

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЯПОНСКОЙ МЫШИ (*APODEMUS SPECIOSUS*, RODENTIA, MURIDAE) ОСТРОВА КУНАШИР

© 2023 г. И. В. Картавцева^а, *, Д. В. Горников^а, М. В. Павленко^а

^аФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Поступила в редакцию 15.05.2022 г.

После доработки 31.08.2022 г.

Принята к публикации 01.09.2022 г.

Японская мышь (*Apodemus speciosus*) является эндемиком островов Японии и острова Кунашир России. Впервые для популяции этого вида с острова Кунашир исследована изменчивость морфологии 722 коренных зубов, что позволило выявить семь новых для вида признаков. Согласно данным, полученным при изучении современного и палеонтологического материала — современность, голоцен, поздний плейстоцен, средний плейстоцен, у мышей острова Кунашир отсутствуют некоторые признаки моляров, описанные ранее для японской мыши с острова Хонсю, при этом для оставшихся признаков отмечена стабилизация морфологии. Для новых признаков показана различная частота встречаемости. Это может быть обусловлено либо небольшим числом ее основателей, либо прохождением кунаширской популяции через резкие снижения численности. Не исключено, что изменение частоты некоторых фенотипов моляров в разные исторические эпохи могло быть связано с переходом мышей на другой тип кормов вслед за изменением климата и преобладающей растительности.

Ключевые слова: *Apodemus speciosus*, моляры, фенотип, изменчивость, одонтологические признаки, островные изоляты, Кунашир, Хонсю

DOI: 10.31857/S0044513423010075, **EDN:** ETXAFE

Японская, или красная, мышь (*Apodemus (Alsomys) speciosus* sensu str. (Temminck 1845)) — эндемичный вид Японского архипелага, обитающий в смешанных лесах четырех крупных островов — Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю, нескольких групп мелких островов — Садо, Идзу, Сацунаи, а также о-ва Цусима в Японии и о-ва Кунашир Курильской гряды в России (Громов, Ербаева, 1995; Musser et al., 1996; Musser, Carleton, 2005; Kaneko, 2005; Nakata et al., 2009).

Впервые вид был описан как *Mus speciosus* Temminck 1844 с о-ва Кюсю, а впоследствии разделен на два вида: восточноазиатскую (или корейскую) мышь *A. peninsulae* (= *A. giliacus*) (Thomas 1906) и собственно *A. speciosus* sensu str. (Воронцов и др., 1977). В состав фауны России последний вид был введен под русскими названиями “красная мышь” (Костенко, 1976) и “японская мышь” (Громов, Баранова, 1981). В качестве диагностических признаков для *A. speciosus* были выделены “три показателя: окраска спины, где преобладают красноватые тона; белый кончик хвоста у 75% особей; в задней части первого коренного зуба верхней челюсти (M1), с его внутренней стороны, расположен дополнительный бугорок, образующий петлю” (Костенко, 2000,

стр. 46; Костенко и др., 2004, стр. 62), или “бугорок t12” по другой номенклатуре (Громов, Ербаева, 1995, стр. 287). Исследование черепных и зубных особенностей современного и палеонтологического материала по *A. speciosus* из нескольких локальных выборок о-ва Хонсю позволило определить дополнительные видовые морфологические характеристики японской мыши (Kawamura, 1989). Показано, что *A. speciosus*, в отличие от видов *A. argenteus* Temminck 1894 и *A. peninsulae*, имеет более крупные размеры тела и черепа (более длинный роstrum и менее широкую заднюю часть носовой кости). Дифференциация видов *A. speciosus* sensu str. и *A. peninsulae* позднее была подтверждена генетико-биохимическим анализом (Павленко и др., 1984), а затем и молекулярным, по данным исследования мтДНК (Челомина и др., 1998; Suzuki et al., 2015).

На основе морфометрических характеристик тела для *A. speciosus* sensu str. описаны восемь форм и три подвида: *A. s. ainu* Thomas 1906 с о-вов Хоккайдо и Кунашир, *A. s. speciosus* Temminck 1844 с крупных островов Хонсю, Сикоку, Кюсю и мелких островов Якусима (= *dorsalis* Kuroda 1924), Оси-ма (= *insperatus* Kuroda 1938), Доро (= *navigator* Thom-

as 1906), Садо (= *sadoensis* Thokuda 1941), Цусима (= *tusimaensis* Thokuda 1924); третий подвид, *A. s. miyakensis* Imaizumi 1969, описан с двух групп мелких о-вов, Имаизуми и Изу (Corbet, Hill, 1980). У *A. speciosus* выявлено две кариоморфы: “западная”, с $2n = 46$, и “восточная”, с $2n = 48$ (Tsuchiya, 1974). Граница между ними проходит поперек о-ва Хонсю в его центральной части. Кариотип больших японских мышей о-ва Кунашир был описан в 1974 г. и в 1977 г. (Бекасова, Воронцов, 1974; Воронцов и др., 1977), затем (отлов 1989 г.) исследован нами (Боевских и др., 1995; Картавцева, 2002; Рубцов и др., 2015). Он не имел отличий от такового кариоморфы “восточная” ни по числу хромосом, ни по характеру их дифференциального окрашивания (Картавцева, 2002). Молекулярно-генетическое исследование внутривидовой дифференциации *A. speciosus* с помощью гена цитохрома b мтДНК (Челомина и др., 1998) позволило предположить, что раньше всех изолировалась от прочих популяция о-ва Хонсю, “затем популяция острова Кунашир и только после этого дифференцировались мыши Хоккайдо и двух прилежащих к нему островов”, т.е. Ришири и Окушири (Челомина, 2005, стр. 150). По результатам филогенетического анализа, популяции *A. speciosus* разделились на две клады: 1 — Хонсю, Сикоку, Кюсю и некоторые периферийные острова; 2 — Хоккайдо и большая часть периферийных островов (Suzuki et al., 2004, 2015). Примечательно, что молекулярно-генетическая дифференциация *A. speciosus* не совпадает с кариотипической.

Японская мышь является прекрасным модельным объектом исследования в мониторинге загрязнения окружающей среды, медицине и фундаментальной биологии (Azuma et al., 2009), а также анализе изменчивости морфологических признаков в многочисленных островных популяциях, находящихся в различных ландшафтных, климатических и экологических условиях. Размеры островов, время изоляции, температурный режим, совместное или раздельное обитание с другими видами грызунов, наличие хищников и прочие факторы (Sakai, Miyao, 1980, 1980a, 1988; Sakai, 1998; Takada et al., 2006; Kageyama et al., 2009; Shintaku et al., 2012; Asahara, 2017; Biswas, Motokawa, 2019 и др.) могут определять возникновение физиологических и морфологических отличий у представителей тех или иных островных популяций.

Анализ верхних и нижних моляров у современных и ископаемых особей (в интервале от среднего плейстоцена до голоцена) выборки *A. speciosus* с о-ва Хонсю (Kawamura, 1989) выявил невысокую изменчивость частоты встречаемости ряда признаков, при том, что почти все они были отмечены в различные исторические периоды. Для остальных островных популяций *A. speciosus* изменчивость фенотипа моляров не известна.

Как показывают результаты анализа моляров у представителей видов рода *Apodemus* (Kawamura, 1989; Zykov, Izvarin, 2020), без знания современной изменчивости сложно проводить видовую диагностику палеонтологического материала. В связи с этим изучение полиморфизма структуры зубов мышей современных популяций актуально и представляет интерес для эволюционных исследований.

