894-1531.

Kaneko Y., Nakata K., Saitoh T., Stenseth N., Bjørnstad O. The Biology of the Vole *Clethrionomys rufocanus*: a Review. *Researches on Population Ecology*, 1998, vol. 40, pp. 21-37.

Rörig G., Börner C. Stubien über das Gebiss mitteleuropäischer rezenter Mäuse. *Arbeiten aus der Kaiserl. Biol. Anstalt f. Land-und Forstwirtschaft*, 1905, bd. 5, h. 2, pp. 37-89.

Tegelstrom H. Transfer of mitochondrial DNA from the nother red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) to the bank vole (*C. glareolus*). *J. Mol. Evol.*, 1987, vol. 24, no 3, pp. 218-227.

Донченко Иван Владимирович  
аспирант  
Дальневосточный государственный  
аграрный университет  
Россия, 675000, Амурская область,  
г. Благовещенск, ул. Политехническая, 86  
e-mail: ivan.v.donchenko@yandex.ru

Donchenko Ivan Vladimirovich  
Postgraduate  
Far Eastern State Agrarian University  
86, Polytechnicheskaya st., Blagoveshchensk,  
675000, Russian Federation  
e-mail: ivan.v.donchenko@yandex.ru

Сенчик Александр Васильевич  
кандидат биологических наук,  
доцент  
Дальневосточный государственный  
аграрный университет  
Россия, 675000, Амурская область,  
г. Благовещенск, ул. Политехническая, 86  
e-mail: prorector-science@dalgau.ru

Senchik Aleksandr Vasilyevich  
Candidate of Science (Biology),  
Associate Professor  
Far Eastern State Agrarian University  
86, Polytechnicheskaya st., Blagoveshchensk,  
675000, Russian Federation  
e-mail: prorector-science@dalgau.ru

**Дата поступления:** 24.12.2018

**Received:** December, 24, 2018