

Hlutfallslegur munur á kjálka og tannastærð milli kynja hjá
tófunni (*Vulpes lagopus*)

Herdís Eva Hermundardóttir

12 eininga ritgerð sem er hluti af
Baccalaureus Scientiarum gráðu í líffræði

Leiðbeinandi:
Páll Hersteinsson

Líf- og umhverfisvísindadeild
Verkfræði- og náttúruvísindasvið
Háskóli Íslands
Reykjavík, 5. mánuður 2010

Hlutfallslegur munur á kjálka og tannastærð milli kynja hjá tófunni (*Vulpes lagopus*)

12 eininga ritgerð sem er hluti af Baccalaureus Scientiaru náðu í líffræði

Höfundarréttur © 2010 Herdís Eva Hermundardóttir
Öll réttindi áskilin

Líf- og umhverfisvísindadeild
Verkfræði- og náttúruvísindasvið
Háskóli Íslands
Sturlugötu 7
101 Reykjavík
Sími: 525 4600

Skráningarupplýsingar:

Herdís Eva Hermundardóttir, 2010, Hlutfallslegur munur á kjálka og tannastærð milli kynja hjá tófunni (*Vulpes lagopus*) rannsóknarverkefni, Líf- og umhverfisvísindadeild, Háskóli Íslands, 14 bls.

Prentun: Háskólaprent
Reykjavík, 5. mánuður 2010

Efnisyfirlit

| | |
|----------------------------|----|
| Inngangur | 1 |
| Aðferðir og mælingar | 3 |
| Niðurstöður | 4 |
| Umræður og lokaorð | 9 |
| Heimildir | 11 |

Inngangur

Tennur eru helsta greiningartæki fornleifafræðinga til að rannsaka lífnaðarhætti og stærð ýmissa spendýra sem lifðu á öldum áður. Tennur segja oft mikla sögu um hvernig þróun tegunda var háttað (*Envoisé o.fl. 2009.*). Innan tegunda hafa skurðtennur lítinn breytileika en vígtennurnar geta verið með mikinn breytileika í stærð. Þar sem skurðtennurnar hafa lítinn breytileika eru þær oft notaðar til að greina dýr til tegunda.

Tennur hafa orðið fyrir margvíslegum valkröftum í gegnum þróunarsöguna. Þeir valkraftar sem hafa skipt mestu í þróun og þroskun tanna er fæðuval dýra (*Meiri o.fl. 2005.*). Munur á tönnum einstaklinga getur líka verið vegna samkeppni milli þeirra. Þetta á oftast við um samkeppni milli karldýra um t.d landsvæði eða kvendýr og á sér oftast stað þar sem fjölkvæni ríkir (*Simons o.fl. 1999.*), en einnig er vitað um kynjamismun í tönnum spendýra, þar sem kynin eru með mismunandi tennur í stærð og mynstri (*Haye o.fl. 1996.* , *Simons o.fl. 1999.*).

Fæðuval hefur margvísleg áhrif á þróun tanna, þær geta stækkað eða minnkað en einnig getur mynstur þeirra breyst (*Envoisé o.fl. 2009.*). Sem dæmi má nefna stúfmýs sem eru lítil nagdýr, en jaxlar þeirra hafa þróast í aðra átt en jaxlar skyldra nagdýra. Þetta skýrist að miklu leyti af öðru fæðuvali hjá stúfmúsum en fæða þeirra er grófari og þar af leiðandi eyðast tennur þeirra hratt, en tennur þeirra hafa þróast í að vera stærri og með öðruvísi tannamunstur en í skyldum dýrum (*Envoisé o.fl. 2009.*).

Samkeppni einstaklinga leikur stórt hlutverk í þróun tanna í sumum tegundum. Þessi valkraftur sést vel ef prímatar eru skoðaðir. Þar hafa karldýrin oft mjög stórar vígtennur sem eru aðallega notaðar í bardaga við aðra karla til að fá sem flest kvendýr til mökunar. Þar sem kvendýrin taka ekki þátt í svona bardögum að öllu jöfnu, þá hafa þær mun minni vígtennur en karldýr sömu tegundar. Þetta snýst aftur á móti við hjá a.m.k. einni tegunda vestur-afrískra apa, *Procolobus Badius*, en meðal þeirra eru jaxlar kvendýranna mun stærri en í karldýrunum. Það gæti skýrst af því að kvendýrin éta oft í lengri tíma, eða grófari fæðu en karldýrin og veldur það mun meiri eyðingu tanna sem þurfa að vera stærri fyrir vikið (*Haye o.fl. 1996.*).