О-в Кунашир, на котором обитает *A. speciosus*, имеет площадь 1495.24 км² и вместе с двумя другими островами (Уруп и Итуруп) входит в состав южной группы Большой гряды Курильских островов России. Впервые этот вид на о-ве Кунашир отметил Токуда (Tokuda, 1941). Морфометрические данные для особей *A. speciosus* из популяции этого острова приведены в работе Воронцова с соавторами (Воронцов и др., 1977). Использование метрических данных мышей подвида *A. s. ainu* с о-ва Хоккайдо (Kobayashi, Hayata, 1971) позволило отнести особей о-ва Кунашир к этому же подвиду. Такой же точки зрения придерживался и Костенко (2000), несмотря на то что экземпляры *A. speciosus* кунаширской популяции, по неопубликованным данным, были крупнее хоккайдских.

О-в Кунашир отделился от о-ва Хоккайдо относительно недавно, в голоцене — около 6000 лет назад (Sakaguchi, 1983; Maeda et al., 1994; Sato et al., 1998; Korotky et al., 2005) или, по другим данным, около 7500 лет назад (Велижанин, 1976; Безверхний и др., 2002), поэтому их флора и фауна мало различаются. Время разделения Кунашира и Хоккайдо соответствовало началу самого теплого периода голоцена, хотя потепление на Японском архипелаге было менее выраженным, чем в других районах Дальнего Востока (Korotky et al., 2000, 2005). Тогда среднегодовая температура на о-ве Кунашир была на 2–3°C выше современной, а средне-летняя могла достигать 20°C (Разжигаева и др., 2014), здесь были широко распространены смешанные хвойно-широколиственные леса и прохладно-широколиственные леса. В позднем голоцене климат на Кунашире стал прохладнее, и хотя растительность острова не претерпела значительных изменений (Разжигаева и др., 2011; Razjigaeva et al., 2002, 2013; Nazarova et al., 2020), эти события привели к фрагментации популяций многих видов растений и животных (Razjigaeva et al., 2013).

Изолированное положение популяции японской мыши Кунашира (по крайней мере, со второй половины голоцена) и чередование периодов похолодания и потепления могли привести к появлению морфологических особенностей у представителей данной популяции, а также неравномерному распределению разных фенотипов внутри нее. В настоящей работе мы исследовали морфологические признаки коренных зубов у особей из трех выборок *A. speciosus* с о-ва Кунашир с использованием классификации основных и дополнительных бу-

горков, предложенной ранее для японских мышей острова Хонсю (Kawamura, 1989).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данного исследования послужила коллекция черепов, хранящихся в лаборатории эволюционной зоологии и генетики и лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Исследовано 722 зуба от 61 особи из трех выборок, которые были собраны в разные годы в южной части о-ва Кунашир (рис. 1). Выборка № 1 (43°54'55" с.ш. и 145°39'06" в.д.) — 25 особей, сборы 1972 г., любезно предоставлена В.А. Костенко: № 4514–4539. Выборка № 2 (44°06'11" с.ш. и 145°01'34" в.д.) — 32 особи, сборы М.В. Павленко, 1980 г.: № 1-80к–3-80к, 5-80к, 8-80к, 9-80к, 10-80к–14-80к, 16-80к–19-80к, 20-80к–24-80к, 27-80к, 31-80к–33-80к, 35-80к, 36-80к, 43-80к, 45-80к, 47-80к, 50-80к, 51-80к, 1-80кnp. Выборка № 3 (координаты — те же, что и для выборки № 2) — 4 особи, сборы М.В. Павленко, 1989 г.: № 49–89, 51–89, 77–89, 78–79. Особи со стертыми зубами в анализ не входили.

В работе использовали классификацию структур (бугорков и дополнительных образований) жевательной поверхности коренных зубов, принятую ранее для особей *A. speciosus* о-ва Хонсю (Kawamura, 1988), либо нумерическую классификацию бугорков (t1, t2, t3 и т.д.) (рис. 2). Признаки моляров и фены взяты из работы Кавамуры (Kawamura, 1989). На рис. 3 даны схематические изображения всех моляров и их изменчивость у *A. speciosus*. Для каждого зуба признаки обозначены цифрами, фены — буквами. Так, M1 имеет 8 признаков, каждый признак — фен. Для кодирования признаков верхних зубов и их фенов мы приводим формулу, где сначала указан номер зуба, потом через дефис — номер признака и буква, обозначающая состояние признака. Например, формула M1-1A говорит о том, что первый верхний коренной зуб (M1) имеет признак под порядковым номером 1, а буква A сразу за ним указывает на фен отсутствия бугорка t12 (posterium cingulum). Формула M1-1B отражает слабое развитие бугорка t12, а формула M1-1C — его хорошее развитие.

Для первого нижнего коренного зуба (m1) изменчивость числа дополнительных бугорков (C) рассматривали как один признак m1-1 (рис. 3d1), сохранив буквы, которые обозначают фены, в соответствии с работой Кавамуры (Kawamura, 1989) для упрощения сравнения наших и литературных данных.

Минимальные (min) и максимальные (max) значения промеров (L — длина, W — ширина) даны в миллиметрах, средние значения — в скобках, n — число исследованных зубов. Фотографирование зубов особей двух выборок (1972 и 1989 гг. сбора)



Рис. 1. Карта, показывающая пункты и годы сбора материала на о-ве Кунашир.

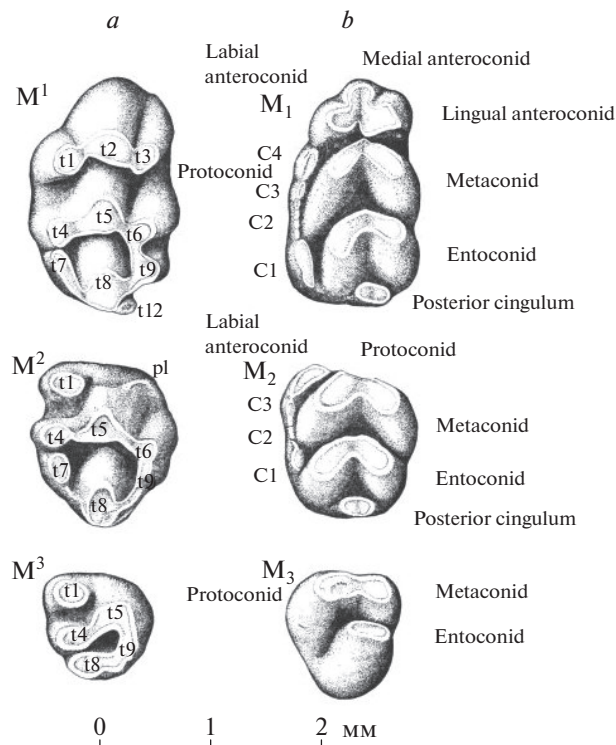


Рис. 2. Схема жевательной поверхности коренных зубов японской мыши (*Apodemus speciosus*) (по: Kawamura, 1988 с изменениями): а — верхние моляры (M1, M2, M3), б — нижние моляры (m1, m2, m3).

