

УДК 599.323.5: 575.21

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТРЕТЬЕГО ВЕРХНЕГО ЩЕЧНОГО ЗУБА ХРОСОМНЫХ РАС *ALEXANDROMYS EVORONENSIS* (ARVICOLINAE, RODENTIA) ИЗ ПРИРОДНЫХ И ЛАБОРАТОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2025 И. В. Картавцева^{а,*}, А. А. Поздняков^{б,**}, А. И. Степанова^а,
И. Н. Шереметьева^а, М. В. Павленко^а

^аФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН,
Владивосток, 690022 Россия

^бИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

*e-mail: Kartavtseva@biosoil.ru

**e-mail: pozdnyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 22.01.2025

После доработки 1.07.2025

Принята к публикации 2.07.2025

Эворонская полевка — узкоареальный вид, известный из изолированных популяций трех горных котловин юга Дальнего Востока России. Вид имеет множественный хромосомный полиморфизм, обнаруженный в двух хромосомных расах — “эворон” и “арги”. Проанализирована морфотипическая изменчивость жевательной поверхности 357 третьих верхних моляров (М3) полевок из шести природных выборок (Эворон-Чукчагирская низменность — 2, Верхнебуреинская депрессия — 1, Верхнезейская равнина — 2, верховье р. Амгунь — 1), а также трех групп лабораторного разведения хромосомных рас. Для выделения морфотипов использованы традиционный и комплексный методы. С помощью комплексного метода выделено 16 морфотипов, из которых десять ранее не были описаны для этого вида. Каждая выборка характеризовалась собственным набором основных морфотипов. Число резервных морфотипов в природных выборках было меньше (от 0 до 5), чем в лабораторных группах (от 5 до 10). У особей хромосомной расы “эворон” (выборки Эворон-Чукчагирской низменности) с помощью комплексного метода выявлены морфотипы М3 со слитыми первыми двумя призмами, а также более низкая морфотипическая изменчивость, в сравнении с хромосомной расой “арги” (выборки Верхнебуреинской депрессии и Верхнезейской равнины). Также показано, что хромосомные расы имеют различия по числу морфотипов, показателю асимметрии и частоте их сочетаний. Сравнение коэффициентов сложности М3 двух групп всех разновременных выборок, взятых в 1970-е годы и 2000-е годы из трех межгорных котловин, позволило выявить хронографическую тенденцию увеличения доли простых зубов в сорокалетнем интервале исследований.

Ключевые слова: эворонская полевка, хромосомные расы, моляры, морфотипы, географическая изменчивость М3

DOI: 10.31857/S0044513425090078

В последние годы в многочисленных публикациях показано, что изменение кариотипа сопровождается видообразованием (Murphy et al., 2005; Schubert, 2007; Zhdanova et al., 2007; Schubert, Vu, 2016; Sacerdot et al., 2018; Mudd et al., 2020; Damas et al., 2022; Nosil et al., 2023). Сравнительный анализ генома, включая флуоресцентную гибридизацию хромосом FISH (fluorescence in situ hybridization) более 40 различных видов млекопитающих, со-
ставление упорядоченных карт генов нескольких

представителей различных отрядов млекопитающих, а также крупномасштабное секвенирование геномов человека и мыши позволили создать представление о скоростях и закономерностях хромосомной эволюции в масштабе всего генома, а также о факторах, которые сформировали геномы существующих видов млекопитающих (Murphy et al., 2001). Одним из таких факторов названы хромосомные перестройки. Число хромосомных перестроек в различных группах млекопитающих

не одинаково. Рекордно высокие скорости эволюции кариотипа (одна перестройка в один миллион лет) обнаружены у мышевидных грызунов, псовых, гиббонов и непарнокопытных. Однако каждый из этих отрядов млекопитающих содержит таксоны с медленными темпами хромосомной перестройки (семейство Sciuridae среди грызунов, семейства Felidae и Phocidae среди хищных, человекообразные обезьяны). Сравнительные цитогенетические данные показывают, что высокие скорости хромосомных перестроек, характерные для *Myomorpha*, не сопровождались быстрой эволюцией морфологических признаков (Romanenko et al., 2007). Анализ соотношения цитогенетической изменчивости (изменчивости числа хромосом в результате их слияния) и морфологической дифференциации у млекопитающих на внутривидовом уровне “не дал оснований считать сколько-нибудь существенным вклад структурных преобразований кариотипа в эволюционную трансформацию экзотипических признаков” (Гилева, 1990, с. 76). Так, исследование морфотипической изменчивости жевательной поверхности моляров (M3, m3 и m1) (Якименко, Воронцов, 1982) слепушонка надвида *Ellobius talpinus* (живущих в речных долинах Таджикистана) не выявило связи хромосомных перестроек с морфотипической изменчивостью у хромосомных форм. Морфологических исследований хромосомных форм по множественным тандемным слияниям нет. Обнаружение у эворонской полевки двух хромосомных рас (Kartavtseva et al., 2021), различающихся по пяти тандемным и двум робертсоновским слияниям, делает вид удобным объектом для исследования микроэволюционных процессов в изолированных природных популяциях на различных уровнях — молекулярном, клеточном и организменном.

Эворонская полевка (*Alexandromys evoronensis* (Kovalskaya et Sokolov, 1980)) — эндемичный вид северо-востока Азии, юга Дальнего Востока России, представлена тремя изолированными популяциями и двумя хромосомными расами — “эворон” ($2n = 38-41$) и “арги” ($2n = 34-37$) (Kartavtseva et al., 2021). Кариотип вида характеризуется множественными хромосомными структурными перестройками — центрическими и тандемными слияниями. Если центрические слияния в основном не являются вредными и часто встречаются в популяциях млекопитающих, то тандемные слияния, как правило, летальны (Dobigny et al., 1917). Эворонская полевка является уникальным видом по наличию внутри- и межпопуляционного полиморфизма по тандемным слияниям. В эти слияния вовлечены одиннадцать хромосом, четыре из которых вовлечены и в акроцентрические слияния. Всего было описано 20 вариантов кариотипа (Kartavtseva et al., 2021).

Образование многих видов полевок рода *Microtus*, по данным дифференциального окрашивания и FISH хромосом, сопровождалось как центромерными, так и тандемными перестройками (Modi, 1987; Lemskaya et al., 2010), однако полиморфизм, связанный с множественными тандемными слияниями, известен только для эворонской полевки (Kartavtseva et al., 2021). Этот вид является удобным объектом в исследовании роли тандемных слияний в морфотипической изменчивости моляров полевок подсемейства Arvicolinae. Разнообразие моляров полевок без анализа их генетической изменчивости относительно хорошо изучено (Огнев, 1950; Ангерман, 1973; Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Поздняков, 1993; Бородин, 2009; Koenigswald, 1980; Rabeder, 1986; Kawamura, 1988; Chaline et al., 1999; Fejfar et al., 2011; Voyta et al., 2013; Markova, Smirnov, 2018; Markova et al., 2019; Винокурова и др., 2022; Moroldoev et al., 2024 и др.). Морфотипическая изменчивость моляров была изучена для одной популяции эворонской полевки (Мейер и др., 1996; Поздняков, 1993).

Вид был описан из долины оз. Эворон в Эворон-Чукчагирской низменности Хабаровского края (Ковальская, Соколов, 1980). Ранее особей с западного берега оз. Эворон относили к полевке Максимовича (*A. taximowiczii* Shrenck, 1858) (Огнев, 1950; Гептнер, Швецов, 1960; Кузиков и др., 1979). В результате исследования фауны и численности мелких млекопитающих Амуро-Буреинского междуречья на юге Дальнего Востока России зоологами Научно-исследовательского института эпидемиологии и микробиологии АМН СССР (НИИЭМ) была добыта полевка, впоследствии определенная как полевка Максимовича. Исследовано пять пунктов четырех отрезков строящейся Байкало-Амурской железной магистрали (БАМ), расположенных между г. Комсомольск-на-Амуре и пос. Чегдомын (1975–1977 гг.): Эворонском, Верхне-Амгунском, Дуссе-Алинском и Чегдомынском (Кузиков и др., 1979). Исследователи этой же группы сообщали, что в этой части строящегося БАМа не были обнаружены два других вида, отмеченных здесь ранее, — *A. fortis* (Büchner, 1889) и *A. oeconomus* (Pallas, 1776) (Кузиков и др., 1979). Э.И. Коренберг обратил внимание В.Е. Соколова, директора Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова Академии наук СССР (Москва), на необходимость уточнения видовой принадлежности серых полевок с побережья оз. Эворон. В работе (Ковальская, Соколов, 1980, с. 1409), посвященной исследованию хромосом этих полевок, указано: “В 1976–1978 гг. сотрудниками лаборатории медицинской зоологии Института эпидемиологии АМН СССР была собрана серия серых полевок с побережья озера Эворон (Хабаровский край, Солнечный р-н). Полевки из Хабаровского края, переданные

нам в 1976 г. для определения по некоторым особенностям черепа, оказались близкими полевке Максимовича, но отличались от последней более крупными размерами тела и черепа. Сопоставление кариотипов полевков с оз. Эворон и полевков Максимовича, а также гибридизации этих форм свидетельствуют о видовой самостоятельности полевков, пойманных на севере Хабаровского края". В этой работе на основании данных хромосомного анализа и на результатах экспериментальной гибридизации эворонской полевки с муйской полевкой и полевкой Максимовича (были получены стерильные гибриды первого поколения) был описан новый вид — эворонская полевка. Позже аналогичные результаты были получены и другими исследователями (Мейер и др., 1996; Bikchurina et al., 2023). По хромосомным наборам эворонская полевка отличалась от близкого к ней вида — полевки Максимовича. На момент описания вида кариотип *A. evoronensis* по числовым характеристикам имел $2n = 38-40$, $NF = 52-58$, а *A. maximowiczii* — $2n = 38-44$, $NF = 54-62$ (Ковальская, Соколов, 1980). В исследовании экологии эворонской полевки Эворонского отрезка БАМа (Ковалевский и др., 1980, с. 206–207) сказано, что "в публикации (Кузиков и др., 1979) *M. evoronensis* фигурирует под названием "полевка Максимовича". На восточной части трассы БАМ этот зверек распространен до верховьев р. Амгунь, но наиболее обычен на равнинах Чукчагир-Эворонской впадины. Наибольшей численности достигает в крупных, занимающих сотни квадратных километров приозерных котловинах". Таким образом, согласно результатам многолетних зоолого-паразитологических работ (Кузиков и др., 1979; Ковалевский и др., 1980), *A. evoronensis* обитает в двух межгорных котловинах — на Эворон-Чукчагирской низменности (Эворонский участок) и в Верхнебуреинской впадине (Чегдомынский участок). Несмотря на эти данные, особей из окрестностей пос. Полины Осипенко (Эворон-Чукчагирской низменности) относили к дальневосточной полевке (*A. fortis*) (Тагирова, 1998). Полевков из бассейна р. Ургал (Верхнебуреинской впадины) продолжали считать полевкой Максимовича (Костенко, 2000; Shenbrot, Krasnov, 2005).

Позже принадлежность полевков из долины р. Ургал к эворонской полевке была генетически подтверждена (Шереметьева и др., 2016), и этот вид обнаружен в Верхнезейской равнине Амурской области (Шереметьева и др., 2017). Так как этот вид надежно диагностируется лишь генетическими методами, не удивительно, что полевков из межгорных котловин относили к морфологически сходному виду — полевке Максимовича.

