

Сравнение морфотипической изменчивости первого нижнего коренного зуба (m1) полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*) и восточной полевки (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae)

М.А. Винокурова*, М.П. Тиунов

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

*e-mail: vinmary@mail.ru

Аннотация. Изучены морфотипические особенности жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба (m1) современной полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*) с территории Амурской области (395 экз. зубов), а также современной восточной полевки (*Alexandromys fortis*) из южных районов Приморского края (620 экз. зубов). Изучение включало в себя традиционный анализ вариации лингвальной и буккальной сторон передней непарной петли зуба и строения четвертого лингвального входящего угла. На основании построенной классификационной морфологической таблицы для *A. maximowiczii* определено 72 морфотипа. В составе изучаемых выборок полевки Максимовича зафиксировано 10 m1 со слиянием передней непарной петли и пятой треугольной дентиновой петли, как у *A. oeconomus*, а также 11 m1 с замкнутой шестой треугольной дентиновой петлей. Поскольку жевательная поверхность m1 *A. maximowiczii* имеет идентичные варианты строения с таковой у *A. fortis*, был проведен сравнительный анализ изменчивости m1 этих двух видов. В результате у *A. fortis* и *A. maximowiczii* было обнаружено 15 морфотипов с идентичным строением.

При идентификации ископаемых m1 в первую очередь необходимо учитывать размерные характеристики их жевательной поверхности. m1 со схожими морфотипами и перекрывающимися размерными характеристиками относятся к “серой зоне”.

Ключевые слова: *Alexandromys fortis*, *Alexandromys maximowiczii*, морфотипы, m1, изменчивость, Дальний Восток России

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1).

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

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку статьи.

Благодарности. Авторы благодарят анонимного рецензента и Евгению Анатольевну Маркову (ИЭРиЖ УрО РАН) за ценные замечания, позволившие значительно улучшить рукопись. Также благодарим Александра Михайловича Омелько (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) за консультации при написании рукописи.

Ссылка для цитирования: Винокурова М.А., Тиунов М.П. Сравнение морфотипической изменчивости первого нижнего коренного зуба (m1) полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*) и восточной полевки (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 90–105. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030079>

Comparison of the Morphotypic Variability of the First Lower Molar (m1) in Maximowicz's Vole (*Alexandromys maximowiczii*) and the Eastern Vole (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae)

M.A. Vinokurova*, M.P. Tiunov

Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

*e-mail: vinmary@mail.ru

Abstract. The morphotypic features of the occlusal surface of the first lower molar (m1) in the modern Maximowicz's vole (*Alexandromys maximowiczii*) from the Amur Region (395 specimens), as well as 620 specimens of the modern Eastern vole (*Alexandromys fortis*) from the southern parts of Primorsky Krai, were studied. The study included a traditional analysis of variations in the lingual and buccal sides of the anterior unpaired loop of the tooth and the structure of the fourth lingual reentrant angle. Based on the morphological classification table constructed, 72 morphotypes were identified for *A. maximowiczii*. Among the study samples of Maximowicz's vole, ten m1 with fusion of the anterior unpaired loop and the fifth triangular dentinal loop, similar to *A. oeconomus*, were recorded, as well as eleven m1 with a closed sixth triangular dentinal loop. Since the occlusal surface of m1 in *A. maximowiczii* shows structural variations identical to those of *A. fortis*, a comparative analysis of the variability of m1 in these two species was conducted. As a result, 15 morphotypes with identical structures were found in both *A. fortis* and *A. maximowiczii*.

When identifying fossil m1 specimens, the dimensional characteristics of their chewing surfaces must be considered first of all. m1 specimens with similar morphotypes and overlapping dimensional characteristics fall into a "grey zone".

Keywords: *Alexandromys fortis*, *Alexandromys maximowiczii*, morphotypes, variability, Far East of Russia

Funding. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (topic No. 124012200182-1).

Ethics declarations. This work does not contain studies on humans or animals that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interests. The authors declare no obvious or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. All authors made an equivalent contribution to the preparation of the article.

Acknowledgements. The authors thank the anonymous reviewer and Evgeniya Anatolyevna Markova (IPAE, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences) for their valuable comments, which significantly improved the manuscript. We also thank Alexander Mikhailovich Omelko (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences) for his advice during the writing of the manuscript.

For Citation. Vinokurova M.A., Tiunov M.P. Comparison of Morphotypic Variability of the First Lower Molar (m1) of Maximowicz's Vole (*Alexandromys maximowiczii*) and the Eastern Vole (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskij zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3. pp. 90–105 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030079>

ВВЕДЕНИЕ

Из рода *Alexandromys* (Ognev, 1914) в Приморском крае (юг Дальнего Востока) в настоящее время обитает только восточная полевка (*Alexandromys fortis* (Büchner, 1889)). Как показало изучение костных остатков полевок из пещерных отложений, в позднем плейстоцене и голоцене здесь обитало несколько форм этого рода, таксономический статус которых пока не определен – *A. cf. maximowiczii*, *A. cf. oeconomus*, *A. cf. mongolicus* (Алексеева, Голенищев, 1986; Войта и др., 2019; Omelko et al., 2020; Osipova et al., 2024). Ископаемый материал по полевкам представлен в основном отдельными изолированными зубами, и сложность при идентификации обусловлена преимущественно наличием значительной изменчивости зубов полевки Максимовича (*A. maximowiczii* (Schrenk, 1859)). По строению поверхности первый нижний коренной зуб (m1), который в основном и используется для определения видов этого рода, имеет схожие варианты с аналогичным зубом *A. fortis* и *A. oeconomus* (Войта и др., 2019). Ранее нами была проанализирована морфотипическая изменчивость формы антероноида m1 восточных полевок *A. fortis* с территории Приморья (Винокурова и др., 2022). В связи с этим была поставлена задача теми же методами изучить морфотипическую изменчивость формы антероноида m1 у подвида полевки Максимовича – *A. m. maximowiczii* (Schrenk 1859), обитающего наиболее близко к Приморскому краю в Хабаровском крае и Амурской области, а также провести сравнение морфотипической изменчивости m1 полевки Максимовича и восточной полевки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение особенностей жевательной поверхности m1 *A. maximowiczii* и *A. fortis* проводилось на базе коллекционного материала лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток). Было изучено 395 зубов (m1) полевок Максимовича из шести локальных популяций Амурской области: окр. г. Благовещенска – 57 экз., окр. села Усть-Ивановка – 26 экз., окр. села Новопетровка – 62 экз., Зейский зап-к – 27 экз., окр. села Селемджинск – 28 экз., окр. села Невер – 195 экз. и 3 экз. m1 из ЕАО (окр. пос. Николаевка – 2 экз., 1 экз. – окр. г. Бирокан). Проанализировано 620 m1 *A. fortis* из материковой части Приморского края: окр. пос. Хасан (118 экз.), окр. бухты Астафьева (48 экз.), мыс Фальшивый (10 экз.), окр. с. Раздольное (21 экз.), окр. с. Прохладное (82 экз.) и островных популяций: остров Веры (116 экз.), остров Путятина (65 экз.), остров Русский (26 экз.), остров Рикорда (10 экз.), остров Пелис (10 экз.), остров Гильдебрандта (8 экз.), остров Де-Ливрона

(46 экз.) и остров Дурново (60 экз.). В анализе использовали зубы (левые и правые) с полностью сформировавшейся жевательной поверхностью m1, которые были исследованы у 205 особей *A. maximowiczii* и 312 особей *A. fortis*.

