



Использование геометрической морфометрии и традиционных методов для анализа внутривидовой изменчивости первого нижнего моляра (m1) *Alexandromys fortis* (Arvicolinae) островных и континентальных популяций Приморья России

М.А. Винокурова¹, М.П. Тиунов¹ и Ф.Н. Голенищев^{2*}

¹ ФНЦ Биоразнообразия Дальневосточного отделения Российской академии наук, пр. 100-летия Владивостока 159, 690022 Владивосток, Россия; e-mails: vinmary@mail.ru; tiunov@biosoil.ru

² Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: microtus@zin.ru; f_gol@mail.ru

Представлена 10 ноября 2023; после доработки 1 декабря 2023; принята 4 декабря 2023.

РЕЗЮМЕ

Проведена оценка сложности строения зубной поверхности первого нижнего коренного зуба (m1) материковых и островных популяций восточной полевки *Alexandromys fortis* (Büchner, 1889) двумя методами. С помощью традиционного подхода и методов геометрической морфометрии (ГМ) была проанализирована морфологическая изменчивость антероконоида m1 этого вида материковой части юга Приморского края и островов залива Петра Великого. Традиционный подход основывался на описании складчатости жевательной поверхности с использованием трех признаков: 1) складчатость лингвальной стороны передней непарной петли антероконоида (АС); 2) форма лабиальной стороны АС; 3) форма четвертого лингвального входящего угла. На материковой части ареала вида наиболее высокую встречаемость показал морфотип III-C-a, который также преобладал в позднплейстоценовых выборках вида в Приморье. В работе выявлено повышенное морфотипическое разнообразие в островных популяциях восточной полевки, что обусловлено, вероятно, фенотипическими и генотипическими особенностями основателей островных популяций, а также инбридингом, что может вызывать высвобождение скрытого разнообразия и увеличение числа редких морфотипов. Наиболее многочисленным морфотипом на островах Де-Ливрона – Дурново являлся II-C-a, редкий для материка. В целом наиболее усложненные формы присутствуют на островах. В рамках применения геометрической морфометрии, антерокоид был разделен на две отдельно исследуемые структуры: передняя непарная петля антероконоида (АС) и основание антероконоида (АВ). Распределение конфигураций АС в пространстве двух главных компонент приняло дугообразную форму, выявив «зону запрета». Основные изменения происходят с лингвальной стороны АС. Регрессионный анализ показал прямую зависимость длины контура с усложнением формы передней непарной петли. Основание антероконоида (АВ) также подвергается трансформации: он либо растягивается, либо сжимается, при этом, если передняя непарная петля антероконоида (АС) более сложная, то наблюдается упрощение и сжатие его основания (отрицательная регрессия). Анализ результатов использования двух подходов (традиционного и с использованием методов ГМ в анализе изменчивости антерокоидного отдела m1, *A. fortis*) показал крайний субъективизм в использовании первого и широкие возможности второго для выявления математическими методами разных аспектов трансформации зуба.

Ключевые слова: *Alexandromys fortis*, Arvicolinae, антерокоид, геометрическая морфометрия, зубы, морфотип

* Автор-корреспондент / Corresponding author

The use of geometric morphometry and traditional methods to analyze intraspecific variability of the first lower molar (m1) of *Alexandromys fortis* (Arvicolinae) in island and continental populations of Primorye, Russia

M.A. Vinokurova¹, M.P. Tiunov¹ and F.N. Golenishchev^{2*}

¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 100-Letiya Vladivostoku Av. 159, 690022 Vladivostok, Russia; e-mails: vinmary@mail.ru; tiunov@biosoil.ru

² Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mails: microtus@zin.ru; f_gol@mail.ru

Submitted November 10, 2023; revised December 1, 2023; accepted December 4, 2023.

ABSTRACT

The complexity of the structure of the dental surface of the first lower molar (m1) of mainland and island populations of the reed vole (*Alexandromys fortis* (Büchner, 1889) was assessed using two different methods. Using the traditional approach and methods of geometric morphometry (GM), the morphological variability of the anteroconid m1 of this species of the mainland (the south of Primorsky Krai) and the islands of the Peter the Great Gulf was analyzed. The traditional approach was based on describing the folding of the occlusal surface using three features: 1) folding of the lingual side of the anterior unpaired anteroconid loop (AC); 2) the shape of the labial side of the AC; 3) the shape of the fourth lingual reentrant angle. On the mainland part of the species' range, the highest occurrence was shown by morphotype III-C-a, which also predominated in the Late Pleistocene samples of the species in Primorye. The research revealed increased morphotypic diversity in island populations of the reed vole, which is probably due to the phenotypic and genotypic characteristics of the founders of island populations, as well as inbreeding, which can cause the release of hidden diversity and an increase in the number of rare morphotypes. The most numerous morphotype on the De Livrona – Durnovo Islands was II-C-a, rare for the mainland. In general, the most complex forms are present on the islands. Using a geometric morphometry approach, the anteroconid was divided into two separately studied structures: the anterior unpaired loop of the anteroconid (AC) and the base of the anteroconid (AB). The distribution of AC configurations in the space of the two principal components took on an arcuate shape, revealing a “forbidden zone.” The main changes occur on the lingual side of the AC. Regression analysis showed a direct relationship between the length of the contour (mm) and the complication of the shape of the anterior unpaired loop. The base of the anteroconid (AB) also undergoes transformation: it either stretches or contracts, while if the anterior unpaired loop of the anteroconid (AC) is more complex, then simplification and compression of its base is observed (negative regression). Analysis of the results of using two approaches, traditional and GM methods, in the analysis of the variability of the anteroconid section m1 of *A. fortis* showed extreme subjectivity in the use of the first one and the wide possibilities of the second one for identifying different aspects of molar transformation using mathematical methods.

Key words: *Alexandromys fortis*, Arvicolinae, anteroconid, geometric morphometry, teeth, morphotype

ВВЕДЕНИЕ

Род *Alexandromys* Ognev, 1914, трибы Arvicolini Gray, 1821 представлен 13 видами полевок в мировой фауне, 9 из которых обитают в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке России (Абрамсон и Лисовский [Abramson and Lyssovsky] 2012; Lissovsky et al. 2018; Kryštufek and

Shenbrot 2022). В Приморском крае на сегодня встречается лишь один вид из этой группы – восточная полевка *Alexandromys fortis* (Büchner, 1889).

Таксономический статус восточной полевки долгое время оставался неясным. В первое время её отделяли от другого близкого вида полевки Максимовича (*A. maximowiczii* Schrenk, 1858)

* Corresponding author / Автор-корреспондент

по ряду внешних признаков, а также по форме передней непарной петли антероконидного отдела первого нижнего зуба m1 (Огнев [Ognev] 1950; Виноградов и Громов [Vinogradov and Gromov] 1952; Громов и др. [Gromov et al.] 1963; Громов и Поляков [Gromov and Polyakov] 1977). В то же время существовала и другая точка зрения, объединяющая эти формы в один вид (Гептнер и Швецов [Geptner and Shvetsov] 1960; Кузякин [Kuzyakin] 1963, Бобринский и др. [Bobrinskii et al.] 1965; Тимофеева [Timofeeva] 1968). Вопрос о самостоятельности этих видов был окончательно решен с применением комплексного таксономического подхода с использованием опытов по экспериментальной гибридизации (Мейер [Meyer] 1978).

Вид широко распространен в Восточной Азии, его ареал представлен рядом крупных изолированных популяций – Забайкальский край, бассейн реки Амур (Фрисман и др. [Frisman et al.] 2016), северо-восток Монголии, восточный Китай, Северная и Южная Корея, а на его периферии имеется несколько малых изолятов: Баргузинская котловина в Бурятии (Костенко [Kostenko] 2000), север о. Сахалин (Воронов [Voropov] 1992; Тиунов и др. [Tiunov et al.] 2009) и острова залива Петра Великого в Японском море (Чугунов и Катин [Chugunov and Katin] 1984; Костенко [Kostenko] 2000; Шереметьев [Sheremetyev] 2001).

Alexandromys fortis – типичный представитель фауны степной и лесостепной зон. Обитает на открытых влажных лугах, в болотистых местностях, населяет берега рек, озер, а также морские побережья. Вид характеризуется высокими темпами роста и размножения, при этом численность популяций может значительно колебаться в зависимости от условий местообитаний. В настоящее время выделяют семь подвигов восточной полевки: *A. fortis fortis* (Büchner, 1889), *A. f. calamorum* (Thomas, 1902), *A. f. michnoi* (Kastschenko, 1910), *A. f. pelliceus* (Thomas, 1911), *A. f. dolichocephalus* (Mori, 1930), *A. f. uliginosus* (James et Johnson, 1955) и *A. f. fujianensis* (Hong 1981). На территории России обитают два подвида: *A. f. michnoi* и *A. f. pelliceus* (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

На материковой части Приморского края оптимальные условия обитания восточной полевки находятся на юге региона, где она как вид,

приуроченный к влажным биотопам, обитает в долине реки Уссури, в Приханкайской низменности и дальше на юг к границе с Северной Кореей (Костенко [Kostenko] 2000). Популяции этого вида также широко представлены на островах залива Петра Великого, за исключением островов Стенина (Чугунов и Катин [Chugunov and Katin] 1984; Катин [Katin] 1989), Верховского и Аскольд (Шереметьев [Sheremetyev] 2001). Ископаемые остатки восточной полевки обнаружены в составе позднплейстоценовых и голоценовых фаунистических комплексов пещерных отложений Приморья (Алексеева и Голенищев [Alekseeva and Golenishchev] 1986; Панасенко и Тиунов [Panassenko and Tiunov] 2010; Omelko et al. 2020; Osipova et al. 2022).