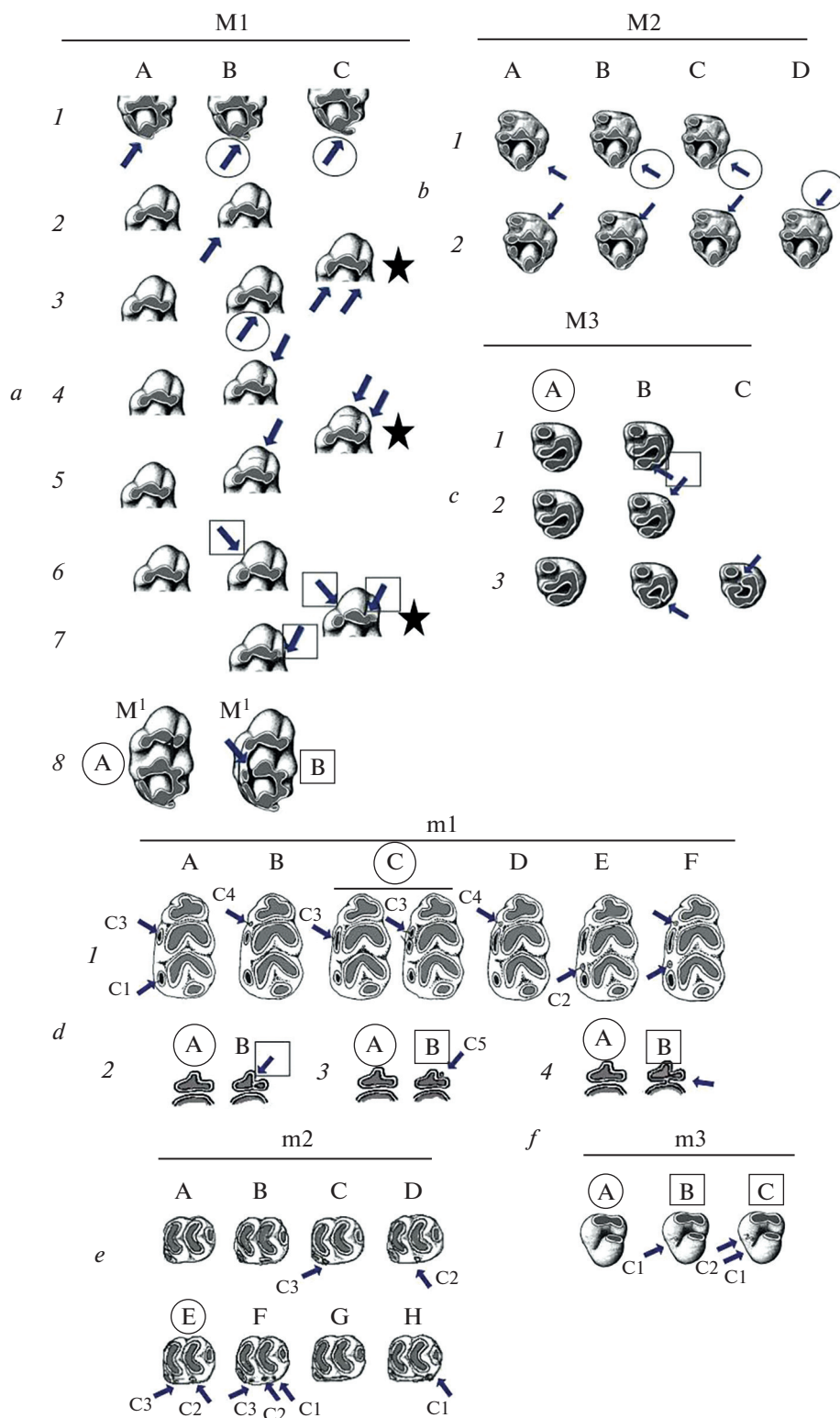


Рис. 3. Схемы изменчивых морфологических структур коренных зубов особей *Apodemus speciosus*, проанализированных ранее в популяциях о-ва Хонсю (по: Kawamura, 1989) и нами на о-ве Кунашир: а — восемь полиморфных признаков М1 (отмечены стрелками). Стрелки и буквенные обозначения, заключенные в круг, указывают на структуру, обнаруженную нами на о-ве Кунашир, обозначения, заключенные в квадрат, указывают на впервые выявленную структуру; зубы с двумя признаками одновременно отмечены звездочкой. *a1* — три степени развития бугорка *t12*: А — бугорок не развит, В — бугорок слабо развит, С — бугорок хорошо развит. *a2B* — шпора на *t1*. *a3B* — шпора на *t3*. *a4B* — дополнительный бугорок (*prestyle*). *a5B* — площадка (*precingulum*). *a6B* — отдельно расположенный *t1*. *a7B* — уменьшенный *t3*. *a8B* — *t4* отделен от *t5*. *b* — два полиморфных признака М2. *b1* — три степени развития бугорка *t12*: А — не развит, В — слабо развит, С — хорошо развит. *b2* — степень развития бугорка *t3*: А — нет, В — площадка, С — слабо развит; D — хорошо развит. *c* — изменчивые признаки М3. *c1*: А — нормальное расположение пластин, В — отдельно расположенный *t8*. *c2B* — дополнительный бугорок (С). *c3* — разрыв пластин: В — нижней пластины, С — верхней пластины. *d* — изменчивые признаки *m1*. *d1* — фены (А–F) и номера дополнительных бугорков, даны по работе Кавамуры (Kawamura, 1989). Фен, обозначенный буквой С в круге, обнаружен нами в кунаширской популяции. *d2B* — круговое смыкание эмали бугорка *labial anterogonid* с образованием двух замкнутых пространств верхней пластины. *d3B* — дополнительный бугорок С5. *d4B* — соединение двух пластин (верхней и средней). *e* — фены (А–Н) и номера дополнительных бугорков, даны по работе Кавамуры (Kawamura, 1989). Фен, обозначенный буквой Е в круге, обнаружен нами на о-ве Кунашир. *f* — дополнительные бугорки: В — бугорок С1, С — бугорки С1 и С2.

проведено под стереомикроскопом “SteREODiscovery V12” (Carl Zeiss) с помощью цифровой камеры “Axio CamMRC”, соединение изображений выполнено в программе Combine ZM, измерения (мм) — в программе Axio Vision 4.8.2. При обработке материала использовано оборудование Центра коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование верхних и нижних моляров особей *A. speciosus* с острова Кунашир позволило выявить признаки и фены, как ранее описанные для больших японских мышей острова Хонсю (Kawamura, 1989), так и новые. Средняя длина ряда верхних коренных зубов (М1-3) экземпляров трех изученных нами выборок (табл. 1) соответствует таковой, опубликованной ранее для кунаширской популяции. Размеры ряда нижних ко-

ренных зубов объединенных выборок и каждого зуба приведены впервые.

Верхние моляры

М1, первый верхний моляр

Зуб состоит из трех пластин (*chevrons* или *laminas*), а каждая из них — из трех бугорков. Губной бугорок (*t3* или *labial anterogonid*) и постеростиль (*t7* или *posterostyle*) всегда хорошо развиты. Дополнительный бугорок (*prestyle*) перед передней пластиной и площадка (*precingulum*) отсутствуют (рис. 2).

Из пяти ранее описанных фенов (рис. 3а, 1–5) для М1 особей с о-ва Хонсю в кунаширской популяции обнаружено два (рис. 3а, 1, 3).

1. М1-1С — характеризуется хорошим развитием бугорка *t12* (*posterium cingulum*), формирующего выраженный заднешечный выступ от *t8* (рис. 3а, 1С; 4с), который не контактирует с *t9* (*metacone*). Лишь у одной особи (№ 4522) из вы-

Таблица 1. Промеры верхних и нижних рядов моляров и отдельных коренных зубов (мм) особей *Apodemus speciosus* острова Кунашир

Признак	<i>n</i>	<i>L</i> _{min}	(L)	<i>L</i> _{max}	<i>W</i> _{min}	(W)	<i>W</i> _{max}
М1-3	124	3.96	4.35	4.54	—	—	—
М1-3*	14	4.4	4.5	4.7	—	—	—
М1-3**	12	4.3	4.5	4.6	—	—	—
М1-3***	20	3.2	4.6	4.9	—	—	—
М1	122	2	2.18	2.31	1.14	1.44	1.58
М2	122	1.26	1.56	1.69	1.11	1.37	1.48
М3	122	0.62	0.94	1.05	0.74	0.95	1.05
<i>m1</i> -3	114	3.95	4.48	4.67	—	—	—
<i>m1</i>	124	1.74	1.99	2.13	1.09	1.3	1.38
<i>m2</i>	118	1.3	1.46	1.6	1.16	1.32	1.39
<i>m3</i>	114	0.98	1.14	1.26	0.96	1.06	1.13

Примечания. * — взрослые самцы (по: Воронцов и др., 1977), ** — взрослые самки (по: Воронцов и др., 1977), *** — самцы и самки выборки 1972 г. (по: Костенко, 1984). *n* — число исследованных зубов, М — верхние моляры, *m* — нижние моляры, М1-3 — ряд верхних моляров, *m1*-3 — ряд нижних моляров, (L) и (W) — средние значения длины и ширины признака соответственно.