Учитывая возможность возникновения ошибки при первоначальном определении коллекционного материала, нами была проведена повторная идентификация, включающая промеры и особенности строения черепа, жевательной поверхности зубов и окраску шкурки. Кроме того, мы учитывали и место сбора материала. Так, по *A. fortis* использовали черепа животных, отловленных исключительно на юге Приморского края. В настоящее время в Приморском крае из рода *Alexandromys* зарегистрирован только этот вид (Костенко, Нестеренко, 1989; Костенко, 2000). По мнению Шереметьевой (2023), к данным о возможном обитании полевки Максимовича в Приморском крае в окрестностях пос. Тамга Лесозаводского р-на (Лисовский, Оболенская 2011) следует относиться с осторожностью, поскольку они не подтверждены генетическими исследованиями. На сегодняшний день самой южной находкой *A. maximowiczii* в бассейне реки Уссури можно считать окрестности пос. Оренбургское, близ г. Бикин в Хабаровском крае (Шереметьева, 2023). Наиболее тщательно исследовали черепа полевки Максимовича, поскольку в ЕАО и на юге Амурской области встречается и восточная полевка. Поэтому мы изучали черепа зверьков из тех мест Амурской области, где до сих пор добывались только полевки Максимовича (Шереметьева и др., 2015; Шереметьева, 2023; И.В. Картавцева, устное сообщение), причем их идентификация базировалась на генетических методах.

Для элементов жевательной поверхности m1 в работе были использованы общепринятые номенклатурные наименования (Van der Meulen, 1973; Бородин, 2009) (рис. 1). PL – задняя петля, T1–Tn – треугольные петли (дентиновые пространства, эмалевые треугольники) жевательной поверхности, LSA – лингвальный выходящий угол, LRA – лингвальный входящий угол, BSA – буккальный выходящий угол, BRA – буккальный входящий угол. У рассматриваемых видов треугольники T4 и T5 представляют основу антероноидного комплекса (ACC), вслед за ними формируется передняя непарная петля (AC), часто имеющая углубления (выемки) различной степени выраженности и/или входящие углы с лингвальной и буккальной сторон.

Особенности строения сторон AC у *A. fortis* представлены в предыдущей работе (Винокурова и др., 2022). Исходя из наших основных задач в будущем (идентификация отдельных изолированных ископаемых зубов полевок) в этой работе при

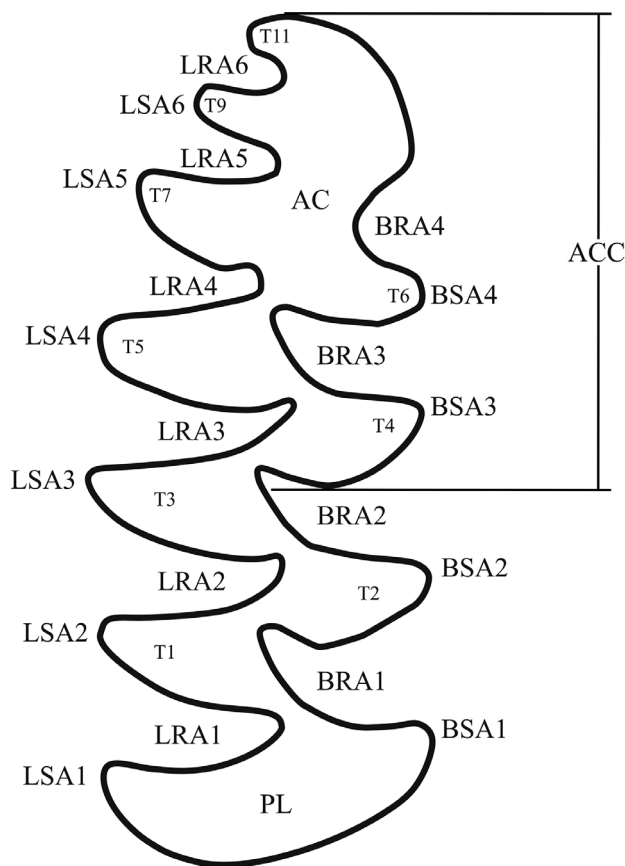


Рис. 1. Общее строение и наименование структурных элементов жевательной поверхности m1 полевок рода *Alexandromys*. На рисунке изображен правый зуб. Пояснения в тексте

Fig. 1. General structure and names of structural elements of the m1 occlusal surface of voles of the genus *Alexandromys*. The right tooth is shown in the figure. Explanations in the text

разработке схемы и критериев выделения морфотипов у *A. maximowiczii* использован подход с созданием комбинационных классификационных таблиц, с помощью которых при выделении морфотипов учитывается одновременно несколько признаков (Большаков и др., 1980; Круковер, 1989; Поздняков, 1993, 2011; Винокурова и др., 2022; и др.). Создаваемые таким образом таблицы представляют собой описательные схемы морфотипов (Маркова, 2013), то есть позволяют описывать размах изменчивости на внутри- и межвидовом уровне.

Для оценки диагностической ценности выделенных морфотипов использовали количественный подход, основанный на сочетании двух критериев. Специфичность морфотипа определяли по отсутствию его находок в выборке другого вида с расчетом верхней 95%-й границы возможной

частоты при нулевом числе наблюдений (по правилу трех, $\tau = 3/n$). Морфотипы считались достаточно специфичными, если значение τ не превышало 1%. Чувствительность морфотипа определялась как доля экземпляров данного морфотипа в общей выборке соответствующего вида; минимальный порог чувствительности был принят равным 2%. Морфотипы, удовлетворяющие обоим критериям, рассматривались как диагностически ценные, тогда как остальные уникальные морфотипы интерпретировались как редкие варианты морфологической изменчивости.

На основе традиционных представлений (Ангерманн, 1973; Еремина, 1974; Поздняков, 1993, 2011; Ковалева и др., 2002; Винокурова и др., 2022) описание формы жевательной поверхности зуба проводится нами через описание складчатости ее эмалевого контура. С целью удобства сравнения эмалевые контуры зубов из левых ветвей нижней челюсти были зеркально отражены.

Для описания складчатости контура жевательной поверхности используются три признака: 1) форма лингвальной стороны AC; 2) форма буккальной стороны AC; 3) строение четвертого лингвального входящего угла (LRA4). Строение LRA4 основывается на вычислении индекса (I), который является результатом следующих шагов: а) проводится линия А от вершины LSA4 до вершины LRA4, б) проводится линия В от вершины BRA3 до вершины LSA5, которая делит линию А на два отрезка, в) определяется отношение длины отрезка С к общей длине линии А (рис. 2).

Выемка, на наш взгляд, отличается от глубокого входящего угла тем, что ее ширина больше глубины. Для определения выемок и входящих углов вычисляется размер углубления: 1) проводится отрезок 1, например, от вершины пятого выходящего лингвального угла (LSA5) до вершины последующего лингвального угла (LSA6); 2) от самой глубокой точки углубления (вершина пятого входящего лингвального угла LRA5) проводится перпендикуляр (отрезок 2) к отрезку 1. С буккальной стороны то же самое с BSA4 и последующей точкой на краю AC; 3) если длина отрезка 2 равна половине или больше половины отрезка 1, то считается, что образуется глубокий входящий угол, если меньше, то это углубление рассматривается как выемка.

