

УДК 599.323.43–143.14:591.15

ИНДЕКС ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЗУБНОЙ ЭМАЛИ СОВРЕМЕННЫХ ВОДЯНЫХ ПОЛЕВОК РОДА *ARVICOLA* (*ARVICOLINAE*, *RODENTIA*) В АЗЕРБАЙДЖАНЕ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2024 г. Е. А. Маркова^{а, *}, Л. В. Надирли^{б, с **,}, С. В. Зыков^{а, ***}

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

^б Институт зоологии Министерства науки и образования Азербайджанской Республики,
ул. А. Аббасзаде 1128, Баку, AZ1004 Азербайджан

^с Западно-Каспийский Университет,
ул. Истиглалият 31, Баку, AZ1001 Азербайджан

* e-mail: emrk@yandex.ru

** e-mail: leyla_h-va@list.ru

*** e-mail: svzykov@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.04.2024 г.

После доработки 30.05.2024 г.

Принята к публикации 18.06.2024 г.

Автор по переписке — Надирли Лейла Вагиф кызы, leyla_h-va@list.ru

На основании изучения дентальных характеристик водяных полевок из семи районов Азербайджана, отловленных в 1926–1965 гг. и хранящихся в фондах Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана, определен размах изменчивости индекса дифференциации зубной эмали SDQ. Индекс рассчитывается как отношение толщины передних к толщине задних эмалевых стенок зубной коронки, учитывающее их ведущую и ведомую роль при жевании. Он служит критерием для идентификации хроновидов рода *Arvicola* в ископаемой летописи, и недавно был предложен для диагностики современных евразийской и персидской водяных полевок. В результате измерений индексов SDQ у 55 особей показано, что в Шемахинском, Саатлинском, Имишлинском, Гейгёльском (=Ханларском), Ордубадском, Аджакабульском районах водяные полёвки имеют плезиоморфный тип дифференциации эмали, при котором на ведущих режущих стенках щечных зубов эмаль тоньше, чем на ведомых стенках, и значения индекса SDQ в среднем выше 100. На первом нижнем и втором верхнем зубах значения индексов дифференциации эмали варьируют по абсолютным значениям от 100 до 178; ни одной особи с апоморфным вариантом дифференциации эмали, при котором ведущие режущие стенки щечных зубов утолщены по сравнению с ведомыми, не обнаружено. В отличие от размерных признаков зубов, значения индексов не демонстрируют направленных изменений в постнатальном онтогенезе и превышают 100 во всех возрастных классах, выделяемых по степени зрелости черепа. Полученные результаты подтверждают отличие по дентальным характеристикам водяной полёвки, обитающей в Азербайджане, от евразийской *A. amphibius* и близость к *A. persicus* — персидской водяной полёвке, рассматриваемой в настоящее время как самостоятельный вид или группа видов. Ревизия данных по дифференциальной окраске хромосом и анализ молекулярных маркеров, как митохондриальных, так и ядерных, необходимы для ответа на вопрос о таксономическом статусе водяных полевок Азербайджана и других регионов Передней Азии, где обитают представители рода *Arvicola* с плезиоморфным типом дифференциации зубной эмали. До принятия окончательного решения о таксономическом статусе, составе и границах распространения персидской водяной полёвки предложено рассматривать водяную полёвку Азербайджана, имеющую плезиоморфный тип дифференциации эмали щечных зубов, как *Arvicola* cf. *persicus*.

Ключевые слова: Arvicolinae, морфология, изменчивость, индекс дифференциации эмали

DOI: 10.31857/S0044513424120068, **EDN:** tfzqsy

Представления о систематике современного рода *Arvicola* на протяжении всей истории изучения оставались запутанными и дискуссионными. В разное время в составе рода выделяли от 1 до 7 видов, а в настоящее время — от 2–3 (Абрамсон, Лисовский, 2012) до 4 видов (Kryštufek, Shenbrot, 2022). Таксономический статус двух видов — евразийской водяной полевки (*Arvicola amphibius* (Linnaeus 1758)) и иберийской водяной полевки (*Arvicola sapidus* Miller 1908) — установлен по комплексу генетических и морфологических критериев. Наиболее широко распространенным видом, обитающим в Европе и Азии, является *A. amphibius*, фигурировавшая в таксономических сводках до 2005 г. как *A. terrestris* (Wilson, Reeder, 2005). *A. sapidus* обитает на Иберийском п-ове и на большей части территории Франции. Таксономический статус итальянской и персидской водяных полевок — *A. italicus* Savi 1838 и *A. persicus* De Filippi 1865 — находится на стадии обсуждения (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

На протяжении 20 века считалось, что на территории Азербайджана обитает подвид евразийской полевки *A. terrestris persicus* De Filippi 1865 (Огнев, 1950; Алекперов, 1966; Кулиев, 1978). В ходе изучения кариотипа было установлено, что водяные полевки, обитающие в Азербайджане, не отличаются от евразийских по числу хромосом, хотя была прослежена изменчивость по результатам их дифференциального окрашивания (Кулиев и др., 1978). Относительно недавно на основании молекулярно-генетических данных из типовой местности *A. persicus* в Иране было предложено считать персидскую водяную полевку самостоятельным видом с ограниченной областью распространения в горной области Эльбурс (Mahmoudi et al., 2019, 2022). Было также отмечено (Maul et al., 2021), что для персидской водяной полевки Ирана, а также других регионов Западной Азии — Турции, Сирии, Израиля и Ирака — характерны отличия от евразийской водяной полевки в строении щечных зубов, в частности плезиоморфный вариант распределения типов зубной эмали. Это послужило основанием рассматривать водяных полевок в этих регионах как возможных представителей группы *A. persicus*, таксономический статус и состав которой требует уточнения (Maul et al., 2021).

В последней таксономической сводке по грызунам подсемейства Arvicolinae предложено расширить область распространения персидской водяной полевки на территорию Азербайджана (Kryštufek, Shenbrot, 2022). Это согласуется с представлениями о подвидовой структуре прежнего политипического вида *A. terrestris* (Огнев, 1950). Однако в действующих на сегодняшний день сводках вид упоминается как евразийская водяная полевка, персидская водяная полевка не упоминается (Azərbaycan faunasının

taksonomik spektri (onurğalılar), 2020; Azərbaycan faunasının informasiya sistemi (onurğalılar), 2023). Возникает необходимость уточнения таксономической принадлежности водяной полевки Азербайджана с использованием критериев, предложенных для идентификации евразийской и персидской водяных полевок (Kryštufek, Shenbrot, 2022). Одним из таких критериев является индекс дифференциации зубной эмали SDQ, средние значения которого у *A. persicus* превышают, а у *A. amphibius* не превышают условное значение, равное 100 (Maul et al., 2021; Kryštufek, Shenbrot, 2022).

Индекс толщины эмали SDQ (от немецкого Schmelzband-Differenzierungs-Quotient — индекс дифференциации эмалевой ленты) введен Хайнрихом для диагностики предковых форм современной водяной полевки в ископаемой летописи (Heinrich, 1978). Для его использования пригодны как ископаемые остатки, представленные преимущественно изолированными зубами и челюстями, так и зоологические коллекции, которые обычно используются палеонтологами в качестве сравнительного материала (Röttger, 1987; Königswald, Kolfschoten, 1996; Escude et al., 2008; Ruddy, 2011; Masini et al., 2020; Maul et al., 2021; Fadeeva et al., 2021). За время применения индекса SDQ для диагностики ископаемых форм рода *Arvicola* среднего и позднего плейстоцена Евразии было показано, что плезиоморфным является тип дифференциации эмали, при котором ведомые эмалевые стенки щечных зубов толще ведущих, и значения индекса SDQ превышают условное значение, равное 100. Кроме того, было установлено, что значения индексов дифференциации эмали подвержены значительной возрастной и географической изменчивости (Kratochvil, 1980; Königswald, Kolfschoten, 1996; Ruddy, 2011; Fadeeva et al., 2021). При этом накоплен обширный сравнительный материал по значениям индексов SDQ как у современной евразийской водяной полевки, так и у ее предковых форм.

Цель работы — определить размах изменчивости индекса дифференциации зубной эмали SDQ представителей рода *Arvicola*, обитающих в Азербайджане, по материалам зоологических коллекций Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана и ответить на вопрос, может ли индекс SDQ быть использован для отнесения водяной полевки региона исследований к *A. persicus* или *A. amphibius*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили коллекции Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана, собранные разными коллекторами с 1926 по 1965 гг. на территории Азербайджана (табл. 1).