Rándýr eiga það sameiginlegt að vera með langar og beittar vígtennur sem eru notaðar til að halda eða drepa bráð og fylgir stærð vígtanna oft stærð bráðar (*Meiri o.fl. 2005.*) en einnig eru rándýr með þar af skæralíkum tönnum sem kallast skurðtennur en það

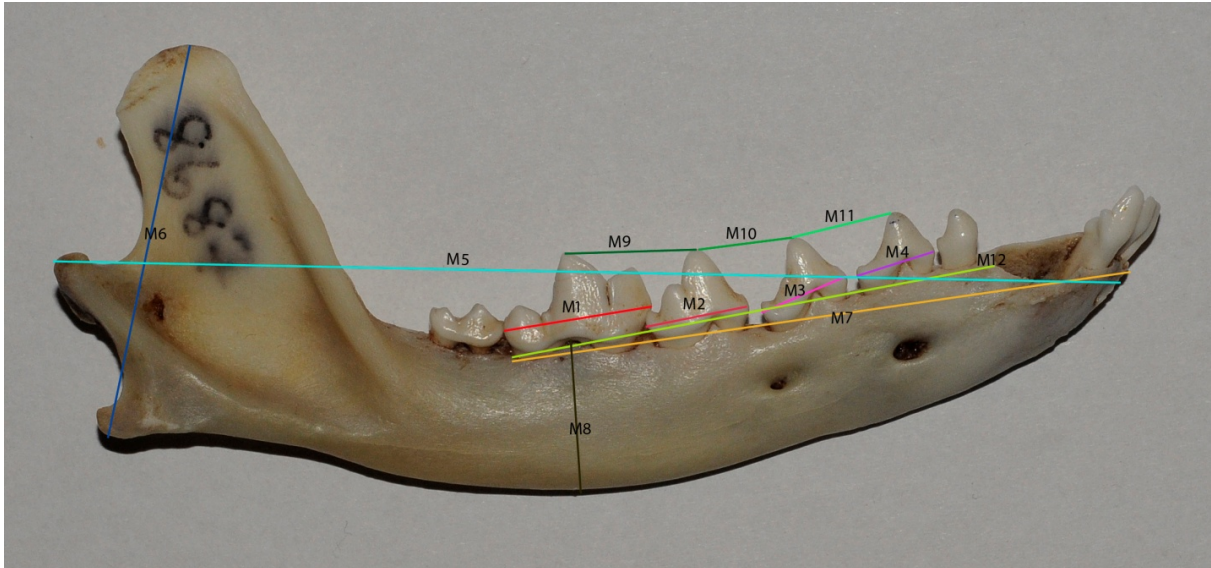
eru aftasti forjaxl í efri gómi og fremsti jaxl í neðri gómi. Þessar skurðtennur eru einkenni rándýra ásamt vígtönnum, en skurðtennurnar eru notaðar m.a. til að klippa í sundur kjöt. Tennurnar hafa samt nokkurn breytileika eftir tegundum. Þannig eru kattardýr með sérhæfðustu skurðtennurnar en þau eru alfarið kjötætur meðan flestar aðrar tegundir hafa fjölbreyttara fæðuval. Birnir hafa mjög breyttar skurðtennur frá venjulega útliti skurðtanna í rándýrum (*Meiri o.fl. 2005.*), en birnir eru alætur sem nærast á mörgu úr bæði dýra- og jurtaríkinu. Vígtennur rándýra eru mun einfaldari í byggingu en skurðtennurnar og sýna þess vegna meiri breytileika í stærð.

Tófan (*Vulpes lagopus*) er lítið rándýr af hundaætt sem lifir nyrst á norðurhveli jarðar og er um 2,5-5 kg að þyngd. Skoðaðar voru tennur þessa refs sem lifir á Íslandi en hann er mikill tækifærissinni í fæðuvali og er fæðuval hans breiðara hér á landi heldur en víðast hvar annars staðar en hann lifir mest megnis á læmingjum á þeim svæðum sem læmingjar lifa. Hér á landi lifir hann meðal annars á mörgum tegundum fugla og hryggleysingja, auk þess sem þeir éta krækiber á haustin. Einnig leggja þeir sér til munns hræ af stórum spendýrum eins og selum, hreindýrum og sauðfé (*Hersteinsson o.fl. 1996*). Fæðuval þeirra er mismunandi eftir árstíðum en einnig eftir búsvæðum. Hér á landi má skipta refum í tvo meginhópa eftir vistkerfum, þ.e. strandrefi og innlandsrefi. Aðal fæða strandrefanna er bráð sem kemur beint eða óbeint úr sjónum, eins og ýmsir sjófuglar og selir, en aðal fæða innlandsrefanna er mest megnis farfuglar eins og gæsir, vaðfuglar og spörfuglar á sumrin en rjúpur og ýmiss konar hræ á veturna (*Hersteinsson o.fl. 1996*).

