

УДК 575.2:591.431.4:599.323.4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ВЕРИФИКАЦИЯ ПОДРОДОВОГО СТАТУСА ОЛЬХОНСКОЙ ПОЛЕВКИ (*ALTICOLA OLCHONENSIS* LITVINOV, 1960, ARVICOLINAE, RODENTIA) НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ ТРЕТЬЕГО ВЕРХНЕГО ЩЁЧНОГО ЗУБА (M3)

© 2025 И. А. Васильева*, А. Г. Васильев, В. Н. Большаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: via@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 24.09.2025

После доработки 24.10.2025

Принята к публикации 28.10.2025

Выполнен сравнительный анализ изменчивости формы третьего верхнего щёчного зуба (M3) у 11 таксонов рода *Alticola* на основе методов геометрической морфометрии и морфологического картирования молекулярного филогенетического дерева. Подтверждена ранее установленная для ольхонской полевки *Alticola olchonensis* Litvinov, 1960 молекулярно-генетическими методами принадлежность к подроду *Alticola*, а не к *Aschizomys*. Морфологическая обособленность ольхонской полевки в морфопространстве изменчивости формы M3 от таксономически близких к ней серебристой (*A. argentatus*) и тувинской (*A. tuvinicus*) полевок подтверждает признание ее видового статуса. Установлены высокие значения филогенетических индексов, указывающие на высокий филогенетический сигнал формы зуба M3, это позволило провести морфологическую реконструкцию эволюционных преобразований его конфигурации у таксонов рода *Alticola*. Построенная морфологическая филогения во многом согласуется с молекулярной филогенией, полученной на основе использования митохондриального и ядерных генов.

Ключевые слова: род *Alticola*, филогения скальных полевок, морфологическое разнообразие, изменчивость формы моляров, геометрическая морфометрия

DOI: 10.7868/S3034543X25110097

Таксономический статус многих форм скальных полевок, включаемых в настоящее время в род *Alticola*, остается предметом дискуссий. В наибольшей степени это касается ольхонской полевки (*Alticola olchonensis* Litvinov, 1960). Долгое время спорным оставался не только ее видовой статус, но и подродовая принадлежность. Ольхонскую полевку, первоначально описанную Н.И. Литвиновым в качестве подвида серебристой полевки — *Alticola argentatus olchonensis* Litvinov, 1960, в последующие годы либо считали подвидом тувинской полевки *A. tuvinicus* Ognev, 1950 (Павлинов, Россолимо, 1987; Павлинов, Лисовский (ред.), 2012), либо выделяли в отдельный вид того же подрода (Rossolimo, Pavlinov, 1992; Павлинов, Россолимо, 1998). В то же время *A. olchonensis* периодически включалась в качестве формы неясного таксономического ранга в подрод *Aschizomys* (Громов, Поляков, 1977; Павлинов, 2003), в том числе в справочном издании по млекопитающим (Musser, Carleton, 2005). Противоречивы также выводы, сделанные на основе изучения молекулярно-генетических маркеров:

некоторое время обнаруженное сходство ольхонской и тувинской полевок по митохондриальному гену *cit-b* (Бодров, Абрамсон, 2011) трактовалось в пользу их подвидового ранга. Однако результаты последующих исследований большего количества видов обоих подродов (Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020) с привлечением анализа ядерных генов позволили восстановить видовую самостоятельность ольхонской полевки и отнести ее к номинативному подроду *Alticola*. При этом в качестве подтверждения последнего заключения приводятся данные по морфотипическому составу и встречаемости морфотипов жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба (M3), строение которого является таксономическим признаком у скальных полевок. Как известно, морфотипический подход к анализу изменчивости формы жевательной поверхности хорошо зарекомендовал себя в палеонтологии и традиционно используется в систематике полевок, но имеет ряд ограничений (Ангерманн, 1973; Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Поздняков, 1993). В частности, при визуальном выделении

и классификации морфотипов присутствует некоторая степень субъективности, преодолеть которую может позволить параллельное использование геометрической морфометрии зубов (Поздняков, Павлинов, 2023; Павлинов, 2024).