Учитывая то, что большая часть видов серых полевок имеет слабую морфологическую дифференциацию, корректное определение этих видов только по морфологическим признакам (окраска, размеры тела, промеры черепа, строение зубов, бакулума) до сих пор остается проблемным. В первую очередь это относится к палеонтологическому материалу, когда определить видовую принадлежность можно только по особенностям строения зубной системы. Наиболее информативным является первый нижний моляр (m1). Основными диагностическими признаками служат метрические параметры этого зуба, форма и количество эмалевых петель, в частности, тип строения первой непарной петли антероконида. Для диагностики *A. fortis* М.Н. Мейер было предложено использовать сочетание двух признаков – ширину антероконидного (параконидного) отдела и форму лабиальной стороны передней непарной петли (Мейер [Meyer] 1978; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

Учитывая то, что в позднем плейстоцене на территории Приморья обитало значительно большее количество видов полевок рода *Alexandromys* (Алексеева и Голенищев [Alekseeva and Golenishchev] 1986; Панасенко и Тиунов [Panassenko and Tiunov] 2010; Osipova et al. 2022), необходима разработка диагностики по отдельным изолированным зубам от других видов этого рода. В последнее время для этих целей стали применяться методы геометрической морфометрии (Laffont et al. 2009; Renvoisé et al. 2009; McGuire 2010, 2011; Войта и др. [Voyta et al.] 2013; 2019).

Кроме видовой диагностики, значительный интерес представляет изучение внутривидовой изменчивости жевательной (окклюзальной) поверхности зубов и причин, её обуславливающих. Морфотипической изменчивости зубов посвящено достаточно много работ (Rörig and Börgner 1905; Ангерманн [Angermann] 1973; Еремина [Eremina] 1974; Большаков и др. [Bolshakov et al.] 1980; Kaneko and Hasegawa 1995; Поздняков [Pozdnyakov] 1993, 2011; Маркова [Markova] 2013 и др.), но и, тем не менее, на сегодняшний день остаётся открытым вопрос о видоспецифичности этих структур. Однако к настоящему времени появились новые подходы и методы исследований разных параметров морфологической изменчивости, включая анализ формы жевательной поверхности щечных зубов полевок (Laffont et al. 2009; Renvoise et al. 2009; McGuire 2010, 2011; и др.). К таким методам относятся методы геометрической морфометрии на основе двумерных и трехмерных массивов данных. Новейшие методы геометрической морфометрии имеют более высокую разрешающую способность по сравнению с традиционной линейной морфометрией и позволяют применять разные техники для выяснения пределов изменчивости, ковариации, интеграции разных морфологических структур и/или отдельных их частей, т.н. морфологических модулей (Klingenberg 2009, 2014; Laffont et al. 2009). Недавно была предпринята попытка сравнения изменчивости антероконида m1 у пяти видов серых полёвок (Поздняков и Павлинов [Pozdnyakov and Pavlinov] 2023) традиционным методом и методом геометрической морфометрии. Основным выводом из этой работы – разные методы описания структуры разнообразия конфигураций антероконида следует рассматривать не как альтернативные, а как взаимодополняющие друг друга.

В связи с этим мы предприняли попытку проанализировать морфотипическую внутривидовую изменчивость антероконида m1 *A. fortis* из материковых и островных популяций с использованием традиционного подхода и методов геометрической морфометрии (ГМ). Традиционный подход использовался нами ранее при изучении морфологической дифференциации островных и материковых выборок с включением ископаемого материала из пеще-

ры Медвежий Клык. Была построена таблица, включающая все морфотипы (36) и частоты их встречаемости в разных выборках (Винокурова и др. [Vinokurova et al.] 2022).

В настоящей статье мы ведем поиск надежной методики для проведения сравнительного анализа изменчивости рисунков жевательной поверхности m1 рецентного материала *A. fortis*. Нашей основной задачей является оценка сложности m1 материковых и островных популяций этого вида с помощью традиционных методов в сравнении с методами геометрической морфометрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализирована изменчивость первых нижних моляров *A. fortis* из териологической коллекции, хранящейся в ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН.

Исследованы 256 зубов с островов залива Петра Великого: 109 с островов Де-Ливрона и Дурново, 119 зубов с о. Веры и 28 с о. Русский. С материковой части было рассмотрено 139 зубов: с окрестностей поселка Хасан – 118, с окрестностей села Раздольное – 21 (Рис. 1). В анализе учитывались особи с уже полностью сформировавшимся контуром m1. Материал с островов Де-Ливрона и Дурново объединен, поскольку первичные записи о точном месте сбора материала были утеряны. По сравнению с предыдущей статьёй (Винокурова и др. [Vinokurova et al.] 2022) материалом для данного исследования послужили как новые выборки, так и выборки из уже исследованных локалитетов. Одни и те же зубы исследовали как с помощью традиционных морфометрических и морфотипических методов, так и с использованием геометрической морфометрии.

Получение изображения каждого зуба производилось с помощью стереомикроскопа Zeiss Stereomicroscope SteREO Discovery V.12. В результате мы получили серию цифровых фотографий с разрешением 1388×1040 в формате «JPG».

Традиционный метод выделения морфотипов m1

Общая схема жевательной поверхности зуба представлена на Рис. 2. Измеряли общую длину

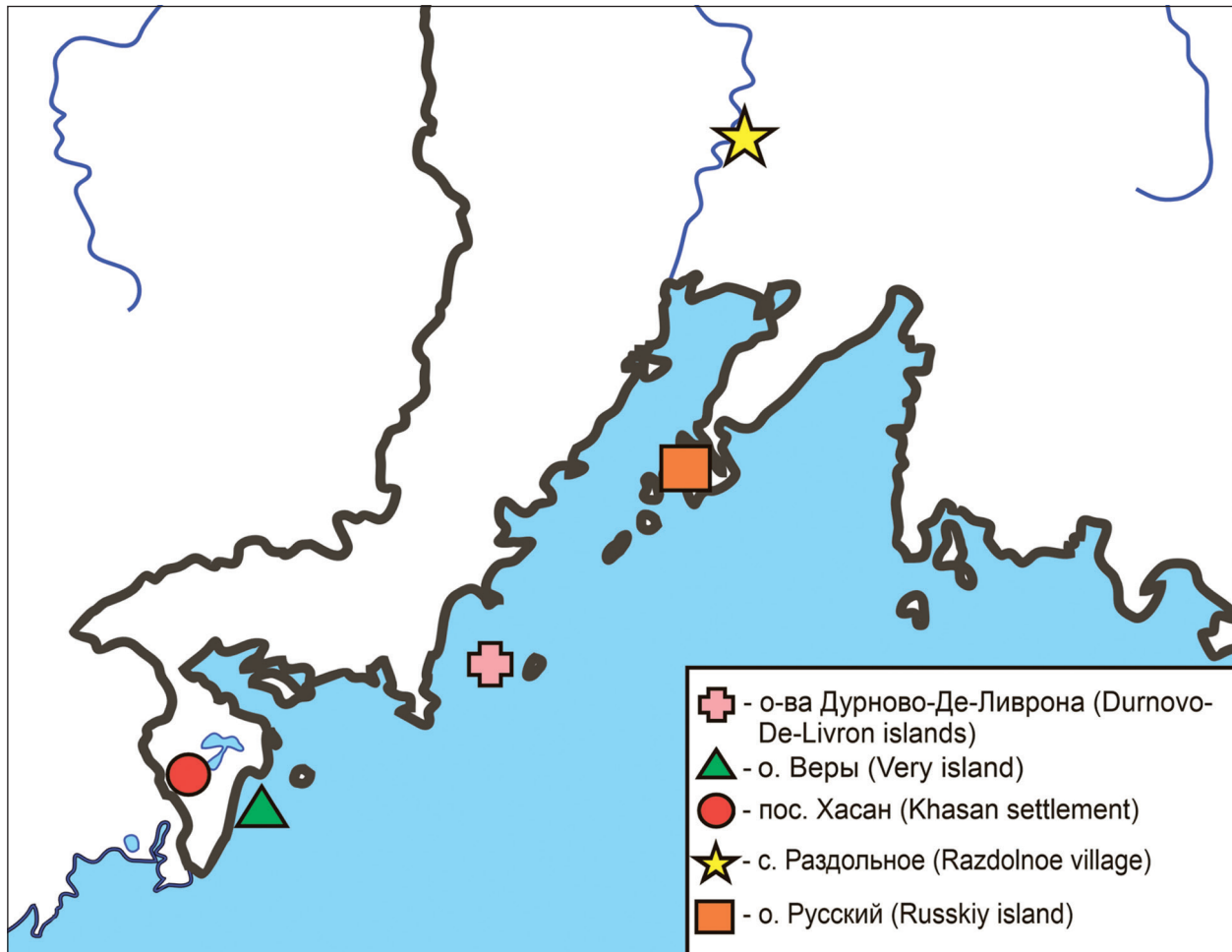


Рис. 1. Места сбора материала.

Fig. 1. Collection sites.

зуба – L1 и индекс – I, который представляет из себя итог измерения следующих поэтапных действий: а) проводится линия А от вершины лингвального выходящего угла LinS 4 до вершины лингвального входящего угла LinR 4; б) проводится линия В от вершины входящего лабиального угла LabR 3 до вершины выходящего лингвального угла LinS 5, делящая линию А на два отрезка; в) определяется отношение длины отрезка С к общей длине линии А (Рис. 3). Все измерения выполняли на стереомикроскопе.

Ранее (Винокурова и др. [Vinokurova et al.] 2022) была разработана система выделения морфотипов для передней непарной петли антерокиида m1 на основании строения её

лингвальной и лабиальной сторон и лингвального входящего угла LinR 4.

По индексу I3 нами были выделены четыре типа строения лингвального входящего угла LinR 4.

Тип I. Вершины лингвального входящего угла LinR 4 и лабиального входящего угла LabR 3 расположены на одном уровне напротив друг друга. $I3 = 0$.

Типы II, III и IV различаются по мере углубления лингвального входящего угла LinR 4.

К типу II отнесены зубы, имеющие значения I3 в пределах от 0.06 до 0.20 мм.

К типу III – при значениях I3 от 0.21 до 0.38 мм.

К IV типу – значение 0.39 мм и выше.