Таблица 1. Материал, включенный в анализ морфологической изменчивости водяной полевки Азербайджана

Регион	Место отлова	Всего особей	Число особей (возрастная группа по зрелости черепа)
1	Шемахинский р-он, с. Чухур-Юрт	19	2 особи (100+) 8 особей (100) 3 особи (90) 6 особей (80)
2	Аджикабульский р-н, Кара-су	3	1 особь (100) 2 особи (90)
2	Саатлинский р-н, Мильская степь, оз. Сары-су	14	2 особи (100+) 9 особей (100) 2 особи (90) 1 особь (60)
2	Имишлинский р-н, Мильская степь, пос. Бахрамтепе	2	1 особь (90) 1 особь (70)
3	Ордубадский р-н, р. Беюкчай (Нахичеванская АР)	9	2 особи (100+) 1 особь (100) 2 особи (90) 2 особи (70) 1 особь (60) 1 особь (50)
3	Джюльфинский р-н, с. Нургют (Нахичеванская АР)	1	1 особь (100)
3	Нахичеванская АР	5	1 особь (30) 4 особи (20)
3	Гёйгёльский р-н (ранее Ханларский р-н)	2	2 особи (100+)

Примечания. Регионы: 1 – Большой Кавказ, южный склон, 2 – Кура-Араксинская низменность, 3 – Малый Кавказ и Закавказское плато.

Одонтометрическая изменчивость

Методология работы основана на сочетании палеонтологических и неонтологических подходов к оценке фенотипической изменчивости. Изучены метрические признаки 55 особей водяной полевки: стандартные измерения первого нижнего (m1) и второго верхнего (M2) моляров, индекс антероконоиды m1 (отношение длины антероконоиды к длине жевательной поверхности, умноженное на 100) и три индекса дифференциации эмали, используемых для диагностики хроновидов рода *Arvicola* в ископаемой летописи (Heinrich, 1978; Königswald, Kolfshoten, 1996; Masini et al., 2020; Fadeeva et al., 2021 и др.).

Измерения размеров зубов (длины и ширины жевательной поверхности) и толщины эмали проводили с помощью окуляр-микрометра стереомикроскопа Leica M80 на первом нижнем и втором верхнем зубах в соответствии со схемой (рис. 1). В ходе измерения зубы устанавливали так, чтобы была соблюдена передне-задняя ориентация измеряемого зуба, а его жевательная поверхность была перпендикулярна оптической оси объектива. Измерения для расчета индексов брали в месте максимальной толщины эмалевой стенки передних и задних граней призм в местах, указанных на рисунке

треугольными стрелками (рис. 1B). В анализ включали либо правый, либо левый зуб – в зависимости от сохранности (включали только экземпляры, у которых можно измерить все признаки).

Для описания морфологии зубов использована номенклатура элементов жевательной поверхности зубов полевоцых, предложенная Ван дер Мейленом (Van der Meulen, 1973), и терминология, используемая для характеристики режущих граней эмали как функциональных элементов зуба в этом подсемействе грызунов (Königswald, 1980; Martin, 1987).

Рассчитывали индексы дифференциации эмали по каждой призме зуба так, как это показано на примере призмы T3 (рис. 1B). Затем значения индексов отдельных призм усредняли для получения трех индексов дифференциации эмали первого нижнего и второго верхнего щечных зубов: m1_SDQ7, m1_SDQ3 и M2_SDQ3. Формулы расчета индексов приведены на рисунке (рис. 1D). В некоторых публикациях признаки m1_SDQ3 и M2_SDQ3 могут быть обозначены также как BTQ (например, Тесаков, 2004).

Определение возраста животных

Использована методика Лариной и Лапшова, позволяющая выделять возрастные группы

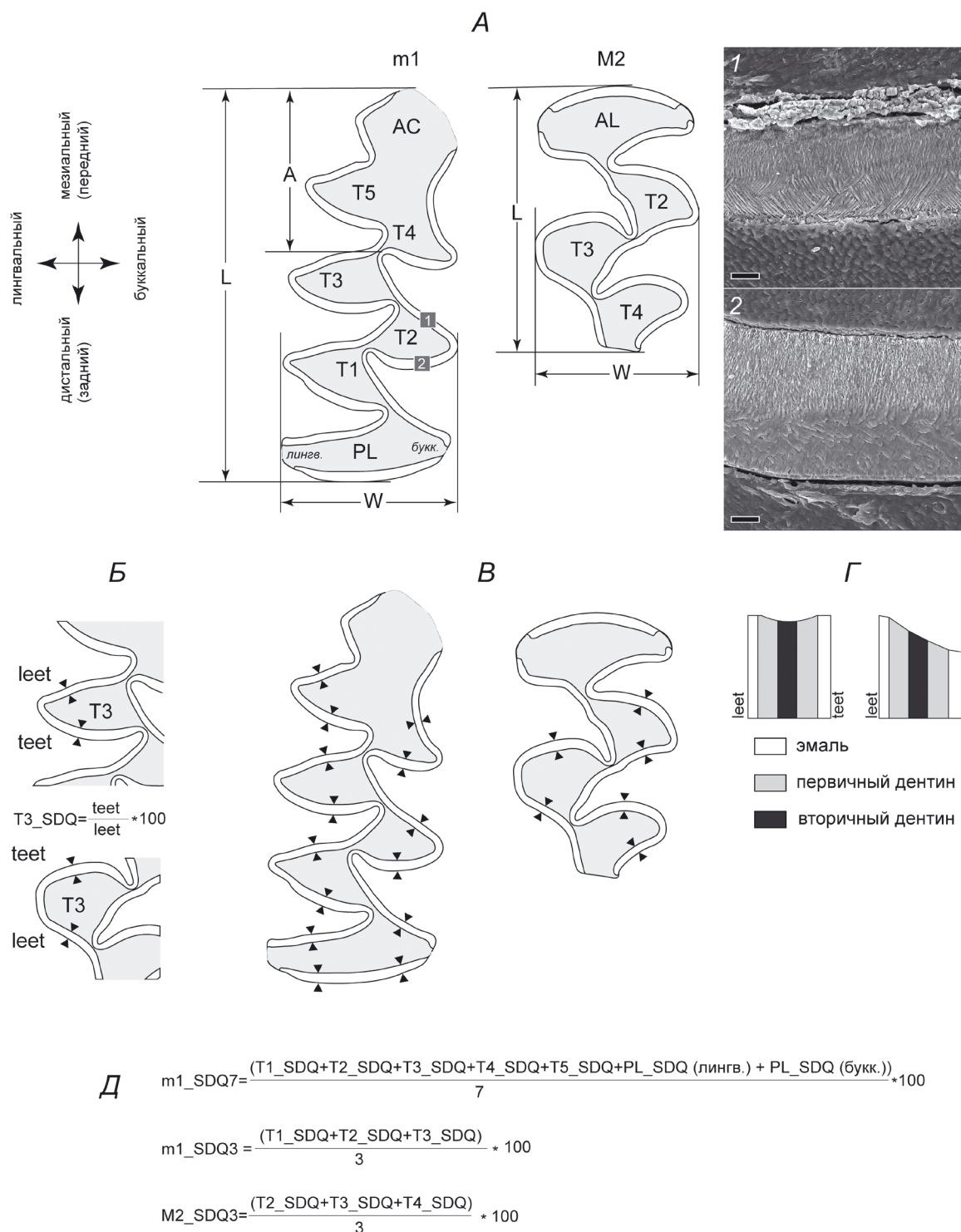


Рис. 1. Номенклатура элементов первого нижнего и второго верхнего щечных зубов и схема оценки дентальных признаков. **А** – Обозначения призм зубов (по: Van der Meulen, 1973), метрические признаки жевательной поверхности и участки 1–2, где толщину эмали оценивали дополнительно с учетом ее микроструктуры с помощью электронного сканирующего микроскопа; 1 – передняя стенка, 2 – задняя стенка, масштаб 20 мкм. **Б** – Схема измерения индекса дифференциации эмали SDQ на одной призме (на примере T3), **В** – Места измерения толщины эмали для расчета индексов m1_SDQ7, m1_SDQ3, M2_SDQ3. **Г** – Типы стачивания жевательной поверхности на примере одной призмы зуба: слева – лунчатый тип, справа – ступенчатый тип. **Д** – формулы индексов дифференциации эмали на первом нижнем и втором верхнем щечных зубах. Сокращения – см. в тексте.

некорнезубых грызунов подсемейства Arvicolinae по степени краниальной зрелости (Ларина, Лапшов, 1974). Согласно этой методике, степень развития признаков I–IX (рис. 2) оценивается в процентах, а сумма значений по всем признакам используется как показатель краниальной зрелости особи.