Исследование кариотипов полевков трех изолированных популяций на юге Дальнего Востока России позволило описать две хромосомные

расы, различающиеся структурными перестройками (Робертсоновскими и tandemными слияниями хромосом). Так, к хромосомной расе "эворон" с $2n = 38-41$, $NF = 54-59$ были отнесены полевки Эворон-Чукчагирской низменности в Хабаровском крае (Картавцева и др., 2021), а к хромосомной расе "арги" с $2n = 34, 36, 37$, $NF = 51-56$ отнесены особи из Верхнезейской равнины в Амурской области и Верхнебуреинской впадины в Хабаровском крае (Kartavtseva et al., 2021). Принадлежность двух хромосомных рас к одному виду сначала была поставлена нами под сомнение, так как расы имели большие кариотипические различия. Получение плодovитого потомства гибридов при скрещивании хромосомных рас "эворон" и "арги" позволило считать их одним видом (Kartavtseva et al., 2021). По морфометрическим характеристикам тела особи из трех популяций практически не различались (Картавцева и др., 2022). Исследование мейоза гибридов первого поколения между особями трех изолированных популяций двух хромосомных рас (Bikchurina et al., 2023) показало, что хромосомные перестройки не приводят к нарушению спаривания хромосом и снижению частоты рекомбинации (do not lead to chromosome-pairing failure, a decrease in recombination frequency). Эти данные подтверждали принадлежность полевков двух рас к одному виду. Выявленные нарушения протекания мейоза у гибридов (F1) между эворонской полевкой и муйской полевкой, а также между эворонской полевкой и полевкой Максимовича подтвердили валидность трех видов группы "maximowiczii" (*A. evoronensis*, *A. maximowiczii* и *A. mufjanensis*) и значимую роль хромосомных перестроек в видообразовании. Полевки по молекулярно-генетическим данным в подсемействе Arvicolinae являются молодыми (Абрамсон, Лисовский, 2012). Именно для этих видов обнаружен множественный хромосомный полиморфизм. Это означало, что кариотип в каждом из этих видов все еще не стабилизировался.

Границы распространения эворонской полевки на юге Дальнего Востока России расширяются с каждой новой находкой. По данным последних находок (Шереметьева и др., 2016, 2017) был очерчен предположительный ареал (рис. 1Б) эворонской полевки (Kryštufek, Shenbrot, 2022), который все еще нуждается в уточнении. Так, на карте в этой работе отсутствуют еще две новые находки: на левом берегу р. Бурея (рис. 1А), в месте впадения в нее р. Ургал (51.05 с.ш. и 132.31 в.д.) (Шереметьева и др., 2023), и в 120 км южнее предыдущей точки (50.01 с.ш. и 132.03 в.д.) (Kartavtseva et al., 2023), но этот локалитет находится за границами представленного ареала.

Первое исследование рисунка поверхности моляров эворонской полевки (Ковальская, Соколов,

1980) позволило выявить отличие от полевки Максимовича по частоте встречаемости преобладающего морфотипа третьего верхнего зуба (МЗ). Для определения преобладающего морфотипа использовали традиционный подход (по: Rödig, Börner, 1905) — учитывали число входящих и выходящих углов зуба с лингвальной и лабиальной сторон. Особи полевок из terra typica (берег оз. Эворон, исток р. Девятка) (из Ковальская, Соколов, 1980) по частоте встречаемости имели два преобладающих морфотипа — 4/3 (0.32) и 4/4 (0.23). В этой работе отмечено, что морфотип 4/3 исследуемых особей имеет низкую частоту относительно таковой полевки Максимовича (частота этого морфотипа никогда не была меньше 0.45). По данным других авторов (Мейер и др., 1996) (берег оз. Эворон, устье р. Одан), преобладающими морфотипами были 4/4 (0.30) и 5/4 (0.30). Морфотип 4/3 у эворонской полевки в этой работе встречался с еще более низкой частотой (около 0.18), в то время как для полевки Максимовича частота этого морфотипа (около 0.6) была высокая.

Для МЗ выделено шесть морфотипов, для первого нижнего зуба (m1) — один морфотип, имеющий сходство с морфотипом полевки Максимовича (Ковальская, Соколов, 1980; Мейер и др., 1996). Мейер и соавторы (1996) сопоставление полученных ими частот морфотипов МЗ с ранее опубликованными данными Ковальской и Соколова (1980) не проводили. В работе Мейер и др. (1996) было только отмечено большое сходство МЗ с тождественными зубами муйской полевки. В таблице для определения видов, для эворонской и муйской полевок было сказано, что: “число выступающих углов на третьем верхнем коренном (МЗ) с внутренней стороны равно 5, с наружной — 4 или 5” (Мейер и др., 1996, с. 288). Таким образом, авторы придавали большое значение морфотипам МЗ для видовой диагностики, несмотря на то, что отличия частотные, а не дискретные.

В основу использования другого метода (Поздняков, 1993, 2003, 2004), в исследовании изменчивости моляров видов рода *Alexandromys* (включая эворонскую полевку долины оз. Эворон), был взят метод, предложенный ранее Большаковым с соавторами (Большаков и др., 1980) для серых полевок. В этой работе для МЗ учитывали как число слившихся треугольников (замкнутых полей), так и особенности очертания жевательной поверхности. Этот подход был назван “комплексным”. Слияние призм и число углов всего зуба рассматривали отдельно и строили решетку для выделения морфотипов. Метод, используемый А.А. Поздняковым, аналогичен предложенному ранее. Отличие нового подхода в том, что отсутствовала решетка исследуемых признаков, и в том, что числа призм зуба

были обозначены буквами. Вместо обозначения чисел углов всего зуба, с каждой стороны обозначали числа углов задней непарной петли (талонуса). По сути, это тот же комплексный подход.

В настоящее время не ясно, какие морфотипы МЗ эворонской полевки популяции с берегов оз. Эворон (хромосомной расы “эворон”), определенные ранее по классической методике (Мейер и др., 1996), соответствуют морфотипам, определенным для той же популяции по комплексной методике (Поздняков, 1993). Также не ясно, как изменчивость, по данным двух подходов, прослеживается в популяциях хромосомной расы “арги”.

Известно, что географическая изоляция — один из важных факторов видообразования. Хромосомные перестройки быстрее фиксируются в изолированных (малых), чем в больших популяциях и могут служить одним из факторов видообразования (King, 1995). Обнаружение изолированных хромосомно-полиморфных популяций (имеющих не только различные кариотипические характеристики (2n и NF), но и различные пары хромосом, участвующие в перестройках (в основном tandemные слияния)) полевок из трех межгорных котловин на юге Дальнего Востока дает основание предполагать, что, наряду с хромосомными различиями, могут быть обнаружены и морфотипические различия МЗ. Исследование морфотипической и генетической изменчивости эворонской полевки делает ее удобной моделью для исследования микроэволюционных процессов на начальных этапах видообразования. В настоящее время работ по сопряженности хромосомной и морфотипической изменчивости у млекопитающих на стадии видообразования крайне мало (Heng, Heng, 2023).

Цель настоящей работы — оценить морфотипическое разнообразие третьего верхнего моляра эворонской полевки (как природных, так и лабораторных выборок) изолированных популяций двух хромосомных рас из трех географических регионов юга Дальнего Востока России — Эворон-Чукчагирской низменности, Буреинской впадины и Верхнезейской равнины с использованием двух методов — традиционного и комплексного. Полученные морфотипические результаты были сопоставлены с данными кариологического и молекулярно-генетического анализов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследована морфотипическая изменчивость формы жевательной поверхности МЗ ($n = 157$) эворонской полевки из природных популяций трех географических регионов юга Дальнего Востока России: Эворон-Чукчагирской низменности, Буреинской впадины и Верхне-Зейской равнины (рис. 1А).

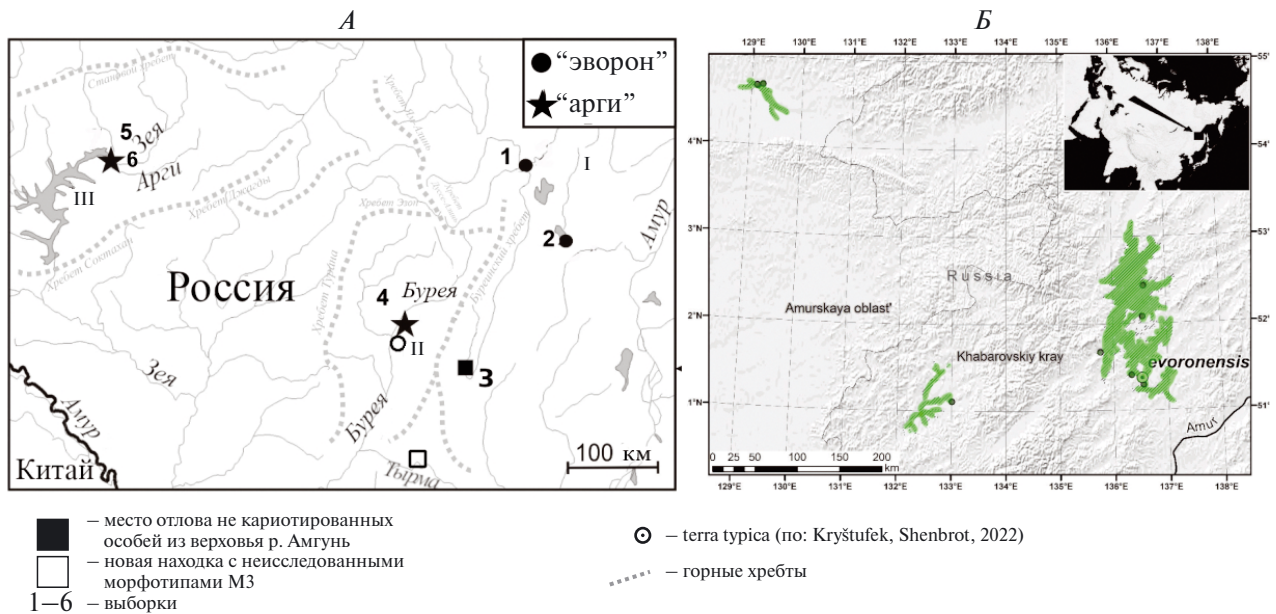


Рис. 1. А — места сбора материала *Alexandromys evoronensis* двух хромосомных рас (“эворон” и “арги”) из трех межгорных котловин юга Дальнего Востока: в Хабаровском крае — Эворон-Чукчагирская низменность (I) и Верхнебуреинская депрессия (II); в Амурской области — Верхнезейская равнина (III); Б — реконструированная карта ареала (по: Kryštufek, Shenbrot, 2022).

Также исследованы зубы полевок лабораторного разведения полевок из Эворон-Чукчагирской низменности ($n = 66$), Верхнезейской равнины ($n = 126$) и Верхнебуреинской депрессии ($n = 8$). Всего исследовано 357 зубов. В анализ не вошли аномальные зубы полевок лабораторного разведения. В анализ включены как правые, так и левые зубы от 180 особей.

Для эворонской полевки из природных популяций было сформировано 6 выборок (табл. 1). Так как некоторые особи, изученные в настоящей работе, ранее были исследованы двумя генетическими методами — кариологическим (Картавцева и др., 2021; Kartavtseva et al., 2021) и молекулярно-генетическим (Шереметьева и др., 2016, 2017, 2023), то в этих работах для обозначения особей была предусмотрена сложная нумерация. Так, № 4582/136–19 обозначает номера хромосомного/молекулярного исследования. В молекулярно-генетическом номере последние две цифры указывают на год отлова или забоя лабораторных животных. Описания особей с этими номерами ранее опубликованы в указанных работах. Не кариотипированные полевки имеют только молекулярный номер. Номера животных лабораторных групп включают букву “L”. Ранее, при исследовании мейоза потомства эворонских полевок из различных географических выборок была предложена кодировка животных (Bikchurina et al., 2023), которая с небольшой модификацией использована

в настоящей работе (табл. 1). Первые две буквы (EV) кодируют видовое название. Для хромосомной расы “эворон” (Evoron) добавлена буква E (EV_E), для хромосомной расы “арги” (Argy) добавлена буква A (EV_A). Маленькие буквы после названия хромосомной расы кодируют название локалитета. Шесть выборок из пяти природных популяций (рис. 1) были приурочены к трем географическим регионам (I–III).

I — Эворон-Чукчагирская низменность (Хабаровский край)

Из этого региона исследованы две кариотипированные выборки — № 1 и № 2 (табл. 1, рис. 1; черные кружки). Каждая выборка объединяет по две разновременные выборки, географически близко расположенные. Расстояние между выборками № 1 и № 2 по прямой линии составляет около 100 км. Полевки этих выборок отнесены к хромосомной расе “эворон”, так как у них одинаковые пары хромосом были вовлечены в структурные перестройки, приводящие к изменению числа хромосом (Картавцева и др., 2021).