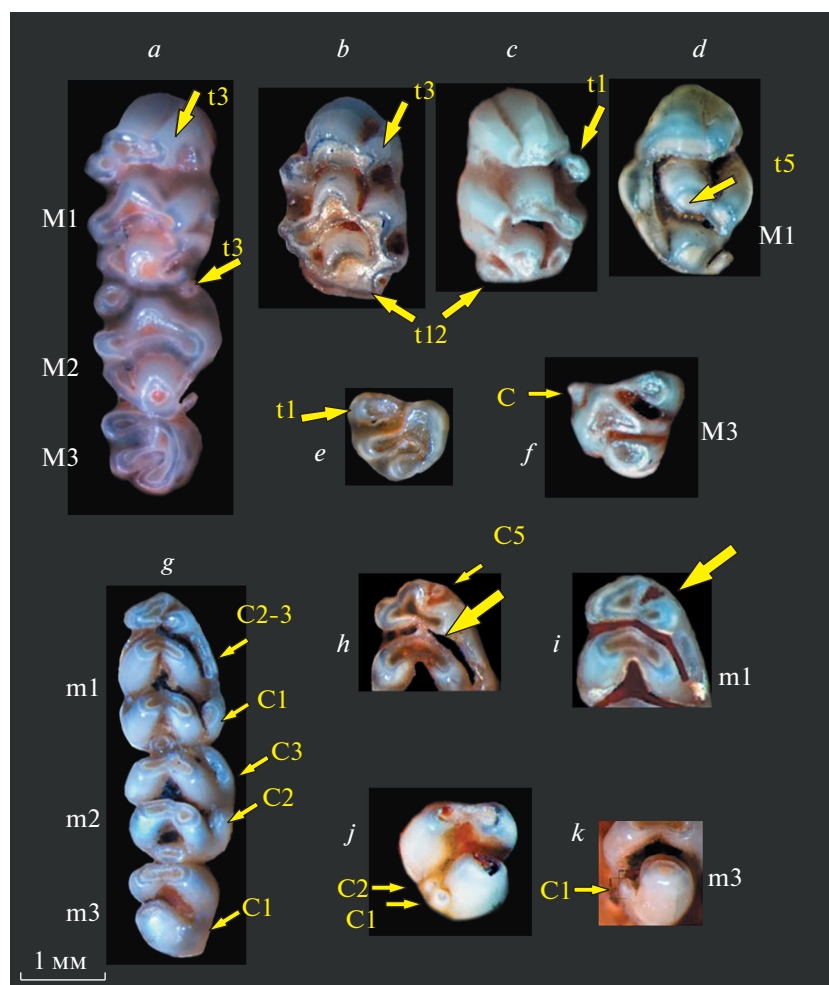


Рис. 4. Фотографии коренных зубов особей *Apodemus speciosus* с о-ва Кунашир: *a* — ряд верхних коренных зубов M1—M3 (№ 12-80k), стрелка возле зуба M1 указывает на слабо развитый бугорок t3 и площадку под ним, стрелка возле зуба M2 — на развитый бугорок t3; *b* — M1 (№ 4522), с хорошо развитым бугорком t3 и небольшим шипом на нем, бугорок t12 слабо развит; *c* — M1 (№ 12-80k) с хорошо развитым бугорком t12 и отдельным бугорком t1; *d* — M1 (№ 4536) с отдельным бугорком t5 средней пластины; *e* — M3 с отдельным бугорком t1; *f* — M3 (№ 12-80k), стрелка указывает на дополнительный бугорок C; *g* — ряд нижних коренных зубов m1—m3 (№ 12-80k) с указанием дополнительных бугорков для каждого зуба; *h* — m1 с дополнительным бугорком C5 над верхней пластиной и с соединением двух пластин, указано крупной стрелкой (№ 3-80k); *i* — стрелка указывает на смыкание эмали верхней пластины m1 с образованием двух замкнутых пространств; *j* — m3, указаны два дополнительных бугорка, развитый C1 и слабо развитый C2 (№ 19-80k); *k* — m3 с хорошо развитым бугорком C1 (№ 22-80k).

борки 1972 г. этот бугорок был слабо развит — фен **M1-1B** (рис. 3a, 1B; 4b). Фен M1-1C был выявлен во всех трех выборках с Кунашира.

2. M1-3B — задняя шпора бугорка t3, слабо выражена у одной особи (№ 4522) из выборки 1972 г. (рис. 3a, 3B; 4b), у остальных исследованных зубов шпоры на t3 отсутствовали.

Остальные три фена, отмеченных на Хонсю, в популяции о-ва Кунашир отсутствовали: M1-2B — задняя шпора на t1 (рис. 3a, 2B), M1-4B (рис. 3a, 4B) — появление дополнительного бугорка (prestyle) и M1-5B (рис. 3a, 5B) — появление площадки (precingulum). Соответственно не обнаружено

и одновременное присутствие двух фенов M1-4B и M1-5B.

Новые признаки для особей *A. speciosus* с о-ва Кунашир

1. M1-6B — отделение бугорка t1 от t2 (рис. 3a, 6B; 4c). Частота этого фена в выборках 1972 г., 1980 г. и 1989 г. варьировала — 0.36, 0.063 и 0.0 соответственно.

2. M1-7B — уменьшение размеров бугорка t3 и появление площадки, без дополнительных бугорков (рис. 3a, 7B; 4a). Частота появления площадки во всех кунаширских выборках — высокая, лишь у четырех мышей из выборки 1972 г. бугорок t3 не был уменьшенным, и площадка отсутствовала.

ла (0.167). У двух особей из той же выборки два фена (**M1-6B** и **M1-7B**) присутствовали одновременно, т.е. зуб имел как отдельный бугорок t1, так и площадку под t3 (0.083) (рис. 4c). В остальных выборках бугорок t3 был уменьшенным и присутствовал всегда (1.0).

3. M1-8B — отделение бугорка t4 от t5 (рис. 3a, 8B; 4d). Фен выявлен у одной особи (№ 4526) из выборки 1972 г. и определен нами как аномальный (0.04).

M2, второй верхний моляр

Зуб состоит из одного хорошо развитого бугорка t1, слабо развитого t3 и двух пластин, включающих по три бугорка (рис. 3b). Бугорок t7 (posterostyle), как и соответствующий бугорок на M1, хорошо развит.

Для второго верхнего коренного зуба нами подтверждена изменчивость двух признаков: **M2-1** (рис. 3b, 1) и **M2-2** (рис. 3b, 2). Новые фены не обнаружены.

1. M2-1 — фены этого признака различаются степенью развития бугорка t12. **M2-1C** — хорошее развитие бугорка t12 (рис. 3b, 1C), выявлено почти у всех исследованных зубов, лишь у одной особи (№ 4522) из выборки 1972 г. этот бугорок был слабо развит (**M2-1B**). Фен **M2-1A** — отсутствие бугорка t12 — не обнаружен.