Кроме того, из метрических показателей используются длина зуба (L1) и ширина зуба (L2). В связи с выявлением случаев усложнения антероконидного отдела (замкнутая Т6 и “экономусное слияние” m1) *A. maximowiczii* нами было введено два дополнительных промера: L3 – ширина перешейка между AC и T5, L4 – длина от вершины LRA4 до вершины четвертого буккального входящего угла (BRA4) или до наиболее отстоящей

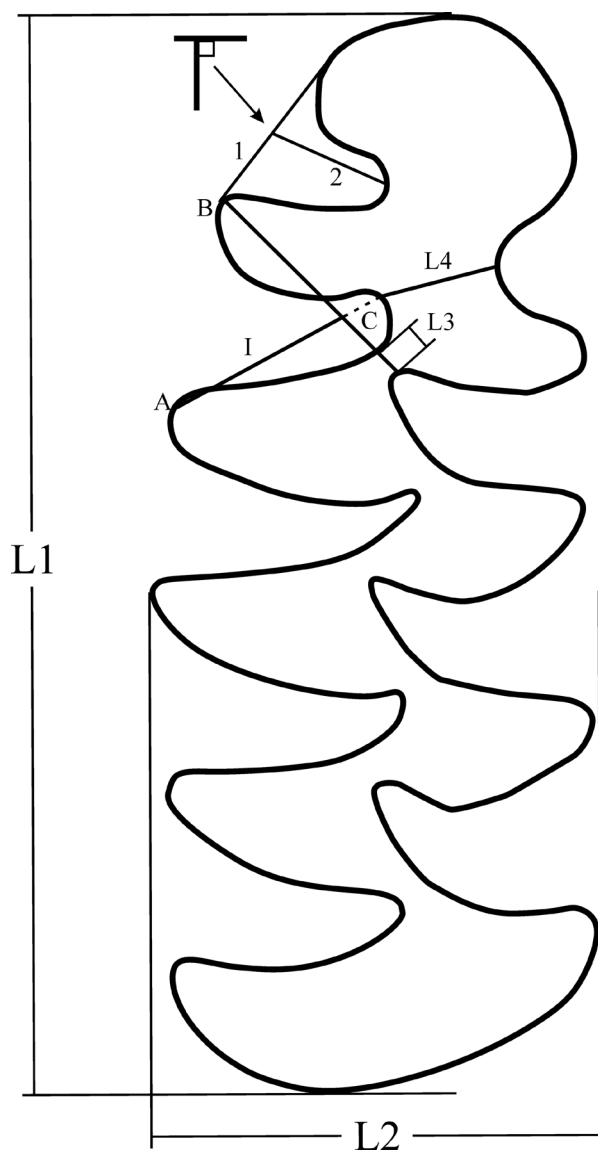


Рис. 2. Схема промеров жевательной поверхности m1 полевки Максимовича. Промеры L3 и L4 проводили от внутреннего края эмали, остальные – от наружного. На рисунке изображен правый зуб. Пояснения в тексте

Fig. 2. Scheme of measurements of the m1 occlusal surface of the Maximowicz's vole. Measurements of L3 and L4 were taken from the inner edge of the enamel, the remaining measurements were taken from the outer edge. The figure shows the right tooth. Explanations in the text

точки буккальной части AC (если BRA4 не образуется) (рис. 2).

Зуб считается “экономусным” (то есть сходным с таковым у *A. oeconomus*) при значении L3 от 0.1 до 0.2 мм, T6 считается замкнутой при значении L4 от 0 до 0.09 мм.

Измерения производились с помощью стереомикроскопа Zeiss Stereomicroscope SteREO Discovery V.12. Для составления морфологической классификационной таблицы полученные изображения зубов на микроскопе обрабатывались в программе Photoshop CS6. Индекс разнообразия рассчитывался по формуле:

$$D = 1 - \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}$$

где n – общее количество морфотипов определенной формы, N – общее количество экземпляров.

Морфотипическая изменчивость m1 *A. maximowiczii* рассматривалась на основании изучения вариаций строения буккальной и лингвальной сторон AC и особенностей строения LRA4, которое оценивалось на основании индекса I. Было выделено три типа строения LRA4, обозначенных римскими цифрами (I–II–III) (рис. 3).

I тип. Вершины LRA4 и BRA3 расположены на одном уровне один напротив другого. $I = 0$.

II и III типы различаются по глубине LRA4.

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

К типу III при значениях I от 0.21 до 0.38 мм.

Учитывая то, что некоторые варианты строения лингвальной и буккальной сторон AC встречаются у обоих видов, на рис. 4 мы приводим все варианты для этих видов.

Форма лингвальной стороны.

Тип А. Лингвальная сторона AC без выемки, признаков формирования LRA5 и LRA6 нет.

Тип А'. Лингвальная сторона AC с выемкой на месте LRA5, ширина выемки больше ее глубины (рис. 2).

Тип В. Имеется выемка на месте LRA5. На эмалевой грани, формирующей эту выемку, имеются две точки перегиба, между которыми расположен прямой отрезок эмалевой грани.

Тип С. Лингвальная сторона на месте LRA5 имеет выемку под прямым или тупым углом.

Тип D. Образуется глубокий LRA5.

Тип D'. LSA6 заострен и нависает над глубоким LRA5.

Тип Е. Наличие двух углублений, для них было выделено три варианта строения: 1) две выемки; 2) глубокие входящие углы LRA5 и LRA6; 3) глубокий входящий угол LRA5 и выемка.

Форма буккальной стороны.

Тип а. Буккальная сторона AC без выемки на месте BRA4.

Тип б. Буккальная сторона имеет выемку на месте BRA4 в нижней части.

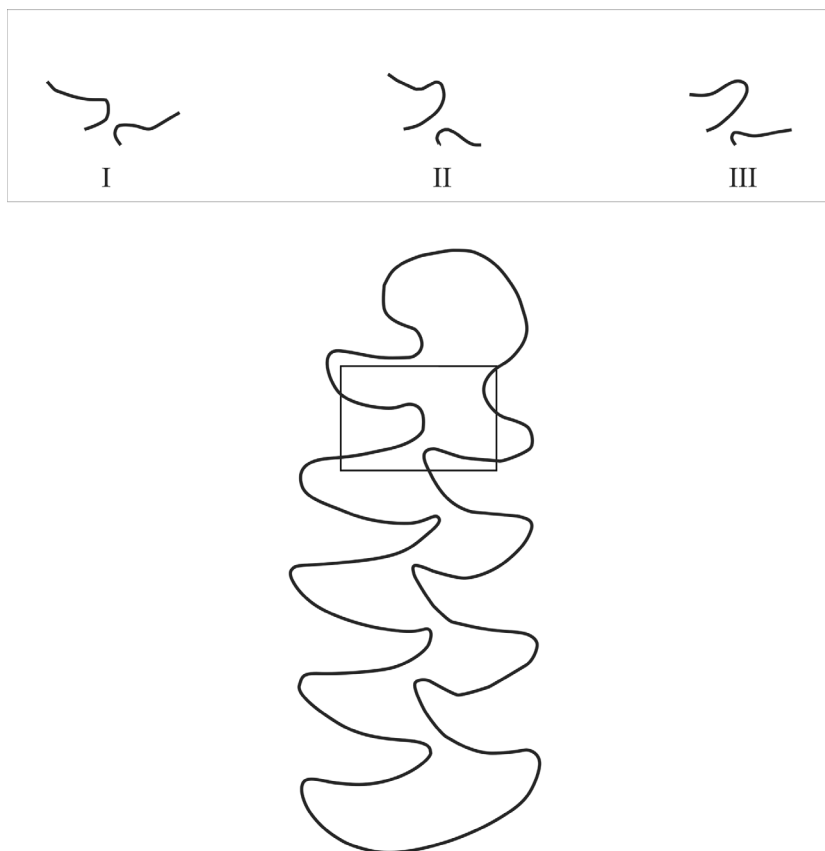


Рис. 3. Типы строения LRA4 у *A. maximowiczii*. На рисунке изображен правый зуб
Fig. 3. LRA4 structure types in *A. maximowiczii*. The right tooth is shown in the figure