В оригинальной схеме Лариной и Лапшова (1974) описаны лишь крайние степени выраженности признаков I–IX, однако на практике часто встречаются промежуточные состояния, которые трудно отнести к минимальной или максимальной степени развития признака. Для рода *Arvicola* промежуточные состояния признаков VIII–IX проиллюстрированы (Hinton, 1926) и могут быть описаны на качественном уровне, что позволило включить их в схему выделения возрастных классов (рис. 2). В данной работе мы оценивали степень зрелости признаков следующим образом. I – Лобно-теменной отдел, вид сбоку: 0% – приподнят, округлой формы; 5% – спрямлен не на всем протяжении отдела; 10% – близок к прямому. II – Затылочная часть, вид сбоку: 0% – почковидная, округлая; 10% – выпрямлена, но не имеет угловатых очертаний; 20% – угловатая, опускается практически под прямым углом. III – Теменные кости, верхняя поверхность, вид сзади: 0% – теменные кости округлые, смыкаются с углублением; 5% – уплощены, углубление между ними едва различимо; 10% – плоская поверхность, углубление не прослеживается. IV – Теменные кости, вид сверху: 0% – боковые поверхности округлые; 5% – боковые поверхности имеют слабо выраженный рельеф; 10% – резкие грани, идущие от верхнего наружного угла височной кости до межтеменной. V – Гребень височной кости на месте стыка чешуйчатой и каменистой костей (место крепления височной мышцы): 0% слабо выраженный валик; 5% – выступающий гребень сформирован частично; 10% – сильно выступающий гребень. VI – Верхнезатылочная поверхность: 0% – без выраженного рельефа, 5% – валик; 10% – выраженный гребень. VII – Гребень на стыке затылочной и каменистой костей: 0% – практически не различим; 5% – слабо выраженный гребень; 10% – выступ клювовидной формы. VIII – Площадка лобной кости: 0% – в межглазничной области не прослеживается ни отчетливых продольных борозд, ни единого гребня; 5% – присутствуют продольные борозды, не смыкающиеся в единый гребень; 10% – продольные борозды смыкаются, формируется единый гребень. IX – Заглазничные выступы: 0% – слабо развиты; 5% – отчетливы, но не формируют выдающихся заостренных структур; 10% – выступы заострены.

Для анализа возрастной изменчивости группы, выделяемые по зрелости черепа, были объединены

в классы 1–3: 1 – зрелость черепа 20–45%, 2–50–95%, 3–100–100+%.

Определение морфологических адаптаций к образу жизни

Для водяных полевок морфологические особенности черепа и резцов иногда рассматривают в качестве косвенных признаков приспособления к образу жизни с выделением так называемых экофенотипов – полуводного и роющего (Громов, Поляков, 1977; Kryštufek, Shenbrot, 2022). Кроме того, особенности стачивания жевательной поверхности щечных зубов могут быть рассмотрены с точки зрения “жевательных адаптаций” – в понимании Громова (Громов, Поляков, 1977). Необходимость проверки связи вариабельности индексов дифференциации эмали зубов современной водяной полевки с экофенотипическими особенностями обсуждается в палеонтологических работах (например, Ruddy, 2011), однако целенаправленных исследований не проведено. До тех пор, пока существование связи характера дифференциации эмали с особенностями экологии современных животных не подтверждено и не опровергнуто, целесообразно учитывать проявление фенотипически выраженных адаптаций к образу жизни при изучении изменчивости индексов SDQ на неонтологическом материале. Это особенно важно для регионов, где сочетаются равнинные и горные ландшафты, поскольку имеются данные о связи фоссориальности водяных полевок с высокогорьями, неоднозначные для разных регионов Евразии (например, Водяная полевка..., 2001).

Прогнатизм верхних резцов (пологий изгиб, протрузию) рассматривали как показатель приспособления к роющему образу жизни, ортодонтию (без пологого изгиба и протрузии) – как отсутствие морфологических адаптаций к рытью (Громов, Поляков, 1977). На нижней челюсти в качестве косвенного показателя приспособления к рытью рассматривали наличие перегиба (“шейки”) в середине сочленовного отростка (Kryštufek, Shenbrot, 2022, fig. 154). Кроме того, зубные ряды проверяли на наличие лунчатого, углового, краевого или ступенчатого типа стирания (Громов, Поляков, 1977). В качестве критерия разделения лунчатого и ступенчатого рельефа на m1 и M2 рассматривали высоту передней и задней стенок эмали, а также дентина на призмах T1–T3 (рис. 1Г).

Признаки черепа, которые не связаны с зубной системой и которые исследователи иногда описывают для экологических морфотипов (Kryštufek et al., 2015; Kryštufek, Shenbrot, 2022), входят в схему оценки краниальной зрелости (Ларина, Лапшов, 1974), то есть не могут быть четко определены на фоне возрастных изменений. Связь краниального возраста с экоморфотипом представляет

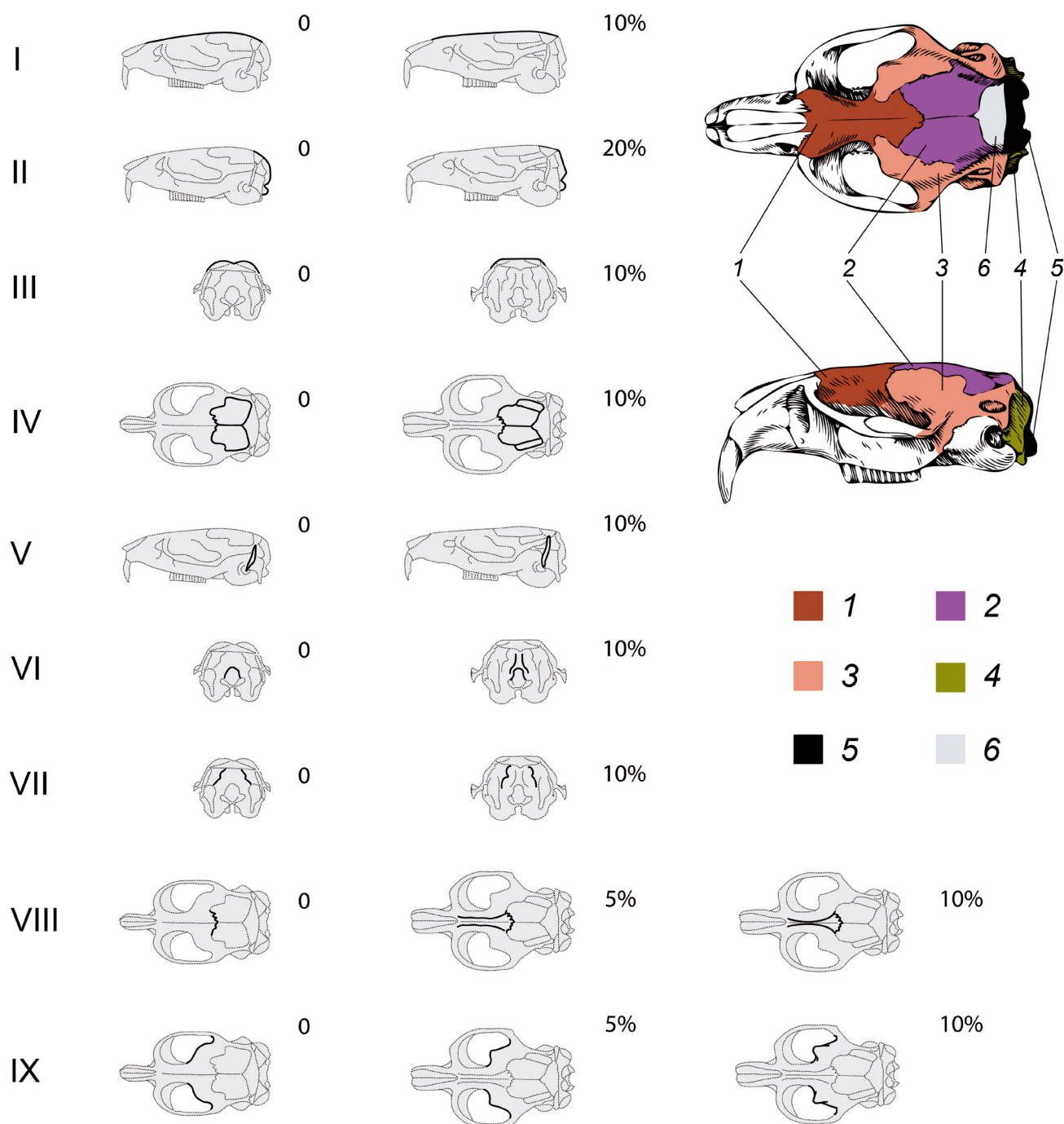


Рис. 2. Схема оценки зрелости краниальных структур некорнезубых *Argicolinae* по признакам I–IX, выраженной для каждого признака в процентах от общей (суммарной) зрелости черепа (Ларина, Лапшов, 1974, с изменениями). Обозначение костей черепа, на которых оцениваются признаки краниальной зрелости: 1 – лобная, 2 – теменная, 3 – чешуйчатая часть височной кости, 4 – каменистая и мастоидная части височной кости, 5 – затылочная, 6 – межтеменная.

собой тему для отдельного специального исследования, которое не входило в задачи данной работы.