Kynin lifa á sams konar fæðu að því er best er vitað og virðast vera jafnvíg hvað veiðar varðar (*Hersteinsson o.fl. 1996*). Þessi vegna ættu kjálkar kynjanna að vera eins búnir, hvað tennur varðar, til að takast á við þessi veiðidýr og þá fæðu sem þau lifa á. Sé kynjamunur á kjálkum eða tönnum stafar hann væntanlega af mismunandi valþrýstingi vegna félagskerfis, t.d. vegna meiri innbyrðis bardaga annars kynsins. Þetta verður kannað í þessari rannsókn.

Aðferðir og mælingar

Valdir voru af handahófi kjálkar ársgamalla dýra úr stóru safni kjálka. Þess var gætt að allar tennur væru til staðar í kjálkunum nema vígtönnina en hún hafði áður verið fjarlægð og notuð til aldursgreiningar. Úrtakið taldi 30 kjálka af hvoru kyni eða 60 alls. Gerðar voru 12 mælingar á hverjum kjálka.



Mynd 1. Tólf mælingar á kjálkum, merkt frá M1-M12. Mæling M1 er lengd fremsta jaxls (skurðtannar). Mælingar M2-M4 eru lengdir 4., 3. Og 2. forjaxls. Mæling M5 er heildarlengd kjálka. Mæling 6 er fjarlægð milli vöðvahyrnu (*coronoid process*) og kjálkahorns (*angular process*). Mæling M7 er fjarlægð frá afturenda fyrsta jaxls að framenda kjálka. Mæling M8 er hæð kjálka fyrir miðjum fyrsta jaxli. Mælingar M9-M11 eru fjarlægðir milli hæstu tinda jaxls og forjaxla. Mæling 12 er fjarlægð frá afturenda fyrsta jaxls að afturenda tannholu vígtannar.

Þegar kjálkarnir höfðu verið valdir var stillt upp litlu myndastúdíói. Notuð var stafræn SLR myndavél, Nikon D300 með Nikon 50mm fastri linsu sem var stillt á 1:1 stækkun miðað við fjarlægð frá myndefni. Kjálkar voru settir í leir til að þeir héldust láréttir og allir settir á nákvæmlega sama stað á leirnum. Einnig var skífumál lagt á leirinn til að meta nákvæmni myndavélarinnar. Myndirnar voru síðan settar í tölvu þar sem Adobe Photoshop CS3 var notað til mælinga á kjálkunum. Myndflagan í myndavélinni hefur 1,5 stækkun og því þurfti að deila með 2 í öllum photoshop mælingum. Í Photoshop var notað mælingar tæki (*measurement tool*) til að mæla ýmsar fjarlægðir á kjálkunum. Niðurstöðurnar úr photoshop voru skrifaðar inn í Microsoft office excel 2007. Þessar niðurstöður voru síðan færðar yfir í SPSS 17.0. Þar voru reiknuð út hlutföll hinna ýmsu mælinga og samanburður gerður á mælingum og hlutföllum eftir kyni. Þetta er nýstárleg aðferð til mælinga á svona lengdum en oftast eru notuð stafræn skífumál (*Meiri o.fl. 2005., Anyonge o.fl.2006*).

Niðurstöður

Tafla 1. Meðaltal og staðalfrávik mælinga á kjálkum hjá steggjum og læðum. Sýnt er F-gildið og P-gildið. Það sem merkt er bleikt í töflunni eru mælingar sem eru marktækt ólíkar hjá kynjunum.

| Breyta | Kvk | | Kk | | Tölfræði | | |
|------------|----------|-------|----------|-------|----------|-----|-------|
| | Meðaltal | S.D. | Meðaltal | S.D. | F | d.f | P |
| M1 | 1,365 | 0,066 | 1,396 | 0,084 | 2,606 | 1 | 0,112 |
| M2 | 0,896 | 0,039 | 0,917 | 0,049 | 3,554 | 1 | 0,064 |
| M3 | 0,806 | 0,042 | 0,815 | 0,047 | 0,626 | 1 | 0,432 |
| M4 | 0,724 | 0,038 | 0,731 | 0,043 | 0,347 | 1 | 0,558 |
| M5 | 8,976 | 0,229 | 9,229 | 0,332 | 11,868 | 1 | 0,001 |
| M6 | 3,327 | 0,132 | 3,455 | 0,156 | 11,826 | 1 | 0,001 |
| M7 | 5,309 | 0,135 | 5,456 | 0,223 | 9,474 | 1 | 0,003 |
| M8 | 1,351 | 0,056 | 1,381 | 0,071 | 3,314 | 1 | 0,074 |
| M9 | 1,049 | 0,054 | 1,09 | 0,057 | 8,594 | 1 | 0,005 |
| M10 | 0,863 | 0,064 | 0,88 | 0,052 | 1,321 | 1 | 0,255 |
| M11 | 0,817 | 0,069 | 0,855 | 0,091 | 3,263 | 1 | 0,076 |
| M12 | 4,189 | 0,125 | 4,324 | 0,177 | 11,545 | 1 | 0,001 |

Niðurstöðurnar sýndu að flestar mælingar á sjálfum kjálkunum (mælingar M5, M6, M7 og M12) voru marktækt hærrí hjá steggjum en læðum en hæð kjálkans við fyrsta jaxl (mæling M8) var nálægt því að vera marktækt ólík (Tafla 1). Þá var fjarlægðin milli hæsta tinds fyrsta jaxls og aftasta forjaxls (mæling M9) marktækt meiri hjá steggjum en læðum en annars var ekki marktækur munur á tannastærðum kynjanna.