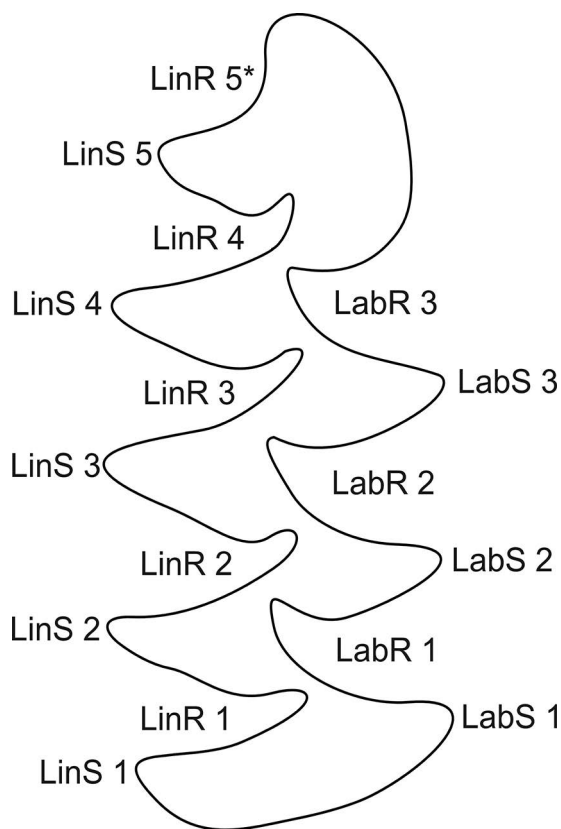


Рис. 2. Условные обозначения элементов жевательной поверхности m1 восточной полевки. Углы лингвальной стороны: входящие – LinR 1–4 (5* образуется при выемке, угол которой составляет менее 90°), выходящие – LinS 1–5; лабиальной стороны: входящие – LabR 1–3, выходящие – LabS 1–3.

Fig. 2. Conventional designations of the reed vole m1 occlusal surface elements. Angles on the lingual side: reentrant angles – LinR 1–4 (5* formed during extraction with an angle of less than 90°), salient angles – LinS 1–5; angles on the labial side: reentrant angles – LabR 1–3, salient angles – LabS 1–3.

Формы лингвальной и лабиальной сторон передней непарной петли антероконида были разделены на несколько типов.

Форма лингвальной стороны

Тип А. Лингвальная сторона без выемки.

Тип В. Лингвальная сторона имеет выемку с прямым внутренним краем.

Тип С. Лингвальная сторона имеет выемку под прямым или тупым углом.

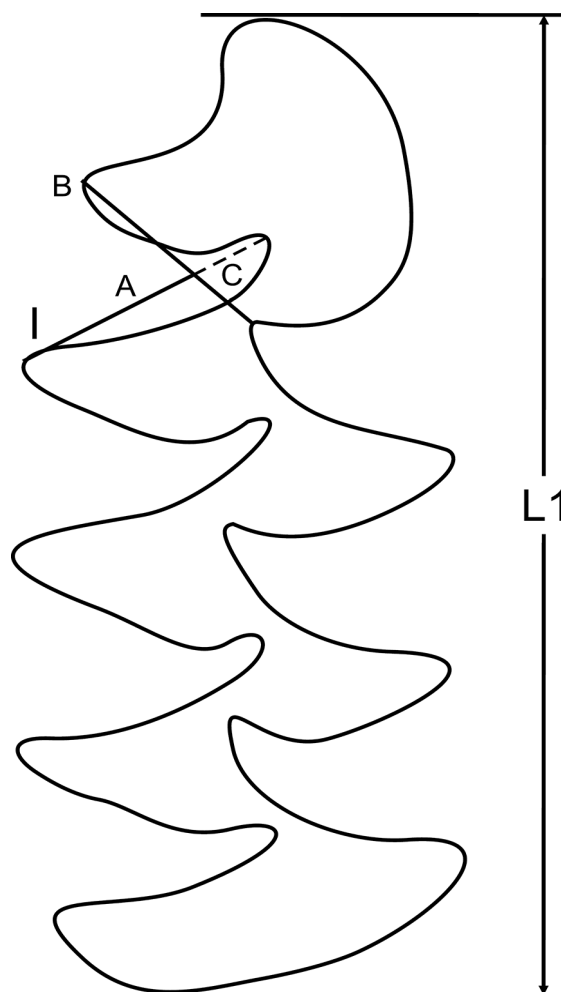


Рис. 3. Схема промеров m1 восточной полевки. L1 – расстояние между вершинами лингвального входящего угла 4 и лабиального входящего угла 3; L2 – ширина передней непарной петли m1; I3 – индекс отношения А к С (подробнее в тексте); L4 – ширина антероконида; L5 – длина антероконида; L6 – длина передней непарной петли антероконида.

Fig. 3. The scheme of measurements of m1 reed vole. L1 – distance between the vertices of the lingual reentrant angle 4 and the labial reentrant angle 3; L2 – width of the anterior unpaired loop m1; I3 – index of the ratio of A to C (more details in the text); L4 – width of anteroconid; L5 – length of anteroconid; L6 – length of the anterior unpaired loop of the anteroconid.

Тип D. Лингвальная сторона имеет выемку под углом менее 90° или входящий угол.

Тип E. Лингвальная сторона имеет две выемки.

Форма лабиальной стороны

Тип а. Лабиальная сторона без выемки.

Тип б. Лабиальная сторона имеет слабую выемку в нижней части.

Тип с. Лабиальная сторона имеет широкую выемку, захватывающую всю срединную часть, или выемку в верхней части.

Тип д. Лабиальная сторона имеет небольшой выступ в срединной части.

В итоге, описав жевательную поверхность, мы получаем комбинацию из трех состояний признаков, например, морфотип III-B-a.

Далее анализ изменчивости проводили с помощью комбинативного метода (Васильева [Vasilyeva] 1978; Большаков и др. [Bolshakov et al.] 1980; Круковер [Krukover] 1989; Поздняков [Pozdnyakov] 1993). Многомерную классификацию зубов проводили на базе таблицы, построенной в предыдущей работе (Винокурова и др. [Vinokurova et al.] 2022). Частоты морфотипов подсчитывали традиционным способом (Мейер [Meyer] 1978; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

Геометрическая морфометрия

В анализ был включен только антерокидальный отдел m1, разделенный на две части: 1) передняя непарная петля антерокидонида (АС); 2) основание антерокидального отдела (АВ) (Рис. 4А). Начальные и конечные точки каждого отдела ставятся таким образом: проводятся отрезки от вершины входящего угла Т5 или Т7 к вершине входящего угла Т2 или Т4 (Рис. 4В).

Для описания формы использовался метод скользящих полуметок (SSL – sliding semilandmarks) (Zelditch et al. 2004; Perez et al. 2006). Данный метод используется для описания непрерывного контура и идеально подходит для таких сложных структур, как коренные зубы полевок. Для расстановки полуметок и получения их координат использовался экранный дигитайзер tpsDig2 (Rohlf 2017a). Контур обрисовывался с помощью инструмента «Draw background curves», затем эту линию заменяли установленным количеством полуметок вместе с выравниванием линии контура по длине (это возможно с применением функции «Resample curve»). Полуметки первых опорных точек АС и АВ размещали на месте пересечения вспомогательной линии, которая перпендикулярна переднему эмалевому краю ТЗ

либо Т5 (Рис. 4В, а). Для АС поставили 50 полуметок. В отношении АВ было принято решение обрисовать контур выступающих треугольников (призм) по отдельности с лингвальной и лабиальной сторон, по 25 полуметок, а в tps-файле – редактировать полученные конфигурации для получения общего набора полуметок (подробнее см. (Войта и др. [Voyta et al.] 2019).

При использовании метода SSL каждая отдельная полуметка имеет нестабильное положение в пределах контура, поэтому стандартизация значений их координат проводилась с помощью вспомогательных файлов – link-файла и slider-файла. Первый файл различает количество анализируемых полуметок, а второй файл определяет положение каждой полуметки по отношению к предыдущей и последующей (Войта и др. [Voyta et al.] 2019). Тем самым появляется возможность для проведения корректного прокрустового анализа. Размер центра, прокрустовы координаты и относительные деформации АС и АВ первого нижнего коренного зуба для каждой выборки были получены с использованием программы tpsRelw ver. 1.75 (Rohlf, 2017b).

Далее все полученные tps-файлы выборок комбинируются, т.е. последовательно «сшиваются» в единый файл (итоговых сшитых файла два – по АС и АВ), и эти массивы данных анализируются в tpsRelw, где можно интерпретировать изменение формы АС и АВ в едином пространстве.

Чтобы оценить корреляцию между длиной контура m1 и изменением формы АС, что фактически дает возможность оценивать «сложность складчатости», после проведения прокрустового анализа и, следовательно, получения стандартизированных размеров был проведен подсчет длины контура в условных единицах. Для этого использовался пакет программ IMP (Integrated morphometrics package) со значениями длины и Scale Factor, которые были получены в tpsDig2.

Статистический анализ

Проведение анализа главных компонент (PCA) и регрессионного анализа (RA) осуществлялось с помощью программы PAST ver. 3.15 (Hammer et al. 2001), переменными служили полученные в tpsRelw прокрустовы координаты АС и АВ, а также длины контура в миллиметрах.