Проведенный нами ранее анализ изменчивости формы зуба МЗ ряда представителей под родов *Alticola* и *Aschizomys* (Васильева и др., 2008; Bolshakov et al., 2012) показал, что методы ГМ достаточно чувствительны при оценке степени морфологической диверсификации форм в изучаемой группе. Это дает основание полагать, что они могут быть использованы для морфологической верификации существующих гипотетических молекулярных филогений рода *Alticola* (Lebedev et al., 2007; Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020; Dvoyashov et al., 2023).

В настоящий момент в составе рода *Alticola* выделяют два подрода: *Alticola* и *Aschizomys*. Под род *Alticola*, по мнению Криштуфека и Шенброта (Kryštufek, Shenbrot, 2022), представлен 12 видами (*albicauda*, *argentatus*, *barakshin*, *kohistanicus*, *montosus*, *olchonensis*, *parvidens*, *roylei*, *semicanus*, *stoliczkanus*, *strelzovi*, *tuvinicus*), а под род *Aschizomys* — двумя видами (*macrotis* и *lemminus*). Не исключено, что полевка Фетисова (*Alticola fetisovi* Galkina et Yepifantseva, 1988), описанная в качестве третьего вида этого подрода (Галкина, Епифанцева, 1988) и отнесенная нами ранее в качестве дифференцированного подвида к большеухой полевке (Васильева и др., 2008), также может быть выделена в отдельный вид или полувид в составе этого подрода.

Поскольку из морфологических черт наибольшее диагностическое значение у скальных полевок имеют особенности строения третьего верхнего щёчного зуба (МЗ), мы провели предварительное сравнение ольхонской полевки с отдельными представителями обоих указанных под родов по форме жевательной поверхности МЗ с помощью геометрической морфометрии. Для этой цели использовали выборки трех видов номинативного под рода *Alticola* (серебристой, тувинской и хангайской полевок) и трех видов под рода *Aschizomys* (лемминговидной, большеухой полевок и полевки Фетисова). Хангайская полевка при этом была представлена двумя географическими выборками из Монголии. Структура материала позволила нам соотнести три уровня различий: под родовой, видовой и внутривидовой (Bolshakov et al., 2012).

В дальнейшем были получены новые результаты по молекулярной реконструкции филогении представителей обоих под родов (Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020; Dvoyashov et al., 2023), опирающиеся не только на митохондриальный, но и ядерные гены. Данная филогения требует, по словам указанных авторов, проведения ее

морфологической верификации. Поэтому представляло интерес на основе процедуры морфологического картирования молекулярной филогении оценить проявление филогенетического сигнала формы МЗ и в случае, если он высок, вновь на более полном материале выполнить морфологические оценки под родовой статуса и видовой специфики ольхонской полевки методами геометрической морфометрии, а также построить гипотетическое морфологическое древо, сопоставляя его с молекулярным.

Цель работы — оценить на основе морфологического картирования молекулярных филогений представителей скальных полевок *Alticola*, относящихся к под родам *Alticola* и *Aschizomys*, филогенетический сигнал формы жевательной поверхности щёчного зуба МЗ, провести верификацию молекулярных филогенетических гипотез в морфопространстве рода и установить под родовой статус ольхонской полевки, а также оценить ее видовую морфологическую специфику. Особый интерес представляла оценка конгруэнтности молекулярного и морфологического филогенетических деревьев для соотнесения относительных скоростей эволюции формы МЗ у изучаемых представителей рода *Alticola*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучили 394 экз. правых и левых третьих верхних щёчных зубов (МЗ) у особей одиннадцати таксонов (видов и подвидовых форм) рода *Alticola*. Исследованные таксоны *Alticola* s. str. представлены следующими выборками (рис. 1): 1 — серебристая полевка *Alticola* (A.) *argentatus* Severtzov, 1879, Казахстан, Таласский Алатау ($N = 32$); 2 — тувинская полевка A. (A.) *tuvinicus* Ognev, 1950, Россия, Тува ($N = 20$); 3 — хангайская полевка A. (A.) *semicanus* Allen, 1924 (A. *semicanus allenii* Argiropulo, 1933), Северо-Восточная Монголия, Хентейский Аймак ($N = 30$); 4 — гобийская полевка — A. (A.) *barakshin* Bannikov, 1947, Россия, Тува ($N = 37$); 5 — плоско-черепная полевка A. (A.) *strelzovi* Kastschenko, 1901, Казахстан, Карагандинская обл., с. Босара ($N = 36$); 6 — ольхонская полевка — A. (A.) *olchonensis*, Россия, озеро Байкал, о-в Ольхон ($N = 44$). Проанализированы также несколько выборок полевок, относящихся к под роду *Aschizomys* Miller, 1898: 7 — большеухая полевка (забайкальский подвид) — A. (Asch.) *macrotis macrotis* Radde, 1861, Забайкалье, хр. Хамар-Дабан ($N = 42$); 8 — большеухая полевка (алтайский подвид) — A. (Asch.) *macrotis vinogradovi* Rasorenova, 1933 — Россия, Алтай, Теректинский хр. ($N = 40$); 9 — полевка Фетисова — A. (Asch.) *fetisovi* Galkina et Yepifantseva, 1988, Россия, Забайкалье: голец Сохондо ($N = 44$); 10 — лемминговидная полевка (южнокутский подвид) — A. (Asch.) *lemminus vicina* Portenko, 1963, Россия, Южная