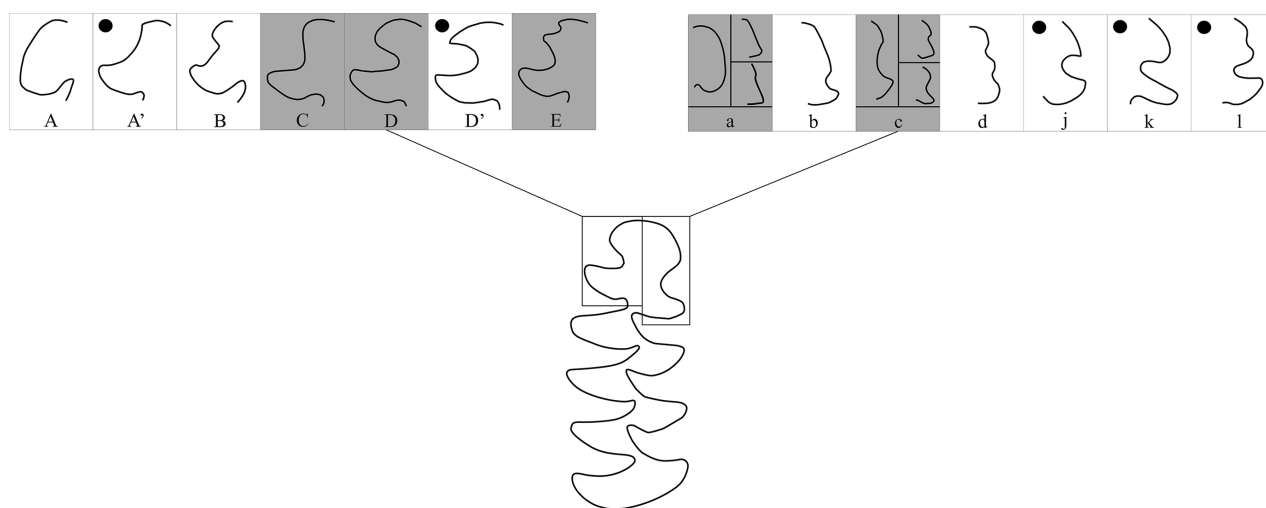


Рис. 4. Типы строения AC m1 с лингвальной и буккальной сторон. Черные точки – типы, характерные только для m1 *A. maximowiczii*; серый цвет – типы, встречающиеся у обоих видов; соответственно, остальные встречаются только у *A. fortis*. На рисунке изображен правый зуб

Fig. 4. Types of AC m1 development from the lingual and buccal sides. Black dots represent types characteristic only of m1 *A. maximowiczii*; gray color represents types found in both species; accordingly, the remaining types are found only in *A. fortis*. The right tooth is shown in the picture

Тип с. Буккальная сторона имеет широкую выемку на месте BRA4, захватывающую всю срединную часть, или выемку в верхней части.

Тип d. Буккальная сторона AC имеет эмалевую складку.

Тип j. BSA5 заострен и нависает над выемкой или над глубоким BRA4.

Тип k. Наличие глубокого BRA4.

Тип l. Буккальная сторона AC имеет либо две выемки, либо глубокий BRA4 и выемку.

Кроме того, необходимо было учесть и редкие варианты изменчивости жевательной поверхности этого зуба у полевки Максимовича, когда увеличивается расстояние между третьим входящим буккальным углом и четвертым входящим лингвальным углом и образуется так называемое “экономусное слияние”, а также когда происходит отшнуровка T6 за счет сближения четвертого буккального угла и четвертого входящего лингвального угла. Морфотипы, обозначенные * – с “экономусным слиянием”. Морфотипы, обозначенные ** – с замкнутой T6. Поскольку особенности строения LRA4, лингвальной и буккальной сторон у подобных морфотипов такие же, как и у тех морфотипов, у которых эти признаки не меняются, мы не стали усложнять классификационную таблицу и просто помещаем эти морфотипы в соответствующие ячейки, разделив их линией. Описав жевательную поверхность, мы получаем комбинацию из трех или четырех состояний признаков, например, II-A'-c, II-A'-c** или I-C-c*. Далее эти комбинации из трех или четырех состояний признаков мы рассматриваем как морфотипы и анализируем их в рамках традиционных подходов к описанию и анализу морфотипической изменчивости зубов полевок с использованием комбинационных таблиц (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Круковер, 1989; Поздняков, 1993; Винокурова и др., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам изучения морфотипической изменчивости были построены комбинационные морфологические классификационные таблицы для *Alexandromys fortis* и *A. maximowiczii* (рис. 5, 6). Всего в классификационных таблицах было выявлено 111 морфотипов, из которых 15 являются общими для *A. fortis* и *A. maximowiczii*, а остальные морфотипы специфичны для одного из видов. Требованиям специфичности и чувствительности удовлетворяют 12 морфотипов (6 для *A. fortis* и 6 для *A. maximowiczii*), которые отмечены на рис. 5 и 6. Остальные уникальные морфотипы представлены единичными или редкими находками и в настоящее время имеют ограниченную диагностическую информативность.

За счет привлечения дополнительного материала (из села Прохладное и пос. Раздольное) классификационная таблица для *A. fortis* несколько отличается от ее первого варианта, предложенного ранее (Винокурова и др., 2022). Количество исследованных зубов было увеличено с 506 до 620, и в результате число выявленных морфотипов увеличилось с 36 до 39, что не удивительно, поскольку известно наличие положительной корреляционной связи между объемом выборки и количеством групп морфотипов, как было показано ранее, например, Фадеевой (2005) на примере полевки-экономки.

Во всех выборках *A. fortis* на юге Приморского края преобладают экземпляры с морфотипом III-C-a (30.48%), за ними следуют экземпляры с морфотипами III-D-a (10.97%) и II-C-a (8.87%). Остальные морфотипы находятся в пределах от 0.16 до 6.94%. Среди материковых выборок наибольшая изменчивость m1 наблюдается в окр. села Прохладное, здесь было обнаружено 18 морфотипов, где III-C-a, III-D-a и II-C-a являются многочисленными (28.05, 15.85 и 12.2% соответственно). Обычные морфотипы представлены в диапазоне от 1.22 до 7.32%. Были обнаружены и новые морфотипы, отсутствовавшие в первом варианте таблицы (Винокурова и др., 2022) – II-A-b, II-D-d (оба из окр. села Прохладное) и II-E-a (из окр. пос. Раздольное). Поскольку использованный в этой статье материал по остальным выборкам *A. fortis* тот же, что и в предыдущей работе, соответственно, количественное соотношение морфотипов в них осталось тем же.

У 398 исследованных нижних коренных зубов полевки Максимовича было выявлено 59 обычных и 13 отклоняющихся (т.е. “экономусных” и с замкнутой T6) морфотипов. Частоты встречаемости морфотипов представлены в таблице 1.

Классификационная таблица для *A. maximowiczii* представляет собой прямоугольную матрицу, похожую на матрицу для *A. fortis*, с тем отличием, что нижняя левая часть таблицы с IV типом строения LRA4 пуста. Это говорит о том, что m1 *A. maximowiczii* с такой глубиной вхождения LRA4 либо не существуют в природе, либо еще не обнаружены.