Статистическая обработка результатов измерений

Статистическую обработку результатов измерений проводили в пакете программ Statistica 8.0. Для проверки гипотезы о соответствии распределения наблюдаемых значений признаков нормальному распределению использовали критерий Колмогорова–Смирнова. При анализе возрастной и географической изменчивости индексов дифференциации эмали использован однофакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями. В качестве постоянных факторов рассматривали возраст (по возрастным классам 1–3) и регион, в котором располагалась точка отлова. Значения индексов SDQ, оцениваемые на m1 (m1_SDQ7, m1_SDQ3) и M2 (M2_SDQ3), рассматривали как повторные измерения одного и того же показателя, измеренные в разных частях зубного ряда.

Обозначения и сокращения

Терминология зубной системы: А – длина антерокидида, АС – головка передней непарной петли, AL – передняя непарная лопасть, A/L – индекс антерокидида, L – длина жевательной поверхности, leet – ведущая режущая грань эмали, m1 – первый нижний, M2 – второй верхний, M3 – третий верхний щечные зубы, PL – задняя непарная петля, SDQ – индекс дифференциации эмали (Heinrich, 1978), T1–T5 – призмы щечных зубов в соответствии с порядковым номером (по: van der Meulen, 1973), teet – ведомая грань эмали, W – ширина жевательной поверхности.

Статистическая терминология: F – критерий Фишера, K – эксцесс, K-S d – критерий Колмогорова – Смирнова, M – среднее арифметическое, Max – максимальное значение, Mdn – медиана, Min – минимальное значение, N – число зубов в выборке, p – вероятность, SD – стандартное отклонение, Skew – коэффициент асимметрии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зрелость черепа изученных особей определена в интервале от 20 до 100% (рис. 3). Среди животных со 100% зрелостью, как самцов, так и самок, были особи с массивным черепом и подчеркнuto рельефными гребнями, что позволило отнести эту категорию в отдельную группу 100+. Особи с 20% зрелости черепа имеют плоскую жевательную поверхность, однако передний отдел m1 и задний отдел M3 еще не имеют дефинитивных очертаний. У особей со зрелостью черепа 100–100+ могут наблюдаться небольшие сенильные складки эмали щечных зубов (рис. 4). Это указывает на то, что изученный материал характеризует все стадии

постнатального онтогенеза от начала перехода к самостоятельному питанию до старости.

За исключением ширины m1 и M2, распределения значений метрических признаков не демонстрировали статистически значимых отличий от нормального распределения (K-S d = 0.10–0.16, $p > 0.05$). Распределения значений ширины m1 и M2 отличались от нормального распределения (K-S d = 0.21, $p < 0.05$) за счет сдвига распределения в сторону больших значений, коэффициенты асимметрии приведены в табл. 2. Средние значения размеров зубов водяных полевок Азербайджана (Приложения 1–4) варьируют в тех же пределах, которые известны для евразийской водяной полевки по литературным данным (Бородин, 2009), хотя m1 животных со зрелостью черепа 100–100+ могут быть несколько крупнее (рис. 5).

В отличие от размеров зубов, индексы дифференциации эмали у водяной полевки из Азербайджана существенно отличаются от таковых у *A. amphibius* (рис. 6). По литературным данным, средние значения индексов SDQ современной водяной полевки в пределах ареала *A. amphibius* варьируют от 69.0 до 94 в Европе (Röttger, 1987) и от 77.6 до 92.6 на Урале (Fadeeva et al., 2021). Для современных полевок группы *A. persicus* – 120.14 (Maul et al., 2021). Область перекрытия размаха абсолютных значений (на примере индекса m1_SDQ7) для *A. persicus* и *A. amphibius* – от 93.7 до 104, для индекса m1_SDQ3 минимальные значения для полевок группы *A. persicus* могут быть ниже – от 88.4 (Maul et al., 2021). Из особей, изученных нами, лишь 1 особь (зрелость черепа 20%, отловлена в Нахичеванской Автономной Республике) имела значение m1_SDQ3, равное 100, что попадает в область перекрытия значений для евразийской и персидской полевок, однако при этом индексы m1_SDQ3 и M2_SDQ3 у этой же особи составили 117 и 139, соответственно. При всех вариантах сравнений – как по относительному возрасту, так и по регионам – индекс M2_SDQ3 оказался выше, чем индексы, оцениваемые на m1.

Однофакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями (фактор возрастной класс включен как постоянный фактор, индексы m1_SDQ3, m1_SDQ7, M2_SDQ3 – как повторные измерения дифференциации эмали в зубном ряду) показал, что фактор возраста статистически не значим ($F_{2;51} = 1.5$, $p = 0.223$), тогда как индексы дифференциации эмали, оцениваемые по-разному, различаются статистически значимо ($F_{2;102} = 36.4$, $p < 0.001$). Значения индекса M2_SDQ3 в среднем несколько выше, чем m1_SDQ3 и m1_SDQ7 как в возрастных классах 1–3 (рис. 6), так и без разбиения выборки на возрастные классы (табл. 2).



Рис. 3. Возрастные изменения черепа водяной полевки на примере трех особей с разной степенью краниальной зрелости, оцениваемой в процентах по методике Лариной и Лапшова (1974): вид черепа сбоку (*a*), сверху (*b*) и снизу (*c*). 1 – id 95, суммарная зрелость черепа 20%, Нахичевань, пол и дата отлова не известны; 2 – id 2, самец, зрелость черепа 60%, Имишлинский р-н, Бахрамтепе, март 1965 г.; 3 – id 8, самец, зрелость черепа 100%, Саатлинский р-н, оз. Сары-Су. Масштаб 1 см.

При включении в анализ только особей со зрелостью черепа 100–100+ (фактор регион отлова включен как постоянный фактор, индексы $m1_SDQ3$, $m1_SDQ7$, $M2_SDQ3$ – как повторные измерения дифференциации эмали в зубном ряду) различия между выборками из трех регионов Азербайджана достигают уровня статистической значимости ($F_{2;24} = 4.7$, $p = 0.019$), а также наблюдаются статистически значимые различия по значениям индексов, оцениваемых на разных зубах ($F_{2;48} = 18.3$, $p < 0.001$). При попарных сравнениях

по регионам статистически значимые различия наблюдаются только между выборками из регионов 2 и 3 (Кура-Араксинская низменность vs. Малый Кавказ и Закавказское нагорье), при остальных вариантах сравнений различия между регионами статистически не значимы. Такая картина объясняется тем, что для животных из Кура-Араксинской низменности характерны максимальные, а для особей с Малого Кавказа и Закавказского плато – минимальные значения индексов дифференциации эмали. Однако во всех регионах значения всех