Якутия, Чарское плато ($N = 42$); 11 — лемминговидная полевка (номинативный подвид) — *A. (Asch.) lemminus lemminus* Miller, 1899, Россия, Чукотка, окр. г. Певек ($N = 27$). В ряде случаев в качестве внешней группы дополнительно использовали выборки красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846), Россия, Средний Урал, Висимский заповедник ($N = 47$) и копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1778), Россия, п-ов Ямал ($N = 36$). При наименовании всех таксонов авторы опирались на недавно опубликованную обобщающую сводку Криштуфека и Шенброта (Kryštufek, Shenbrot, 2022) по представителям Arvicolinae Палеарктики.

A. fetisovi была описана в качестве самостоятельного вида только на основании морфологических особенностей (Галкина, Епифанцева, 1988). Возможно, это лишь дифференцированный подвид большеухой полевки (Васильева и др., 2008; Kryštufek, Shenbrot, 2022): *A. (Asch.) macrotis fetisovi*. При этом ранее плоскочерепную полевку *A. strelzovi* относили к роду, а затем к подроду *Platycranius* Kastschenko, 1901, однако после молекулярных филогенетических исследований (Lebedev et al., 2007; Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020) остается мало сомнений в том, что этот вид относится к подроду *Alticola*. Часть изученных выборок была собрана при нашем личном участии (1, 4, 5, 6, 7, 8, 11), другие выборки предоставлены для исследования сотрудниками Зоологического музея МГУ (2), Института систематики и экологии животных СО РАН (3), Института биологических проблем криолитозоны Якутского научного центра СО РАН (10), а также Сохондинского государственного заповедника (9).

Ювенильные и сенильные (с высокой степенью стертости коронки) экземпляры были исключены из анализа. Поскольку ранее нами на больших выборках не было выявлено значимых половых различий по форме зубов у полевок *Alticola macrotis* (Васильева и др., 2008; Bolshakov et al., 2012), данные по самцам и самкам объединили.

Ранее Павлинов (1999, 2000) и многие другие исследователи (Васильева и др., 2008; Bolshakov et al., 2012; Voyta et al., 2013; Винокурова и др., 2024) показали успешность применения методов геометрической морфометрии к описанию изменчивости формы жевательной поверхности зубов полевок. Поэтому методы ГМ вполне могут быть применены для морфологической верификации подродового статуса ольхонской полевки и ее сравнения с близкими видами.

Контуры жевательной поверхности зубов были получены при постоянном увеличении с помощью рисовального аппарата РА-6 по их наружному краю, после чего рисунки сканировали

планшетным сканером и переводили в цифровую форму. Предварительная оценка возможных смещений значений при повторной прорисовке наружного контура зуба и повторной расстановке меток не выявила значимых эффектов, что позволило проводить сравнение по единичным сканам оригинальных рисунков МЗ с однократной расстановкой меток. Использовали изображения как правых, так и левых моляров, но последние горизонтально инвертировали на 180° , а затем расставляли на них метки таким же образом, как на правых. На каждом изображении в программе tpsDig2 (Rohlf, 2017) размещали по 28 меток-ландмарок (рис. 1а). При морфологическом описании элементов формы жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба МЗ (рис. 1б) использовали одонтологическую номенклатуру, которую ранее разработал Ван дер Мелен (Van der Meulen, 1973) и которая позднее была модифицирована (Тесаков, 2004; Kryštufek, Shenbrot, 2022).