Наибольшую частоту встречаемости имеет морфотип II-C-c (14.57%), на втором месте находится II-E-c (8.04%), третье место занимает II-D-c (7.54%). Все остальные 69 морфотипов находятся в диапазоне от 0.25 до 4.77%.

Максимальное число экземпляров и выявленных морфотипов относится к выборке из окр. пос. Невер. Здесь было обнаружено 43 морфотипа, среди них II-C-c является наиболее многочисленным (16.41%), 27 морфотипов отнесены к числу обычных, диапазон их встречаемости находится

-	-	-	-	E			-		-
-	-			D					
-		-		C					-
-	-	-		B		-	-	-	-
-	-	-	-	A		-		-	-
d	c	b	a	I	II	a	b	c	d
				IV	III				
-	-	-		A				-	-
-	-	-		B				-	-
-				C					
				D					-
-	-	-		E					-

Рис. 5. Морфологическая классификационная таблица для *A. fortis* по: Винокурова и др., 2022 с изменениями. В середине таблицы приведены четыре типа строения LRA4. На вертикальной серой полосе приведены типы строения лингвальной стороны передней непарной петли антероконида. На горизонтальной серой полосе приведены типы строения буккальной стороны передней непарной петли антероконида. На красном фоне – схожие морфотипы у *A. fortis* и *A. maximowiczii*. На зеленом фоне – специфические морфотипы для *A. fortis*. Прочерки – не обнаруженные морфотипы. На рисунке изображены правые зубы

Fig. 5. Morphological classification table for *A. fortis* according to: Vinokurova et al., 2022 with modifications. Four LRA4 structure types are shown in the middle of the table. The vertical gray stripe shows the structure types of the lingual side of the anterior unpaired loop of the anteroconid. The horizontal gray stripe shows the structure types of the buccal side of the anterior unpaired loop of the anteroconid. Similar morphotypes in *A. fortis* and *A. maximowiczii* are shown on a red background. Specific morphotypes for *A. fortis* are shown on a green background. Dashes indicate morphotypes that were not found. The figure shows the right teeth

				-	E T9 T7						
-	-	-			D' T9 T7						
-					D T9 T7						
					C T7						
-	-				A' T7						
l BRA4	k BRA4	j BRA4	c	a	I LRA4 II LRA4 III LRA4	a	c	j BRA4	k BRA4	l BRA4	
-	-	-	-	-	A' T7				-		
-	-	-	-	-	C T7					-	-
-	-	-	-	-	D T9 T7						-
-	-	-	-	-	D' T9 T7	-			-	-	-
-	-	-	-	-	E T9 T7						

Рис. 6. Морфологическая классификационная таблица для *A. maximowiczii*. В середине таблицы приведены три типа строения LRA4, на вертикальной серой полосе приведены типы строения лингвальной стороны передней непарной петли антерокониды, на горизонтальной серой полосе приведены типы строения буккальной стороны передней непарной петли антерокониды. Морфотипы, передняя петля которых выделена серым цветом, – отклоняющиеся, с одной звездочкой * – с “экономусным” слиянием, с двумя звездочками ** – с замкнутой Т6. На красном фоне – схожие морфотипы у *A. fortis* и *A. maximowiczii*. На зеленом фоне – специфические морфотипы для *A. maximowiczii*. Прочерки – не обнаруженные морфотипы. На рисунке изображены правые зубы

Fig. 6. Morphological classification table for *A. maximowiczii*. Three types of LRA4 structure are shown in the middle of the table, the vertical gray stripe shows the types of structure of the lingual side of the anterior unpaired loop of the anteroconid, and the horizontal gray stripe shows the types of structure of the buccal side of the anterior unpaired loop of the anteroconid. Morphotypes with the anterior loop highlighted in gray are deviating, with one asterisk * – with “economus” fusion, with two asterisks ** – with closed T6. On the red background – similar morphotypes in *A. fortis* and *A. maximowiczii*. On the green background – morphotypes specific to *A. maximowiczii*. Dashes indicate morphotypes that were not found. The figure shows the right teeth

Таблица 1. Встречаемость морфотипов m1 у различных выборок полевки Максимовича

Table 1. Occurrence of m1 morphotypes in different samples of Maximowicz's vole

Морфотип	1	2	3	4	5	6	7	8
I-A'-a	1.75	0	0	0	0	0	0	0
I-A'-c	1.75	1.61	0	0	0	0	0	0
I-A'-j	0	0	3.57	0	0	0	0	0
I-C-a	1.75	0	0	1.54	0	0	0	0
I-C-c	1.75	4.84	7.14	4.62	0	3.70	0	0
I-C-c*	3.51	0	3.57	0	0	0	0	0
I-C-j	3.51	0	3.57	3.59	3.85	3.70	0	0
I-C-k	0	0	0	0	0	3.70	0	0
I-C-l	0	0	0	0	3.85	0	0	0
I-D-a	0	0	0	0	7.69	0	0	0
I-D-c	0	0	0	3.59	0	0	0	0
I-D-c*	0	0	0	0	3.85	0	0	0
I-D-j	0	1.61	0	0	0	0	0	0
I-D-k	0	0	0	1.54	0	0	0	0
I-D'-a	0	0	0	1.03	0	0	0	0
I-D'-c	0	0	3.57	0	0	0	0	0
I-E-c	0	1.61	0	2.56	3.85	0	0	0
I-E-j	0	3.23	0	0.51	0	3.70	0	0
I-E-k	1.75	0	0	0.51	0	0	0	0
I-E-l	0	0	0	0	3.85	0	0	0
II-A'-a	0	0	0	0	0	3.70	0	0
II-A'-c	5.26	0	0	0	0	7.41	0	0
II-A'-c**	3.51	0	0	0	0	0	0	0
II-A'-j	1.75	1.61	0	0	0	0	0	0
II-A'-k	1.75	0	0	0	3.85	0	0	0
II-A'-l	0	0	0	0	0	3.70	0	0
II-C-a	5.26	3.23	3.57	3.08	7.69	7.41	0	0
II-C-c	19.30	14.52	7.14	16.41	7.69	7.41	0	0
II-C-c*	1.75	1.61	0	0	0	0	0	0
II-C-j	3.51	9.68	7.14	3.59	3.85	3.70	0	0
II-C-k	0	4.84	3.57	0.51	11.54	3.70	0	0
II-C-k*	0	1.61	0	0	3.85	0	0	0
II-C-l	1.75	0	0	1.03	3.85	0	0	0
II-D-a	3.51	0	0	0.51	0	0	0	0
II-D-c	3.51	14.52	3.57	8.72	0	3.70	0	0
II-D-j	3.51	3.23	0	1.03	0	0	0	0
II-D-k	0	1.61	0	1.54	0	3.70	0	0
II-D-l	0	0	3.57	0	0	0	0	0
II-D'-a	0	1.61	0	0.51	7.69	0	0	0
II-D'-c	1.75	0	3.57	2.56	3.85	0	0	0
II-D'-j	0	0	3.57	2.05	0	0	0	0
II-D'-k	0	0	0	0	7.69	0	0	0
II-D'-k*	0	1.61	0	0	0	0	0	0
II-D'-l	0	3.23	0	0	0	0	0	0