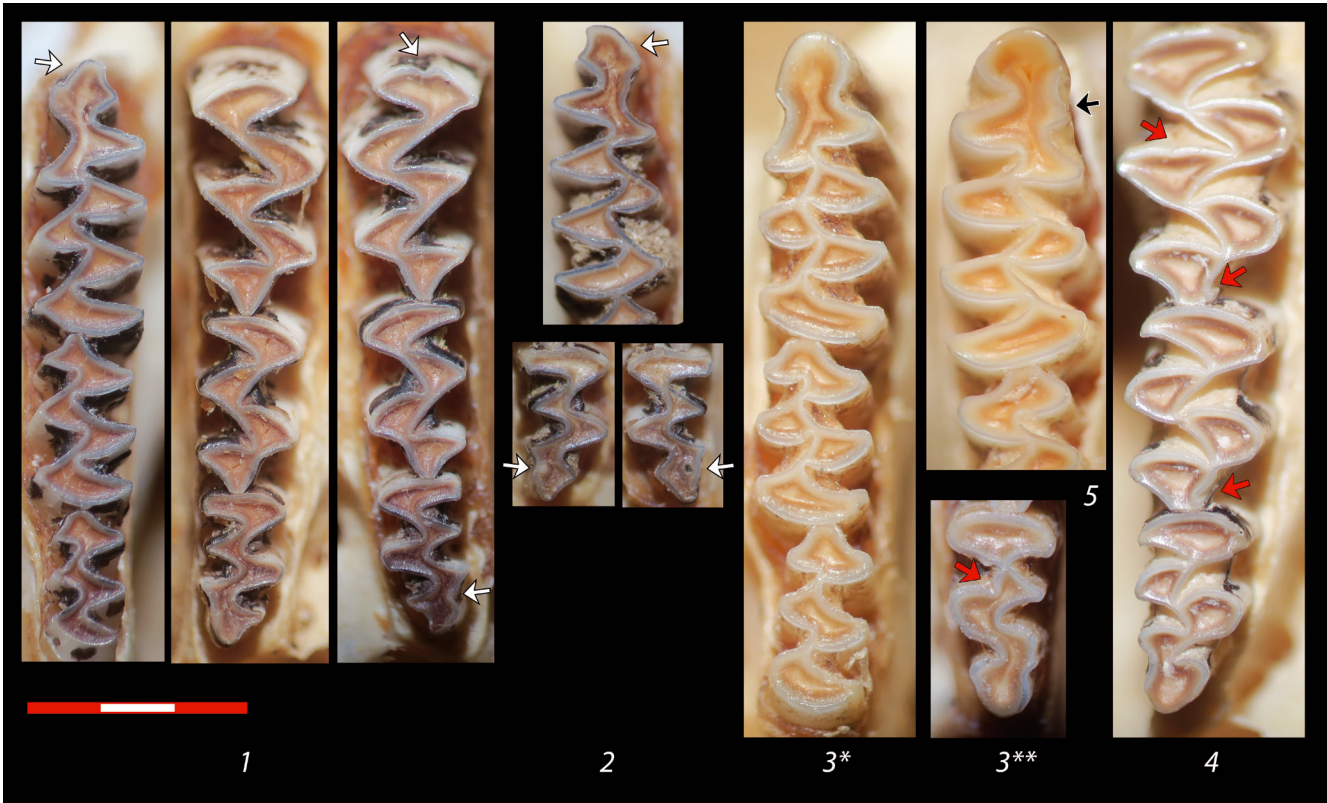


Рис. 4. Жевательная поверхность щечных зубов водяной полевки со зрелостью черепа 20% (1,2) и 100–100+% (3–5). Белые стрелки – не достигшие дефинитивных очертаний отделы m1, M1 и M3 ювенильных особей, красные стрелки – сенильная складчатость эмалевых граней, черная стрелка – “мимомисная складка”, обнаруженная единично и являющаяся проявлением индивидуальной изменчивости. 1, 2 – id 95 и id 96, Нахичевань, 20% зрелость черепа, пол и дата отлова неизвестны; 3 – id 44/3, самка, Гёйгёльский р-н, 100+% зрелость черепа, 23 июня 1964 г. (* нижний зубной ряд, ** M3), 4 – id 2854 (899), Чухур-Юрт, Шемахинский р-н, пол неизвестен, 11 октября 1926 г., 100% зрелость черепа, 5 – id 7, оз. Сары-Су, Саатлинский р-н, 18 марта 1965 г., самка, череп 100+%.

индексов в SDQ в среднем превышают 100, что соответствует плезиоморфному типу дифференциации эмали (рис. 6).

По косвенным показателям адаптаций к образу жизни у изученных экземпляров не обнаружено

признаков приспособления к рытью. Не обнаружено протрузии резцов и тенденций к образованию альвеолярного отростка с характерным для роющего экоморфотипа перегибом шейки в основании мышечкового отростка. Однако у двух особей

Таблица 2. Статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанных для совокупной выборки водяной полевки из Азербайджана (сокращения в тексте)

Признак	N	M	Mdn	Min	Max	SD	Skew	K
m1_SDQ7	55	128.55	126.85	107.99	149.40	10.40	0.42	-0.48
m1_SDQ3	55	132.01	127.78	100.00	177.78	15.28	0.83	0.50
M2_SDQ3	54	144.58	142.96	121.69	172.22	13.69	0.30	-0.88
m1_L, мм	55	4.35	4.38	3.48	5.12	0.31	-0.43	1.31
m1_W, мм	55	1.97	2.00	1.51	2.23	0.16	-1.34	1.69
m1_A, мм	55	1.80	1.79	1.36	2.30	0.17	0.14	0.84
m1_A/L	55	41.32	41.67	36.47	46.15	1.96	-0.34	0.12
M2_L, мм	54	2.73	2.74	2.30	3.00	0.16	-0.52	0.02
M2_W, мм	54	1.86	1.89	1.48	2.05	0.13	-1.38	1.76

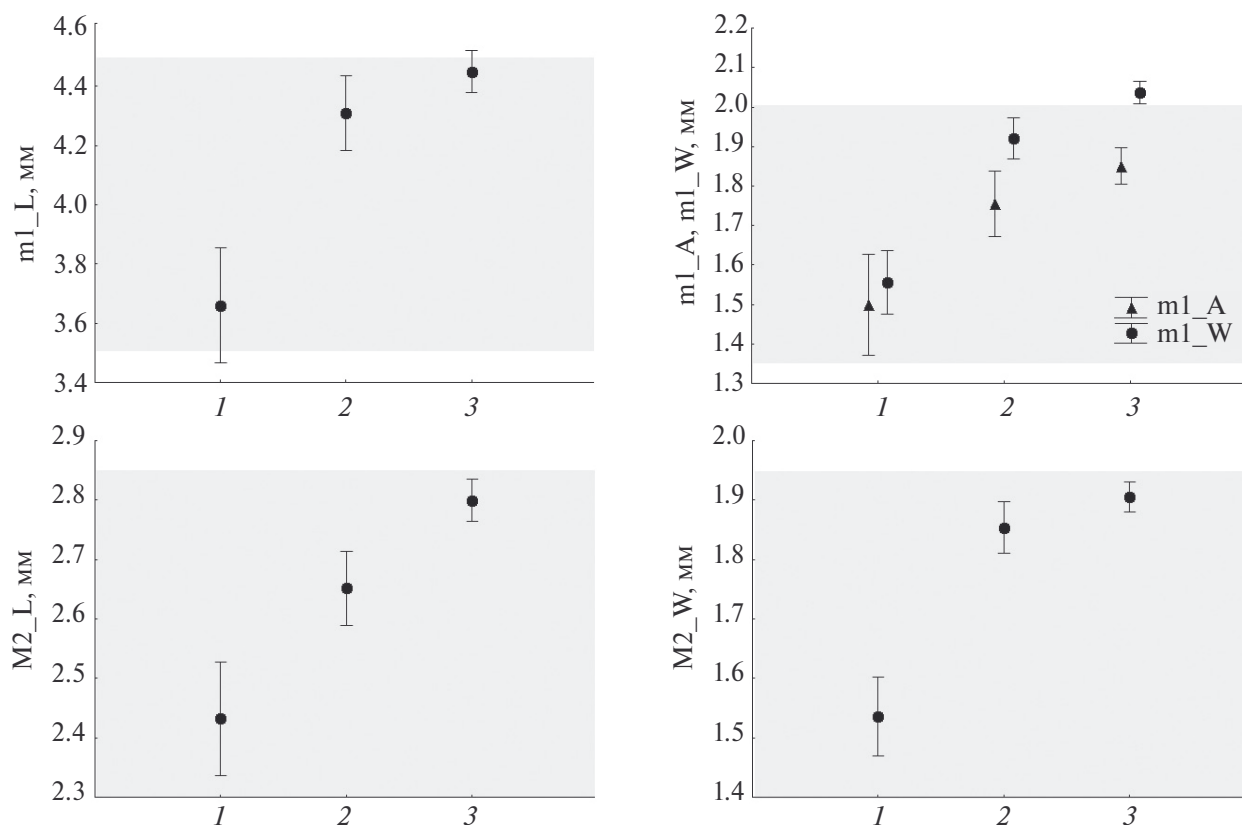


Рис. 5. Средние значения и 95% доверительный интервал значений длины и ширины m1 и M2 и длины антероко-нида m1 (m1_A) в возрастных классах водяной полевки из Азербайджана, выделяемых по степени зрелости черепа. Серым цветом показана область варьирования абсолютных значений длины и ширины m1 и M2 евразийской водяной полевки, известная по литературным данным (Бородин, 2009). Возрастные классы (по зрелости черепа, %): 1 – 20–45, 2 – 50–95, 3 – 100–100+.

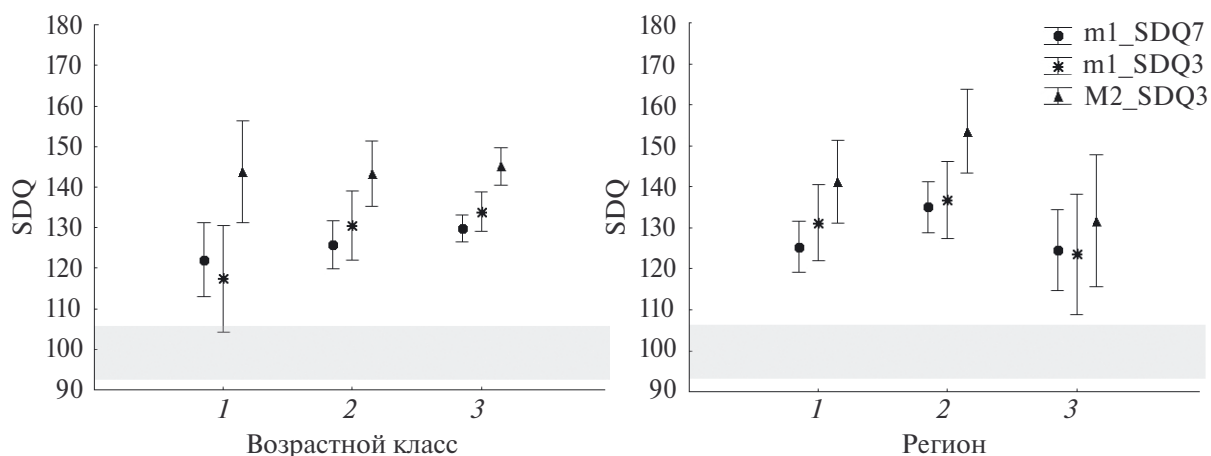


Рис. 6. Средние значения и 95% доверительный интервал значений трех индексов дифференциации эмали щечных зубов водяной полевки из Азербайджана по возрастным классам (слева) и по регионам отлова для животных возраст-ного класса 3 (справа). Серым цветом показана область перекрытия размаха абсолютных значений индексов SDQ евразийской и персидской водяных полевок, установленная по литературным данным (Röttger, 1987; Fadeeva et al., 2021; Maul et al., 2021). Возрастные классы (по зрелости черепа, %): 1 – 20–45, 2 – 50–95, 3 – 100–100+; регионы: 1 – южный склон Большого Кавказа, 2 – Кура-Араксинская низменность, 3 – Малый Кавказ и Закавказское плато.