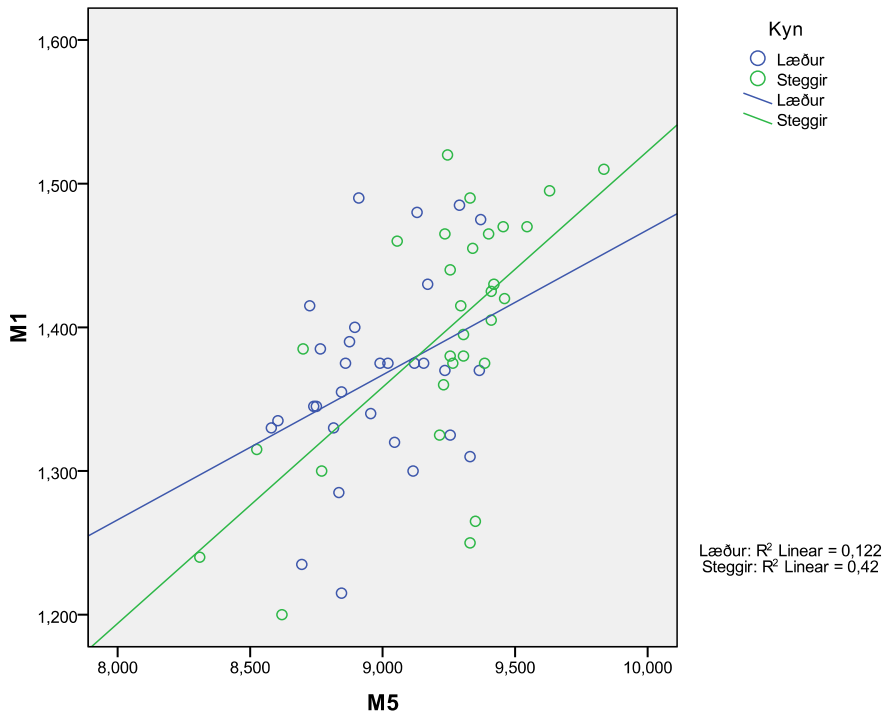
Ólíkt því sem átti við um beinar mælingar á kjálkunum reyndust lengdarhlutföll, þ.e. hlutföll tannamælinga á móti lengdarmælingum á kjálkum, ekki vera marktækt ólík milli kynja, ef undanskilið er hlutfallið milli annars og þriðja forjaxls og heildarlengdar kjálkans (M3/M6 og M4/M6). Í báðum tilvikum var hlutfallið hærra hjá læðum (2.tafla).

Aðhvarfsgreining á tannamælingum (mælingar M1-M4) móti kjálkalengd (mæling M5) sýnir að lengd kjálka skýrir í öllum tilvikum meira af breytileikanum í stærð tannanna meðal steggja en meðal læðna. Sambandið milli mælinga M1 og M5: $R^2 = 0,420$ hjá steggjum og $R^2 = 0,122$ hjá læðum (Mynd 2); sambandið milli mælinga M2 og M5: $R^2 = 0,482$ hjá steggjum og $R^2 = 0,008$ hjá læðum (Mynd 3); sambandið milli mælinga M3 og M5: $R^2 = 0,282$ hjá steggjum og $R^2 = 0,178$ hjá læðum (Mynd 5); sambandið milli mælinga M4 og M5: $R^2 = 0,382$ hjá steggjum og $R^2 = 0,257$ hjá læðum (Mynd 6). Það sama á við um lengdina milli hæsta tinds fyrsta jaxls og aftasta forjaxls (mæling M9) og kjálkalengdar (mæling M5): $R^2 = 0,516$