Таблица 1. Окончание / Table 1. The end

Морфотип	1	2	3	4	5	6	7	8
II-E-a	0	0	0	1.03	0	0	0	0
II-E-c	7.02	8.06	17.86	8.21	3.85	0	50	0
II-E-j	1.75	6.45	3.57	3.08	0	3.70	0	0
II-E-k	0	0	7.14	2.05	0	3.70	50	0
II-E-k**	0	0	0	0.51	0	0	0	0
II-E-l	0	0	0	1.03	0	0	0	0
III-A'-a	3.51	0	0	1.03	0	0	0	0
III-A'-c	1.75	1.61	3.57	1.54	0	3.70	0	0
III-A'-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-A'-l**	0	0	0	0	0	3.70	0	0
III-C-a	1.75	1.61	3.57	1.03	0	0	0	0
III-C-c	5.26	1.61	3.57	3.59	0	3.70	0	0
III-C-c*	0	0	0	0	3.85	0	0	0
III-C-c**	1.75	0	0	0	0	0	0	100
III-C-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-D-a	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-D-c	1.75	1.61	0	5.64	0	11.11	0	0
III-D-j	0	1.61	0	0.51	3.85	0	0	0
III-D-k	0	0	0	1.54	0	0	0	0
III-D-k**	0	1.61	0	0.51	0	0	0	0
III-D'-c	1.75	0	0	0	0	0	0	0
III-D'-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-a	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-c	1.75	0	3.57	4.10	0	0	0	0
III-E-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-k**	0	0	0	0	0	7.41	0	0
III-E-l	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-l**	0	0	0	0	0	3.70	0	0

Примечания. 1 – окр. г. Благовещенск, 2 – окр. села Новопетровка, 3 – окр. села Селемджинск, 4 – окр. села Невер, 5 – окр. села Усть-Ивановка, 6 – Зейский зап-к, 7 – окр. пос. Николаевка, 8 – окр. г. Бирокан.

Notes. 1 – vic. Blagoveshchensk city; 2 – vic. Novopetrovka village; 3 – vic. Selemdzhinsk village; 4 – vic. Never village; 5 – vic. Ust-Ivanovka village; 6 – Zeya Reservoir; 7 – vic. Nikolaevka village; 8 – vic. Birokan city.

от 1.54 до 8.72%. Только в этой выборке зафиксированы редкие морфотипы, здесь их всего 15 (0.51% каждый). Семь из этих редких форм найдены только в этом местонахождении. Всего здесь пока обнаружено 14 уникальных морфотипов. При увеличении количества исследуемого материала частота встречаемости их может измениться в любую сторону.

На втором месте по числу выявленных морфотипов находится выборка из окр. г. Благовещенска (30 морфотипов). Морфотип **II-C-c** является здесь многочисленным (19.3%), остальные входят в число обычных (1.75–5.26%). Найдено три уникальных морфотипа **I-A'-a**, **II-A'-c****, **III-D'-c**.

В окр. села Новопетровка было обнаружено 26 морфотипов, наибольшую встречаемость (14.52%) имеют морфотипы **II-C-c** и **II-D-c**. 24 морфотипа являются обычными (1.61–9.68%), уникальных морфотипов два (**I-D-j**, **II-D'-k***).

Двадцать один морфотип был зафиксирован в Зейском заповеднике. 11.11% относится к морфотипу **III-D-c**, на данный момент это единственный выявленный многочисленный морфотип с **III типом** строения LRA4 из изученных выборок *A. taximowiczii* Амурской области. Обычные морфотипы встречаются в пределах 3.70–7.41%. Уникальных морфотипов шесть (**I-C-k**, **II-A'-a**, **II-A'-l**, **III-A'-l****, **III-E-k****, **III-E-l****).

ОБСУЖДЕНИЕ

В окр. села Селемджинск было обнаружено 20 морфотипов. Самым многочисленным является морфотип **II-E-c** (17.86%), обычные же морфотипы встречаются в диапазоне от 3.57 до 7.14%. Уникальных морфотипов два (**I-A'-j**, **I-D'-c**).

В окр. села Усть-Ивановка (19 морфотипов) морфотип **II-C-k** был отмечен в количестве 11.54%, что делает m1 с такими формами AC многочисленными. Остальные экземпляры встречаются в интервале от 3.85 до 7.69%. Уникальные морфотипы: **I-C-l**, **I-D-a**, **I-D-c***, **I-E-l**, **II-D'-k**, **III-C-c***.

Из двух выборок, находящихся на территории ЕАО, известно всего 2 экз. m1 с морфотипами **II-E-c** и **II-E-k** (окр. пос. Николаевка) и один m1 с отклоняющимся морфотипом **III-C-c**** (окр. г. Бирокан).

Среди исследованных зубов *A. maximowiczii* обнаружено 10 экз. m1 с “экономусным слиянием” дентиновых полей AC и T5 и 11 экз. m1 с замкнутой T6. Зубы с “экономусным” слиянием встречаются в окр. г. Благовещенска (3 экз.), в окр. с. Ново-Петровка (3 экз.), окр. села Усть-Ивановка (3 экз.), окр. села Селемджинск (1 экз.). Экземпляры с замкнутой T6 распространены в Зейском зап-ке (4 экз.), окр. г. Благовещенска (3 экз.), окр. пос. Невер (2 экз.), в окр. села Новопетровка (1 экз.) и один зуб из окр. г. Бирокан.

Сравнение морфотипической изменчивости двух близких дальневосточных видов показало, что m1 полевки Максимовича имеет больший диапазон изменчивости по сравнению с m1 восточной полевки. Индекс разнообразия Симпсона у полевки Максимовича равен 0.95, а у восточной полевки – 0.87. Более высокая изменчивость полевки Максимовича, по сравнению с восточной, проявляется и на генетическом уровне, о чем свидетельствуют хромосомные (Мейер и др., 1996; Kartavtseva et al., 2008; Картавцева и др., 2013; Картавцева, Степанова, 2024) и молекулярные исследования (Wang et al., 2014; Шереметьева и др., 2015, 2022, 2024).

В отличие от *A. fortis*, всегда имеющей 7 замкнутых дентиновых пространств, у *A. maximowiczii* может быть от 6 до 8, хотя обычными являются также 7 замкнутых дентиновых пространств. Ранее особи *A. maximowiczii* с высокой частотой “экономусного” слияния (6 замкнутых дентиновых пространств) были найдены в Бурятии в районе пос. Малый Амалат (Войта и др., 2019). Усложнение морфотипа и образование дополнительных замкнутых треугольников идет раттицепоидным способом (Rabeder, 1981; Поздняков, 1995), когда в результате передне-задней перетяжки антероноида

Таблица 2. Количество морфотипов (S) и индексы разнообразия (D), характеризующие выборки *A. fortis* и *A. maximowiczii* по изменчивости m1

Table 2. The number of morphotypes (S) and diversity indices (D) characterizing the samples of *A. fortis* and *A. maximowiczii* by m1 variability

Вид	Выборка	n	S	D
<i>A. fortis</i>	о. Веры	116	17	0.79
	о. Де-Ливрона	46	11	0.85
	о. Дурново	60	10	0.75
	о. Гильдебрандта	8	5	0.89
	о. Русский	26	9	0.79
	о. Б. Пелис	10	5	0.75
	о. Рикорда	10	7	0.91
	о. Пуятин	65	16	0.82
	Хасан	118	12	0.80
	с. Прохладное	82	18	0.87
	пос. Раздольное	21	8	0.87
	бухта Астафьева	48	13	0.84
Мыс Фальшивый	10	4	0.53	
<i>A. maximowiczii</i>	окр. г. Благовещенска	57	29	0.95
	окр. с. Новопетровка	62	25	0.94
	окр. с. Усть-Ивановка	26	19	0.97
	окр. с. Невер	195	47	0.94
	окр. с. Селемджинск	28	21	0.96
	Зейский заповедник	27	20	0.98