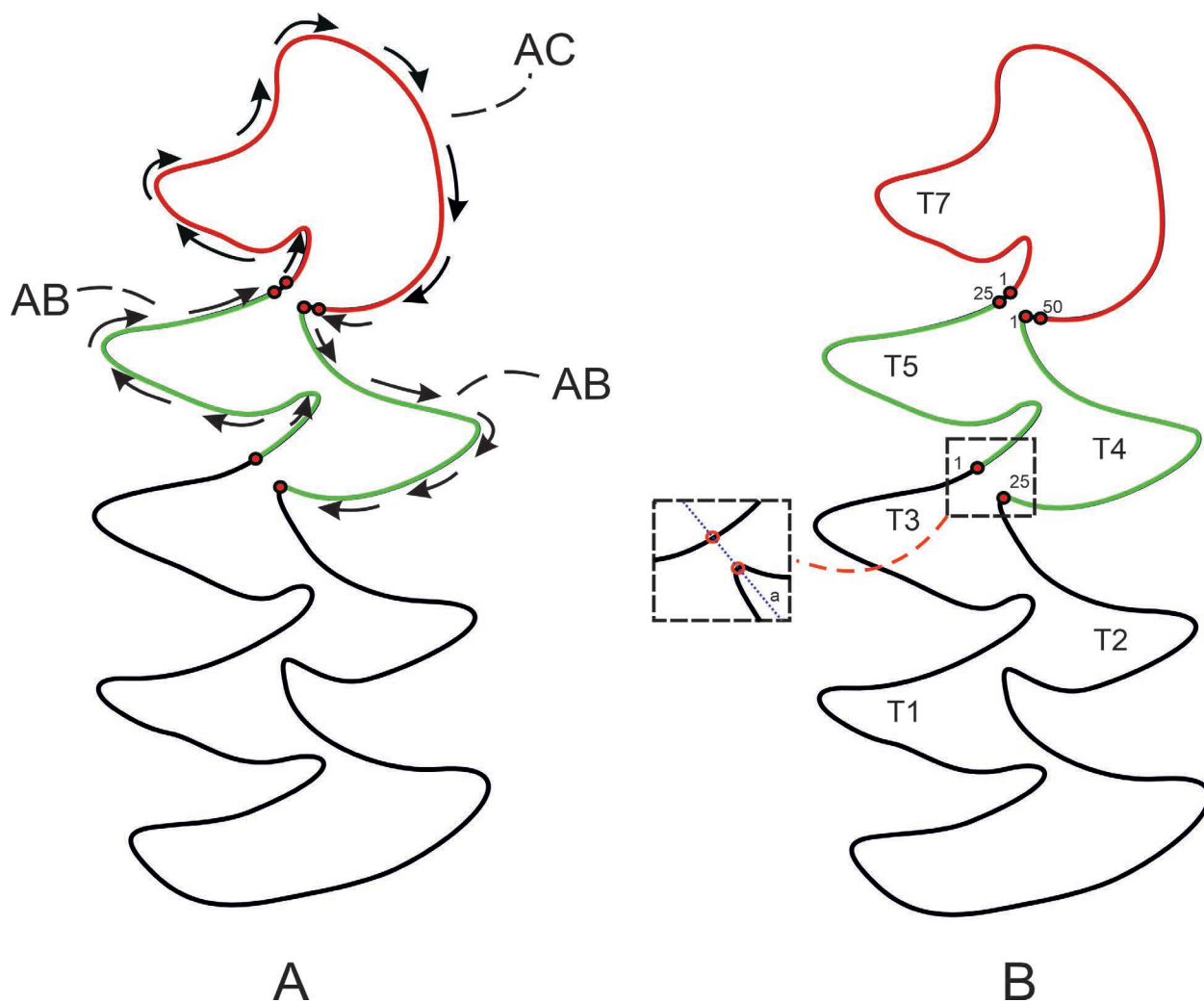


Рис. 4. Дифференциация антероконида на переднюю непарную петлю антероконида (AC) и его основание (AB), направление пути расстановки полуметок (A), принцип размещения линий полуметок (SSL), обозначение элементов зуба m1 (B). Сокращения: T1–T5 – выступающие треугольники, а – вспомогательная линия, перпендикулярная переднему эмалевому краю T3.

Fig. 4. Differentiation of the anteroconid into the anterior unpaired loop of the anteroconid (AC) and its base (AB), direction of the semi-landmarks shearing path (A), principle of placing the semi-landmarks shearing line (SSL), designation of m1 tooth elements (B). Abbreviations: T1–T5 – salient triangles, a – auxiliary line perpendicular to the anterior enamel edge of T3.

















РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость формы передней непарной петли m1 материковых и островных популяций (традиционный подход)

Всего мы выявили 32 морфотипа (Табл. 1). Выборка с островов Де-Ливрона – Дурново отличается наибольшим разнообразием рисунка передней непарной петли; здесь обнаружены 20 морфотипов, среди которых 12 – редких.

Также только в этой выборке встречаются зубы с I типом строения лингвального входящего угла LinR 4, т.е. когда вершины лингвального входящего угла LinR 4 и лабиального входящего угла LabR 3 расположены на одном уровне один напротив другого. В выборке с островов Де-Ливрона и Дурново основным и наиболее часто встречающимся морфотипом является морфотип II-C-a (24.77%). Далее следуют два морфотипа: IV-C-a (11.01%) и III-C-a (10.09%) (Табл. 1).

Таблица 1. Морфотипическая изменчивость антерокоида m1 *A. fortis* в Приморском крае.**Table 1.** Morphotypic variability of the anteroconid m1 of *A. fortis* in Primorsky Krai.

Морфотипы Morphotypes	Выборки/Samples (%)				
	о-ва Де-Ливрона-Дурново De-Livron-Durnovo islands	о. Веры Very island	о. Русский Russkiy island	окр. с. Раздольное vicinity of Razdolnoe village	окр. пос. Хасан vicinity of Khasan settlement
I-B-a 	0.92	0	0	0	0
I-C-a 	2.75	0	0	0	0
I-D-a 	7.34	0	0	0	0
I-D-b 	1.83	0	0	0	0
II-C-a 	24.77	2.52	7.14	14.29	2.54
II-C-b 	2.75	0.84	0	14.29	0
II-C-c 	1.83	0	7.14	14.29	0
II-D-a 	2.75	0	0	0	0.85
II-D-b 	0.92	0	0	4.76	0
II-D-c 	0.92	0	0	0	0.85
II-E-a 	0	0	0	4.76	0
III-A-a 	1.83	1.68	0	0	0
III-A-b 	0	0.84	0	0	0
III-B-a 	0.92	0	0	0	0
III-B-b 	0	0	3.57	0	0
III-C-a 	10.09	32.77	32.14	28.57	38.14

















Морфотипы Morphotypes	Выборки/Samples (%)				
	о-ва Де-Ливрона-Дурново De-Livron-Durnovo islands	о. Веры Very island	о. Русский Russkiy island	окр. с. Раздольное vicinity of Razdolnoe village	окр. пос. Хасан vicinity of Khasan settlement
III-C-b 	0	1.68	0	14.29	14.41
III-C-c 	0	0	0	0	11.86
III-D-a 	3.67	5.88	32.14	0	11.86
III-D-b 	0	0.84	3.57	4.76	6.78
III-D-c 	0	0.84	7.14	0	2.54
III-E-a 	0	1.68	0	0	0
III-E-c 	0	0	3.57	0	0
IV-A-a 	11.01	5.88	0	0	0
IV-B-a 	4.59	1.68	0	0	0
IV-C-a 	9.17	15.96	3.57	0	6.78
IV-C-b 	1.83	0	0	0	0
IV-C-c 	0	0	0	0	1.69
IV-D-a 	8.26	23.52	0	0	1.69
IV-D-b 	1.83	0.84	0	0	0
IV-D-d 	0	0.84	0	0	0
IV-E-a 	0	0.84	0	0	0

Таблица 2. Сравнение выборок *A. fortis* по общей длине $m1$ (мм). SD – стандартное отклонение.**Table 2.** Comparison of *A. fortis* samples by total length $m1$ (mm). SD – standard deviation.

Выборка / Sample	np	min	mean	max	SD
Де-Ливрона – Дурново De-Livrona – Durnovo	109	2.68	3.52	4.82	0.48
Веры / Very	119	2.55	3.63	5.6	0.62
Хасан / Khasan	118	2.72	3.45	4.53	0.34
Раздольное / Razdolnoe	21	2.84	3.19	3.69	0.21
Русский / Russkiy	28	2.86	3.26	4.11	0.32

В выборках с островов Веры (17 морфотипов) и Русский (9 морфотипов) наибольшей встречаемостью характеризуется морфотип III-C-a и III-D-a.

В материковых выборках были обнаружены всего 16 морфотипов: 12 морфотипов из окрестностей пос. Хасан; 8 морфотипов – из окрестностей с. Раздольное (4 морфотипа встречаются в обеих выборках). Основным и наиболее часто встречающимся морфотипом является морфотип III-C-a. В выборке из окрестностей пос. Хасан обнаружено 38.14 % зубов с таким морфотипом, в окрестностях с. Раздольное – 28.57% (Табл. 1). Из остальных морфотипов относительно часто встречающимся в Хасанской выборке были морфотипы III-C-b, III-C-c и III-D-a (14.41%, 11.86%, 11.86%, соответственно). В выборке из окр. с. Раздольного из 8 морфотипов к основным можно отнести II-C-a, II-C-b и II-C-c (14.29% каждый), кроме морфотипа III-C-a.

Для сопоставления размеров $m1$ была использована описательная статистика (Табл. 2).

Самый широкий размах между минимальным и максимальным значением длины $m1$ имеет выборка о. Веры при стандартном отклонении 0.62, что в итоге определило данную выборку самой вариабельной из шести. Кроме того, данная выборка показывает себя неоднородной – тест Шапиро-Уилка обнаружил отклонение от модели нормального распределения ($W=0.9619$, $p=0.00189$).

Результат анализа формы AC $m1$ (геометрическая морфометрия)

Первый этап анализа главных компонент передней непарной петли антероноида показал некоторые различия между материковыми и островными выборками (Рис. 5). Вдоль первой и второй компонент, которые описывают соответственно 50.72% и 18.82% общей дисперсии,

явные отличия имеют зубы полевок с островов Дурново – Де-Ливрона (f01) и с о. Веры (f02). Если f01 отличается большим размером полигона вдоль первой компоненты, то f02 характеризуется большими размерами полигона по второй компоненте. Выборки из окрестностей пос. Хасан (f03) и с. Раздольное (f04), а также с о. Русский (f05) объединяются в единую группу, где наиболее многочисленная хасанская выборка смещается в сторону островных групп. Для выборки с о. Русский (f05) характерно разделение её на две части, наибольшая из которых находится в группе с материковыми выборками, а вторая наименьшая – вблизи островных выборок.

Получение консенсусов каждой выборки даёт возможность взглянуть на усредненные положения каждого полигона. Программа tpsRelw позволяет проследить изменения формы вдоль той или иной компоненты. На Рис. 6 представлены разные вариации формы AC в виде «трансформационных решеток».