со зрелостью черепа 100+, отловленных в июне в Гейгёльском р-не, сформирован альвеолярный бугор, что может быть связано как с максимальной для рассматриваемого материала степенью зрелости этих животных, то есть с возрастом, так и с особенностями экологии, т.к. в других локалитетах альвеолярного бугра не обнаружено даже в возрастной группе 100+ (Приложение 5). У всех особей щечные зубы стачиваются по лунчатому типу, ступенчатый вариант не обнаружен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, у всех изученных особей водяной полевки Азербайджана наблюдается плезиоморфный тип дифференциации эмали, при котором утолщены так называемые ведомые грани эмали — передние на верхних зубах и задние на нижних. Для рода *Arvicola* это считается плезиоморфным признаком (Königswald, Kolfshoten, 1996; Maul et al., 2021), однако такой же тип дифференциации эмали наблюдается и у другого современного вида — иберийской полевки. Сравнение с литературными данными (Masini et al., 2020) показывает, что средние значения индекса $m1_A/L$ у водяной полевки в Азербайджане (рассчитанные по возрастным классам и по регионам) оказываются также близки иберийской полевке (рис. 7). Как иберийская, так и персидская полевки ведут исключительно водный образ жизни, что отражается на особенностях их черепа. Все изученные особи имели ортодонтные верхние резцы и подавляющее большинство имело

строение заднего отдела нижней челюсти, типичное для водных форм рода. Лишь у двух особей из Гейгёльского (=Ханларского) р-на со зрелостью черепа 100+, отловленных в марте 1964 г., присутствовал заметный альвеолярный бугор. Однако этот бугор не формировал отростка, при котором выражена так называемая шейка, характерная для роющих форм водяной полевки (Kryštufek, Shenbrot, 2022, fig. 154a). Это указывает на то, что водяная полевка, обитающая в Азербайджане, может отличаться от эврибионтной евразийской водяной полевки экологически, и ее связь с околотовными биотопами выражена сильнее.

У всех изученных особей отмечен лунчатый рельеф жевательной поверхности $m1$ и $M2$: передние и задние стенки призм оказываются сточены на одном уровне. При этом значения индекса $M2_SDQ3$ на изученном материале в среднем выше, чем значения индекса дифференциации эмали на $m1$. Вероятно, более толстая эмаль призм $T1-T3$ на $M2$ по сравнению с $m1$ также может являться плезиоморфной чертой водяной полевки в Азербайджане, поскольку для полевоцких с таким типом дифференциации эмали отмечены различия толщины эмали на призмах коронки, повторяющие особенности распределения эмали хомякообразных предков. В частности, как отмечено Грозовым (Грозов, Поляков, 1977), “различия в толщине эмали на бугорках у зубов некоторых хомяков, описанные Воронцовым (1967), обеспечивающие самозатачивание жевательной поверхности бугорчатых корней при стачивании, оказались унаследованными

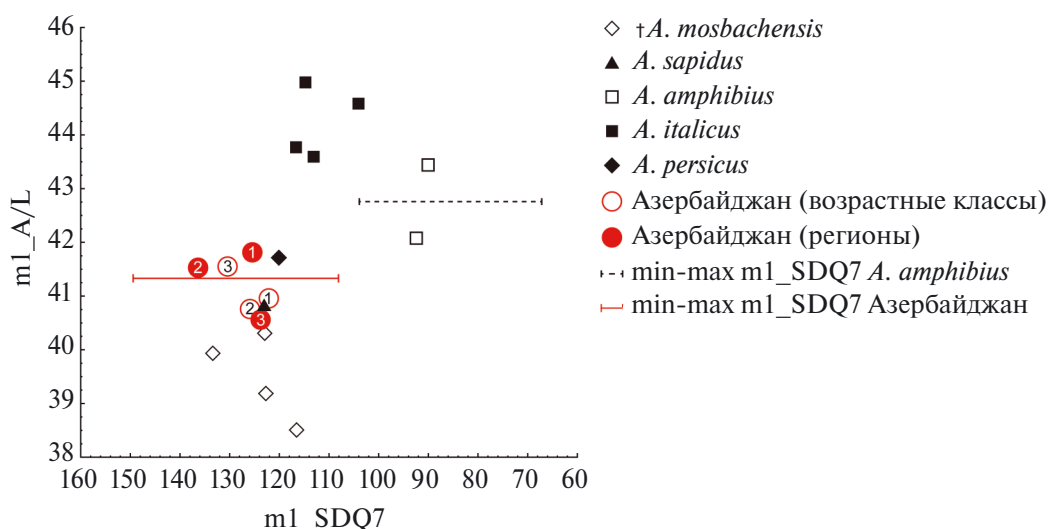


Рис. 7. Сравнение выборок современной водяной полевки из Азербайджана с литературными данными (Königswald, Kolfshoten, 1996; Masini et al., 2020; Fadeeva et al., 2021) по современным видам (включая *A. sapidus*, *A. amphibius* и спорный таксон *A. italicus*) и среднеплейстоценовой форме *A. mosbachensis* по значениям индексов $m1_SDQ7$ и $m1_A/L$. Точки — средние значения двух индексов, линии — размах изменчивости индекса $m1_SDQ7$. Возрастные классы — см. в тексте, данные по регионам — учета возраста животных.

у части полевок, а именно у тех форм, у которых на верхних коренных толще передние стенки, а на нижних задние”. Другим возможным объяснением может служить разница угла стачивания m1 и M2 (о зависимости расчетных значений индексов дифференциации эмали от угла наклона коронки и угла стачивания m1 см. Ruddy, 2011).

Морфологические отличия водяной полевки, обитающей в Азербайджане, от евразийской водяной полевки по признакам дифференциации эмали проявляются во всех возрастных группах — от ювенильных до старых. На изученном материале не выявлено статистически значимых различий между возрастными классами по значениям индексов SDQ. Это отличается от результатов по современной *A. amphibius* (Kratochvil, 1980) и согласуется с данными о существовании разных онтогенетических траекторий изменения толщины ведущих и ведомых граней призм m1 у представителей рода *Arvicola* (Ruddy, 2011).

Различия между выборками из разных регионов Азербайджана статистически значимы, и максимальные значения индексов дифференциации эмали обнаружены в равнинных районах. Для выборки из горных районов значения индексов дифференциации эмали в среднем ниже, но не достигают значений, характерных для евразийской водяной полевки. Немногочисленные сравнительные данные по изменчивости индексов дифференциации эмали современного рода *Arvicola* Закавказья и Большого Кавказа включают несколько особей с территории Азербайджана из окрестностей оз. Аггель на Кура-Араксинской низменности и две выборки с северного макросклона Большого Кавказа — из Кабардино-Балкарии (Ruddy, 2011). Методические особенности цитируемой работы не позволяют напрямую сравнивать абсолютные значения индексов дифференциации эмали с нашими данными и результатами других исследований по индексам SDQ рода *Arvicola* из-за несопоставимости методики измерения. Однако проведенные географические сравнения позволили установить, что на оз. Аггель и в одной из выборок из Кабардино-Балкарии (окрестности г. Прохладный) у водяной полевки обнаружен также плезиоморфный тип дифференциации эмали, а во второй выборке из Кабардино-Балкарии индексы дифференциации эмали были близки по значениям к *A. amphibius* (Ruddy, 2011).