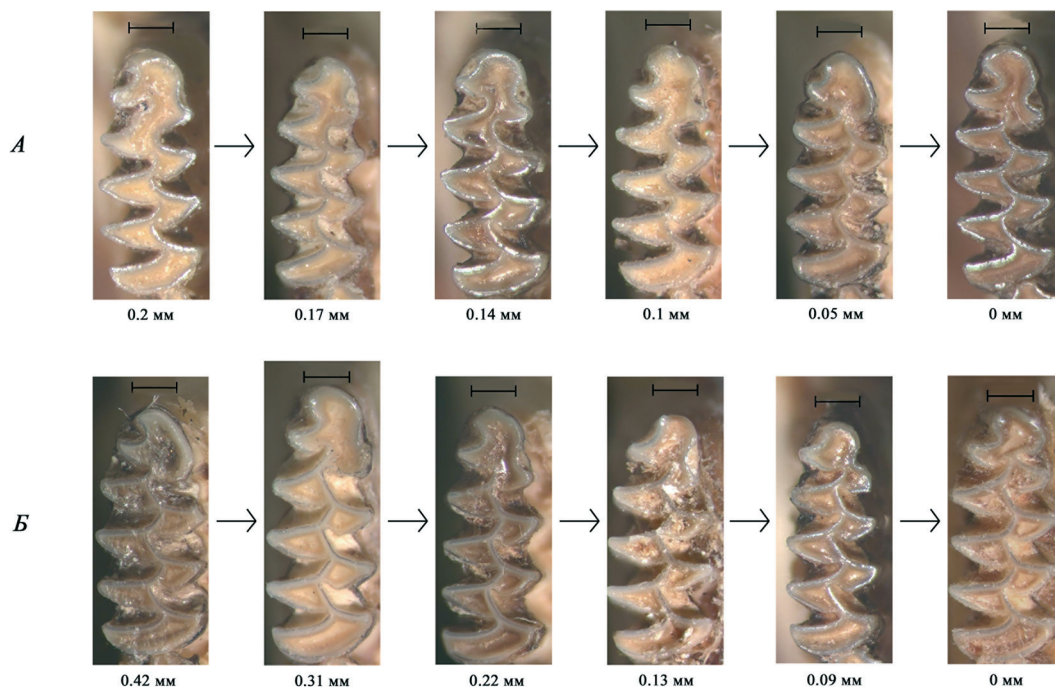


Рис. 7. Варианты усложнения m1 *A. maximowiczii*. *A* – усложнение зуба с обособлением дентинового треугольника с лингвальной стороны. Под фотографиями зубов – ширина перешейка между AC и T5 (L3). *Б* – дальнейшее усложнение зуба с обособлением следующего дентинового треугольника с буккальной стороны. Под фотографиями зубов – длина от вершины LRA4 до вершины BRA4 (L4). Масштаб 0.5 мм. На рисунке изображены правые зубы

Fig. 7. Variants of m1 complication in *A. maximowiczii*. *A* – tooth complication with separation of the dentinal triangle on the lingual side. Below the photographs of the teeth is the width of the isthmus between AC and T5 (L3). *Б* – further tooth complication with separation of the next dentinal triangle on the buccal side. Below the photographs of the teeth is the length from the apex of LRA4 to the apex of BRA4 (L4). Scale bar is 0.5 mm. The right teeth are shown in the figure

обособляется еще один треугольник с лингвальной стороны (рис. 7А). При дальнейшем усложнении дополнительный треугольник (8 замкнутых дентиновых пространств) образуется с буккальной стороны (рис. 7Б).

Какой-либо закономерности в особенностях морфотипического разнообразия m1 разных выборок у исследуемых видов не отмечено (табл. 2).

У *A. fortis* смена превалирующего морфотипа III-C-a наблюдается на островах Де-Ливрона (IV-C-a) и Дурново (II-C-a), находящихся в изоляции не менее 10 тысяч лет (Велижанин, 1976). У *A. maximowiczii* превалирующий морфотип II-C-c в Зейском заповеднике (самая северная выборка) сменяется на III-D-c, а в окр. пос. Селемджинск (северо-восточная выборка) – на II-E-c. Особи *A. maximowiczii*, имеющие m1 с “экономусным” типом слияния, обнаружены в окр. г. Благовещенск (5.26%), в окр. села Новопетровка (4.83%), окр. села Усть-Ивановка (11.55%) и окр. села Селемджинск (3.57%). *A. maximowiczii* с m1 с замкнутыми T6 (8 замкнутых дентиновых пространств)

встречаются в окр. г. Благовещенск (5.26%), в окр. села Новопетровка (1.61%), в окр. села Невер (1.02%), в Зейском заповеднике (14.81%). Одна особь, отловленная в ЕАО, имела зуб с замкнутой T6.

Как показало сравнение особенностей разнообразия морфотипов m1 двух изучаемых видов, 15 морфотипов у них имеют схожее строение (табл. 3, рис. 4). Таким образом, при нахождении отдельных ископаемых изолированных зубов с подобным строением m1 возникает большая вероятность их ошибочной идентификации. Очевидно, что в первую очередь необходимо будет уточнить размеры этих зубов. Длина нижнего переднего коренного зуба (m1) у современных *A. fortis* варьируют от 2.71 до 3.85 мм ($n = 617$), у *A. maximowiczii* от 2.36 до 3.24 мм ($n = 397$). Таким образом, все зубы, длина которых более 3.24 мм, можно будет отнести к *A. fortis*, и все зубы, длина которых менее 2.71 мм, можно отнести к *A. maximowiczii*. Необходимо также учесть, что общие морфотипы имеются у 65.3% m1 *A. fortis* и 53.4% m1 *A. maximowiczii*,

Таблица 3. Схожие морфотипы *A. fortis* и *A. maximowiczii*, их встречаемость (%), количество (*n*) и 95% доверительный интервал (метод Клоппера–Пирсона)

Table 3. Similar morphotypes of *A. fortis* and *A. maximowiczii*, their occurrence (%), number (*n*) and 95% confidence interval (Clopper–Pearson method)

Морфотип	<i>A. fortis</i>			<i>A. maximowiczii</i>		
	Встречаемость	<i>n</i>	Доверительный интервал	Встречаемость	<i>n</i>	Доверительный интервал
I-C-a	0.81	5	[0.26. 1.87]	1.06	4	[0.27. 2.55]
I-C-c	0.16	1	[0.0. 0.9]	4.24	16	[2.32. 6.45]
I-D-a	1.61	10	[0.78; 2.95]	0.53	2	[0.06. 1.8]
II-C-a	8.87	55	[6.75. 11.39]	4.24	16	[2.32. 6.45]
II-C-c	2.9	18	[1.73. 4.55]	15.38	58	[11.26. 18.43]
II-D-a	1.29	8	[0.56. 2.53]	0.8	3	[0.16. 2.19]
II-D-c	0.48	3	[0.1. 1.41]	7.96	30	[5.14. 10.59]
II-E-a	0.16	1	[0.0. 0.9]	0.53	2	[0.06. 1.8]
II-E-c	0.16	1	[0.0. 0.9]	8.49	32	[5.56. 11.16]
III-C-a	30.48	189	[26.88. 34.27]	1.33	5	[0.41. 2.91]
III-C-c	4.68	29	[3.15. 6.65]	3.45	13	[1.75. 5.52]
III-D-a	10.97	68	[8.62. 13.7]	0.27	1	[0.01. 1.39]
III-D-c	1.45	9	[0.67. 2.74]	4.24	16	[2.32. 6.45]
III-E-a	0.81	5	[0.26. 1.87]	0.27	1	[0.01. 1.39]
III-E-c	0.48	3	[0.0. 0.9]	2.65	10	[1.21. 4.57]

Примечания. При подсчете встречаемости в этой таблице общее количество экземпляров рассматривалось без учета морфотипов с “экономусным слиянием” и замкнутой Т6.