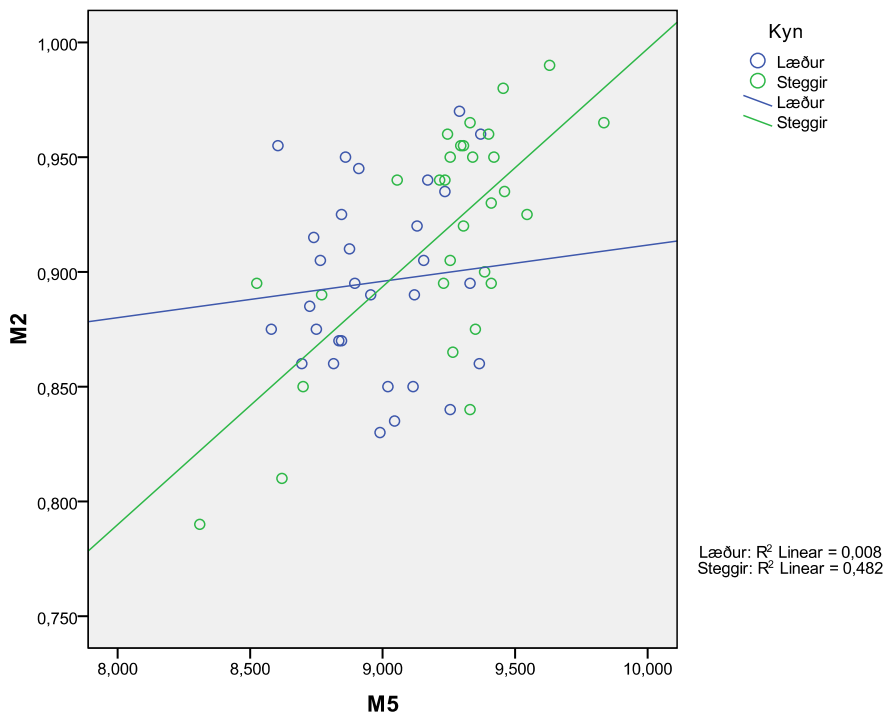
hjá steggjum og $R^2 = 0,170$ hjá læðum. Kynjamunur á hallatölu í aðhvarfinu var ekki athugaður tölfræðilega.

Tafla 2. Niðurstöður hlutfallsútreikninga og tölfræðilegum samanburði milli kynjanna. Það sem er merkt bleikt á töflunni eru þau hlutföll sem voru marktækt ólík milli kynja. Það sem merkt er blátt í töflunni er nálægt því að vera marktækur munur milli kynja.