На рис. 1а показана расстановка гомологичных меток-ландмарок на МЗ у *Alticola olchonensis*. Метки 1, 5, 9, 19, 22 и 25 помещены на вершинах лингвальных и буккальных выступающих углов, метки 3, 7, 10, 18, 21, 24 — на вершинах соответствующих входящих углов, а ландмарки 4, 8, 20, 23, 26 и 28 соответствуют точкам перегиба переднего (орального) края контура выступающих углов. Метка 14 соответствует точке перегиба заднего (каудального) края контура задней петли (PL), а метка 27 у видов рода *Alticola* расположена в наиболее глубокой точке небольшого прогиба переднего края передней петли (AL) в средней части, а в случае отсутствия прогиба позиционирована в точке перегиба переднего края AL. Поясним также, что метка 2 размещена в точке перегиба эмалевого контура переднего края лингвального входящего угла LRA2 и аналогично поставлена метка 6 для LRA3. Размещение всех этих 22 меток не вызывает особых затруднений при расстановке и гомологизируется как у разных видов рода *Alticola*, так и у видов внешней группы.

Сложность расстановки остальных ландмарок обусловлена тем, что у разных видов могут варьировать число и выраженность элементов структуры МЗ, представленных гомологичными выступающими и входящими углами. Так, на рис. 1б изображена конфигурация жевательной поверхности МЗ у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus*. МЗ здесь имеет наиболее сложное по сравнению с МЗ у представителей рода *Alticola* строение. На рис. 1б показано размещение ландмарок на гомологичных структурных элементах этого зуба — выступающих (LSA, BSA) и входящих (LRA, BRA) углах. Видно, что в этом случае все элементы структуры присутствуют или намечены, а метки от LM 11 до 17 им хорошо соответствуют. Метка 11 у копытного