В комплексе, полученные результаты указывают на то, что значения индексов дифференциации эмали водяных полевок Азербайджана попадают в размах изменчивости персидской полевки, известный по литературным данным (Maul et al., 2021), близки иберийской полевке (Masini et al., 2020) и практически не перекрываются по значениям

с опубликованными данными по изменчивости индексов SDQ для водяной полевки из области распространения *A. amphibius* в Западной, Центральной и Восточной Европе (Königswald, Kolfschoten, 1996), а также на Урале (Fadeeva et al., 2021). Если рассматривать индекс дифференциации эмали в качестве таксономического по аналогии с тем, как это принято в палеонтологии, то полученные результаты можно рассматривать как подтверждение обоснованности исключения водяных полевок, обитающих в Азербайджане, из состава вида *A. amphibius*, предпринятого в последней таксономической сводке (Kryštufek, Shenbrot, 2022). Однако в неонтологии при определении таксономического статуса морфологический критерий не является ведущим и должен быть использован совместно с генетическими и/или гибридологическими критериями. В настоящее время таксономический статус *A. persicus* подтвержден по комплексу генетических и морфологических данных лишь для типовой области в Иране (Mahmoudi et al., 2019, 2022), а в остальных регионах Передней Азии полевки этой группы изучены недостаточно. В связи с этим мы считаем целесообразным придерживаться осторожной таксономической интерпретации с использованием обозначений, отражающих степень изученности группы. Маулем с соавторами (Maul et al., 2021) переднеазиатские водяные полевки с плезиоморфным типом дифференциации эмали рассматриваются в широком смысле — как группа *A. persicus*. Получение новых молекулярно-генетических данных, как митохондриальных, так и ядерных, прольет свет на состав этой группы. Однако до тех пор, пока этого не сделано, целесообразно учитывать нерешенный вопрос о таксономическом статусе переднеазиатских водяных полевок с плезиоморфным типом дифференциации эмали за пределами Ирана.

На территории Азербайджана при использовании дентальных характеристик целесообразно определять современных водяных полевок с плезиоморфным типом дифференциации эмали как *Arvicola* cf. *persicus*. Квалификатор *conformis* (cf.) в данном случае означает, что морфологические диагностические критерии указывают на принадлежность к персидской полевке, но требуются дальнейшие исследования — генетические и гибридологические. Актуальной задачей является также изучение биологии вида вблизи границы с областью распространения евразийской водяной полевки в восточной части Большого Кавказа. Индекс дифференциации эмали при этом перспективен для определения первичного материала и может быть использован на практике в качестве диагностического признака. Однако таксономическое значение этого морфологического критерия требует проверки с привлечением генетических маркеров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Л.Э. Ялковской и А.Т. Галимову (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург) за помощь в ходе работы с коллекционными материалами Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана, а также анонимным рецензентам за конструктивные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 22-14-00332.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство Arvicolinae. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. 52. С. 127–141.
- Алекперов Х.М., 1966. Млекопитающие юго-западного Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР. 148 с.
- Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен-современность). Екатеринбург: УрО РАН. 98 с.
- Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука. 239 с.
- Водяная полевка: Образ вида, 2001. М.: Наука. 527 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полевки (Microtinae). В серии: Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. № 8. Ленинград: Наука. 504 с.
- Кулиев Г.Н., Кулиев Г.К., Раджабли С.И., 1978. Кариотипические различия между разными популяциями водяной полевки // Зоологический журнал. Т. 57. № 9. С. 1409–1411.
- Ларина Н.И., Лапишов В.А., 1974. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. Вып. 2. № 4. С. 92–97.
- Огнев С.И., 1950. Звери Восточной Европы и Северной Азии: Грызуны. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 752 с. (Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7).
- Тесаков А.С., 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с.
- Escude E., Montuire S., Desclaux E., Quéré J.-P., Renvoisé E., Jeannet M., 2008. Reappraisal of “chronospecies” and the use of *Arvicola* for biochronology // J. Archaeol. Sci. 35. P. 1867–1879.
- Fadeeva T., Kosintsev P., Chirkova E., 2021. The enamel characteristics of fossil and modern first lower molars of the European water vole (*Arvicola amphibius*, Arvicolinae, Rodentia) of the Perm Pre-Urals // Journal of the International Union for Quaternary Research. P. 277–286.
- Heinrich W.D., 1978. Biometrische Untersuchungen an fossilen Klainsaugetieren aus einer jungpleistozanen Dachschicht-enfolge über dem interglazialen Travertin von Burgtonnan Turingen // Quartarpalaontol. S. 255–268.
- Hinton M.A.C., 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. British Museum. Natural History. London. V. 1. 488 pp. + 15 plates.
- Königswald W. von, van Kolfschoten T., 1996. The *Mimomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. In: Turner C., editor. The early Middle Pleistocene in Europe. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 211–226.
- Königswald W. von, 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft. H. 239. S. 1–139.
- Kratochvil J., 1980. The phylogeny and ontogeny in *Arvicola terrestris* (Rodentia, Arvicolidae) // Folia Zoologica. V. 29 (3). P. 209–224.
- Kryštufek B., Koren T., Engelberger S., Horvath G.F., Purger J.J., et al., 2015. Fossorial morphotype does not make a species in water voles // Mammalia. V. 79. № 3. P. 293–303.
- Kryštufek B., Shenbrot G.I., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. University of Maribor, University Press, 1st edition. 437 p.
- Mahmoudi A., Arslan A., Khoshyar M., Kryštufek B., 2022. C-heterochromatin and NOR distribution in the karyotype of Persian water vole, *Arvicola persicus* (Mammalia; Rodentia) from Iran // Journal of Animal Diversity. V. 4. № 2. P. 110–114.
- Mahmoudi A., Maul L.C., Khoshyar M., Darvish J., Aliabadian M., Kryštufek B., 2019. Evolutionary history of water voles revisited: confronting a new phylogenetic model from molecular data with the fossil record // Mammalia. V. 84. № 2. P. 171–184.
- Martin R.A., 1987. Notes on the classification and evolution of some North American fossil *Microtus* (Mammalia; Rodentia) // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 7. № 3. P. 270–283.
- Masini F., Maul L.C., Abbazzi L., Petruseo D., Savorelli A., 2020. Independent water vole (*Mimomys savini*, *Arvicola*: Rodentia, Mammalia) lineages in Italy and Central Europe // Fossil Imprint. V. 76. № 1. P. 59–83.

- Maul L.C., Rabinovich R., Biton R., 2021. At the southern fringe: extant and fossil water voles of the genus *Arvicola* (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) from Israel, with the description of a new species // *Historical Biology*. V. 33. № 11. P. 2773–2793.
- Röttger U., 1987. Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacepede, 1799) // *Bonn. Zool. Beitr.* V. 38. № 2. P. 95–105.
- Ruddy M., 2011. The Western Palaearctic Evolution of the Water Vole *Arvicola* (Ph.D. dissertation). Royal Holloway College, University of London. 396 p.
- Van der Meulen A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Quaternaria*. V. 17. P. 1–144.
- Wilson D.E., Reeder D.M., 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd edition. Baltimore: The John Hopkins University Press. V. 2. 142 p. [<http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/browse.asp?s=y&id=13000176>].
- Azərbaycan faunasının informasiya sistemi (onurğalılar), 2023. Bakı: Təbəqqi MMC. 598 s. [Информационная система фауны Азербайджана (позвоночные), 2023. Баку: Тереги ООО. 598 с.]
- Azərbaycan faunasının taksonomik spektri (onurğalılar), 2020. Bakı: AMEA Zoologiya İnstitutu. 141 s. [Таксономический спектр фауны Азербайджана (позвоночные), 2020. Баку: Институт зоологии НАНА. 141 с.]

DENTAL ENAMEL DIFFERENTIATION QUOTIENT OF MODERN WATER VOLES OF THE GENUS *ARVICOLA* IN AZERBAIJAN: VARIATION AND DIAGNOSTIC VALUE

E. A. Markova^{1,*}, L. V. Nadirli^{2,3,**}, S. V. Zykov^{1,***}

¹ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
st. March 8, 202, Yekaterinburg, 620144 Russia

² Institute of Zoology, Ministry of Science and Education, Republic of Azerbaijan
st. A. Abbaszade 1128, Baku, AZ1004 Azerbaijan

³ Western Caspian University,
st. Istiglaliyyat, Baku, AZ1001 Azerbaijan

* e-mail: emrk@yandex.ru

** e-mail: leyla_h-va@list.ru

*** e-mail: svzykov@yandex.ru

Based on a study of dental characteristics of the water vole genus *Arvicola* from 7 regions of Azerbaijan, captured in 1926–1965 and stored in the collection of the Institute of Zoology, Ministry of Science and Education of Azerbaijan, the range of variability of the tooth enamel differentiation index SDQ is determined. The index is calculated as the ratio of the thickness of leading to trailing cutting edges of the enamel prisms of the cheek tooth crowns. SDQ serves as a criterion for identifying chronospecies of *Arvicola* in the fossil record, and it has recently been proposed for diagnosing modern Eurasian and Persian water voles. As a result of measuring the SDQ index in 55 individuals from the Shemakha, Saatli, Imishli, Goygol (= Khanlar), Ordubad, and Adjikabul regions, the water voles are shown to have a plesiomorphic type of enamel differentiation, in which the SDQ index values are greater than 100. In the specimens under consideration, the values of SDQ indices assessed for the first lower and second upper teeth vary from 100 to 178. In contrast to the dimensional characteristics of the teeth, the index values do not demonstrate directional changes in postnatal development and retain the plesiomorphic pattern of dental enamel differentiation in all age classes distinguished by the degree of skull maturity. The results obtained confirm the difference in the dental characteristics of the water voles occurring in Azerbaijan from the Eurasian *A. amphibius* and the proximity to the west Asian water voles currently considered as an independent species or species group, *A. persicus* (Persian water vole). Revision of data on differential chromosome staining and an analysis of molecular markers, both mitochondrial and nuclear, are necessary to answer the question concerning the taxonomic status of water voles in Azerbaijan and other regions of Western Asia, where water voles with a negative type of differentiation of tooth enamel occur. Until a final decision is made on the taxonomic status, composition and distribution of the Persian water vole, the water voles of Azerbaijan with a plesiomorphic type of tooth enamel differentiation are proposed to be referred to as *Arvicola* cf. *persicus*.