Каждая компонента отвечает за конкретное направление изменения формы, следовательно, можно проанализировать общую тенденцию изменения той или иной части контура. Оказалось, что изменение передней непарной петли $m1$ вдоль первых двух компонент (PC1 и PC2) сопряжено с лингвальной стороной зуба, где прослеживается варьирование формы лингвальных входящих углов LinR 4 и LinR 5. В положительной области PC1 угол LinR 4 углубляется, тогда как в отрицательной области наблюдается его сглаживание. В положительной области PC2 угол LinR5 полностью сглаживается, тогда как в отрицательной области происходит его углубление. При этом на лабиальной стороне изменений складчатости не наблюдается, выражено только изменение наклона внешнего «гладкого» контура. Примечательно то, что само распределение имеет подковообразную форму,

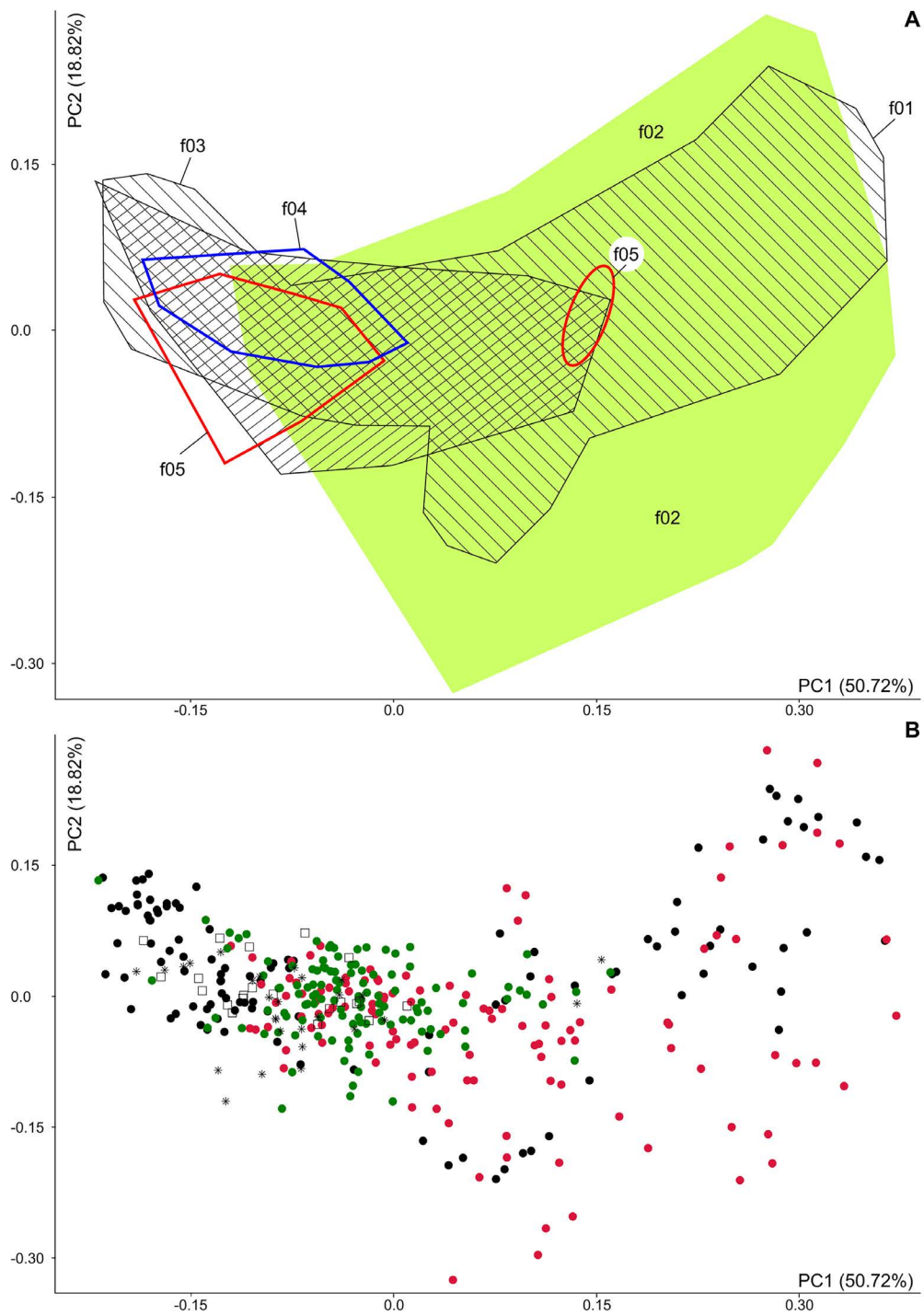


Рис. 5. Результаты анализа АС методом главных компонент для пяти выборок *A. fortis* на основе 50 SSL: А – рассеивание выборок в виде полигонов, В – стандартный вид рассеивания выборок. *Обозначения:* f01 – о-ва Дурново – Де-Ливрона; f02 – о. Веры; f03 – окр. пос. Хасан; f04 – окр. с. Раздольное; f05 – о. Русский.

Fig. 5. Results of AC principal component analysis results for five *A. fortis* samples based on 50 SSL: A – scatterplot of sample distribution as polygons, B – standard scatterplot of sample distribution. *Designations:* f01 – Durnovo – De-Livron islands, f02 – Very island, f03 – vicinity of Khasan settlement, f04 – vicinity of Razdolnoe village, f05 – Russky island.

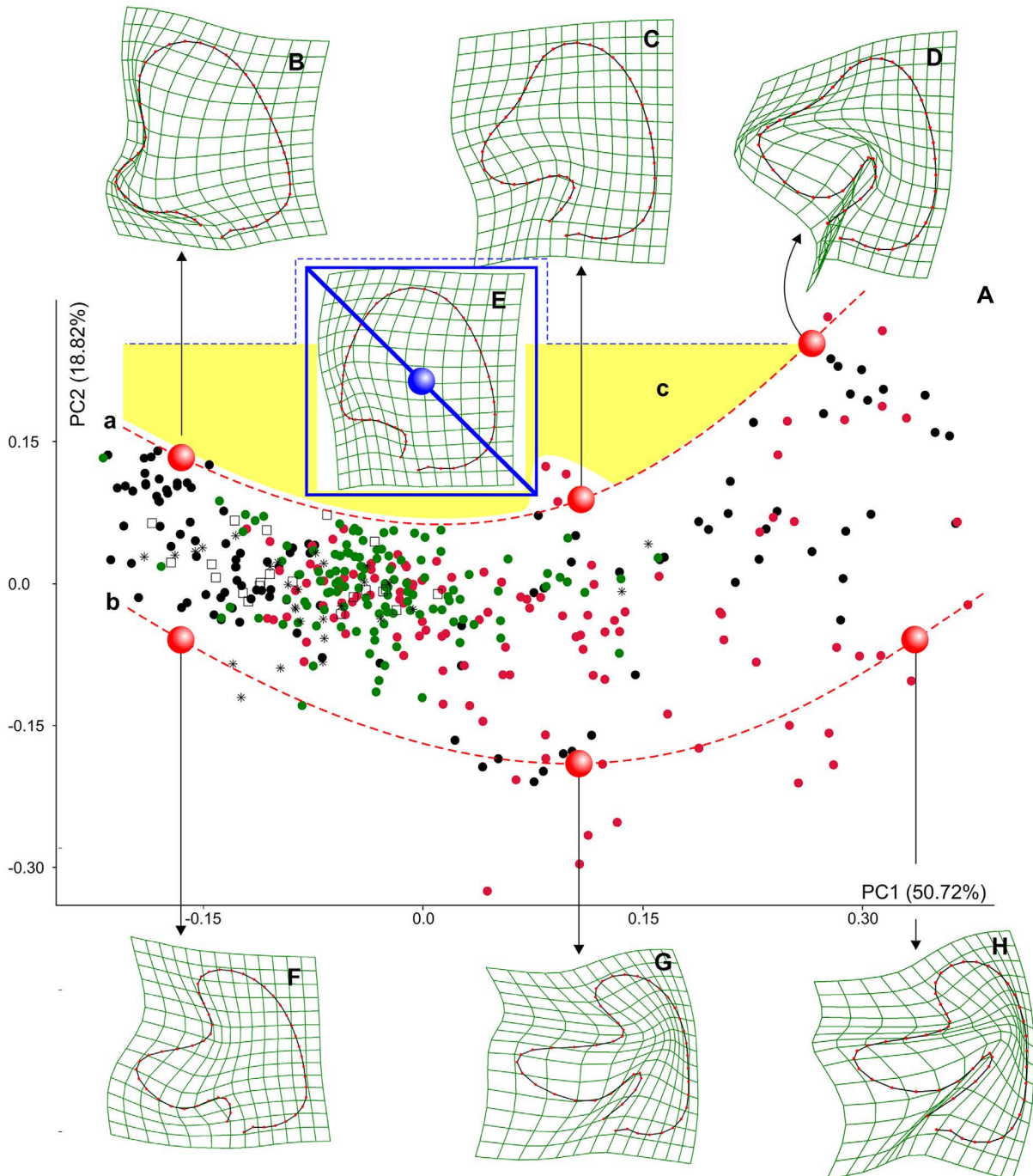


Рис. 6. Результаты анализа АС методом главных компонент для пяти выборок *A. fortis* на основе 50 SSL с трансформационными решетками изменений формы АС вдоль первой и второй главных компонент. *Обозначения:* А – рассеивание выборок в морфопространстве в виде подковы, ограниченного пунктирными линиями а и b; В–Н – изменения формы АС вдоль компонент, где Е является «запретной» формой; с – «зона запрета».

Fig. 6. Results of AC principal component analysis for five samples of *A. fortis* based on 50 SSLs with transformation lattices of AC shape changes along the first and second principal components. *Designations:* А – dispersion of samples in morphospace in the form of a horseshoe, limited by dotted lines а and b; В–Н – changes in the AC shape along the components, where Е is the “forbidden” shape; с – “forbidden zone”.

так что на графике присутствует пустая зона или «зона запрета», которая обозначена желтым цветом. В этой зоне передняя непарная петля имеет округлую форму (Рис. 6Е).

Регрессионный анализ АС

Так как передняя непарная петля антероконида является самой изменчивой частью зуба, отдельным этапом был проведен линейный регрессионный анализ двух переменных: варьирование формы АС вдоль первой главной компоненты к длине её контура (исчисляемый в миллиметрах) (Рис. 7).