2. M2-2, изменчивость связана с различным развитием бугорка t3 (anterocone) (рис. 3b, 2), смыкающего к бугорку t12 первого верхнего коренного зуба M1 (рис. 4a). Ранее Кавамура (Kawamura, 1989) визуально выделил хорошо развитый и слабо развитый варианты бугорка t3. Нам это сделать не удалось, так как по нашим данным размеры этого бугорка составляют непрерывный ряд изменчивости в следующих границах по ширине и длине: max 0.26 (0.18), min 0.09; max 0.19 (1.136), min 0.09 ($n = 61$), соответственно. За хорошо развитый бугорок (фен **M2-2D**) приняли таковой, имеющий ширину более 0.2 мм (рис. 4a), а за слабо развитый (фен **M2-2C**) — бугорок шириной менее 0.2 мм (рис. 3b, 2C). Частота встречаемости варианта **M2-2D** была меньше, чем варианта **M2-2C**. В выборке 1972 г. бугорки t3 были хорошо развитыми только у четырех из 42 зубов (0.095), в выборке 1980 г. — у 19 из 56 зубов (0.339), а в выборке 1989 г. все M2 имели слабо развитый бугорок t3. Таким образом, у больших японских мышей в исследованных нами выборках о-ва Кунашир t3 на втором верхнем моляре всегда присутствует; степень его развития в основном слабая (0.765). Фены **M2-2A** — отсутствие площадки около бугорка t3 (рис. 3b, 2A) и **M2-2B** (рис. 3b, 2B) — ее наличие нами не обнаружены.

M3, третий верхний моляр

Зуб имеет округлую форму, состоит из одного бугорка (t1) и двух поперечных или косых пластин

— верхней и нижней, образованных слияниями бугорков t4-t5 и t8-t9, соответственно (рис. 2; 4e).

Ранее описанные признаки (по: Kawamura, 1989)

Одновременное присутствие неразрывных верхней и нижней пластин на M3 (фен **M3-1A**) выявлено нами у большинства зубов кунаширских японских мышей (0.964). Однако соединение бугорков t8 и t9 может быть неполным и выглядеть как слабая перетяжка между ними. В изученных выборках доля особей с неполным соединением бугорков t8 и t9 различна, однако мы не рассматриваем этот вариант как отдельный фен.

Разрыв верхней (фен **M3-C**) и нижней пластин (фен **M3-3B**) (рис. 3c, 3B; 3c, 3C соответственно) при их соединении бугорками t4-t8 Кавамура относил к аномальным вариантам. Такие фены нами не обнаружены. Соединение пластин бугорками t4-t8 без их разрыва не выявлено ни на Хонсю, ни в настоящем исследовании.

Новый признак M3-2 обусловлен появлением дополнительного бугорка (C) над бугорком t5 и обнаружен только на одном зубе особи № 12-80k (рис. 3c, 2B; 4f), что позволяет считать его аномальным.

Нижние моляры

m1, первый нижний моляр

Структура первого нижнего моляра включает три пластины и один задний бугорок (posterocentral, или posterior cingulum). Передняя пластина имеет вид двух треугольников, разделенных или соединенных вершинами. Добавочные бугорки на щечной стороне (C) хорошо развиты, C1 всегда отделен от C2 и задней пластины, два бугорка (C2 и C3) соединены (фен **m1-C**) и образуют тонкую самостоятельную пластину (рис. 3d; 4g). Другие пять фенов — m1-A, m1-B, m1-D, m1-E и m1-F (рис. 3d), описанные ранее для этого зуба и различающиеся по числу и расположению дополнительных бугорков, нами не обнаружены.

Новые признаки характеризуются особенностями слияния бугорков верхней пластины (labial anteroconid, lingual anteroconid, medial anteroconid). Так, фен **m1-2B** — круговое смыкание эмали бугорка labial anteroconid с образованием двух замкнутых пространств в границах верхней пластины (рис. 3d, 2B и рис. 4i) — выявлен у 10 особей из трех выборок: 1972 г. (№№ 4516, 4521), 1980 г. (№№ 11–80k, 12–10k, 14–80k, 15–80k, 16–80k, 22–80k) и 1989 г. (№№ 51–89k, 77–89k).

Фен **m1-3B** характеризуется наличием дополнительного бугорка C5 (рис. 2, рис. 3d, 3B; 4h); обнаружен только на левом зубе особи № 3–80k.

Фен **m1-4B** — соединение двух пластин, верхней и средней (рис. 3d, 4B; 4h) — обнаружен у трех особей: №№ 4519 (1972 г.), 3–80k и 23–80k (1980 г.).

m2, второй нижний моляр

Зуб включает две пластины и один задний бугорок. Губной антерокоид (labial anteroconid) присутствует. Два добавочных бугорка, C2 и C3 (рис. 3e, E), присутствуют всегда (фен **m2-1E**) у особей всех трех исследованных кунаширских выборок (1.0). Степень их развития различна, но меньше, чем на m1 (рис. 4g). Бугорок C2 хорошо развит и не соединен с другими бугорками. Бугорок C3 приближен к губному бугорку (labial anteroconid) и сливается с ним при стирании зуба. Часто C3 эмалью сливается с соседней пластиной (42%). Семь других фенов этого зуба (рис. 3e), описанных ранее Кавамурай, на нашем материале не выявлены.

m3, третий нижний моляр

Зуб включает одну пластину и один задний бугорок (enteroconid), морфология которых стабильна (рис. 2).

Новые признаки. Обнаружено появление дополнительных бугорков C1 и C2. Фен **m3-B** характеризует зуб с одним дополнительным бугорком C1 (рис. 3f, B; 4k), а **m3-C** — с двумя дополнительными бугорками (рис. 3f, C; 4j). Бугорок C1 присутствует во всех исследованных зубах, но варьирует в размерах: L — min 0.06, (0.124), max 0.23; W — min 0.06, (0.119), max 0.17. Бугорок C2 меньше, чем C1; оба бугорка выявлены вместе только на одном зубе (№ 22-80k) в выборке 1980 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо развитый бугорок t12 на M1 был предложен как один из видовых диагностических признаков *A. speciosus* (Костенко, 1984). В выборке 1972 г. мы обнаружили одну особь со слабо развитым t12, на основании чего предполагаем, что признак может быть изменчивым. В выборках 1980 и 1989 гг. все зубы имели хорошо выраженный бугорок t12.

Согласно палеонтологическим данным (Kawamura, 1989), в среднем плейстоцене частота встречаемости зубов M1 с хорошо развитым бугорком t12 у особей *A. speciosus* на о-ве Хонсю была невысокой (0.19), преобладал промежуточный вариант, т.е. слабо развитый бугорок (0.57) (рис. 5a, 5c). В голоцене и в настоящее время частота встречаемости зубов с хорошо развитым t12 увеличилась до 0.497 и 0.719, соответственно. В кунаширской популяции доля зубов с хорошо развитым бугорком была наиболее высокой (0.98). Интересно, что на Хонсю для всех временных периодов можно выделить три фена для бугорка t12 первого верхнего моляра — хорошо развит, слабо развит или совсем отсутствует. Поэтому хорошо развитый бугорок t12 на M1 не может рассматриваться как надежный видовой диагностический признак.

Частота встречаемости хорошо развитого бугорка t12 на M2 (фен **M2-1C**) в кунаширской попу-

ляции аналогична таковой для M1 (фен **M1-1C**). Увеличение частоты встречаемости этих фенов прослеживается у мышей острова Хонсю от среднего плейстоцена до современности (рис. 5b, 5d). Возможно, что большинство мышей, явившихся основателями популяции о-ва Кунашир, имело хорошо развитые бугорки t12 на втором верхнем моляре либо в течение длительного времени шел отбор особей с такими фенами (рис. 5b, 5d): не исключено, что изменение частоты некоторых фенов моляров в разные исторические эпохи могло быть обусловлено переходом мышей на другой тип кормов, вслед за изменением климата и преобладающей растительности.