Выборка № 1 (EV_E_po) составлена из двух выборок (EV_E_po_1 и EV_E_po_2), взятых в различные годы в окрестности пос. Полины Осипенко (табл. 1). Сборы проведены И.В. Картавцевой и И.Н. Шереметьевой. Морфотипы МЗ определены И.В. Картавцевой и А.И. Степановой.

Таблица 1. Материал для исследования формы жевательной поверхности *Alexandromys evoronensis*

Выборки		Локалитеты (число образцов зубов / год)	Координаты	Хромосомная раса
№	Код			
Хабаровский край				
1	EV_E_po_1	Район им. Полины Осипенко, правый берег р. Амгунь (8 / 2008 г.)	52°26' с.ш., 136°34' в.д	“эворон”
1L	EV_E_po_2	Там же (12 / 2016 г.)	51°22' с.ш., 136°31' в.д	“эворон”
	EV_E_po L	Там же (66 / 2017–2021 гг.)		
	EV_E_ev	Солнечный р-н, долина оз. Эворон, берег р. Де-вятка, terra typica (27 / 1978 г.)		
	EV_E_odan	Солнечный р-н, берег устья р. Одан (22 / 1979 г.)	51°24' с.ш., 136°16' в.д.	“эворон”
3	EV_?_amg	Верхнебуреинский район, верховье р. Амгунь, Буреинский хребет (8 / 1976 г.)	50°035' с.ш., 134°045' в.д	?
4	EV_A_urg	Верхнебуреинский район, окрест. пос. Усть-Ургал, восточный берег р. Буря, близ устья р. Ургал (52 / 2019 г.)	51°07' с.ш., 132°31' в.д	“арги”
4L	EV_A_urg L	Там же (8 / 2020 г.)		
Амурская область				
5	EV_A_argy	Зейский район, берег р. Арги, в районе соединения протокой рек Арги и Зея (18 / 2015 г.)	54°40' с.ш., 129°06' в.д	“арги”
5L	EV A_argy L	Там же (126 / 2017–2019 гг.)	Нет данных	“арги”
6	EV ? argy	Там же (10 / 1973 г.)		

Выборка № 2 также объединяет две выборки западного берега оз. Эворон, собранные в разное время (табл. 1). Первая выборка (1978 г.) — EV_E_ev (terra typica), отлов полевок проведен зоологами НИИЭМ АМН СССР им. Н.Ф. Гамалеи. Полевки кариотипированы Ю.М. Ковальской без указания номеров животных (Ковальская, Соколов, 1980). Коллекция черепов хранится в Зоологическом музее МГУ, г. Москва. Морфотипы МЗ определены А.А. Поздняковым. Вторая выборка (1979 г.) — EV_E_odan, место отлова расположено в 12 км северо-западнее от terra typica (ранее ж.д. станция Эворон). Коллекция черепов хранится в Зоологическом институте РАН, г. Санкт-Петербург, коллектор Ф.Н. Голенищев. Пять особей кариотипированы С.И. Раджабли и О.Л. Саблиной, без указания номеров животных (Мейер и др., 1996). Полевки этой выборки отнесены к хромосомной расе “эворон” (Картавцева и др., 2021). Морфотипы МЗ определены А.А. Поздняковым.

Выборку № 3, EV_?_amg (табл. 1, рис. 1), взятую в верховье р. Амгунь, мы условно отнесли к выборкам Эворон-Чукчагирской низменности, так как среднее течение р. Амгунь проходит через эту низменность. Материал был собран в ходе экспедиции Научно-исследовательского института эпидемиологии и микробиологии АМН СССР (НИИЭМ АМН СССР им. Н.Ф. Гамалеи) в районе Байкало-Амурской Магистралей (БАМ) с 4 по 8 июля 1979 г. Материал был

передан В.В. Николаевым в Зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН и находился среди неинвентаризованных и неопределенных образцов. При разборе этих образцов в начале 90-х годов А.А. Поздняков обратил внимание, что размеры черепа полевок этой выборки в значительной степени превышали размеры черепов полевок Максимовича. Поскольку место сбора находилось ближе к оз. Эворон, чем известные локалитеты полевок Максимовича, то материал был квалифицирован как эворонская полевка, с чем согласилась Л.И. Галкина. Морфотипы МЗ определены А.А. Поздняковым.

II – Верхнебуреинская депрессия (Хабаровский край)

Выборка № 4 EV_A_urg (табл. 1, рис. 1) добыта в окрестностях устья р. Ургал. Сборы проведены И.В. Картавцевой и И.Н. Шереметьевой, кариотипированы И.В. Картавцевой (Kartavtseva et al., 2021). Морфотипы МЗ определены И.В. Картавцевой и А.И. Степановой

III – Верхнезейская равнина в Амурской области

Выборка № 5, EV_A_argy (табл. 1, рис. 1), сборы И.В. Картавцевой и И.Н. Шереметьевой (2015 г.). Из 11 отловленных полевок две имели аномальные зубы, которые не вошли в наш анализ. Сборы проведены И.В. Картавцевой и И.Н. Шереметьевой,

кариотипированы И.В. Картавцевой (Kartavtseva et al., 2021). Морфотипы МЗ определены И.В. Картавцевой и А.И. Степановой.

Выборка № 6, EV_?_argy (табл. 1, рис. 1). Кариотипы не исследованы, сборы В.М. Сапаева (1973 г.), берег р. Арги. Черепа пяти полевок (определенных В.А. Костенко как “полевка Максимовича”) обнаружены нами в 2024 г. в коллекции В.А. Костенко ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. В монографии Костенко (2000, с. 124) указано, что коллекция В.М. Сапаева (р. Арги) хранится в Институте водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск. Однако по личному сообщению Б.А. Воронова, работавшего с В.М. Сапаевым, коллекция была утеряна. Так как в поисках полевки Максимовича в Верхнезейской равнине, в месте полевых работ В.М. Сапаева в устье р. Арги мы отловили только эворонскую полевку, то в настоящей работе относим ее к эворонской полевке. Эта выборка не кариотипирована, поэтому в коде выборки ставим знак вопроса.

Расстояние по прямой линии между выборкой № 4, а также двумя выборками № 5 и № 6 составляет около 450 км.

Лабораторные группы

Мы приводим данные родоначальников (давших потомство) для каждой лабораторной группы полевок (табл. 1), так как их номера, хромосомные и молекулярно-генетические характеристики приведены в опубликованных статьях (см. методы) и будут использованы в дальнейших исследованиях. В заголовке статьи мы используем термин “популяция” как население данного вида в конкретном месте. В дальнейшем для того, чтобы подчеркнуть отличие выборок из лаборатории от выборок, полученных

из природы, лабораторные выборки мы будем называть “лабораторные группы”.

Группа 1L (EV_E_po L). Потомство получено от самок №№ 0062/93–16, 0061/94–16 и самца № 0060/58–16 (содержались вместе) из выборки № 1 (EV_E_po) в результате разведения с 2018 по 2021 г. (F1–F3). Одна из самок погибла после того, как дала помет. В дальнейшем потомство было получено от одной самки и того же самца.

Группа 4L (EV_A_urg L). Единственный помет получен от самки № 4646 и самца № 4651.

Группа 5L (EV_A_argy L). Потомство получено от одной самки № 3992/22–15 и двух самцов №№ 3995/25–15 и 3996/26–15.

Лабораторное разведение полевок проведено И.Н. Шереметьевой и М.В. Павленко на базе экспериментального участка ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Условия разведения и содержания полевок опубликованы (Павленко и др., 2017).

Черепки полевок из природных выборок №№ 1, 4, 5 и 6 и всех лабораторных групп хранятся в Биоресурсной коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (рег. Номер 2797657).

Методика морфотипического анализа

Традиционный метод. Практика выделения морфотипов МЗ серых полевок имеет длинную историю. В первой работе, в которой описана изменчивость МЗ обыкновенной полевки (Rödig, Börner, 1905), учитывали число выходящих углов с внутренней и внешней сторон (рис. 2).

Схема основных морфотипов МЗ эворонской полевки (рис. 2) демонстрирует данные, полученные комплексным и традиционным методами.

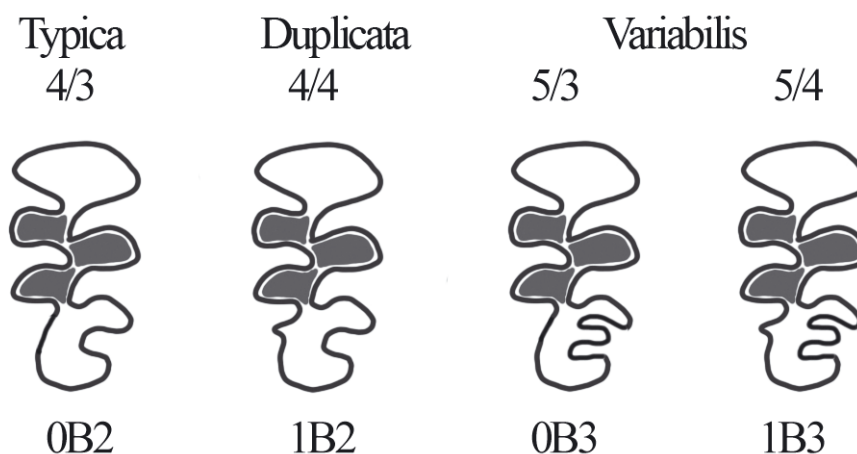


Рис. 2. Схема четырех основных морфотипов окклюзионной поверхности МЗ *Alexandromys evoronensis* с обозначениями, использованными в двух методиках. Обозначения по традиционной методике — над схемами зуба, по комплексной методике — под схемами зуба. Более подробно сопоставление обозначений морфотипов по двум методикам указано в табл. 2.

Этот традиционный способ описания вариантов очертания МЗ использовали и позже, обозначая их дробью, отражающей число выступающих углов в зубе с лингвальной (внутренней, со стороны языка) и лабиальной (наружной, щечной или буккальной) сторон: 3/3, 4/3, 4/4, 5/4 и т.д. Также этим морфотипам давали и особые названия: simplex — 3/3, typica — 4/3, duplicata — 4/4, complex или variabilis — 5—4/3—5. В основополагающей работе (Rösig, Börner, 1905) число выступающих углов указано в другой очередности — с лабиальной (наружной, щечной или буккальной) стороны и число выступающих углов в зубе с лингвальной (внутренней, со стороны языка) стороны.

Комплексный метод. Многие исследователи, наряду с учетом числа выступающих углов, обращали внимание и на число замкнутых полей МЗ, обозначая их римскими цифрами и объединяя в таблице с классами складчатости, которые, в свою очередь, обозначали арабскими цифрами (Огнев, 1950; Ангерман, 1973; Большаков и др., 1980). При выделении морфотипов особое внимание в этих работах было уделено очертанию талонуса (Малева, 1976; Большаков и др., 1980), но отдельно его не анализировали. Для некоторых видов была прослежена и географическая изменчивость морфотипов МЗ (Большаков и др., 1980; Guthrie, 1971; Markova et al., 2010, 2019; Tiunov et al., 2013).

Очевидно, что по данным двух признаков наиболее естественна комбинативная классификация моляров, изображаемая в форме таблицы (Покровский и др., 1975; Васильева, 1978; Большаков и др., 1980). Такая методика удобна для анализа изменчивости отдельных выборок. Она дает возможность предсказания, какие морфотипы могут быть еще найдены, так как в построенных таблицах остаются незаполненные ячейки. Однако полученные

табличные данные затрудняют сравнение изменчивости морфотипов разных выборок и без существенной переделки не дают возможности проведения статистического анализа.

Новый метод, основанный на описании морфотипов по изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего (МЗ) моляра (Поздняков, 1993, 2003) позволил дать подробную характеристику морфотипической изменчивости моляров видов рода *Alexandromys*: *A. fortis*, *A. maximowiczii*, *A. mujanensis* и *A. evoronensis*.