Keywords: Arvicolinae, morphology, variability, enamel differentiation index

ПРИЛОЖЕНИЯ 1–5

Приложение 1. Основные статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанные для выборок водяной полевки из трех регионов Азербайджана без учета возраста особей

Регион	Признак	<i>N</i>	<i>M</i>	Min	Max	SD
1	m1_SDQ7	19	125.22	110.97	147.17	10.236
	m1_SDQ3	19	133.27	117.86	177.78	16.319
	M2_SDQ3	19	145.07	125.00	166.67	14.258
	m1_L, мм	19	4.35	4.10	4.86	0.179
	m1_W, мм	19	2.04	1.89	2.15	0.077
	m1_A, мм	19	1.82	1.69	1.95	0.073
	m1_A/L	19	41.81	38.95	43.90	1.236
	M2_L, мм	19	2.74	2.56	2.92	0.091
	M2_W, мм	19	1.90	1.84	2.00	0.056
2	m1_SDQ7	19	136.17	119.64	149.40	9.589
	m1_SDQ3	19	139.59	116.67	166.67	14.355
	M2_SDQ3	18	150.14	126.79	172.22	14.268
	m1_L, мм	19	4.51	4.15	4.99	0.225
	m1_W, мм	19	2.00	1.77	2.20	0.105
	m1_A, мм	19	1.88	1.56	2.30	0.194
	m1_A/L	19	41.52	36.90	46.15	2.509
	M2_L, мм	18	2.81	2.51	2.97	0.133
	M2_W, мм	18	1.90	1.74	2.05	0.084
3	m1_SDQ7	17	123.75	107.99	131.79	6.098
	m1_SDQ3	17	122.14	100.00	142.22	9.123
	M2_SDQ3	17	138.14	121.69	161.11	9.838
	m1_L, мм	17	4.16	3.48	5.12	0.409
	m1_W, мм	17	1.85	1.51	2.23	0.228
	m1_A, мм	17	1.69	1.36	2.15	0.181
	m1_A/L	17	40.55	36.47	42.95	1.781
	M2_L, мм	17	2.64	2.30	3.00	0.190
	M2_W, мм	17	1.78	1.48	2.02	0.184

Примечания. *N* – число зубов, *M* – среднее арифметическое, min – минимальное значение, max – максимальное значение, St. Dev. – стандартное отклонение.

Приложение 2. Основные статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанные для выборок водяной полевки Азербайджана – по возрастным классам, без учета региона отлова

Возрастной класс	Признак	<i>N</i>	<i>M</i>	Min	Max	SD
1	m1_SDQ7	5	122.07	107.99	130.95	9.526
	m1_SDQ3	5	117.38	100.00	128.57	12.656
	M2_SDQ3	5	143.85	138.89	150.79	6.028
	m1_L, мм	5	3.66	3.48	3.81	0.120
	m1_W, мм	5	1.56	1.51	1.64	0.055
	m1_A, мм	5	1.50	1.36	1.64	0.108

Приложение 2. Окончание

Возрастной класс	Признак	N	M	Min	Max	SD
2	m1_A/L	5	40.95	38.89	42.95	1.897
	M2_L, мм	5	2.43	2.30	2.51	0.077
	M2_W, мм	5	1.54	1.48	1.59	0.040
	m1_SDQ7	12	125.81	110.97	142.93	9.206
	m1_SDQ3	12	130.58	117.86	153.17	11.907
	M2_SDQ3	12	143.27	125.00	158.73	11.199
	m1_L, мм	12	4.31	3.99	4.86	0.227
	m1_W, мм	12	1.92	1.77	2.00	0.085
	m1_A, мм	12	1.76	1.59	1.89	0.105
3	m1_A/L	12	40.76	36.90	42.77	1.630
	M2_L, мм	12	2.65	2.51	2.76	0.092
	M2_W, мм	12	1.85	1.79	2.00	0.057
	m1_SDQ7	38	130.27	115.00	149.40	10.571
	m1_SDQ3	38	134.39	116.67	177.78	15.686
	M2_SDQ3	37	145.10	121.69	172.22	15.254
	m1_L, мм	38	4.45	4.10	5.12	0.222
	m1_W, мм	38	2.04	1.79	2.23	0.093
	m1_A, мм	38	1.85	1.56	2.30	0.155
	m1_A/L	38	41.55	36.47	46.15	2.060
	M2_L, мм	37	2.80	2.51	3.00	0.114
	M2_W, мм	37	1.91	1.69	2.05	0.082

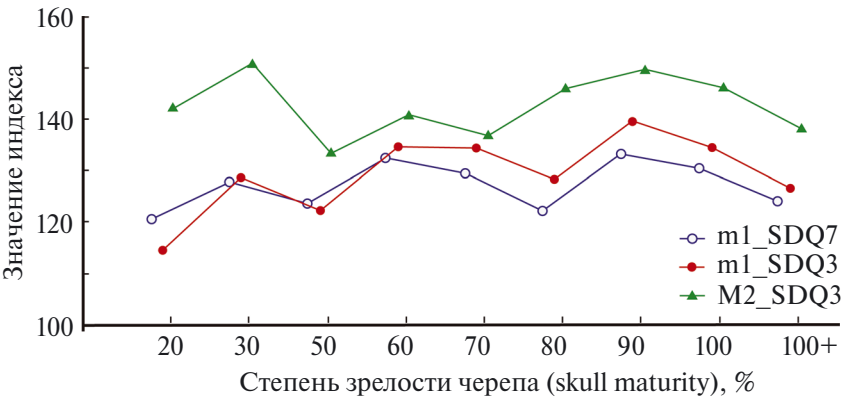
Приложение 3. Основные статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанные для выборок водяной полевки из трех регионов Азербайджана для возрастного класса 3

Регион	Признак	N	M	Min	Max	SD
1	m1_SDQ7	10	125.39	115.00	147.17	10.192
	m1_SDQ3	10	131.22	118.33	158.73	14.119
	M2_SDQ3	10	141.24	125.00	166.67	17.059
	m1_L, мм	10	4.35	4.10	4.51	0.138
	m1_W, мм	10	2.08	1.89	2.15	0.078
	m1_A, мм	10	1.82	1.69	1.95	0.080
	m1_A/L	10	41.74	40.00	43.18	1.207
	M2_L, мм	10	2.78	2.61	2.92	0.096
	M2_W, мм	10	1.93	1.84	2.00	0.056
2	m1_SDQ7	12	135.68	119.64	146.60	9.495
	m1_SDQ3	12	139.29	116.67	155.56	15.676
	M2_SDQ3	11	152.60	126.79	172.22	14.954
	m1_L, мм	12	4.57	4.15	4.99	0.219
	m1_W, мм	12	2.03	1.92	2.10	0.058
	m1_A, мм	12	1.96	1.56	2.30	0.180
	m1_A/L	12	42.69	37.65	46.15	2.138
	M2_L, мм	11	2.87	2.76	2.97	0.076

Приложение 3. Окончание

Регион	Признак	N	M	Min	Max	SD
	M2_W, мм	11	1.90	1.79	1.97	0.060
3	m1_SDQ7	6	123.38	117.14	127.89	4.868
	m1_SDQ3	6	123.09	120.00	132.87	5.081
	M2_SDQ3	6	132.80	121.69	143.06	7.944
	m1_L, мм	6	4.50	4.22	5.12	0.318
	m1_W, мм	6	2.01	1.79	2.23	0.172
	m1_A, мм	6	1.77	1.59	2.15	0.196
	m1_A/L	6	39.40	36.47	42.00	2.023
	M2_L, мм	6	2.82	2.66	3.00	0.137
	M2_W, мм	6	1.86	1.69	2.02	0.127

Приложение 4. Значения индексов дифференциации эмали m1_SDQ7, m1_SDQ3, M2_SDQ3 водяной полевки из Азербайджана в зависимости от краниальной зрелости особей



Примечания. Неединичные наблюдения усреднены, число особей – см. Табл. 1.

Приложение 5. Варианты строения заднего отдела нижней челюсти водяной полевки из Азербайджана в возрастной группе 100+: id 44/3, самка, Гейгёльский р-н, 100+% зрелость черепа, 23 июня 1964 г. (слева) и id 7, оз. Сары-Су, Саатлинский р-н, 18 марта 1965 г., самка, череп 100+% (справа)