Для верхней пластины M1 изученных нами особей мы впервые отметили отделение бугорка t1 и уменьшение размеров бугорка t3. Так как у мышей популяции о-ва Хонсю такие признаки не были обнаружены, можно предположить, что они характеризуют популяцию о-ва Кунашир. Поскольку отделение Кунашира от Хоккайдо произошло относительно недавно, не исключено наличие этих признаков и в хоккайдской популяции.

Отделение бугорков t4 от t5-t6 и t1 от t2-t3 (M1-4B), обнаруженное нами, встречается и у других видов рода *Apodemus* (Ларина, Еремина, 1988). Одиночный t1 с небольшой частотой (0.127) был отмечен нами у *A. peninsulae* в Уссурийском заповеднике, в южной части Приморского края (Горников и др., 2020). Частота встречаемости этого признака в кунаширской популяции *A. speciosus* варьировала в исследованных выборках и была максимальна в 1972 г. (0.36).

Интересна изменчивость бугорка t3, постоянно присутствующего на втором верхнем коренном зубе, но выраженного в разной степени. Так, доля зубов, имеющих хорошо развитый бугорок t3 (фен **M2-2D**) в выборках 1972, 1980 и 1989 гг., составляла 0.095, 0.339 и 0 соответственно, в среднем этот показатель равен 0.235. У мышей о-ва Хонсю были выделены 4 фенотипа по данному признаку, в том числе отсутствие бугорка и площадки (рис. 5e, 5f). Такие фены в кунаширской популяции отсутствовали.

Следует отметить, что отсутствие бугорка t3 на M2 (фен **M2-2A**) считается видовым признаком для полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas 1771) (Ruprecht, 1978; Musser et al., 1996; Ge et al., 2019), однако в современных выборках этого вида из различных европейских популяций этот бугорок был выявлен с различной частотой: от 0.6 до 0.4. По этой причине диагностическая значимость этого признака, прежде всего для полевой мыши, была подвергнута сомнению (Ruprecht, 1978). В островных и материковых популяциях полевых мышей на юге Дальнего Востока России бугорок t3 на втором верхнем коренном зубе также был обнаружен с частотой от 0.167 до 0.333; крупный бу-

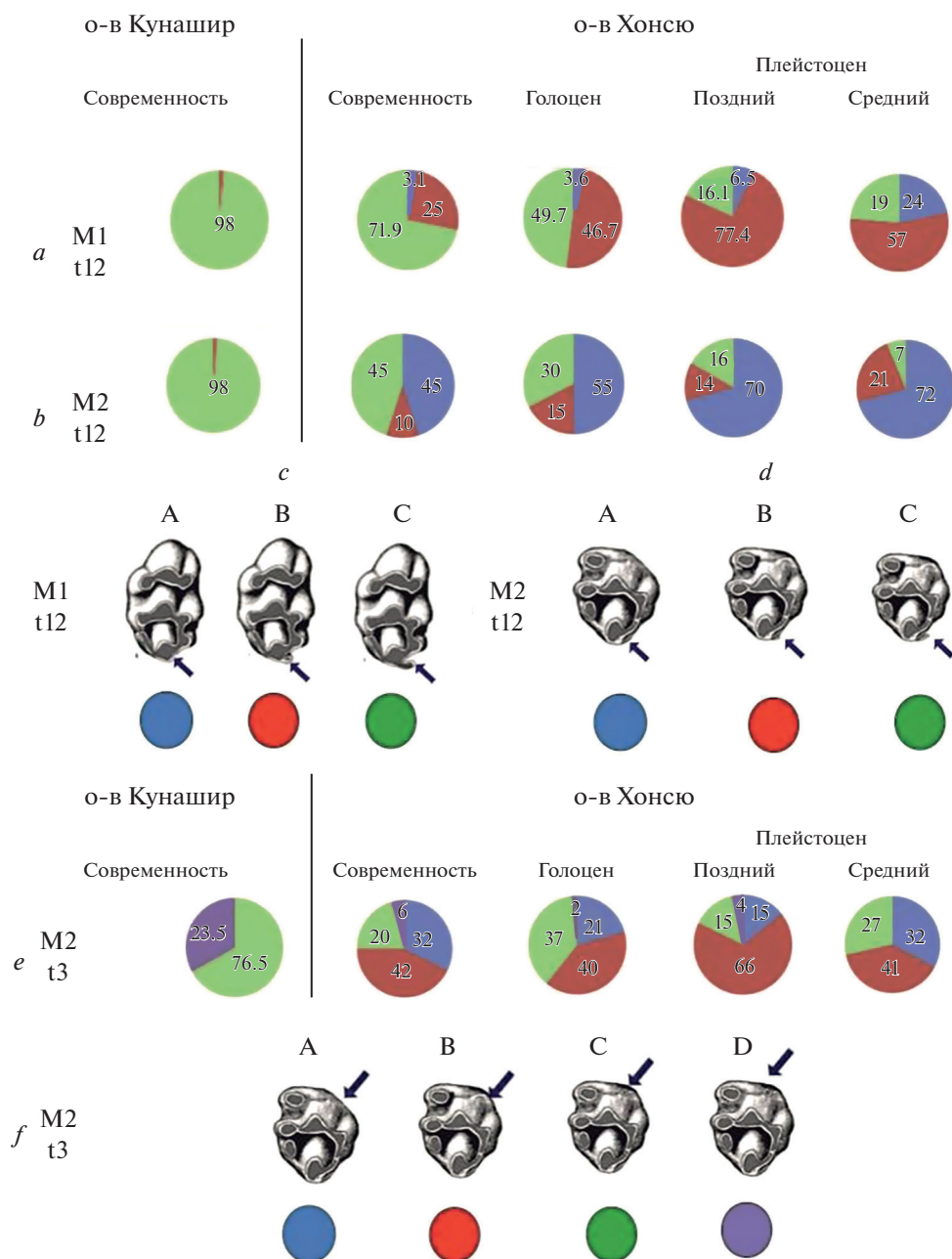


Рис. 5. Диаграммы, показывающие частоту встречаемости бугорков t12 (a–d) на верхних коренных зубах M1, M2 и бугорка t3 на моляре M2 (e–f) особей *Apodemus speciosus* с двух островов — Кунашир (наши данные) и Хонсю (по: Kawamura, 1989) в разные эпохи (современность, голоцен, поздний плейстоцен, средний плейстоцен). Цветами обозначена степень развития бугорков. Варианты выраженности бугорков отмечены стрелкой (c и d). Бугорок t12 на M1 (c) и M2 (d): A — бугорок не развит (синий цвет), B — слабо развит (красный), C — хорошо развит (зеленый). Варианты развития бугорка t3 на M2 (f): A — бугорка нет (синий цвет), B — площадка (красный), C — бугорок слабо развит (зеленый), D — бугорок хорошо развит (фиолетовый). Цвета в кружках соответствуют таковым на диаграммах, цифры в секторах диаграмм — частоты встречаемости признака (%).

горок выявлен только в одной материковой популяции (0.122) (Шереметьева и др., 2017). У особей *A. agrarius* четырех островов Японского моря бугорок t3 на втором верхнем коренном зубе встречался чаще (от 0.6 до 1.0), при этом преобладали экземпляры со слабо развитым бугорком. Мы по-

лагаем, что степень развития бугорка t3 на втором верхнем моляре может быть учтена при исследовании внутри- и межпопуляционной дифференциации не только *A. agrarius*, но и *A. speciosus*.