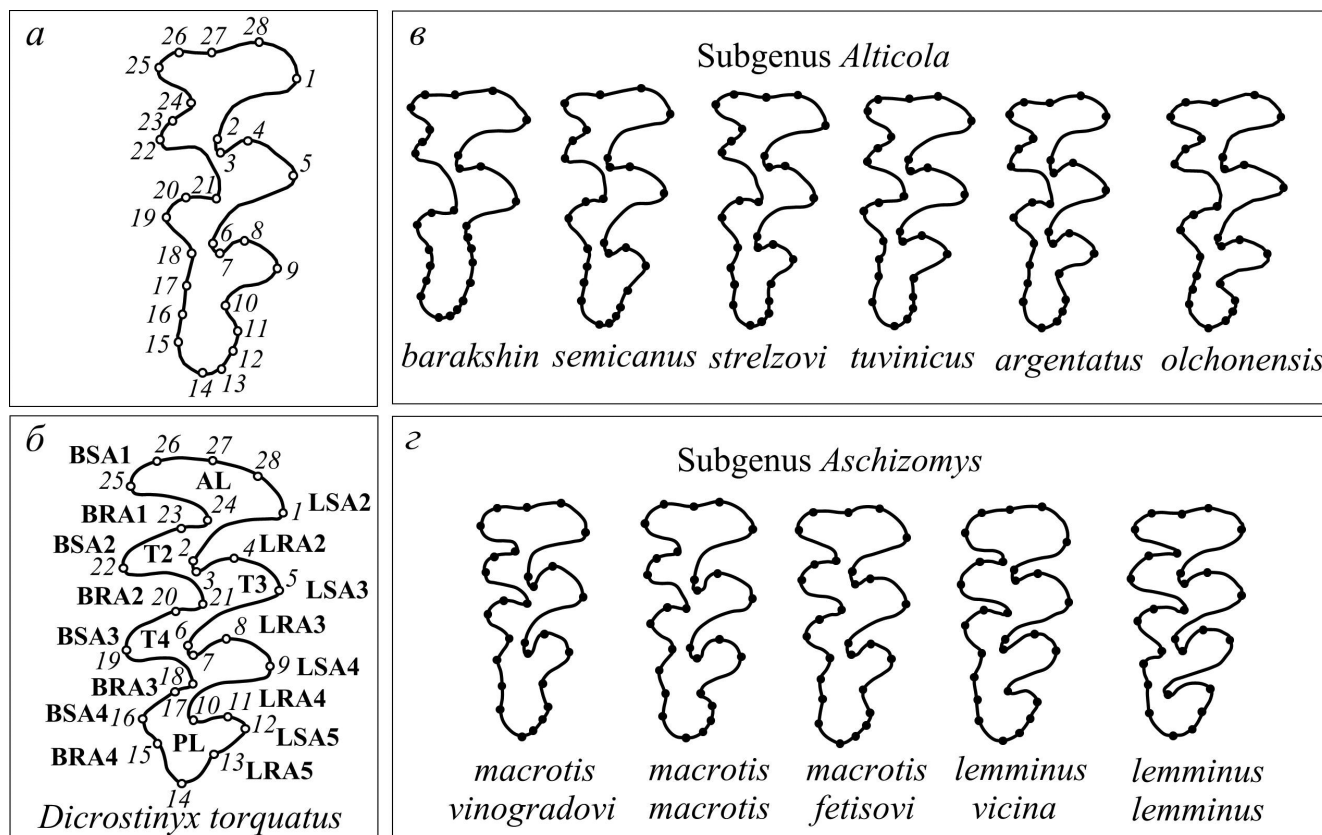


Рис. 1. Схема расстановки меток-ландмарок (1–28) на двумерной вентральной проекции контура жевательной поверхности щёчного зуба М3 полевок рода *Alticola* (а), обозначения элементов морфологической структуры зуба на примере копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (б) и его консенсусные контурные изображения у скальных полевок одиннадцати таксонов подродов *Alticola* (в) и *Aschizomys* (г).

Номенклатура элементов структуры М3 по: Тесаков, 2004: AL – передняя петля (anterior lobe), BSA1–BSA4 – буккальные выступающие углы (buccal salient angles), BRA1–BRA4 – буккальные входящие углы (buccal reentrant angles), LSA2–LSA5 – лингвальные выступающие углы (lingual salient angles), LRA2–LRA5 – лингвальные входящие углы (lingual reentrant angles), PL – задняя петля (posterior lobe), T2–T4 – треугольные петли жевательной поверхности (dental triangle loops).

лемминга аналогична меткам в точках перегиба верхнего края контура эмали, например LM 4 и 8. Метка 12 аналогична таковым LM 1, 5, 9 на вершинах выступающих углов, а ландмарка 13 расположена в точке намечающейся “вершины” пятого лингвального входящего угла – LRA5 (формально по расположению она сходна с метками LM 3, 7, 10). Метка 15 также локализована в точке намечающейся “вершины” четвертого буккального входящего угла – BRA4. Метка LM 16 расположена в точке намечающейся “вершины” четвертого буккального выступающего угла BSA4, а LM 17, расположенная в точке перегиба верхнего края контура эмали BSA4, аналогична LM 4, 8, 20, 23. Поскольку у многих *Alticola* имеются не все структуры, в этих случаях мы были вынуждены позиционировать гомологичные ландмарки 11, 12, 13, 15, 16, 17 для задней петли (PL) в соответствии с порядком их размещения по краю эмали на равном расстоянии

между LM 10 и LM 14 на лингвальной стороне и между LM 14 и LM 18 на буккальной. Следует заметить, что применение для характеристики изменчивости формы задней петли не ландмарок, а полуметок (semilandmarks) в данном случае могло бы упростить работу, но нарушило бы гомологизацию элементов формы зуба. Поэтому мы приняли компромиссное решение и наряду с достаточно строгим размещением гомологичных ландмарок применили их условную гомологизацию для шести потенциально возможных элементов структуры (в случаях их отсутствия) на основе последовательного равноудаленного расположения ландмарок, а не полуметок, вдоль контура PL. В этих случаях при редукции элемента структуры М3 гомологию определяет последовательность расположения LM. Таким образом, форма каждого зуба представлена конфигурацией из одного и того же набора гомологичных ландмарок с двумерными координатами.