Notes. When calculating the occurrence in this table, the total number of specimens was considered without taking into account morphotypes with “economus fusion” and closed T6.

однако большинство подобных морфотипов встречается редко (табл. 3).

Эти виды различаются и по встречаемости сходных морфотипов. Так, наиболее часто встречающийся морфотип **III-C-a** у *A. fortis* (30.48%) у *A. maximowiczii* является обычным и составляет 1.33% от всех морфотипов. Наиболее часто встречающийся морфотип **II-C-c** у *A. maximowiczii* (15.38% без учета зубов с “экономусным” типом и замкнутой Т6), у *A. fortis* составляет 2.9% от всех обнаруженных морфотипов у этого вида.

Таким образом, при анализе проблемных зубов, т.е. имеющих сходный у этих видов морфотип,

вероятность их отнесения к тому или иному виду определяется, в том числе, относительной частотой встречаемости соответствующего морфотипа в известных выборках этих видов. В то же время известно, что соотношение морфотипов в популяциях может изменяться со временем и не всегда полностью соответствует современному состоянию, как это показано, например, для восточной полевки (Винокурова и др., 2022). В связи с этим интерпретация подобных находок носит вероятностный характер, и наиболее корректным является их отнесение к “серой зоне” (*Alexandromys* ex gr. *fortis*–*maximowiczii*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Э.А., Голенцев Ф.Н. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из южного Приморья (пещера “Близнец”) // Труды Зоологического института АН СССР. 1986. Т. 156. С. 134–142.
2. Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. 1973. Т. 3. С. 104–118.
3. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
4. Бородин А.В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 100 с.
5. Васильева И.А. Изучение изменчивости жевательной поверхности М3 у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. 1978. Вып. 5. № 7. С. 96–101.
6. Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. 1976. Т. 231. № 1. С. 205–207.
7. Винокурова М.А., Гусев А.Е., Тиунов М.П. Сравнительный морфотипический анализ первых нижнекоренных зубов восточной полевки *Alexandromys fortis* (Büchner 1889) островных и ископаемых популяций юга Дальнего Востока России (Приморский край) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 2. С. 213–227.
8. Войта Л.Л., Голенцев Ф.Н., Тиунов М.П. Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России // Труды Зоологического института РАН. 2019. Т. 323. № 3. С. 313–346.
9. Еремина И.В. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки // Физиологическая и популяционная экология животных. 1974. Вып. 2. № 4. С. 77–91.
10. Картавцева И.В., Шереметьева И.В., Романенко С.А., Гладких О.Л., Рябкова А.В. Изменчивость хромосом полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) // Цитология. 2013. Т. 55. № 4. С. 261–263.
11. Картавцева И.В., Степанова А.И. Полевки рода *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) Среднеамурской низменности и описание четырех новых вариантов кариотипа *Alexandromys maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 10. С. 98–114.
12. Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 1. С. 111–117.
13. Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 208 с.
14. Костенко В.А., Нестеренко В.А. Особенности территориального распределения грызунов и его динамики в Южном Приморье // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. С. 54–71.
15. Круковер А.А., Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок // Препр. ИГиГ СО АН СССР, 1989. № 12. Новосибирск: 39 с.
16. Лисовский А.А., Оболенская Е.В. Структура краниометрического разнообразия серых полевок *Microtus* подрода *Alexandromys* // Труды Зоологического института РАН. 2011. Т. 315. № 4. С. 461–477.
17. Маркова Е.А. Оценка сложности щечных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 8. С. 968–980.
18. Мейер М.Н., Голенцев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий // Труды зоологического института РАН. 1996. Т. 232. Санкт-Петербург: 320 с.
19. Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы “maximowiczii” (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. 1993. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.
20. Поздняков А.А. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus* s. lato, Rodentia) // Журнал общей биологии. 1995. Т. 56. № 2. С. 172–178.
21. Поздняков А.А. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 2. С. 127–139.
22. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Васильева Т.В., Аднагулова А.В. Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Генетика. 2015. Т. 51. № 10. С. 1154–1162.
23. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Моролдоев И.В., Баженов Ю.А., Голенцев Ф.Н. Формирование генетической структуры популяций дальневосточной полевки (*Alexandromys fortis*, Rodentia, Arvicolinae) на северной периферии ареала // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 10. С. 1173–1189.

24. Шереметьева И.Н. Видовой состав и распространение серых полевок Забайкалья и Дальнего Востока России // Амурский зоологический журнал. 2023. Т. 15. № 4. С. 724–743
25. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Горобейко У.В., Баженов Ю.А., Моролдоев И.В., Войта Л.Л. Филогеографическая структура *Alexandromys maximowiczii* Shrenck, 1859 (Rodentia, Cricetidae): сопоставление данных изменчивости контрольного региона мтДНК и полиморфизма хромосом // Генетика. 2024. Т. 60. № 4. С. 58–68.
26. Фадеева Т.В. Пространственно-временная морфологическая изменчивость выборок первых нижнекоренных зубов полевок-экономок // Труды Зоологического института РАН. 2005. Т. 306. С. 180–201.
27. Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E.V. et al. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions // Russian journal of theriology. 2008. Vol. 7. № 2. P. 89–97.
28. Omelko V.E., Kuzmin Y.V., Tiunov M.P., Voyta L.L., Burr G.S. Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East // Proceeding of the Zoological Institute RAS. 2020. Vol. 324. № 1. P. 124–145.
29. Osipova E., Danukalova G., Tiunov M. Late Pleistocene and Holocene malacological and theriological faunas from the Tetyukhinskaya Cave (southern Far East, Russia) and their palaeoecological implications // Palaeoworld. 2024. Vol. 33. P. 241–256.
30. Rabeder G. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // Beiträge zur Paläontologie von Österreich. 1981. № 8. P. 1–373.
31. Van der Meulen A.J. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia, (Orvieto, Italy), with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // Quaternaria. 1973. Vol. 17. P. 1–144.
32. Wang C.-Q., Gao J.-H., Li M., Guo W.-P., Lu M.-Q., et al. Co-circulation of Hantaan, Kenkeme and Khabarovsk Hantaviruses in Bolshoy Ussuriysky Island, China // Virus Research. 2014. Vol. 191. P. 51–58.

Сведения об авторах

About the authors

Мария Андреевна Винокурова – ведущий инженер, ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток, Российская Федерация
E-mail: vinmary@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7294-5906>

Maria Andreevna Vinokurova – Lead Engineer, Federal scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: vinmary@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7294-5906>

Михаил Петрович Тиунов – д-р биол. наук., ведущий научный сотрудник, ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток, Российская Федерация
E-mail: tiunov@biosoil.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4276-4266>

Mikhail Petrovich Tiunov – Dr. of Sci. in Biology, Leading Researcher, Federal scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: tiunov@biosoil.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4276-4266>

Поступила в редакцию 04.04.2025
После доработки 04.03.2026
Принята к публикации 06.03.2026

Received April 04, 2025
Revised March 04, 2026
Accepted March 06, 2026