Несмотря на то, что в кунаширской популяции нами обнаружена слабая изменчивость M3 по при-

знаку отделения бугорка t8 от t9 (фен **M3-1B**), в целом, она соответствовала описанной ранее для популяции Хонсю. Мы лишь впервые зафиксировали появление дополнительного бугорка C на месте редуцированного t3 (**M3-2**), расценив этот вариант как аномальный.

Картина изменчивости верхней пластины первого нижнего моляра (фены **m1-2B** и **m1-4B**) и появление у него бугорка C1 (фен **m1-3B**), а также дополнительных бугорков C1 и C2 (фены **m3-B** и **m3-C**) на третьем нижнем моляре (рис. 3f) у японских мышей кунаширской популяции не типичны для вида. Однако высокая частота этих необычных вариантов свидетельствует в пользу того, что они могут контролироваться рецессивными аллелями и проявляться при многократных близкородственных скрещиваниях. То же самое можно предполагать для некоторых других морфологических особенностей, рассматриваемых нами как аномальные, например появление дополнительных бугорков на m1 (C5) и m3 (C2). Возможно, популяция *A. speciosus* о-ва Кунашир была основана небольшим числом особей и/или проходила через “бутылочное горлышко”.

О-в Кунашир отделился от о-ва Хоккайдо в раннем голоцене, а последний отделился от о-ва Хонсю много раньше — 12 тыс. лет назад (Ohshima, 1990). Это может предопределить большее сходство зубов японских мышей островов Кунашир и Хоккайдо при их сопоставлении с экземплярами с Хонсю. Выявленные в настоящей работе особенности моляров *A. speciosus* дополняют перечень морфологических и морфометрических характеристик этого вида в целом и подвида *A. s. ainu*. Эти данные позволяют продолжить исследования особей о-ва Хоккайдо и прилегающих к нему малых островов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны В.А. Костенко (1938–2021), представившему коллекцию черепов мышей для исследования, а также рецензенту, редакционная правка которого значительно улучшила стиль изложения текста.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н., 1974. Систематическое положение азиатских лесных мышей рода *Apodemus*, обитающих на территории Дальнего Востока и Сибири // Материалы I Международн. териол. конгр. Тез. докл. М. Т. I. С. 52–53.
- Боевский Г.Г., Картавецова И.В., Загороднюк И.В., Белянин А.Н., Ляпунова Е.А., 1995. Ядрышкообразующие районы и В-хромосомы лесных мышей (*Malpighia*, *Rodentia*, *Apodemus*) // Генетика. Т. 31. № 2. С. 185–192.
- Безверхний В.Л., Плетнев С.П., Набиуллин А.А., 2002. Очерк геологического строения и развития курильской островодужной системы и смежных территорий // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука. С. 9–22.
- Велижанин А.Г., 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Докл. АН СССР. Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицына К.В., Иваницкая Е.Ю., 1977. О видовой принадлежности азиатских мышей рода *Apodemus* (*Rodentia*, *Muridae*) Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. Т. 56. № 3. С. 437–450.
- Горников Д.В., Картавецова И.В., Рослик Г.В., Шереметьева И.Н., 2020. Изменчивость коренных зубов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (*Rodentia*, *Muridae*) // Региональные проблемы. Т. 23. № 2. С. 23–31. <https://doi.org/10.31433/2618-9593-2020-23-2-23-31>
- Громов И.М., Баранова Г.И., 1981. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен — современность). Ленинград: Наука. 456 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных стран. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 522 с.
- Ларина Е.И., Еремина И.В., 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–53.
- Картавецова И.В., 2002. Кариосистематика лесных и полевых мышей (*Rodentia*, *Muridae*). Владивосток: Дальнаука, ДВО РАН. 142 с.
- Костенко В.А., 1976. Закономерности биотопического размещения и распределения грызунов на Дальнем Востоке СССР // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–62.
- Костенко В.А., 1984. Отряд *Rodentia* — Грызуны // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. М.: Наука. С. 118–215.
- Костенко В.А., 2000. Грызуны (*Rodentia*) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 210 с.
- Костенко В.А., Нестеренко В.А., Трухин А.М., 2004. Млекопитающие Курильского архипелага. ГУП: Дальнаука, ДВО РАН. 184 с.
- Павленко М.В., Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Фришман Л.В., 1984. О видовой специфичности электрофоретических спектров белков крови у лесных мышей *Apodemus peninsulae* и *A. speciosus* // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 30–42.
- Разжигайева Н.Г., Ганзей Л.А., Мохова Л.М., Пшеничникова Н.Ф., 2011. Луговые ландшафты Южных Курил: происхождение, возраст и развитие // География и природные ресурсы. № 3. С. 96–104.
- Разжигайева Н.Г., Ганзей Л.А., Гребенникова Т.А., Белянина Н.И., Мохова Л.М. и др., 2014. Эволюция ландшафтов Курильских островов в голоцене // Известия РАН. Серия Географическая. № 3. С. 43–50.
- Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавецова И.В., Бочкарёв М.Н. и др., 2015. Сравнительный FISH-анализ гомологии ДНК прицентромерных