Результат показал положительную корреляцию среднего уровня – после пермутационного (перестановочного) теста коэффициент детерминации (r^2) составил 0.44. Основная компактная группа располагается в размере контура зуба до 4.5 мм при координатах РС1 в интервале от -0.2 до $+0.1$. С увеличением размеров контура (более 4.5 мм) происходит резкое его усложнение по РС1 – круг «d» формируется выше линии регрессии. Интересно, что в круг «d» попадают только экземпляры из выборок f01 (о-ва Дурново – Де-Ливрона) и f02 (о. Веры). Кроме того, экземпляры из этих же выборок попадают и в круг «с», в котором относительно короткий контур формирует сложную форму по РС1. В выявленную «зону запрета» (b) попадают нереализованные морфотипы, с простым строением антероконида, но относительно крупные.

Связь АС с АВ

На дальнейшей стадии анализа было необходимо дать оценку взаимодействия такой относительно постоянной структуры, как основание антероконида (АВ), с передней непарной петлей антероконида (АС), как в высшей степени изменчивой структурой (Рис. 8). Изменения АВ оказались незначительными. В отрицательных значениях РС1 АВ эта структура претерпевает сужение и немного растягивается по длине, тогда как в положительных значениях АВ расширяется и сжимается в продольном направлении. Большой деформации подвержена передняя непарная петля. Это хорошо заметно по искажению трансформационных решеток АС при разных значениях РС АС. При этом регрессионная связь между АВ и АС оказалась слабой ($r^2=0.12$). Наибольшее количество выборок образуют одну

группу, находящуюся внизу графика. Консенсусные изображения АС и АВ (Рис. 8D) демонстрируют, как выглядит самая распространенная форма зуба.

ОБСУЖДЕНИЕ

При использовании традиционного подхода были идентифицированы 32 морфотипа; из них на островах отмечены 30 морфотипов, тогда как в материковых выборках – только 16. Среди последних преобладает морфотип III-C-a. Как было показано ранее (Винокурова и др. [Vinokurova et al.] 2022), этот морфотип преобладал также и в позднем плейстоцене. Почти весь спектр морфотипов обнаружен в выборке с островов Де-Ливрона – Дурново (20). Также высока изменчивость и в выборке с о. Вера (17). На этих островах отмечены полевки с наиболее глубоким лингвальным входящим углом LinR 4 на m1. В то же время только на островах Де-Ливрона и Дурново обнаружены полевки с наиболее простым вариантом этого признака, когда промер L-3 равен нулю (12.8%). Это же подтверждается и регрессионным анализом (Рис. 7), когда часть экземпляров из этих выборок попадает выше линии регрессии (круг «с» и «d»), а большее число остаётся в области более простых морфотипов, характерных для других выборок. Своеобразие такой морфотипической изменчивости на этих островах, возможно, объясняется инбридингом, при котором происходит высвобождение скрытой фенотипической изменчивости (Markova et al. 2020). Кроме того, сложные варианты лабиальной стороны передней непарной петли m1 (варианты с, d) наиболее часто встречаются в выборках у полевок с о. Русский (17.8%) и у полевок с материка (окр. с. Раздольное – 14.3%, окр. пос. Хасан – 16.9%) (Табл. 1).

В отличие от многообразия островных популяций, конфигурации m1 с материковой зоны более консервативные. При этом наблюдается схожесть форм m1 с о. Русский с формами материковых выборок. Возможно, это связано с тем, что отделение этого острова от материка произошло относительно недавно (8.5–7 тыс. лет назад) (Велижанин [Velizhanin] 1976), и кроме того, что вероятнее, генетический обмен с материковыми популяциями происходил и в более позднее время.

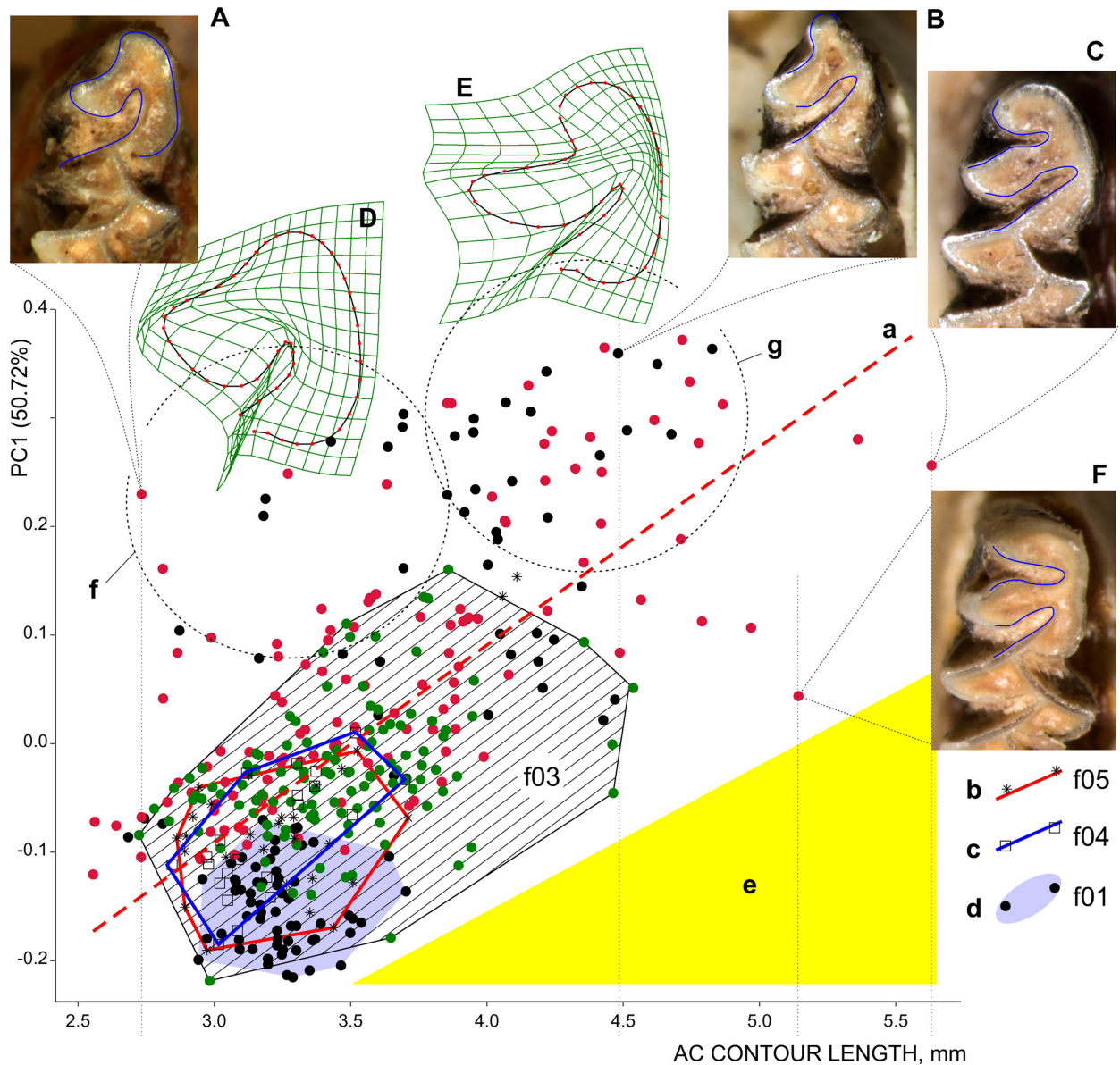


Рис. 7. Результат регрессионного анализа для АС пяти выборок *A. fortis*. а – линия регрессии; б – зона «запрета»; с и d – области разноразмерного контура; f01 – Дурново – Де-Ливрона; f02 – о. Веры; f03 – окр. пос. Хасан; f04 – окр. с. Раздольное; f05 – о. Русский; А–F – примеры изменений формы лингвальной стороны АС.

Fig. 7. The results of regression analysis for AC in the five samples of *A. fortis* are shown. а – regression line; б – “forbidden” zone; с and d – areas of disparate contour sizes; f01 – Durnovo – De-Livron island; f02 – Very island; f03 – vicinity of Khasan settlement; f04 – vicinity of Razdolnoe village; f05 – Russky island; А–F – examples of shape changes on the lingual side of AC.

Выполнение анализа главных компонент выявило подковообразность распределения выборок и существование «зоны запрета» (Рис. 5с). В такой зоне находятся морфотипы, которые у этого вида не существуют в настоящее время,

но, возможно, существовали в прошлом или еще не обнаружены. В этой зоне морфопространства находятся потенциальные морфотипы, характеризующиеся округлой передней непарной петлей (АС) (Рис. 5Е). Такой морфотип m1 нередко