В соответствии с этой методикой (Поздняков, 1993) учитывали число замкнутых полей перед талонусом, исключая переднюю непарную петлю, и число выходящих зубцов на талонусе как с буккальной (наружной), так и с лингвальной (внутренней) сторон (рис. 3). По числу замкнутых полей выделяли **классы**, которые обозначали латинскими буквами: один замкнутый треугольник — **Y**, два — **A**, три — **B**, четыре — **C**, пять — **D**. Треугольники пронумерованы римскими цифрами, начиная от передней непарной петли. Форму зуба со слитыми полями IV и V, а также I и II рассматривали как отдельные классы — **E** и **b** соответственно. Обозначение выделенных морфотипов складывается из обозначения класса и числа выходящих углов на талонусе с наружной и внутренней сторон (например, морфотип **0B2**, имеет класс **B**, который указывает на отсутствие выходящего угла с наружной стороны и наличие двух углов с внутренней стороны на талонусе). Кроме того, методика позволяет включать в анализ данные о варианте слияния пространств и о коэффициенте сложности зубов

Так как в исследовании морфотипов эворонской полевки в работах ранее использовали традиционный метод (Ковальская, Соколов, 1980; Мейер

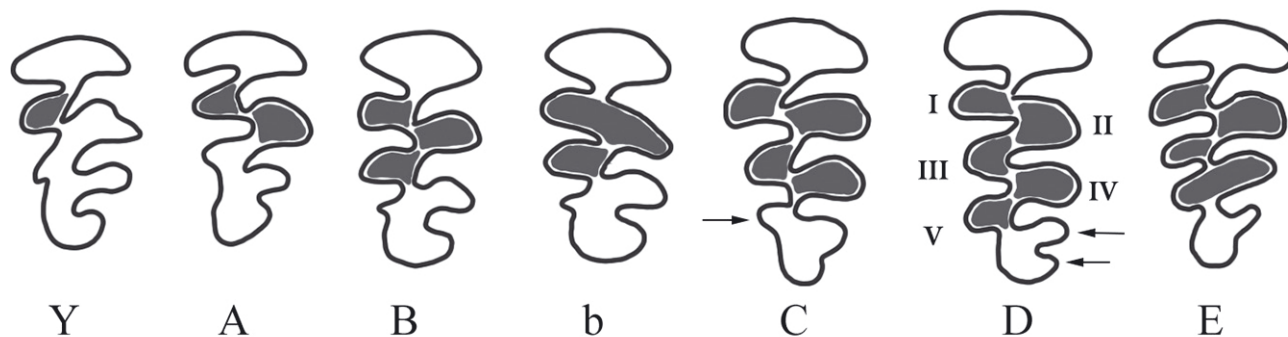


Рис. 3. Схема морфотипов третьего верхнего моляра (МЗ) полевок рода *Alexandromys* (по: Поздняков, 1993). Черным цветом залиты замкнутые поля; не залиты — непарная петля и талонус. Классы по числу замкнутых полей: одно поле — **Y**, два поля — **A**, три — **B**, четыре — **C**, пять полей — **D**, **b** — со слившимися призмами I и II, **E** — со слившимися призмами IV и V. Стрелками показаны выступающие углы на талонусе: **C** — с наружной (буккальной) стороны, **D** — с внутренней (лингвальной).

Таблица 2. Морфотипы МЗ эворонской полевки (*Alexandromys evoronensis*) по общепринятой и комплексной методикам

Общепринятая (Rörig, Börner, 1905)		Комплексная (Поздняков, 1993)
Основные планы строения зуба	Число выходящих углов с лингвальной / лабиальной сторон зуба	В обозначении морфотипа указано число выступающих углов с внешней стороны талонуса, число замкнутых полей в буквенном выражении, число выступающих углов с внутренней стороны талонуса
Typica (principalis)	4/2 4/3	0A2 1A2, 0B2, 0b2
Duplicata	4/4	2A2, 1B2, 1b2, 1C1, 0E1
Variabilis (complex)	4/5	1E1
Variabilis	5/3	0B3
Variabilis	5/4 5/5	2A3, 1B3, 0E2 1E2, 2B3

и др., 1996), то мы приводим таблицу, где данные, полученные комплексным методом, можно перевести в традиционные (табл. 2). Это позволило сравнить результаты, полученные двумя методами.

Выделение основных и резервных морфотипов. В настоящей статье принят анализ частоты встречаемости морфотипов МЗ, примененный ранее (Малеева, 1976; Большаков и др., 1980). Морфотипы разделены на **основные** (частота встречаемости 12% и более) и **резервные**, или редкие (менее 11.9%) (в лабораторной группе, ранее не отмеченные в природных выборках). В свою очередь, по частоте встречаемости **основные** морфотипы разделены на **сверхдоминантные** (более 36%), **доминантные** (15–35.9%) и **субдоминантные** (12–14.9%).

Оценка ранжирования сложности морфотипов. При разработке методики оценки сложности морфотипов было сделано предположение, что при получении одного морфотипа из другого, понимаемого как трансформация геометрической фигуры, показатели их сложности должны различаться в соответствии с количеством трансформаций. Исходя из этого была разработана схема соответствий классов (из обозначения морфотипа) определенным числам: **A** – 8, **b** – 9, **B** – 10, **C** – 12, **E** – 13. Сложность морфотипа вычисляли путем суммирования этого числа с числами, обозначающими сложность строения наружной и внутренней сторон зубов. Например, сложности следующих морфотипов выражаются числами: **0B2**–12 (т.е. 0 + 10 + 2), **1B3**–14 (т.е. 1 + 10 + 3), **0E2**–15 (т.е. 0 + 13 + 2) и т.д.

При этом многие исследователи, используя традиционную методику, по очертанию жевательной поверхности моляров полевок делят моляры на простые и сложные, предполагая, что спектр изменчивости непрерывен и между ними имеются промежуточные варианты (Guthrie, 1971; Большаков и др., 1980; Маркова, 2013).

В принятой нами методике к **простым** морфотипам относили морфотипы со значениями 12 и меньше (т.е. числа 10–12), к **сложным** – 14 и больше (т.е. числа 14–16), к **промежуточным** – 13.

Показатель асимметрии. Морфотипы МЗ правой и левой сторон особи могут быть представлены как одинаковыми, так и разными вариантами, что позволяет различать симметричные и асимметричные пары (или сочетания) морфотипов. Долю асимметричных особей в выборке представляет показатель асимметрии (P_{as}) (Поздняков, 2004). Учтено число разных сочетаний морфотипов на левой и правой сторонах (N_s) (Поздняков, 2004). Малая выборка № 3 не вошла в основной статистический анализ, но использована при анализе частоты встречаемости простых и сложных зубов из различных выборок. Оценка показателя асимметрии первого нижнего коренного зуба была применена ранее к видам родов *Microtus* и *Alexandromys* (Ковалева и др., 2019, 2021). Анализ асимметрии проведен А.А. Поздняковым.

Статистика. Уровень значимости различий оценивали, применяя для каждого параметра непараметрический аналог рангового дисперсионного анализа – критерий Краскела–Уоллиса. Каждый морфотип разделили на пять признаков, каждому из которых присвоили числовой ранг (1 – число выступающих углов с внешней стороны талонуса; 2 – буквенное обозначение, класс; 3 – большая или малая буква класса; 4 – число выступающих углов с внутренней стороны талонуса; 5 – сложность зуба по коэффициенту сложности: простой/промежуточный/сложный). Выполнено А.И. Степановой в программе STATISTICA 5 (StatSoft, 1995). Расчеты показателя асимметрии морфотипов для исследованных особей выполнены в программе Past 4.11 А.А. Поздняковым (Hammer et al., 2001).

Группы выборок полевок. Известно, что выборки полевок, взятые в различные годы и фазы

численности, могут различаться по частоте доминантных морфотипов (Большаков и др., 1980), поэтому для оценки влияния этого фактора каждую выборку полевых мы разделили на две группы (различные по времени отлова).

Первая группа выборок (70-е годы) включает выборки из коллекций Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ и Института систематики и экологии животных СО РАН (сборы 1978 г. и 1979 г.). Это сборы полевых мы из долины оз. Эворон (№ 2) и верховья р. Амгунь (№ 3), отловленные в годы высокой численности (до 80% попаданий на 100 ловушко-ночей) (Кузиков и др., 1979; Ковалевский и др., 1980).

Однако в долине оз. Эворон, на протяжении ряда лет (с 2000 по 2005) мы не смогли отловить ни одной особи, и лишь в 2006 г. И.В. Картавцевой была отловлена одна полевка на развилке дорог пос. Харпичан – пос. Эворон (Картавцева и др., 2007). Эта особь не вошла в анализ, т.к. череп был утерян. В эту группу выборок включены полевки 1973 г. отлова в долине р. Арги, притока р. Зея (№ 6), до образования здесь Зейского водохранилища.

Вторая группа выборок (2000-е годы) включает три выборки из долин рек: низовья Арги (№ 5, 2015 г.), среднее течение Амгунь (№ 1, 2016 г.) и среднее течение Буреи (№ 4, 2019 г.), с частотой численности 18.8, 3 и 10% соответственно.

Фотографирование зубов проведено под стереомикроскопом “SteREODiscovery V12” (Carl Zeiss) с помощью цифровой камеры “Axio CamMRc”; соединение изображений выполнено в программе Combine ZM, измерения (в мм) – в программе Axio Vision 4.8.2. При обработке материала использовано оборудование Центра коллективного пользования “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток). Фотографирование и обработка снимков выполнены А.И. Степановой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика морфотипов МЗ эворонской полевки

В исследованных выборках из шести локальных популяций эворонской полевки для МЗ обнаружено 16 морфотипов, из них 10 новых (табл. 3, отмечены звездочкой), ранее не описанных для вида (Поздняков, 1993).

В целом для вида выявлено 7 **основных** морфотипов. В различных выборках это число варьирует от двух до пяти. В трех выборках встречены четыре общих **основных** морфотипа (табл. 3, рис. 4). Эти морфотипы имеют три замкнутых треугольных поля (класс **В**) с различным числом выходящих

Таблица 3. Изменчивость морфотипов МЗ *Alexandromys evoronensis* в различных выборках

Коэффициент сложности		Морфотип	Географические регионы								
			I				II		III		
			EV_E_po		EV_E_ev	EV_?_amg	EV_A_urg		EV_A_argy		EV_?_argy
			№ 1	1 L	№ 2	№ 3	№ 4	4 L	№ 5	5 L	№ 6
Простой	10	0A2*	0	0.053	0	0	0	0	0	0.008	0
	11	1A2*	0	0.053	0	0	0	0	0	0.031	0
	11	0-1b2*	0.1	0.145	0	0	0	0	0	0	0
	12	2A2*	0	0	0	0	0	0	0	0.031	0
	12	0B2	0.2	0.145	0.061	0	0.212	0.9	0.222	0.318	0.1
Промежуточный	13	2A3*	0	0	0	0	0	0	0	0.023	0.1
	13	0B3	0	0.053	0.306	0.125	0.115	0	0.111	0.078	0.5
	13	1B2	0.4	0.447	0.082	0	0.154	0.1	0.222	0.287	0.3
Сложный	14	1B3	0.25	0.092	0.408	0.5	0.423	0	0.222	0.101	0
	14	1C1*	0	0	0	0	0	0	0	0.023	0
	14	0E1	0	0	0	0	0.038	0	0	0.047	0
	15	2B3*	0	0	0	0.125	0	0	0	0	0
	15	1E1*	0	0	0	0	0	0	0.111	0.016	0
	15	0E2	0	0	0.143	0.125	0.019	0	0.111	0.039	0
	16	1E2*	0.05	0	0	0.125	0.038	0	0	0	0

Примечания. W – природная популяций, L – лабораторная группа. Жирный шрифт – **основные** морфотипы: **доминантные**, **сверхдоминантные** и **субдоминантные**. № – номера выборок, n – число исследованных зубов.