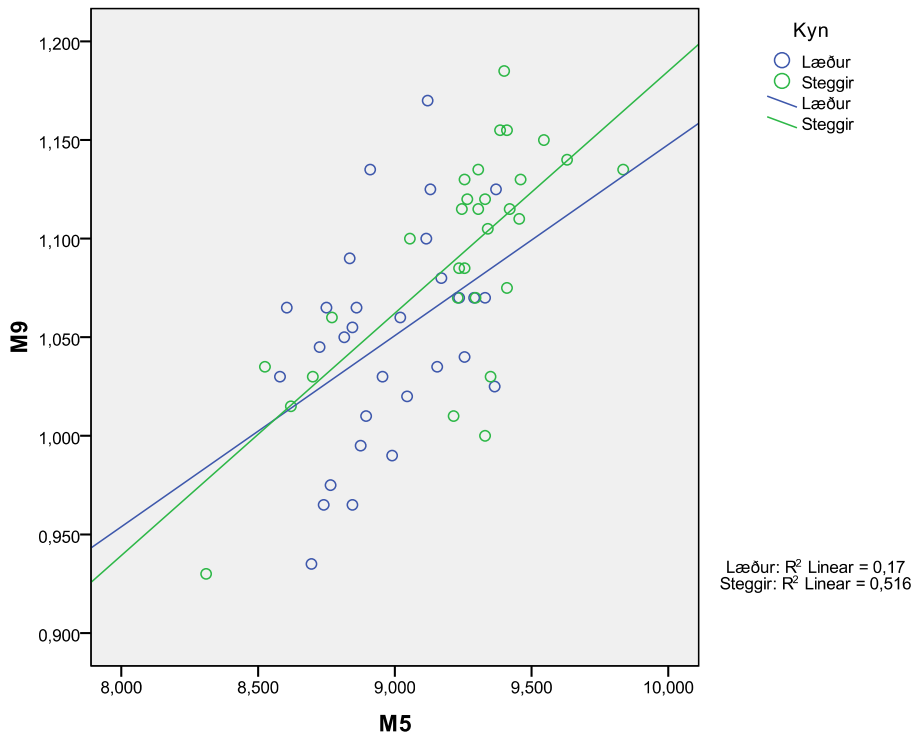
| Breyta | Kvk | | Kk | | Tölfræði | | |
|-----------------|----------|--------|----------|--------|----------|------|-------|
| | Meðaltal | S.D. | Meðaltal | S.D. | F | d.f. | P |
| M1/M12 | 0,326 | 0,0137 | 0,323 | 0,015 | 0,594 | 1 | 0,444 |
| M1/M2 | 1,525 | 0,0637 | 1,522 | 0,0501 | 0,033 | 1 | 0,857 |
| M1/M3 | 1,695 | 0,0903 | 1,714 | 0,0786 | 0,712 | 1 | 0,402 |
| M1/M4 | 1,885 | 0,0678 | 1,912 | 0,0734 | 2,149 | 1 | 0,148 |
| M1/M5 | 0,152 | 0,007 | 0,1512 | 0,0068 | 0,201 | 1 | 0,656 |
| M1/M6 | 0,41 | 0,179 | 0,404 | 0,182 | 1,801 | 1 | 0,185 |
| M1/M7 | 0,257 | 0,0102 | 0,256 | 0,0111 | 0,171 | 1 | 0,681 |
| M2/M12 | 0,214 | 0,0105 | 0,212 | 0,0084 | 0,479 | 1 | 0,492 |
| M2/M3 | 1,112 | 0,0344 | 1,126 | 0,0357 | 2,435 | 1 | 0,124 |
| M2/M4 | 1,238 | 0,0436 | 1,257 | 0,0489 | 2,632 | 1 | 0,11 |
| M2/M5 | 0,0998 | 0,0048 | 0,0994 | 0,0038 | 0,144 | 1 | 0,706 |
| M2/M6 | 0,169 | 0,0117 | 0,266 | 0,0138 | 1,219 | 1 | 0,274 |
| M2/M7 | 0,169 | 0,0078 | 0,168 | 0,0061 | 0,111 | 1 | 0,741 |
| M3/M12 | 0,193 | 0,01 | 0,189 | 0,0078 | 2,891 | 1 | 0,094 |
| M3/M4 | 1,114 | 0,0454 | 1,117 | 0,0481 | 0,072 | 1 | 0,79 |
| M3/M5 | 0,089 | 0,0043 | 0,088 | 0,0037 | 2,118 | 1 | 0,151 |
| M3/M6 | 0,243 | 0,0121 | 0,236 | 0,0122 | 4,084 | 1 | 0,048 |
| M3/M7 | 0,152 | 0,0073 | 0,149 | 0,006 | 1,967 | 1 | 0,166 |
| M4/M12 | 0,173 | 0,0082 | 0,169 | 0,0081 | 3,506 | 1 | 0,066 |
| M4/M5 | 0,081 | 0,0039 | 0,079 | 0,0035 | 2,669 | 1 | 0,108 |
| M4/M6 | 0,218 | 0,0103 | 0,212 | 0,0101 | 5,808 | 1 | 0,019 |
| M4/M7 | 0,136 | 0,0062 | 0,134 | 0,0056 | 2,749 | 1 | 0,103 |
| M6/M5 | 0,371 | 0,012 | 0,375 | 0,0145 | 1,245 | 1 | 0,269 |
| M7 - M12 | 1,12 | 0,047 | 1,132 | 0,079 | 0,532 | 1 | 0,469 |
| M8/M5 | 0,151 | 0,0055 | 0,15 | 0,0072 | 0,255 | 1 | 0,615 |
| M9/M10 | 1,221 | 0,1029 | 1,243 | 0,0987 | 0,738 | 1 | 0,394 |
| M9/M11 | 1,291 | 0,12 | 1,286 | 0,1234 | 0,023 | 1 | 0,881 |
| M9/M5 | 0,117 | 0,0055 | 0,118 | 0,0049 | 1,054 | 1 | 0,309 |
| M10/M11 | 1,063 | 0,1192 | 1,039 | 0,113 | 0,644 | 1 | 0,426 |
| M10/M5 | 0,096 | 0,0065 | 0,095 | 0,0053 | 0,232 | 1 | 0,632 |
| M11/M5 | 0,091 | 0,0068 | 0,093 | 0,0091 | 0,588 | 1 | 0,446 |



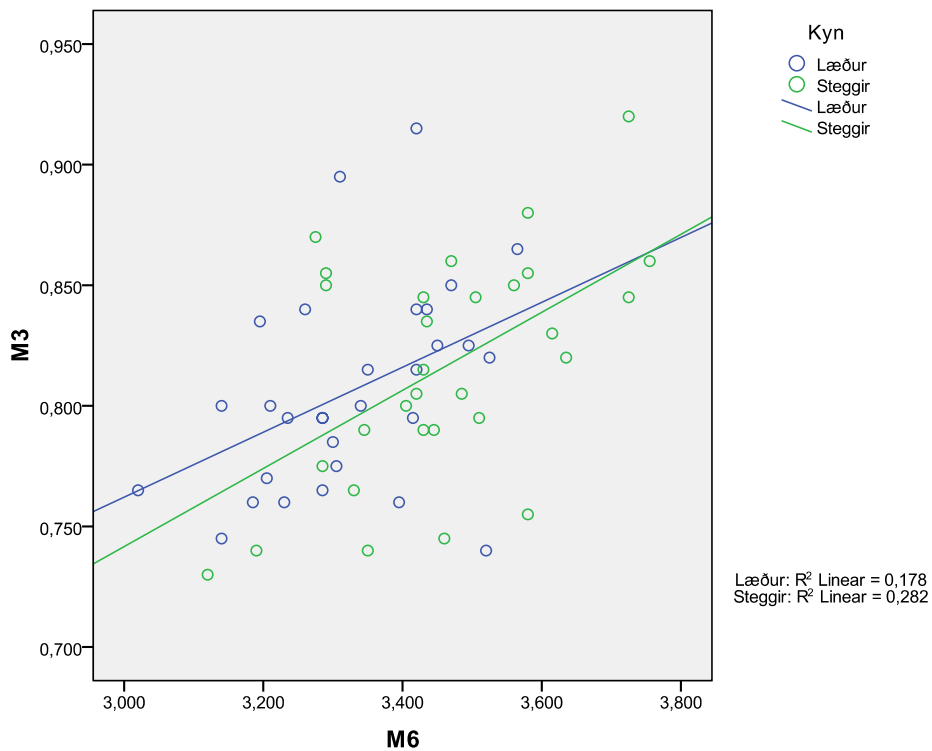
Mynd 2. Graf sem sýnir samband milli lengdar fyrsta jaxls (M1) og heildarlengdar kjálka (M5).