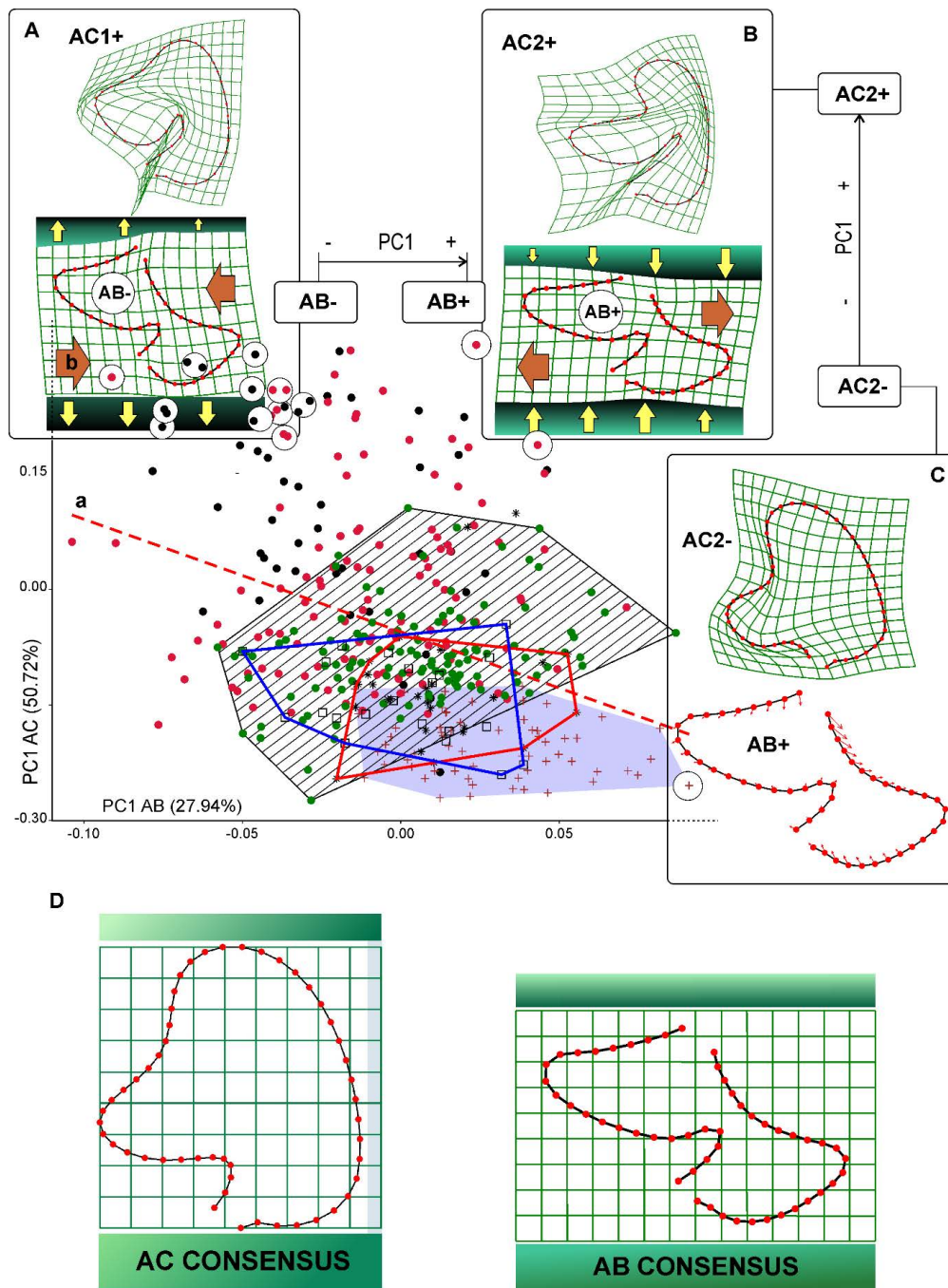


Рис. 8. Результат регрессионного анализа между AC и AB для пяти выборок *A. fortis*. Обозначения выборки см. Рис. 12. А–С – изменения AC и AB в отрицательных и положительных областях первой и второй главных компонент (AC1+ – изменение передней непарной петли в положительной области первой компоненты; AC2– – изменение передней непарной петли антероконида в отрицательной области второй компоненты и т.д.); D – консенсусы AC и AB; а – линия регрессии; b – направления деформации.

Fig. 8. The results of regression analysis between AC and AB for the five samples of *A. fortis*. For sample designations, see Fig. 12. A–C – changes in AC and AB in the negative and positive regions of the first and second principal components (AC1+ – change in anterior unpaired loop in positive region of the first component; AC2– – change in anterior unpaired loop of anteroconid in negative region of the second component, and so on); D – AC and AB consensus; a – regression line; b – directions of deformation.

встречается у другого вида рода *Alexandromys* – полёвки-экономки *A. oeconomus* (Pallas, 1776) (Войта и др. [Voyta et al.] 2019). Этот вид имеет простой m1 с округлой передней непарной петлёй, широко слитой с основанием антеронокида. Аналогичный результат был получен на анализе выборок пяти видов полёвок трибы Arvicolini (Поздняков и Павлинов [Pozdnyakov and Pavlinov] 2023). Эти авторы также выявили подковообразное распределение в пространстве главных компонент и «пустые области». Они связывают это с тем, что «морфопространство конструируется с помощью указанного метода как потенциальное: его оси (относительные деформации) формируются совокупностью всех возможных трансформаций усредненной (консенсусной) конфигурации При «вписывании» реальных морфотипов в это «пространство логических возможностей» выясняется, что какие-то его области соответствуют тем «возможностям», которые по тем или иным причинам не реализуются». Выявление потенциально возможных и запрещённых морфотипов представляется важным методом для выявления тенденций в эволюционных трансформациях. В терминологии Е.Е. Коваленко ([Kovalenko] 2011) морфопространство, заполненное реально существующими морфотипами, представляет собой норму строения, тогда как «зоны запрета» представляют лишь часть морфотипического потенциального спектра. Со временем происходит сдвиг нормы строения (Коваленко [Kovalenko] 2011). Ранее была показана динамика морфотипической изменчивости m1 от плейстоценовой формы полевок рода *Lagurus* – *L. transiens* Janssy, 1962 до современной *L. lagurus* (Pallas, 1773) (Малеева [Maleeva] 1976). Автором были выделены основные (доминирующие) и резервные морфотипы; последние, в свою очередь могут быть архаичными, с признаками древних форм, и морфотипы отклонения – без таковых. В ряду видов рода *Lagurus* происходила постепенная смена морфотипов: резервные морфотипы становятся основными, тогда как архаичные исчезают. В нашем случае у *A. fortis* архаичные морфотипы с округлой передней непарной петлёй, характерные для полёвки-экономки, оказались в «зоне запрета». Следует отметить, что в пределах рода *Alexandromys* большинство видов полёвок имеет антеронокид, усложненный не

только с лингвальной стороны, но и с лабиальной (полевок группы “maximowiczii”). Как мы показали у *A. fortis*, изменчивости подвержена в основном лингвальная сторона m1, но есть морфотипы и с выемкой на лабиальной стороне (морфотипы группы «с», Табл. 1), что, казалось, можно было бы считать началом «прогрессивных» трансформаций, идущих по пути других полевок этого рода. Однако у *A. fortis* в переходе от более простого к более сложному антеронокиду m1 наблюдается другая тенденция. Можно заметить, что выемка на лабиальной стороне передней непарной петли антеронокида образуется у морфотипов с простым строением лингвальной стороны, тогда как морфотипы со сложным строением лингвальной стороны (морфотипы IV-c-a,b; IV-D-a,b,d; IV-E-a) имеют лабиальную сторону без выемки. Таким образом, усложнение передней непарной петли антеронокида m1 у *A. fortis* идёт по иному сценарию, в отличие от большинства других полевок рода *Alexandromys*. На это также указывает и регрессионный анализ.

По результатам линейного регрессионного анализа проявляется положительная корреляция между длиной контура и изменением формы зуба, т. е. у большей части выборки при усложнении формы происходит и удлинение контура (Рис. 7). Основная компактная группа располагается в размере контура зуба до 4.5 мм. Тем не менее можно увидеть две области, которые располагаются выше регрессионной линии в положительной области первой главной компоненты, обозначенные кругами «с» и «d», один из которых («с») содержит в себе экземпляры с усложненной формой, но с контуром менее 4 мм, а другой («d») – также со сложной формой и размерами контура более 4 мм. В эти области попадают только экземпляры из выборок f01 (о-ва Дурново – Де-Ливрона) и f02 (о. Веры). Такой перелом регрессионной линии связан с тем, что морфотипы, попавшие в круг «с», обладают глубоким входящим углом $\text{LinR } 4$, а в круге «d» морфотипы имеют к тому же хорошо выраженный угол $\text{LinR } 5$, т. е. в пределах этих островных выборок наблюдается дихотомия по строению антеронокида, которая в дальнейшем, при сохранении изоляции от материковых популяций, может привести к возникновению нового устойчивого доминирующего морфотипа.

Основание антероконида (АВ) также подвергается трансформации: он либо растягивается, либо сжимается в ширину или в длину, при этом, если передняя непарная петля антероконида (АС) более сложная, то наблюдается упрощение и сжатие его основания (отрицательная регрессия) (Рис. 8В). Аналогичный эффект наблюдается в пределах самого зубного ряда, при котором увеличение одного зуба приводит к уменьшению соседнего. Этот эффект был продемонстрирован Laffont et al. (2009) на зубах нижней челюсти у *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). Каждый зуб в данном случае рассматривается как отдельный модуль. Вероятно, и изменчивость частей зуба подвержена подобному эффекту. Разнонаправленность регрессии у АС и АВ подтверждает наше предположение, что, как и в случае отдельных зубов, части зуба можно также рассматривать как отдельные морфологические модули. Тем не менее это предположение требует дальнейшей проверки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов использования двух подходов (традиционного и с использованием методов ГМ) в анализе изменчивости антероконидного отдела m1 *A. fortis* показал крайний субъективизм в использовании первого и широкие возможности второго в выявлении математическими методами разных аспектов трансформации зуба и его частей. Субъективизм традиционного подхода возникает уже при первичной подготовке материала – отнесение того или иного зуба в конкретный морфотипический класс. Далее при анализе мы не можем интерпретировать полученные результаты, так как не имеем данных о размерных величинах контура зуба, корреляции сложности зуба и длины его контура, связи между отдельными частями зуба. Таким образом, вывод о том, что эти два метода дополняют друг друга (Поздняков и Павлинов [Pozdnyakov and Pavlinov] 2023), с нашей точки – неверный. Новейшие методы геометрической морфометрии имеют более высокую разрешающую способность по сравнению с традиционной линейной морфометрией, позволяют оценить реальные тенденции в изменчивости зубов и выявить интегрированность морфологических модулей (Klingenberg 2009, 2014).

БЛАГОДАРНОСТИ

Данная статья никогда бы не дошла до публикации без постоянной помощи и консультации со стороны старшего научного сотрудника лаборатории териологии ЗИН РАН к.б.н. Леонида Леонидовича Войта, за что мы выражаем ему глубокую благодарность. Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № РНФ 22-24-00782.