- районов хромосом лесных мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus* // Генетика. Т. 51. № 12. С. 1233–1242.
https://doi.org/10.7868/S001667581503011X
- Челомина Г.Н., Сузуки Х., Сучия К., Мориваки К., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1998. Секвенирование последовательности гена цитохрома *b* мтДНК и реконструкция матриархальных связей лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) // Генетика. Т. 34. № 5. С. 650–666.
- Челомина Г.Н., 2005. Лесные мыши. Молекулярно-генетические аспекты эволюции и систематики. Владивосток: Дальнаука. 326 с.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Шереметьев И.С. и др., 2017. Морфологическая и генетическая изменчивость малых островных популяций полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 // Известия РАН. Серия Биологическая. № 2. С. 129–141.
https://doi.org/10.7868/S0002332916050118
- Asahara M., 2017. Geographic Variation of Absolute and Relative Lower Molar Sizes in Two Closely Related Species of Japanese Field Mice (*Apodemus speciosus* and *Apodemus argenteus*: Muridae, Rodentia) // Zoological Science. V. 34. P. 26–34.
https://doi.org/10.2108/zs160103
- Azuma R., Hatanaka Y., Shin S.-W., Mura H., Miyashita M. et al., 2009. Geographic variation in morphological traits of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia, Muridae), from Izu Island group, Japan // Zoological Science. V. 26. № 2. P. 266–276.
https://doi.org/10.2108/zsj.26.266
- Biswas J.K., Motokawa M., 2019. Morphological analysis of static Skull variation in the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia: Muridae) // Mammal study. V. 44. № 1. P. 51–63.
- Corbet G.B., Hill J.E., 1980. A world list of mammalian species. British Museum (Natural History) and Cornell University Press, London and Ithaca (New York). 226 p.
- Ge D., Feijó A., Cheng J., Lu L., Liu R. et al., 2019. Evolutionary history of field mice (Murinae: *Apodemus*), with emphasis on morphological variation among species in China and description of a new species // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 187. № 2. P. 518–534.
https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz032
- Kageyama M., Motokawa M., Hikida T., 2009. Geographic Variation in Morphological Traits of the Large Japanese Field Mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia, Muridae), from the Izu Island Group, Japan // Zoological Science. V. 26. № 4. P. 266–276.
https://doi.org/10.2108/zsj.26.266
- Kaneko Y., 2005. Muridae // A Guide to the Mammals of Japan. Ed. by Abe H. Hatanoto: Tokai University Press. P. 125–144. (in Japanese)
- Kawamura Y., 1988. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands (Part 1) // Geol. and Mineral J. Memoirs of the faculty of science. Kyoto University. V. 53. № 1. P. 31–348.
- Kawamura Y., 1989. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands (Part 2) // Geol. and Mineral J. Memoirs of the faculty of science. Kyoto University. V. 54. № 1–2. P. 1–235.
- Kobayachi T., Hayata I., 1971. Revision of the Genus *Apodemus* in Hokkaido // Ann. Zool. Japan. V. 44. № 4. P. 236–240.
- Korotky A.M., Razjigaeva N.G., Grebennikova T.A., Ganzey L.A., Mokhova L.M. et al., 2000. Middle and late-Holocene environments and vegetation history of Kunashir Island, Kurile Islands, northwestern Pacific // Holocene. V. 10. № 3. P. 311–331.
- Korotky A.M., Volkov V.G., Grebennikova T.A., Razjigaeva N.G., Pushkar V.S. et al., 2005. Far East // Cenozoic Climate and Environmental Changes in Russia. Ed. Velichko A.A. Chapter 7: Far East. Book Series: Geological Society of America. V. 38. P. 121–137.
https://doi.org/10.1130/0-8137-2382-5.121
- Maeda Y., Matsuda I., Nakada M., Matsushima Y., Matsumoto E., Sato H., 1994. Holocene sea-level change along the Okhotsk Sea in Hokkaido // Japan. Bulletin of Yamagata University Nature Science. V. 13. № 3. P. 205–229.
- Musser G.G., Brothers E.M., Carleton M.D., Hutterer R., 1996. Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus*–*Sylvaemus* problem // Bonner Zoologische Beiträge. V. 46. P. 143–190.
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Superfamily Muroidea // Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd edition. Eds Wilson D.E., Reeder D.M. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Nakata K., Saitoh T., Iwasa M.A., 2009. *Apodemus speciosus* (Temminck, 1844) // The Wild Mammals of Japan. Eds Ohdachi S.D., Ishibashi Y., Iwasa M.A., Saitoh T. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers. P. 169–171.
- Nazarova L.B., Razjigaeva N.G., Diekmann B., Ganzey L.A., Grebennikova T.A. et al., 2020. Holocene Environmental Changes in North-western Pacific (Kamchatka-Kuril Region) // Transactions, Japanese Geomorphological Union. V. 41. № 3. P. 277–293.
https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31486.10562
- Ohshima K., 1990. The History of Straits around the Japanese Islands in the Late-Quaternary // The Quaternary Research. V. 29. № 3. P. 193–208.
- Razjigaeva N.G., Korotky A.M., Grebennikova T.A., Ganzey L.A., Mokhova L.M. et al., 2002. Holocene climatic changes and environmental history of Iturup Island, Kurile Islands, northwestern Pacific // Holocene. V. 12. № 4. P. 469–480.
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Grebennikova T.A., Belyanina N.I., Mokhova L.M. et al., 2013. Holocene climatic changes and vegetation development in the Kuril Islands // Quaternary International. V. 290–291. № 21. P. 126–138.
https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.06.034
- Ruprecht A.N., 1978. Taxonomic value of t3 meso-labial cone in M2 of *Apodemus* Kaup, 1829 // Acta Theriol. V. 23. № 37. P. 546–550.
- Sakaguchi Y., 1983. Warm and cold stages in the past 7600 years in Japan and their global correlation // Bull. of the Department of Geogr. Univer. of Tokyo. V. 15. P. 1–31.
- Sakai E., 1998. Geographical variation of molar sizes in two species of muridae, *Apodemus speciosus* and *Apodemus*

- argenteus* in Honshu, Japan // Aichi-Gakuin Dent Science. V. 11. P. 1–13.
- Sakai E., Miyao T., 1980. Studies on the regional variation of the molars of the small mammals in the Japanese Islands. II. On the molar sizes of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* in Tsushima and Iki // Journal of Growth. V. 19. P. 1–14. (in Japanese with English abstract).
- Sakai E., Miyao T., 1980a. Studies on the regional variation of the molars of the small mammals in the Japanese Islands. III. On the molar sizes of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* in Sado Island and Island of Izu-Oshima // Journal of Growth. V. 19. P. 54–67. (in Japanese with English abstract).
- Sakai E., Miyao T., 1988. The geographical variation of the molar sizes of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* in Chita Peninsula, Aichi prefecture // Journal of Growth. V. 27. P. 27–45. (in Japanese with English abstract).
- Sato H., Kumano S., Maeda Y., Nakamura T., Matsud I., 1998. The Holocene development of Kushu Lake on Rebun Island in Hokkaido // Japan. Journal of Paleolimnology. V. 20. P. 57–69.
<https://doi.org/10.1023/A:1007962808715>
- Shintaku Y., Kageyama M., Motokawa M., 2012. Morphological variation in external traits of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* // Mammal Study. V. 37. № 2. P. 113–126.
<https://doi.org/10.3106/041.037.0202>
- Suzuki H., Yasuda S., Sakaizumi M., Wakana S., Motokawa M., Tsuchiya K., 2004. Differential geographic patterns of mitochondrial DNA variation in two sympatric species of Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus* // Genes and Genetics Systems. V. 79. P. 165–176.
<https://doi.org/10.1266/ggs.79.165>
- Suzuki Y., Tomozawa M., Koizumi Y., Tsuchiya K., Suzuki H., 2015. Estimating the molecular evolutionary rates of mitochondrial genes referring to Quaternary Ice Age events within inferred population expansions and dispersals in Japanese *Apodemus* // BMC Evolutionary Biology. V. 15. Article number 187.
<https://doi.org/10.1186/s12862-015-0463-5>
- Takada Y., Sakai E., Uematsu Y., Tateishi T., 2006. Morphological variation of large Japanese field mice, *Apodemus speciosus* on the Izu and Oki Islands // Mammal Study. V. 31. P. 29–40.
- Tokuda M., 1941. A revised monograph of the Japanese Manchou – Korean Muridae // Biogeographica (Trans. Biogeog. Soc. Japan) (Tokyo). V. 4. № 1. P. 1–152.
- Tsuchiya K., 1974. Cytological and biochemical studies of *Apodemus speciosus* group in Japan // The Journal of the Mammalogical Society of Japan. № 6. P. 67–87.
- Zykov S., Izvarin E., 2020. Variations in dental morphologies of yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) from Nizhneirginsky Grotto sediments (Middle Urals) in a phylogeographical context // Quaternary International. V. 546. № 30. P. 152–159.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.11.007>

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE MOLARS OF THE JAPANESE MOUSE, *APODEMUS SPECIOSUS* (RODENTIA, MURIDAE), FROM THE KUNASHIR ISLAND

I. V. Kartavtseva¹ *, D. V. Gornikov¹, M. V. Pavlenko¹

¹Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Vladivostok, 690022 Russia

*e-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Seven new characters were revealed in 722 molars of the Japanese mouse, *Apodemus speciosus*, from the Kunashir Island, Kuriles. The absence from the Kunashir population of characters previously identified for the Japanese mouse from the island of Honshu, Japan, both Recent and fossil (Holocene, Middle and Late Pleistocene), as well as the stabilization of new traits, indicates either the Kunashir population could have passed through sharp declines in numbers or a small number of founders, or a new type of nutrition. New features of the molars of the mice supplement the list of the morphological and morphometric characteristics of the Japanese mouse and can serve as the basis for clarifying the morphological features of *A. s. ainu*, as well as to continue the study of the populations from Hokkaido and the small islands adjacent to it.

Keywords: phenotype, variability, dental features, island isolates, Honshu, Kunashir