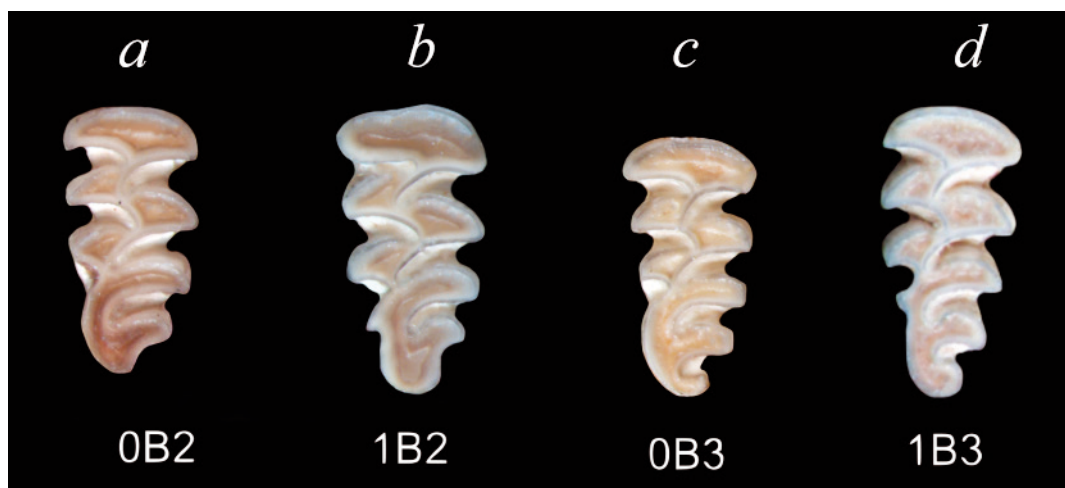


Рис. 4. Основные морфотипы M3 *Alexandromys evoronensis* с различными коэффициентами сложности (кс): *a* — № 4642, самец, EV_A_urg L, (простой, кс = 12); *b* — № 4314, самец, EV_E_po (промежуточный, кс = 13); *c* — № 4157, самец, EV_A_argy L (промежуточный, кс = 13); *d* — № 4163 самка, EV_A_argy L (сложный, кс = 14).

углов на талонусе: **0B2**, **0B3**, **1B2** и **1B3**. По традиционной классификации такие морфотипы можно отнести к *typica*, *duplicata* и *variabilis* (табл. 2). Частота **основных** морфотипов в каждой из исследованных выборок изменялась от **сверхдоминантного** до **доминантного**, **субдоминантного** и даже до **резервного**. Только один сложный морфотип класса **B** (**1B3**), как **основной**, присутствовал в пяти природных выборках из шести исследованных.

Основной (субдоминантный) вариант **2B3** встречается только в одной не кариотипированной выборке (№ 3, EV_?_amg), расположенной в верховье р. Амгунь (фото отсутствует).

Морфотипы класса **E**, со слитыми полями IV и V (рис. 5), в природных выборках встречены с различной частотой. Два морфотипа с таким классом, как **субдоминантные** (**0E2** и **1E2**), выявлены в одной выборке (№ 3). Резервные морфотипы встречены в трех выборках: **0E2** — в выборках № 4 и № 5, **1E2** — в выборках № 1 и № 4, **1E1** — в выборке № 5.

Из девяти **резервных** морфотипов семь обнаружены впервые (**0A2**, **1A2**, **0b2**, **2A2**, **1C1**, **1E1**, **2A3**) для особей лабораторных групп. Первые три морфотипа обнаружены в лабораторном разведении полевок из выборок № 1 и № 5, последние четыре морфотипа — только в лабораторном разведении полевок из выборки № 5. Только в природной выборке № 1 (EV_E_po) и лабораторного разведения (EV_E_po L) хромосомной расы “эворон” обнаружен редкий морфотип **1b2**. Только в природной выборке № 4 (EV_A_argy) хромосомной расы “арги” обнаружен морфотип **0E1** (табл. 3).

Частоты морфотипов M3 в выборках из различных географических регионов

Эворон-Чукчагирская низменность (I), хромосомная раса “эворон”

Полевки выборки № 1 характеризуются преобладанием трех **основных** морфотипов: **1B2**, **0B2** и **1B3** (табл. 3). Объединенная выборка № 2 включает три основных морфотипа: **1B3** (рис. 4d), **0B3** (рис. 4b) и **0E2**.

В природной выборке № 1 обнаружены редкие морфотипы класса **b**, получающиеся в результате слияния первой и второй треугольных призм зуба. Морфотип **0b2** (рис. 5e) в природной выборке представлен с большей частотой (0.1), в сравнении с таковым лабораторной группы (0.053). Также в лабораторной группе появился другой редкий морфотип с этим классом — **1b2** (рис. 5f), имеющий большее число выходящих углов на талонусе. В других выборках эти морфотипы не обнаружены.

При лабораторном разведении полевок этой выборки (1L) частота основных морфотипов M3 была другая (табл. 3), в частности выявлены два редких простых морфотипа класса **A** (**0A2** и **1A2**), характеризующиеся наличием двух замкнутых треугольных призм и слиянием третьей треугольной призмы с талонусом.

В Эворон-Чукчагирской низменности морфотипы класса **E** (со слитыми IV и V полями) обнаружены в выборке № 2 из долины оз. Эворон. **Субдоминантный** морфотип **0E2** с частотой 0.143 (рис. 6) являлся третьим по встречаемости морфотипом, тогда как у полевок выборки № 1, из долины р. Амгунь он не выявлен. Морфотип **1E2** этого

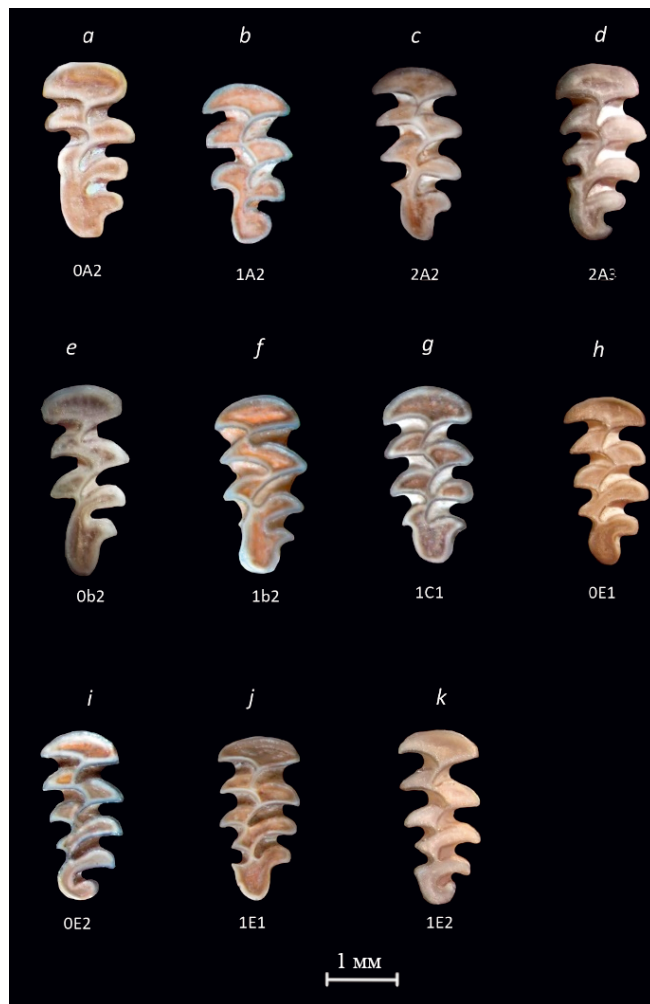


Рис. 5. Морфотипы взрослых особей *Alexandromys evoronensis* классов **A**, **b**, **C**, и **E** с различными коэффициентами сложности (кс): *a* – **0A2**, № 4464/329–18, самка EV_A_argy L, простой (кс = 10); *b* – **1A2**, № 4504/8–19, самец EV_A_argy L, простой (кс = 11); *c* – **2A2**, № 4581/135–19, самец EV_A_argy L, простой (кс = 12); *d* – **2A3**, № 4339/33–18, самец EV_A_argy L, простой (кс = 13); *e* – **0b2**, № 4597/269–19, самец EV_E_po L, простой (кс = 11); *f* – **1b2**, № 4305 самка EV_E_po, простой (кс = 12); *g* – **1C1**, № 4582/136–19, самец EV_A_argy L, сложный (кс = 14); *h* – **0E1**, № 4090, самка EV_A_argy L, сложный (кс = 14); *i* – **0E2**, № 4069, самец EV_A_argy, сложный (кс = 15); *j* – **1E1**, № 3999/29–15, самка EV_A_argy (кс = 15); *k* – **1E2**, № 70–90, самка EV_A_arg (кс = 16).

класса как резервный обнаружен с частотой 0.035 в выборке № 2.

В выборках из Эворон-Чукчагирской низменности три морфотипа из восьми обнаруженных (**0B2**, **1B2** и **1B3**) отмечены в обеих выборках (№ 1 и № 2), причем эти морфотипы с разной частотой варьируют от основных до резервных (табл. 3).

Из других пяти морфотипов два выявлены в выборке № 2 и три – в выборке № 1.

Для трех поколений полевок лабораторной группы выборки № 1 выявлено восемь морфотипов (резервные **0A2**, **1A2** и **0b2**, не встреченные в природных выборках № 1 и № 2), т.е. на два морфотипа больше, чем в природной выборке.

Основатели этой лабораторной группы – две самки (одна с морфотипом **1B2**, другая – с неизвестным морфотипом) в одно время были спарованы с самцом 4050/34–16 (с морфотипом **0B2**). Обе самки в первом помете одновременно родили 16 детенышей, у которых было семь морфотипов (преобладал морфотип самца). Во втором поколении число морфотипов уменьшилось до шести, преобладал морфотип самца. В третьем поколении размножалась одна пара, у которой детеныши имели аномальные зубы, морфотип которых определить невозможно.

Верхнебуреинская депрессия (II), хромосомная раса “арги”

В природной популяции эворонской полевки устья р. Ургал (выборке № 4) преобладали морфотипы **1B3**, **0B2** и **1B2** (табл. 3). Морфотипы класса **E** представлены тремя резервными морфотипами – **0E1**, **0E2** и **1E2**.

Четыре из пяти животных лабораторного разведения первого поколения одной пары имели основной морфотип матери (**0B2**) и одна полевка – морфотип отца и матери (**1B2/0B2**).

Верхнезейская равнина (III), хромосомная раса “арги”

Для природной популяции низовья р. Арги исследовано две выборки, собранные в разное время (табл. 3). Образцы выборки № 6 (1973 г.) отловлены до затопления Верхнезейской равнины и образования Зейского водохранилища. Для этих полевок отмечено четыре морфотипа МЗ: два **основных** (**1B2** и **0B3**) и два **резервных** (**0B2** и **2A3**).

В 2015 г., после сильного поднятия берегов Зейского водохранилища и затопления берегов устья реки Арги, из этой популяции были отловлены полевки, для которых основными были три **основных** (**0B2**, **1B2** и **1B3**) и три **резервных** (**0B3**, **1E1** и **0E2**) морфотипа. Сравнение морфотипов двух выборок свидетельствует об изменении частоты встречаемости морфотипов и о появлении двух новых морфотипов в выборке № 2.