ЛИТЕРАТУРА

- Abramson N.I. and Lissovsky A.A. 2012.** Subfamily Arvicolinae Gray 1821. In: I.Ya. Pavlinov and A.A. Lissovsky (Eds). The Mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference. *Archives of Zoological Museum of Moscow State University*, **52**: 220–276. [In Russian].
- Alekseeva E.V. and Golenishchev F.N. 1986.** Fossil remains of grey voles of genus *Microtus* from Cave Bliznetz (Southern Far East). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **156**: 134–142. [In Russian].
- Angermann R. 1973.** Homologous variability of molars in voles (Microtinae). *Problems of evolution*, **3**: 104–118. [In Russian].
- Bobrinskii N.A., Kuznetsov B.A. and Kuzyakin A.P. 1965.** Keys to Mammals of the USSR 2nd ed. Prosvshcheenie, Moscow, 382 p. [In Russian].
- Bolshakov V.N., Vasilyeva I.A. and Maleeva A.G. 1980.** Morphotypical mutability of voles' teeth. Nauka, Moscow, 140 p. [In Russian].
- Chugunov Yu.D. and Katin I.O. 1984.** Number and distribution of rodents among biotopes on the islands of the Far Eastern Marine Reserve. In: V.C. Levin (Ed.). Fauna of the Far Eastern Marine Reserve. Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok: 107–121.
- Eremina I.V. 1974.** Polymorphism of molar masticatory surface pattern in the common vole. In: Physiological and Population Ecology of Animals: Interdepartmental Collected Scientific Papers. Vol. 2(4). Saratov State University, Saratov: 77–91. [In Russian].
- Frisman L.V., Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V. and Korablev V.P. 2016.** Allozyme differentiation and karyotype features of east-asian voles in the Russian Far East. *Bulletin of the North-East Scientific Center, Russian Academy of Sciences Far East Branch*, **3**: 93–103. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1022795406060147>
- Geptner V.G. and Shvetsov Yu.G. 1960.** Species identity of the reed vole (*Microtus fortis* B.) and the Ungur vole (*M. maximoviczii* Sch.). *Izvestiya Irkutskogo*

- Protivochnnogo Instituta Sibiri i Dalnego Vostoka*, **23**: 117–132. [In Russian].
- Gromov I.M., Gureev A.A., Novikov G.A., Sokolov I.I., Strelkov P.P. and Chapskii K.K. 1963.** Mammals of fauna of the USSR. Part 1. Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moscow, Leningrad, 638 p. [In Russian]. <https://doi.org/10.2307/1377317>
- Gromov I.M. and Polyakov I.Ya. 1977.** Fauna of the USSR, Voles (Microtinae): Mammals, **3**(8). Izdatelstvo Nauka, Leningrad, 504 p. [In Russian]. <https://doi.org/10.2307/1382413>
- Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001.** PAST: Paleontological Statistics software package for and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**(1): 1–9.
- Kaneko Y. and Hasegawa Y. 1995.** Some fossil arvicolid rodents from the Pinza-Abu Cave, Miyako Island, the Ryukyu Islands, Japan. *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan*, **50**(1): 23–37.
- Katin I.O. 1989.** Dynamics of Far Eastern vole populations under island conditions. In: V.A. Kostenko (ed.). Theriological research in the south of the Far East: a collection of scientific articles. USSR Academy of Sciences, Far Eastern Department, Biological and Soil Institute, Vladivostok: 89–99. [In Russian].
- Klinenberg C.P. 2009.** Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, **11**(4): 405–421. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2009.00347.x>
- Klinenberg C.P. 2014.** Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)*, **365**(1649): 1–9. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0249>
- Kostenko V.A. 2000.** Rodents (Rodentia) of the Russian Far East. Dalnauka, Vladivostok, 210 p. [In Russian].
- Kovalenko E.E. 2011.** Properties of norm and variability. *Ontogenez*, **42**(5): 363–377. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1062360411020093>
- Krukover A.A. 1989.** Structure and morphotypic variability of the chewing surface of the teeth of non-rooted voles. Institut geologii i geofiziki Sibirskogo otdeleniya AN SSSR, Novosibirsk, 38 p. [In Russian].
- Kryštufek B. and Shenbrot G. 2022.** Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. University of Maribor, University Press. 449 p. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022>
- Kuziakín A.P. 1963.** To the systematics of Rodents of fauna of USSR. *Trudy Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody*, **10**: 105–115. [In Russian].
- Laffont R., Renvoisé E., Navarro N., Alibert P. and Montuire S. 2009.** Morphological modularity and assessment of developmental processes within the vole dental row (*Microtus arvalis*, Arvicolinae, Rodentia). *Evolution & Development*, **11**(3): 302–311. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2009.00332.x>
- Lissovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincev N.I., Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N. and Abramson N.I. 2018.** Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae). *Zoologica Scripta*, **47**: 9–20. <https://doi.org/10.1111/zsc.12261>
- Maleeva A.G. 1976.** On the microtines (Microtinae) teeth variability. In: Rodents evolution and history of their recent fauna. *Proceeding of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **66**: 48–57. [In Russian].
- Markova E.A. 2013.** Assessment of Tooth Complexity in Arvicolines (Rodentia): A Morphotype Ranking Approach. *Zoologicheskii Zhurnal*, **92**(8): 968–980. [In Russian]. <https://doi.org/10.7868/S0044513413080126>
- Markova E.A., Bobretsov A.V., Borodin A.V., Rakin S.B., Sibiryakov P.A., Smirnov N.G., Yalovskaya L.E. and Zykov S.V. 2020.** The effects of population bottlenecks on dental phenotype in extant arvicoline rodents: Implications for studies of the quaternary fossil record. *Quaternary Science Reviews*, **228**: 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106045>
- McGuire J.L. 2010.** Geometric morphometrics of vole (*Microtus californicus*) dentition as a new paleoclimate proxy: Shape change along geographic and climatic clines. *Quaternary International*, **212**: 198–205. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.09.004>
- McGuire J.L. 2011.** Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions. *Journal of Mammalogy*, **92**(6): 1383–1394. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-280.1>
- Meyer M.N. 1978.** The systematics and intraspecific variability of the Far East voles (Rodentia, Cricetidae). *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **75**: 3–62. [In Russian].
- Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radjably S.I. and Sablina O.V. 1996.** The grey voles (subgenus *Microtus*) of Russia and adjacent territories. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **232**: 1–320. [In Russian].
- Ognev S.I. 1950.** The Mammals of USSR and adjacent countries (The mammals of Eastern Europe and Northern Asia). Vol. 5. Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moscow, Leningrad, 809 p. [In Russian]. <https://doi.org/10.2307/1375796>
- Omelko V.E., Kuzmin Y.V., Tiunov M.P., Voyta L.L. and Burr G.S. 2020.** Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **324**(1): 124–145. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.124>
- Osipova E.M., Danukalova G.A. and Tiunov M.P. 2022.** Late Pleistocene and Holocene malacological and

- theriological faunas from the Tetyukhinskaya Cave (South Far East, Russia) and their palaeoecological implications. *Palaeoworld*, **33**(1): 241–256. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2022.12.007>
- Panasenko V.E. and Tiunov M.P. 2010.** The population of small mammals (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) on the southern Sikhote-Alin in the Late Pleistocene and Holocene. *Bulletin of Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*, **6**: 60–67. [In Russian].
- Perez S.I., Bernal V. and Gonzales N. 2006.** Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, **208**: 769–78. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2006.00576.x>
- Pozdnyakov A.A. 1993.** Morphotypic variation in molar masticatory surface pattern in gray voles of the “maximowiczi” group (Rodentia, Arvicolidae): Experience in quantitative statistical analysis. *Zoologicheskii Zhurnal*, **75**(11): 114–12. [In Russian].
- Pozdnyakov A.A. 2011.** The structure of morphological variability (with the masticatory surface morphotypes of the lower first molar in voles as an example). *Zhurnal obshchey biologii*, **72**(2): 127–139. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/s2079086411050070>
- Pozdnyakov A.A. and Pavlinov I.Ya. 2023.** Diversity of structural variants of the m1 anteroconid in the vole genera *Stenocranius* and *Alexandromys* (Arvicolini, Rodentia): qualitative and quantitative approaches. *Zoologicheskii Zhurnal*, **102**(7): 815–825. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1062359023090315>
- Renvoisé E., Evans A.R., Jebrane A., Labruère C., Laffont R. and Montuire S. 2009.** Evolution of mammal tooth patterns: new insight from a developmental prediction model. *Evolution*, **63**(5): 1327–1340. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00639.x>
- Rohlf F.J. 2017a.** TpsDig2, version 2.31. Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf F.J. 2017b.** TpsRelw, version 1.75. Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rörig G. and Börner C. 1905.** Studien über das Gebiss mitteleuropäischer rezenter Mäuse. *Arbeiten aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft*, **5**(2): 37–89.
- Sheremetyev I.S. 2001.** Terrestrial mammals of Peter the Great Bay islands (Sea of Japan). *The North Pacific islands biological researches*, **6**: 1–14. [In Russian].
- Timofeeva A.A. 1968.** Small mammals on Sakhalin and the Kuril Islands in connection with the epidemiological significance of these animals. Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Irkutsk, 23 p. [In Russian].
- Vasilyeva I.A. 1978.** Comparative study of the variability of craniological characters of voles (Mikrotinae) during hybridization of forms of varying degrees of divergence. Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Sverdlovsk, 24 p. [In Russian].
- Velizhanin A.G. 1976.** Time of isolation of the North Pacific mainland islands. *Doklady Akademii nauk SSSR*, **231**(1): 205–207. [In Russian].
- Vinogradov B.S. and Gromov I.M. 1952.** Rodent of fauna of the USSR. Izdatelstvo AN SSSR, Moscow, Leningrad, 298 p. [In Russian].
- Vinokurova M.A., Gusev A.E. and Tiunov M.P. 2022.** Comparative morphotypic analysis of the first lower-rooted teeth of the eastern vole *Alexandromys fortis* (Büchner 1889) of island and fossil populations in the south of the Russian Far East (Primorsky Krai). *Zoological Zhurnal*, **101**(2): 213–227. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S0044513422020088>
- Voronov G.A. 1992.** *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae), a new species of the fauna of the Sakhalin Island. *Zoologicheskii Zhurnal*, **71**(4): 85–88. [In Russian].
- Voyta L.L., Golenishchev F.N. and Tiunov M.P. 2013.** Analysis of shape and size variation of the first lower molar in the Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics. *Russian Journal of Theriology*, **12**: 19–32. [In Russian]. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.12.1.02>
- Voyta L.L., Golenishchev F.N. and Tiunov M.P. 2019.** Far-Eastern grey voles *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Medvezhyi Klyk cave Late Pleistocene–Holocene deposits, Primorskii Krai, Russia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **323**(3): 313–346. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.3.313>
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004.** Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier Academic Press, San Diego, 437 p. <https://doi.org/10.1016/B978-012778460-1/50016-8>