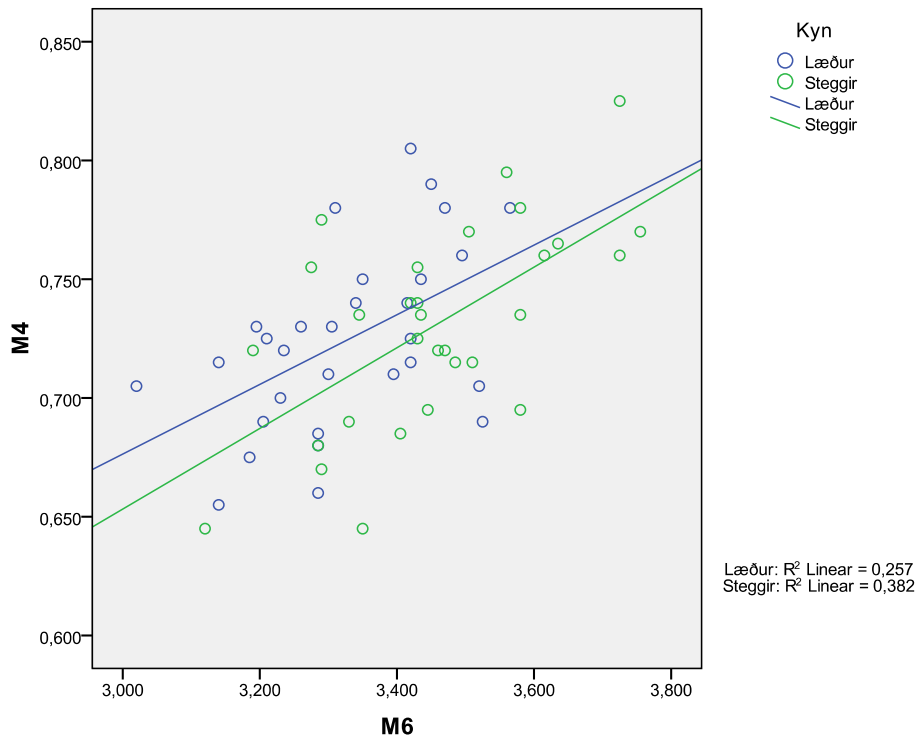
Mynd 3. Graf sem sýnir samband milli lengdar aftasta forjaxls(M2) og heildarlengdar kjálka (M5).



Mynd 4. Graf sem sýnir samband milli heildarlengdar kjálka (M5) og bils á milli fyrsta jaxls (M1) og aftasta forjaxls (M2).



Mynd 5. Graf sem sýnir samband milli M3 og M6.



Mynd 6. Graf sem sýnir samband milli M4 og M6.

Umræður og lokaorð

Steggir eru heldur þyngri en læður meðal melrakka en munurinn er innan marka einkvænisdýra (Hersteinsson o.fl. 2009). Niðurstöður þessarar rannsóknar sýna að þetta á einnig við um kjálka þeirra þar sem ekki er mikill munur á stærð eða byggingu þeirra. Þó reyndust 5 af 6 lengdarmælingum á sjálfum kjálkanum vera marktækt stærri meðal steggja en læðna. Hins vegar var engin fjögurra tannamælinga marktækt ólík milli kynja en fjarlægðin milli hæsta tinds fremsta jaxls og aftasta forjaxls var þó marktækt lengri meðal steggja en læðna.