Для лабораторных животных 5L отмечено максимальное число морфотипов (двенадцать) с повышенной долей двух **доминантных** морфотипов: **0B2** (0.318) и **1B2** (0.287). Несмотря на большое разнообразие морфотипов, варианты, обусловленные слиянием первого и второго

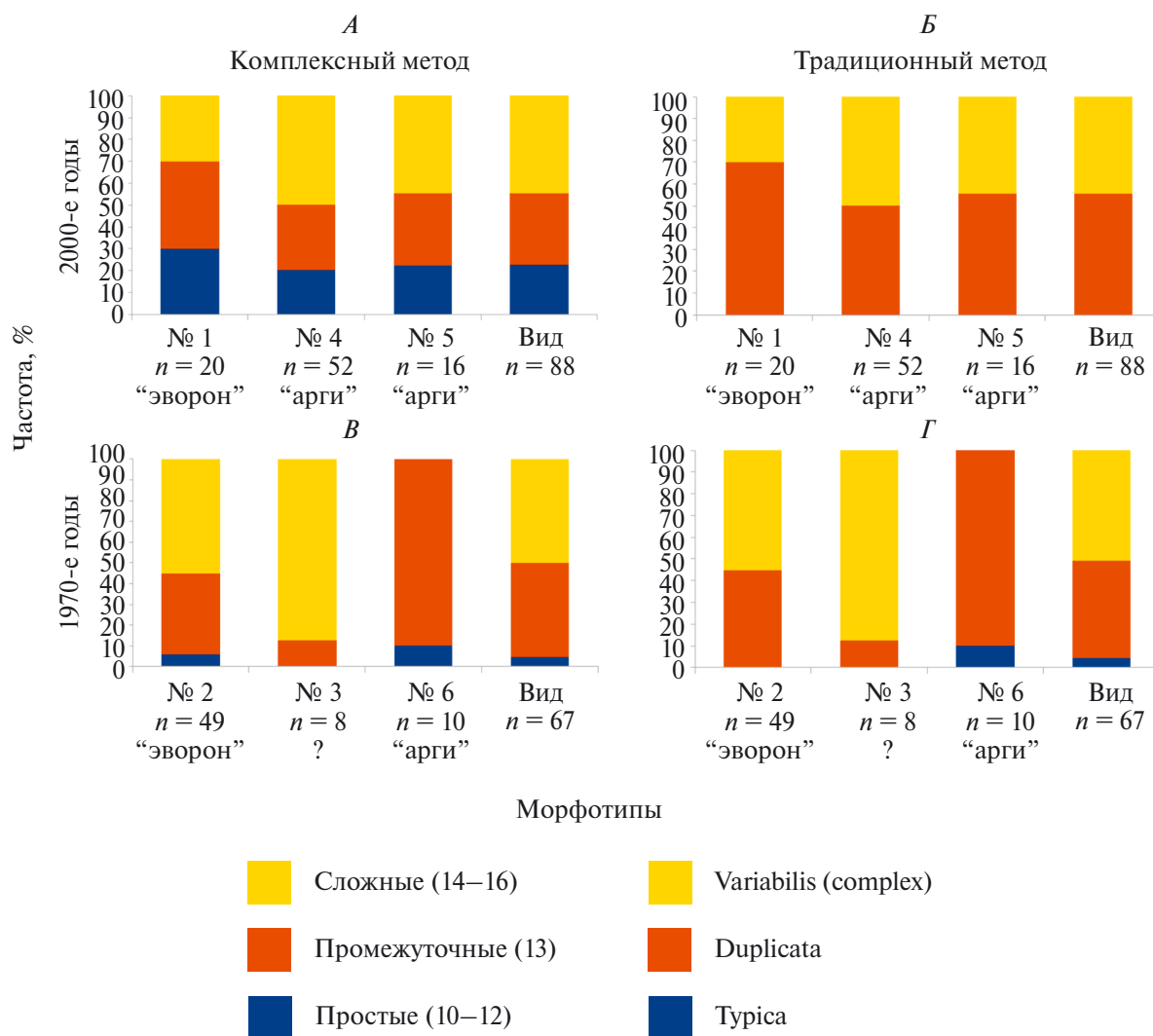


Рис. 6. Частоты простых (typica), промежуточных (duplicate) и сложных (variabilis) морфотипов шести выборок (№ 1–6) эворонской полевки из двух временных отрезков. Данные, полученные при использовании: *А* и *В* – комплексной методики, *Б* и *Г* – традиционной методики. В скобках указан коэффициент сложности морфотипа МЗ хромосомных рас “эворон” и “арги”. ? – кариотипы не исследованы.

треугольных полей (класс **б**), отсутствовали как в природной выборке, так и в лабораторной группе. Для лабораторных особей выявлено присутствие аномальных зубов во всех поколениях лабораторного разведения от 11 до 30%, в среднем 21%. Следует отметить, что один из двух самцов-основателей имел аномальные зубы (измененные размеры и форма зубов, не позволяющие определить морфотип, увеличенные расстояния между зубами). Родительские морфотипы с иной частотой присутствуют во всех поколениях полевков лабораторного разведения. Также у лабораторных животных выявлены четыре морфотипа класса **А** (с двумя замкнутыми треугольниками) и усложненным талонусом.

Сравнение простых и сложных морфотипов МЗ с использованием двух методов

Частоты **простых** морфотипов МЗ полевков хромосомной расы “эворон” из Эворон-Чукчагирской низменности из двух разновременных выборок (№ 1 и № 2) по данным анализа двух методов различались (рис. 6). По комплексной методике в природной выборке № 2 (южной) (рис. 6В) преобладали **сложные** морфотипы, частота которых была больше, чем в выборке № 1 (северной) (рис. 6А). Результаты, полученные традиционным методом, подтверждают данные о преобладании **сложных** морфотипов в выборке № 2, однако **простые** морфотипы, выявленные комплексным методом, при применении традиционного метода не выявлены.

Таким образом, применение комплексного метода позволило обнаружить, что в 70-е годы в Эворон-Чукчагирской низменности преобладали особи со **сложными** зубами, в 2000-е годы частота встречаемости морфотипов сложных зубов уменьшилась, но частота морфотипов **простых** зубов увеличилась.

Выборка № 6 (1970-е годы) хромосомной расы из популяции долины р. Арги в основном включает **промежуточные** морфотипы (рис. 6В, 6Г). В выборке № 5 (2000-е годы) из этой популяции проявились **сложные** и **простые** морфотипы (с преобладанием **сложных**), частота которых определена по комплексной методике (рис. 6А).

Выборка № 4 хромосомной расы “арги” из популяции долины р. Буря по частоте **сложных** морфотипов МЗ не отличалась от выборки № 5 долины р. Арги.

Выборка № 3 из верховья р. Амгунь (кариотип не известен), включает **сложные** морфотипы (рис. 6В, 6Г). Результаты, полученные двумя методами, не различались.

В целом для вида (рис. 6А, 6В), по данным комплексного анализа, в 2000-е годы, в сравнении с 1970-ми годами, частота встречаемости **сложных** зубов уменьшилась незначительно (с 50 до 45%), **промежуточных** морфотипов уменьшилась (с 45 до 33%) и **простых** морфотипов в значительной степени увеличилась (с 4 до 23%). Современные выборки (№№ 1, 4, 5) достоверно отличаются ($p = 0.001$) от выборок 1970-х годов (№№ 2, 3, 6) по сложности строения талонуса, по числу выступающих углов с внутренней стороны зуба (у современных этот показатель меньше).

Традиционный анализ выявил слабые различия для вида (разновременных выборок) в частотах морфотипов МЗ различной сложности (рис. 6Б, 6Г).

Сравнение морфотипической изменчивости двух хромосомных рас

По сложности морфотипов, оцененной традиционным методом, не выявлены различия между двумя хромосомными расами. Но в результате, полученном с использованием комплексной методики, в выборках хромосомной расы “эворон” из Эворон-Чукчагирской низменности показано наличие двух морфотипов класса **b**: **1b2** в природной и **0b2** в лабораторной группе одной популяции (№ 1). Несмотря на то, что было исследовано 67 зубов из природных выборок и 134 зуба из лабораторных групп полевых хромосомной расы “арги” морфотипы класса **b** не были обнаружены. Хромосомные расы “эворон” и “арги” имеют достоверные различия ($p = 0.0078$) по слиянию призм первого и второго треугольников (класс **b**). Только в выборке № 1 отмечен морфотип класса **b**, характеризующийся слиянием призм. Такие различия отмечены как у природных, так и у лабораторных животных.

Сравнение выборок по хромосомной и морфотипической изменчивости МЗ

Каждая выборка характеризовалась собственными значениями хромосомной и морфотипической изменчивости (табл. 4). Особи выборок из природных популяций и лабораторной группы хромосомной расы “эворон” имели меньшее число выявленных морфотипов (N_m), чем особи выборок из природных популяций и лабораторной группы хромосомной расы “арги”. По частоте сочетаний морфотипов выборки хромосомных рас также различались. Число сочетаний морфотипов (N_s) и показатель асимметрии (P_{as}) были больше в тех выборках, где число исследованных зубов было больше, поэтому мы не учитывали этот показатель в данном сравнительном анализе. Наибольшее число морфотипов ($N_m = 7$) и частота их сочетаний ($N_s = 10$) (табл. 4) выявлены в выборке № 4

Таблица 4. Общая характеристика хромосомной и морфотипической изменчивости МЗ выборок хромосомных рас “эворон” и “арги” эворонской полевки

Признак	“эворон”			“арги”		
	EV_E_ev № 2	EV_E_po № 1		EV_A_urg № 4	EV_A_argy № 5	
	W	W	L	W	W	L
<i>n</i>	49	18	76	52	16	129
N_m	5	5	8	7	6	11
N_s	8	6	8	10	6	19
P_{as}	16.67	7.14	0	14.29	0	32.31
<i>2n</i>	38–40	40–41	40–41	34, 36, 37	34, 36	34, 36–37
NF	55–57, 59	54–57	56–57	51, 54–56	52, 54–56	54–56

Примечания. W – природные выборки, L – лабораторные группы, № – номера выборок соответствуют номерам в табл. 1. *n* – число исследованных зубов; N_m – число морфотипов, N_s – частота сочетаний морфотипов, P_{as} – показатель асимметрии, *2n* – число хромосом, NF – число плеч хромосом (по: Kartavtseva et al., 2021).

из Верхнебуреинской впадины хромосомной расы “арги”. Наименьшие показатели этих параметров отмечены для двух выборок № 1 и № 2 из Эворон-Чукчагирской низменности хромосомной расы “эворон”, собранных в разные годы.

По хромосомным характеристикам ($2n$, NF) полевок хромосомных рас различались (табл. 4). Для особей хромосомной расы “эворон” выявлены три структурные перестройки: два слияния хромосом теломерами и одно слияние центромерами (Картавцева и др., 2021). Для особей хромосомной расы “арги” выявлено шесть структурных перестроек хромосом: четыре слияния теломерами (в одном из слияний было сразу три хромосомы) и два слияния центромерами (Kartavtseva et al., 2021). Наше исследование показало, что полевки из природных выборок и лабораторной группы хромосомной расы “эворон” имеют меньшую морфотипическую изменчивость МЗ, включая показатель асимметрии, по сравнению с полевками из природных выборок и лабораторной группы хромосомной расы “арги”. Таким образом, хромосомные расы имеют морфотипические различия — по числу морфотипов, их сочетаний, показателю асимметрии и частоте сочетаний.

Сравнение выборок по хромосомной, молекулярно-генетической изменчивости

Ранее были получены данные о том, что кариотип особей из Эворон-Чукчагирской низменности содержит максимальное для вида число акроцентрических хромосом (26) (Kartavtseva et al., 2021), которые принимали участие в слиянии хромосом. Результатом этих перестроек было уменьшение числа хромосом от 42 до 38 в хромосомной расе “эворон” и до 34 в хромосомной расе “арги”. На основании этого было сделано предположение, что полевки хромосомной расы “эворон” имеют анцестральный кариотип (Kartavtseva et al., 2021). Однако данные контрольного региона мтДНК (Шереметьева и др., 2023) позволили выявить наиболее древний гаплотип в выборке Верхнебуреинской впадины (хромосомная раса “арги”), а не в Эворон-Чукчагирской низменности. Эти данные поставили под сомнение ранее предложенную гипотезу, основанную на кариологических данных.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования морфотипической изменчивости полевок трибы Arvicolini показали наличие связи между параметрами, характеризующими эту изменчивость, и климатическими показателями (Поздняков, Литвинов, 1994; Поздняков, 2003, 2004; Ковалева и др., 2019, 2021; Montuire, Brunet-Lecomte, 2004; Nappi et al., 2006; Markova et al., 2010; Renvoisé et al., 2012; Montuire et al., 2019),

а также морфотипические изменения во времени (Бородин, 2009; Kawamura, 1988). В целом это может свидетельствовать о связи изменчивости МЗ полевок этой трибы с условиями среды (Большаков и др., 1980), включая в этот комплекс набор физических условий (которые могут быть оценены количественно и которые влияют на морфологию опосредованно — через скорость роста), и условий питания (влияющих на морфологию также опосредованно — через изменение физиологических нагрузок). С этой точки зрения, выявленные особенности (по частоте встречаемости основных морфотипов) эворонской полевки могут свидетельствовать о различных экологических условиях и различных условиях питания. Известно, что смена питания влияет на морфотипическую изменчивость моляров грызунов (Воронцов, 1967).