Информацию, которая не связана с формой и касается положения на плоскости, размеров изображения и ориентации относительно оси координат, устраняли путем преобразований трансляции (центрирования), масштабирования (скейлинга — приведения к одному размеру) и ротации соответственно в процессе суперимпозиции (Rohlf, Slice, 1990) методом генерализованного Прокрустова анализа (GPA) с использованием обобщенных наименьших квадратов — GLS (Rohlf, 1999).

Прокрустовы дистанции (Pd) между объектами вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов дистанций между гомологичными (одноименными) ландмарками пары сравниваемых объектов (Rohlf, Slice, 1990). Консенсусные усредненные изображения контура МЗ получены и визуализированы в программе tpsSuper Version 2.0 Дж. Рольфа (Rohlf, 2004) и представлены на рис. 1 (изображения для одного из видов внешней группы — красно-серой полевки — мы не приводим).

На основе прокрустовых координат провели ординацию формы МЗ методами анализа главных компонент (Principal component analysis — PCA) и канонического анализа (Canonical variate analysis — CVA). Корректность групповой классификации по итогам CVA оценили с помощью джекknife (Jackknife) теста. Вычисляли матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D) и Прокрустовых дистанций (Pd) между группами. По матрице Pd провели иерархический кластерный анализ с построением дерева сходства по алгоритму ближайшего связывания Neighbour-Joining clustering (Saitou, Nei, 1987), используя хордовую (Chord) метрику. Выбор данной метрики обусловлен тем, что именно она обеспечила наибольшую корреляцию матриц Pd и D в тесте Мантеля.

В качестве гипотетического молекулярного филогенетического дерева использовали вариант, полученный Бодровым с соавторами (Bodrov et al., 2020) для представителей подродов *Alticola* и *Aschizomys* на основе объединенных данных по митохондриальному (*cyt-b*) и ядерным (BRCA1, LCAT, GHR) генам при конкатенации (mtDNA + nDNA) с помощью программы Басовского эволюционного анализа на основе сэмплинга деревьев — BEAST (Drummond, Rambaut, 2007; Heled, Drummond, 2010). Бодров с соавторами (Bodrov et al., 2020) наряду с таксонами *Alticola* и *Aschizomys* в качестве внешних групп при построении молекулярного дерева также использовали нуклеотидные последовательности копытного лемминга и красно-серой полевки. Эти виды также были включены в морфологический анализ.

Структуру укорененных молекулярных деревьев записывали без учета длин ветвей в отдельных файлах в формате NEXUS (Maddison et al., 1997),

которые импортировали в программу MorphoJ. Мы приняли, что молекулярное филогенетическое дерево s может рассматриваться как прообраз гипотетической естественной филогении сравниваемых таксонов и служить в качестве объекта для проведения морфологической верификации филогенетической гипотезы. Количественную оценку потенциального филогенетического сигнала для формы жевательной поверхности МЗ, содержащегося в гомологичных структурных элементах и их вариациях при совмещении морфопространства сравниваемых таксонов с их молекулярным филогенетическим деревом, выполнили в программе MorphoJ (Klingenberg, 2011).

На основе метода квадратично-изменяемой парсимонии — squared-change parsimony (Maddison, 1991) — в программе MorphoJ провели морфологическое картирование таксонов относительно их молекулярной филогении, т.е. совмещение морфологических отношений между таксонами по конфигурациям гомологичных ландмарок со структурой их молекулярных филогений. Дополнительно строили две вспомогательные филогении, записанные в NEXUS-формате: а) star-филогения — заведомо наибольшее по длине “звездное” филогенетическое дерево g с исходно равными длинами ветвей, у которого ветвление происходит из одной точки; б) “штейнеровское” дерево m (Steiner tree) минимальной топологии и наименьшей длины (Smith, 1992; Prömel, Steger, 2002; Klingenberg, Gidaszewski, 2010), построенное по средним значениям первых двух главных компонент для сравниваемых таксонов в программе Клингенберга (Klingenberg, 2013) FindSteinerTree (<http://www.flywings.org.uk/FindSteinerTree>). На основе топологий деревьев в морфопространстве первых двух главных компонент (PC1, PC2) и двух первых канонических переменных (CV1, CV2) в программе MorphoJ вычислили их длины (TL — Tree Length), по которым в соответствии с имеющимися рекомендациями (Klingenberg, Gidaszewski, 2010) рассчитали филогенетические индексы: CI (consistency index — индекс соответствия); RI (retention index — индекс удерживания), а также вспомогательные индексы: RC (rescaled consistency index — индекс масштабированного соответствия) и H (homoplasy index — индекс гомоплазии).