Ólíkt sjálfum lengdarmælingunum reyndust flest hlutföll milli tannastærða og kjálkalengdar ekki sýna marktækan mun milli kynja. Jafnframt er athyglisvert að í þeim tveim tilvikum þar sem um marktækan mun var að ræða reyndist hlutfallið vera hærra meðal læðna en steggja. Þetta bendir til þess að valþrýstingur á lengd kjálka annars vegar og stærð tanna hins vegar sé ekki sá sami. Steggir virðast því vera undir meiri valþrýstingi fyrir langan kjálka en læður en kynin eru líklega undir sama valþrýstingi hvað varðar stærð tannanna. Læður, sem að jafnaði eru með styttri kjálka en steggir, eru því að jafnaði með hlutfallslega stærri tennur en steggir.

Myndir 2 – 6 sýna samband á milli mælinga á tönnum og kjálkum. Þegar þessar myndir eru skoðaðar sést að ekki er sérlega sterkt samband á milli þeirra mælinga sem gerðar voru. Einnig má sjá að líkanið sem liggur á bakvið hallalínurnar skýrir aðeins brot af breytileika gagnanna. Þó er athyglisvert að lengd kjálkans skýrir í öllum tilvikum meira af breytileikanum í stærð tanna meðal steggja ($R^2 = 0,282 - 0,516$) en meðal læðna ($R^2 = 0,008 - 0,257$) þótt ekki sé ljóst hvort um tölfræðilega marktækan mun sé að ræða.

Yfirhöfuð er lítill munur á kynjum refa hvað varðar kjálkalengd og annarra mælinga á kjálka en enn minni og nánast enginn hvað varðar tannastærð. Bæði kynin lifa á svipaðri eða sömu fæðu og þetta skýrir að öllum líkindum hve svipaðar tennurnar eru að stærð í kynjunum. Refa steggir nota einnig tennurnar í bardögum sín á milli eins og gerist hjá sumum primötum (*Haye o.fl. 1996*). Hér eru það líklega vígtennurnar sem mestu máli skipta en þær voru því miður ekki fyrir hendi í þessari rannsókn þar sem þær höfðu verið fjarlægðar til aldursgreininga. Þessu er öðruvísi farið þegar ameríski minkurinn (*Neovison vison*) er skoðaður en þar er mikill breytileiki í stærð milli kynja en karldýrið getur verið

tvöfalt stærri en kvendýrin. Kyn minksins lifa á mismunandi fæðu og þar sem karldýrið er svo miklu stærra þá lifa þau á mun stærri bráða en kvendýrin og hafa því m.a. hlutfallslega stærri tennur og kjálka en kvendýrin (Thom o.fl. 2004), öfugt við það sem hér hefur komið fram hvað varðar tófuna, þ.e. að læður eru með a.m.k. sumar tennur hlutfallslega stærri en steggir.

Þetta viðfangsefni hefur ekki verið tekið fyrir áður hvað varðar tófuna. Athyglisvert er að sjá hvað kynin eru svipuð og gefa niðurstöður til kynna að valþrýstingur sé sá sami á þróun tannastærðar en ólíkur hvað varðar lengd kjálka, sem sennilega stafar af því að steggir eru að jafnaði stærri og þyngri en læður. Ekki er ljóst hvað veldur meiri valþrýstingi á kjálkalengd meðal steggja en líklega er það afleiðing félagskerfis þar sem steggir eru líklegri til að lenda í bardögum en læður. Æskilegt hefði verið að athuga vígtennur líka, til samanburðar milli kynjanna, til þess að athuga hvort þar kunni annar valþrýstingur að vera að verki. Það verður að bíða seinni tíma rannsóknar.

Heimildir

Anyonge W., Baker A. 2006. Craniofacial morphology and feeding behavior in *Canis dirus*, the extinct Pleistocene dire wolf. *Journal of Zoology* **269**, 309–316

Envoisé E., Evans AR., Jebrane A., Labruère C., Laffont R., Montuire S. 2009. Evolution of mammal tooth patterns: new insights from a developmental prediction model. *Evolution* **63**, 1327-1340

Hayes VJ., Freedman L., Oxnard CE. 1996. Dental Sexual Dimorphism and Morphology in African Colobus Monkeys as Related to Diet. *International Journal of Primatology* **17**, 725-757.

Hersteinsson P., Geffen E., Yom-Tov Y. 2009. The effect of the Sub-Polar Gyre, North Atlantic oscillation and ambient temperature on size and abundance in the Icelandic Arctic fox. *Global Change Biology* **15**, 1423-1433.

Hersteinsson P., Macdonald DW. 1996. Diet of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *J.Zool.* **240**, 457-474

Meiri S., Dayan T., Simberloff D. 2005. Variability and correlation in carnivore crania and dentition. *Functional ecology* **19**, 337-343.

Simons EL., Plavcan JM., Fleagle JG. 1999. Canine sexual dimorphism in Egyptian Eocene anthropoid primates: *Catopithecus* and *Proteopithecus*. *Anthropology* **96**, 2559–2562.

Thom MD., Harrington LA., Macdonald DW. 2004. Why are American mink sexually dimorphic? A role for niche separation. *OIKOS* **105**, 525-535