Так, самые сложные основные морфотипы МЗ были обнаружены у особей из верховья р. Амгунь и низовья р. Арги. Эворонская полевка из верховья р. Амгунь (Кузиков и др., 1979) живет в зоне вечной мерзлоты на небольшом увлажненном участке Буреинского хребта, окруженном лиственничным лесом. Низовье р. Арги также расположено в зоне вечной мерзлоты, и в нем находится самое северное местообитание вида. Климатические условия перечисленных местообитаний нельзя считать благоприятными для эворонской полевки.

Поскольку для серых полевок, обитающих в более холодных условиях, выявлена более высокая частота сложных морфотипов (Поздняков, 2003), то это объяснение может быть справедливым и для выборки эворонской полевки в верховье р. Амгунь.

Полевки, обитающие в низовье р. Арги, недалеко от места впадения ее в р. Зея, для выборки которых было отмечено преобладание сложных морфотипов за счет морфотипов класса Е, были отловлены на краю лиственничного леса с небольшим преобладанием шиповника и минимальным количеством злаковых растений. При этом за год до отлова после сильного наводнения и поднятия берегов рек Зея и Арги полевки были вытеснены на высокий берег р. Арги. Здесь мы ловили полевок среди корней деревьев и кустарников, тогда как на Эворон-Чукчагирской низменности — на разнотравных увлажненных полянах.

Исследование разновременных выборок эворонской полевки выявило изменение морфотипов в направлении к упрощению рисунка зубной поверхности во всех трех географических изолированных популяциях. Такая изменчивость возможно связана с изменением климата и переходом питания на другие корма. Известно, что изменение климата и переход на другие корма для изолированной популяции японской мыши *Apodemus speciosus* (Temminck, 1845) российского острова Кунашир

привело к возникновению новых для вида признаков моляров (Картавцева и др., 2023). Можно предположить, что мы наблюдаем изменение паттернов трофической специализации (despecialization) в изолированных популяциях полевок, на которые было указано ранее (Markova et al., 2019).

Появление в лабораторной группе большего числа фенотипов и более сложных морфотипов можно объяснить проявлением рецессивных генов и увеличению гомозиготности потомства в результате имбридинга (близкородственного скрещивания). В соответствии с эпигенетической теорией эволюции (Васильев, 2005) полагается, что в более мягких условиях содержания происходит увеличение диапазона изменчивости в связи с уменьшением функциональной нагрузки. Ранее для малых инвазивных изолированных популяций *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 показана фенотипическая изменчивость моляров, которая могла быть вызвана резким увеличением частот резервных морфотипов (Markova et al., 2019).

Более низкая морфотипическая изменчивость МЗ полевок хромосомной расы “эворон”, по сравнению с хромосомной расой “арги”, согласуется с хромосомной изменчивостью. Так, полевки хромосомной расы “эворон” имеют более низкую хромосомную изменчивость — меньшее число хромосом, вовлеченных в структурные перестройки. Тем не менее по молекулярно-генетическим данным популяция эворонской полевки Эворон-Чукчагирской низменности не является более древней. Более древней популяцией являются полевки Верхнебуреинской впадины хромосомной расы “арги”.

Результаты анализа митохондриальной ДНК популяций эворонской полевки из трех географических регионов Дальнего Востока России (Шереметьева и др., 2023) свидетельствовали о низком уровне их генетической дифференциации, что подтверждает их недавнюю изоляцию. Однако дифференциация между двумя популяциями из Эворон-Чукчагирской низменности (“арги”) и Буреинской впадины в Хабаровском крае (“эворон”), географически расположенными ближе друг к другу (примерно 300 км по прямой), была больше, чем дифференциация между двумя более удаленными популяциями расы “арги” (Буреинская впадина в Хабаровском крае и Верхнезейская равнина в Амурской области) (примерно 500 км по прямой). В целом наблюдалась согласованность между изменчивостью контрольного региона митохондриальной ДНК и вариативностью кариотипа разных хромосомных рас. Согласно данным хромосомного анализа, полевки с более древними вариантами кариотипа сохранились в Эворон-Чукчагирской низменности (хромосомная раса “эворон”), а согласно данным молекулярно-генетического анализа, полевки с наиболее древним

митохондриальным гаплотипом сохранились в популяции Верхнебуреинской впадины (хромосомная раса “арги”). Возможно, изначально полевки Верхнебуреинской впадины, имеющие исходный вариант кариотипа, проникли в Эворон-Чукчагирскую низменность из Верхнебуреинской впадины по южным отрогам Буреинского хребта. Возможно, полевки еще не исследованных популяций Верхнебуреинской впадины могут иметь исходный кариотип или хромосомные перестройки, характерные для особей Эворон-Чукчагирской низменности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в результате исследования жевательной поверхности третьего верхнего щечного зуба ($n = 357$) шести природных выборок двух хромосомных рас “эворон” и “арги” эворонской полевки с использованием традиционного подхода выявлено шесть морфотипов МЗ, тогда как с помощью комплексного подхода выделено шестнадцать морфотипов, из которых десять новых. Таким образом, комплексный метод позволил более детально охарактеризовать сложную “геометрическую фигуру” жевательной поверхности этого зуба.

Каждая выборка характеризовалась собственным набором частот семи основных морфотипов, число которых варьировало от двух до пяти. Число резервных морфотипов в природных выборках было меньше (от 0 до 5), чем в лабораторных группах (от 5 до 10). Традиционный метод не выявил различий между морфотипами МЗ двух хромосомных рас (“эворон” и “арги”). Использование комплексного метода позволило обнаружить значимые различия между хромосомными расами. Для особей хромосомной расы “эворон”, по сравнению с особями хромосомной расы “арги”, выявлены морфотипы МЗ со слитыми первыми двумя призмами и более слабая морфотипическая изменчивость. Хромосомные расы различались и по числу морфотипов МЗ, их сочетаний, показателю асимметрии и частоте сочетаний.

Сравнение коэффициентов сложности МЗ в двух группах выборок, взятых в различные годы (1970-е и 2000-е годы), выявило хронографическую тенденцию увеличения доли простых зубов в сорокалетнем интервале исследований. Так, во всех выборках, взятых в 2000-е годы, наблюдалось увеличение доли простых морфотипов.

Низкая морфотипическая изменчивость МЗ полевок хромосомной расы “эворон” (по сравнению с хромосомной расой “арги”) согласуется с хромосомными данными. Именно для особей хромосомной расы “эворон” выявлено наименьшее число хромосом, принимавших участие в структурных перестройках и имеющих анцестральный для вида вариант

кариотипа. Тем не менее данные исследования мт ДНК позволяют предположить, что исходный вариант кариотипа может быть обнаружен и у полевок Верхнебуреинской депрессии. Комплексный метод явился удобным для понимания характера морфотипической изменчивости МЗ изолированных популяций эворонской полевки. Считаем, что примененный комплексный метод может быть использован в дальнейшем исследовании внутривидовой изменчивости полевок рода *Alexandromys*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование проводили в соответствии с утвержденными национальными рекомендациями по содержанию и использованию лабораторных животных и одобрено Этическим комитетом по содержанию и использованию животных Федерального научного центра биоразнообразия наземных биоресурсов Восточной Азии (утверждено протоколом № 3 от 21 февраля 2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Александру Васильевичу Бородину (Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург) за конструктивные замечания и помощь в работе над рукописью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство Arvicolinae. В сборнике Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. 52. С. 127–141.
- Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 104–118.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири: (поздний плейстоцен – современность). Екатеринбург: Уро РАН. 98 с.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильева И.А., 1978. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности МЗ у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 5. № 7. С. 96–101.
- Винокурова М.А., Гусев А.Е., Тиунов М.П., 2022. Сравнительный морфотипический анализ первых нижнекоренных зубов восточной полевки (*Alexandromys fortis* (Büchner 1889)) островных и ископаемых популяций юга Дальнего Востока России (Приморский край) // Зоологический журнал. Т. 101. № 2. С. 213–227. <https://doi.org/10.31857/S0044513422020088>
- Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 239 с.
- Гептнер В.Г., Швецов Ю.Г., 1960. О видовом тождестве восточной (*Microtus fortis* B.) и унградской (*M. maximowiczii* Sch.) полевок // Известия Иркутского противочумного института. Т. 23. С. 117–132.
- Гилева Э.А., 1990. Хромосомная изменчивость и эволюция. Москва: Наука. 141 с.
- Картавецова И.В., Горников Д.В., Павленко М.В., 2023. Особенности морфологии коренных зубов японской мыши (*Apodemus speciosus*, Rodentia, Muridae) острова Кунашир // Зоологический журнал. Т. 102. № 2. С. 225–236. <https://doi.org/10.31857/S0044513423010075>
- Картавецова И.В., Степанова А.И., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., Фрисман Л.В., 2022. Новые данные о краснокнижном виде Хабаровского края – эворонской полевке *Alexandromys evoronensis* (Rodentia, Arvicolinae), в издании Актуальные проблемы зоогеографии и биоразнообразия Дальнего Востока России: материалы Всероссийского симпозиума посвященного 150-летию со дня рождения В.К. Арсеньева (г. Хабаровск, 29–31 марта 2022 г.) / под ред.: В.В. Рожнова. Хабаровск: БФ “Биосфера”. С. 124–130.
- Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Немкова Г.А., Лазурченко Е.В., 2007. Хромосомные исследования полевок Максимовича *Microtus maximowiczii* Schrenk, 1858 в Норском заповеднике Амурской области и эворонской *Microtus evoronensis* Kovalsk. et Socolov, 1980 окрестностей озера Эворон Хабаровского края // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 188.
- Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., 2021. Множественный хромосомный полиморфизм, хромосомной расы “эворон” эворонской полевки (Rodentia, Arvicolinae) // Генетика. Т. 57. № 1. С. 82–94. <https://doi.org/10.31857/S0016675821010082> [Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V., 2021. Multiple Chromosomal Polymorphism of “Evoron” Chromosomal Race of the Evoron Vole (Rodentia, Arvicolinae) // Russian Journal of Genetics. V. 57. № 1. P. 70–82.] <https://doi.org/10.1134/S1022795421010087>

- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М., 2019. Оценка сопряженности морфогенетических и молекулярно-генетических модулей изменчивости серых полевков *Microtus s.l.* в градиентных условиях среды // Экологическая генетика. Т. 17. № 2. С. 21–34.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М., 2021. Флуктуирующая асимметрия и морфогенетические корреляции рисунков жевательной поверхности М1 серых полевков (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 434–448.
- Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И., Кузиков И.В., Барановский П.М., 1980. К экологии *Microtus evoronensis* Kov. et Sok. // Грызуны. Материалы V Всесоюз. совещ. Саратов, 3–5 декабря 1980 г. М. С. 206–208.
- Ковальская Ю.М., Соколов В.Е., 1980. Новый вид полевков (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) из нижнего Приамурья // Зоологический журнал. Т. 59. Вып. 9. С. 1409–1415.
- Костенко В.А., 2000. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 210 с.
- Кузиков И.В., Ковалевский Ю.В., Липаев В.М., Чипанин В.И., Митейко В.Ф. и др., 1979. Мелкие млекопитающие Амуро-Буреинского участка БАМа // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 84. № 2. С. 3–14.
- Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевков (Microtinae) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 48–57.
- Маркова Е.А., 2013. Оценка сложности щечных зубов полевков (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 968–980.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л., 1996. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. СПб.: Зоологический институт РАН. 320 с.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М., Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Павленко М.В., Шереметьева И.Н., Васильева Т.В., 2017. Особенности содержания и размножения в лабораторных условиях серых полевков рода *Alexandromys* из популяции неясного таксономического статуса северо-востока Верхнезейской равнины // Вестник ИРГСХА. Т. 83. С. 120–125.
- Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевков группы “*maximowiczii*” (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. Т. 72. № 11. С. 114–125.
- Поздняков А.А., 2003. Морфотипическая изменчивость серых полевков (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды // Успехи современной биологии. Т. 123. № 2. С. 187–194.
- Поздняков А.А., 2004. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Успехи современной биологии. Т. 124. № 4. С. 371–377.
- Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., 1994. Экогеографическая интерпретация морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Зоологический журнал. Т. 73. № 2. С. 151–157.
- Покровский А.В., Васильева И.А., Лобанова Н.А., 1975. Сравнительное изучение полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов // Популяционная изменчивость животных. Свердловск. С. 39–62.
- Тагирова В.Т., 1998. Наземные позвоночные среднего и нижнего Приамурья (фауна, зоогеография, проблемы охраны и рационального использования). Дис. докт. биол. наук в виде научн. доклада. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М. 48 с.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Васильева Т.В., Фрисман Л.В., 2016. Серые полевки рода *Alexandromys* из Верхнебуреинской впадины // Зоологический журнал. Т. 95. № 5. С. 597–603.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Васильева Т.В., 2017. Обитает ли эворонская полевка (*Alexandromys evoronensis*) на северо-востоке Верхнезейской равнины? // Зоологический журнал. Т. 96. № 4. С. 477–474.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., 2023. Полиморфизм и дифференциация трех популяций эворонской полевки по данным изменчивости контрольного региона мт ДНК // Генетика. Т. 59. № 1. С. 157–169.
- Якименко Л.В., Воронцов Н.Н., 1982. Морфотипическая изменчивость кариологически дифференцированных популяций слепушонок надвида *Ellobius talpinus*. В кн.: Фенетика популяций / А.В. Яблоков (ред.). М.: Наука. С. 276–289.
- Bikhurina T., Pavlenko M., Kizilova E., Rubtsova D., Sheremetyeva I., Kartavtseva I., Torgasheva A., Borodin P., 2023. Chromosome Asynapsis Is the Main Cause of Male Sterility in the Interspecies Hybrids of East Asian Voles (*Alexandromys*, Rodentia, Arvicolinae) // Genes. V. 14. № 5. P. 1022. <https://doi.org/10.3390/genes14051022>
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Montuire S., Viriot L., Courant F., 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data // Annales Zoologici Fennici. V. 36. P. 239–267.
- Damas J., Corbo M., Kim J., Turner-Maier J., Farrre M., et al., 2022. Evolution of the ancestral mammalian karyotype and syntenic regions // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. V. 119. № 40. <https://doi.org/10.1073/pnas.2209139119/-/DCSupplemental>
- Dobigny G., Britton-Davidian J., Robinson T.J., 2017. Chromosomal polymorphism in mammals: An evolutionary perspective. Biological Reviews. V. 92. P. 1–21. <https://doi.org/10.1111/brv.12213>

- Fejfar O., Heinrich W.D., Kordos L., Maul L.C., 2011. Microtoid cricetids and the early history of arvicolids (Mammalia, Rodentia) // *Palaeontologia Electronica*. V. 14. № 27A. P. 38.
- Guthrie R.D., 1971. Factors regulating the evolution of Microtinae tooth complexity // *Z. Säugetierk.* V. 36. P. 37–54.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontol. Electron.* V. 4. № 1. Art. 4. 9 p.
- Heng J., Heng H.H., 2023. Karyotype as code of codes: An inheritance platform to shape the pattern and scale of evolution // *BioSystems*. V. 233, 105016. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2023.105016>
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V., 2021. Intraspecific Multiple Chromosomal Variations Including Rare Tandem Fusion in the Russian Far Eastern Endemic Evoron Vole *Alexandromys evoronensis* (Rodentia, Arvicolinae) // *Comparative Cytogenetics*. V. 15. № 4. P. 393–411. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v15.i4.67112>
- Kartavtseva I.V., Stepanova A.I., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V., Frisman L.V., 2023. A new record of the Evoron vole (Rodentia, Arvicolinae *Alexandromys evoronensis*) in the Far East // *Amurian zoological journal*. V. 15. № 2. P. 378–384. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-378-384>
- Kawamura Y., 1988. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands (Part 1) // *Geol. and Mineral J. Memoirs of the faculty of science*. V. 53. № 1, 2. P. 31–348.
- King M., 1993. Chromosomal Speciation Revisited (Again). Species Evolution. The Role of Chromosome Change. Cambridge Univ. Press. 336 p.
- von Koenigswald W., 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // *Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft*. V. 239. P. 1–139.
- Lemskaya N.A., Romanenko S.A., Golenishchev F.N. et al., 2010. Chromosomal evolution of Arvicolinae (Cricetidae, Rodentia). III. Karyotype relationships of ten *Microtus* species. *Chromosome Res.* V. 18. P. 459–471. doi: 10.1007/s10577-010-9124-0
- Kryštufek B., Shenbrot G.I., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Maribor: University Press. 436 p.
- Markova E., Malygin V., Montuire S., Nadachowski A., Quéré J.-P., Ochman K., 2010. Dental variation in sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia): between-species comparisons and geography of morphotype dental patterns // *J. Mamm. Evol.* V. 17. P. 121–139. <https://doi.org/10.1007/s10914-009-9128-8>
- Markova E., Smirnov N., 2018. Phenotypic diversity arising from a limited number of founders: a study of dental variation in laboratory colonies of collared lemmings, *Dicrostonyx* (Rodentia: Arvicolinae) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 125. Iss. 4. P. 777–793. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly172>
- Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartavtseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V., Petukhov V.A., Tiunov M.P., Starikov V.P., 2019. What can an invasive species tell us about evolution? A study of dental variation in disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // *J. Mammal. Evol.* V. 26. P. 267–282. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9401-1>
- Modi W.S., 1987. Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // *Systematic Zoology*. V. 36. P. 109–136
- Montuire S., Brunet-Lecomte P., 2004. Relation between climatic fluctuation and morphological variability in *Microtus (Terricola) grafi* (Arvicolinae, Rodentia) from Bacho Kiro (Bulgaria, Upper Pleistocene) // *Lethaia*. V. 37. P. 71–78.
- Montuire S., Royer A., Lemanik A., Gilg O., Sokolova N., Sokolov A., Desclaux E., Nadachowski A., Navarro N., 2019. Molar shape differentiation during range expansions of the collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) related to past climate changes // *Quaternary Science Reviews*. V. 221. 105886.
- Moroldoev I., Abramov S., Lopatina N., Krivopalov A., Zadbrowskiy P., Litvinov Y., 2024. New records of *Alexandromys middendorffii* (Rodentia, Arvicolinae) in the Sayan Mountains in Russia and Mongolia // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00715-2024>
- Mudd A.B., Bredeson J.V., Baum R., Hockemeyer D., Rokhsar D.S., 2020. Analysis of muntjac deer genome and chromatin architecture reveals rapid karyotype evolution // *Communications Biology*. V. 3. № 1, 480. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-1096-9>
- Murphy W.J., Stanion R., O'Braen S.J., 2001. Evolution of mammalian genome organization inferred from comparative gene mapping // *Genome Biol.* V. 2. № 6. 0005.1–0005.8
- Murphy W.J., Larkin D.M., Everts-van der Wind A., Bourque G., Tesler G., et al., 2005. Dynamics of mammalian chromosome evolution inferred from multispecies comparative maps // *Science*. V. 309. P. 613–617.
- Nappi A., Brunet-Lecomte P., Montuire S., 2006. Intraspecific morphological tooth variability and geographical distribution: Application to the Savi's vole, *Microtus (Terricola) savii* (Rodentia, Arvicolinae) // *Journal of Natural History*. V. 40. № 5–6. P. 345–358.
- Nosil P., Soria-Carrasco V., Villoutreix R., De-la-Mora M., de Carvalho C.F., Parchman T., Feder J.L., Gompert Z., 2023. Complex evolutionary processes maintain an ancient chromosomal inversion // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 120. № 25. <https://doi.org/10.1073/pnas.2300673120>
- von Rabeder G., 1986. Herkunft und frühe Evolution der Gattung *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Zeitschrift für Säugetierkunde*. V. 51. P. 350–367.
- Renvoisé E., Montuire S., Richard Y., Quéré J.-P., Gerber S., Cucchi Th., Chateau-Smith C., Tougaard Ch., 2012. Microevolutionary relationships between phylogeographical history, climate change and morphological variability in the common vole (*Microtus arvalis*) across France: Microevolution and phylogeography in the common vole // *Journal of biogeography*. V. 39. № 4. P. 698–712.
- Romanenko S.A., Sitnikova N.A., Serdukova N.A., Perelman P.L., Rubtsova N.V., Bakloushinskaya I.Y.,

- Lyapunova E.A., Just W., Ferguson-Smith M.A., Yang F. et al., 2007. Chromosomal evolution of Arvicolinae (Cricetidae, Rodentia). II. the genome homology of two mole voles (genus *Ellobius*), the field vole and golden hamster revealed by comparative chromosome painting // Chromosom. Res. V. 15. P. 891–897.
- Rösig G.F.K., Börner K., 1905. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // Arbeiten aus der Kais. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. Bd. 5. № 2. P. 37–89.
- Sacerdot C., Louis A., Bon C., Berthelot C., Crollius H.R., 2018. Chromosome evolution at the origin of the ancestral vertebrate genome // Genome Biol. V. 19. P. 166. <https://doi.org/10.1186/s13059-018-1559-1>
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R., 2005. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publ. 336 p.
- Schubert I., 2007. Chromosome evolution // Current Opinion in Plant Biology. V. 10. P. 109–115. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.01.001>
- Schubert I., Vu G.T.H., 2016. Genome stability and evolution: attempting a holistic view // Trends in Plant Science, September. V. 21. № 9. P. 749–757. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.06.003>
- StatSoft, Inc., 1995. STATISTICA for Windows (Computer Program Manual). Tulsa, OK: StatSoft, Inc.
- Tiunov M.P., Kartavtseva I.V., Lapin A.S., 2013. Morphotype analysis of the sibling vole (*Microtus rossiaemeridionalis*) casually introduced to the Russian Far East // Acta Theriol. V. 58. P. 79–82.
- Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M.P., 2013. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics // Russian Journal of Theriology. V. 12. № 1. P. 19–32. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.12.1.02>
- Zhdanova N.S., Rubtsov N.B., Minina Iu.M., 2007. Terminal regions of mammal chromosomes: plasticity and role in evolution // Genetika. V. 43. № 7. P. 873–86. PMID:17899805

MORPHOTYPIC VARIATIONS IN THE THIRD UPPER CHEEK TOOTH OF THE CHROMOSOMAL RACES OF *ALEXANDROMYS EVORONENSIS* (ARVICOLINAE, RODENTIA) NATURAL POPULATIONS AND LABORATORY BREEDS

I. V. Kartavtseva¹*, A. A. Pozdnyakov²**, A. I. Stepanova¹, I. N. Sheremetyeva¹, M. V. Pavlenko¹

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity

Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

²Institute of Animal Taxonomy and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

*e-mail: Kartavtseva@biosoil.ru

**e-mail: pozdnyakov61@gmail.com

The Evoron vole is a narrow-range species known from three isolated populations in three mountain basins in the south of the Russian Far East. The species has multiple chromosomal polymorphism found in two chromosomal races: “evoron” and “argi”. Morphotypic variations in the masticatory surface of 357 third upper molars (M3) belonging to voles from six natural populations (Evoron-Chukchagir Lowland – 2, Verkhne-Bureinskaya Depression – 1, Verkhne-Zeya Basin – 2, upper reaches of the Amgun River – 1), as well as three lines of laboratory breeds of chromosomal races were analyzed. Traditional and complex methods were used to describe morphotypes. Sixteen morphotypes were described using the complex method, ten of which were not previously described for the species. Each sample was characterized by its own set of main morphotypes. The number of reserve morphotypes in natural populations was less (from 0 to 5) than in laboratory lines (from 5 to 10). In individuals of the chromosomal race “evoron” (animals from the Evoron-Chukchagir Lowland), the complex method revealed both the presence of M3 morphotypes with fused first two prisms and lower morphotypic variability compared to the chromosomal race “argi” (animals from the Verkhne-Bureinskaya Depression and the Verkhne-Zeya Basin). The chromosomal races were also shown to differ in the number of morphotypes (M3), their combinations, asymmetry index, and the frequency of combinations. Comparing the M3 complexity coefficients of two groups of all samples taken at different times in the 1970s and 2000s from three intermountain basins revealed a chronographic trend of an increased proportion of simple teeth in the forty-year long interval of studies.

Keywords: Evoron vole, chromosome races, molars, morphotypes, geographic variability, M3