Длину максимального star-дерева обозначили как g , минимального штейнеровского дерева — m , а гипотетического филогенетического дерева (Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020), полученного методами молекулярной филогении, — s (Klingenberg, Gidaszewski, 2010). Необходимые для оценки филогенетические индексы вычисляли по следующим формулам (Kluge, Farris, 1969; Farris, 1989; Klingenberg, Gidaszewski, 2010): $CI = m/s$;

$RI = (g - s)/(g - m)$; $RC = CI \times RI$; $H = (1 - CI)$. Величина индекса соответствия CI колеблется от 0 до 1 и указывает на степень гомоплазии в наборе данных: чем выше значение индекса, тем ниже уровень гомоплазии. Индекс удерживания RI также может изменяться от 0 до 1, а его величина прямо пропорциональна степени синапоморфии в наборе данных. Индекс масштабированного соответствия RC позволяет получать взвешенные оценки для индекса соответствия с учетом величины индекса удерживания: чем выше значение индекса RC , тем ниже уровень гомоплазии и выше степень синапоморфии в наборе данных. Для оценки значимости достигнутой минимальной длины дерева после морфологического картирования и оценки устойчивости проявления филогенетического сигнала использовали перестановочный тест (Permutation test) с 10 000 повторных реплик. Уровень значимости оценивали по величине вероятности нахождения в процессе случайных перестановок более короткого дерева. При морфокартинировании молекулярных филогений с помощью программы MorphoJ реконструировали контурные конфигурации предковых форм МЗ в узлах (nodes) и корне (Root) филогенетического дерева.

Расчеты выполнили с применением пакетов статистических программ TPS (Rohlf, 2004, 2017, 2017a), PAST4.15 (Hammer et al., 2001) и MorphoJ 1.7a (Klingenberg, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологические особенности и центроидные размеры МЗ полевок рода *Alticola*

Анализ материала показал, что изученные виды рода *Alticola* демонстрируют широкую морфологическую изменчивость формы жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба. На рис. 1 представлены консенсусные контурные изображения формы жевательной поверхности одиннадцати выборок девяти видов *Alticola*. В дальнейшем при характеристике элементов структуры МЗ использовали приведенную на рис. 1б номенклатуру по Тесак-ову (2004). При визуальном сравнении можно заметить, что виды подрода *Aschizomys* (нижний ряд) отличаются более сложными зубами, имеющими массивные притупленные выступающие углы, в отличие от видов подрода *Alticola* (верхний ряд), имеющих более острые выступающие углы. Зубы последних отличаются относительно короткой “пяткой” — задней петлей (PL) и неглубоким входящим углом с буккальной стороны BRA1, что приводит к слиянию дентинового поля передней непарной петли AL с полем наружного треугольника T2.

В целом наиболее сложные по структуре зубы имеют представители подрода *Aschizomys*, среди которых относительно узкая передняя петля AL, а также самая большая “складчатость” задней петли PL, включающая наличие лингвальных входящего LRA4 и выступающего LSA5 углов, наблюдается у чукотских лемминговидных полевок номинативного подвида (см. рис. 1г). У видов подрода *Alticola* более упрощенная структура МЗ, причем самыми “простыми” зубами отличаются представители гобийской полевки *A. barakshin*, у которых вообще не выражены лингвальные выступающие углы LSA4 и LSA5, а также лингвальный входящий угол LRA4. Следует отметить, что среди видов подрода *Alticola* у ольхонской полевки достаточно сложные и складчатые зубы. Форма рисунка МЗ у тувинской полевки отличается от ольхонской слабо выраженным лингвальным выступающим углом LSA5, но при этом иногда присутствует четвертый буккальный (лабиальный) выступающий угол BSA4. Зубы серебристой полевки обладают промежуточными чертами строения между зубами этих двух видов. Для ольхонской полевки также характерна близкая к прямоугольной форма второго буккального входящего угла BRA2.

Центроидный размер, выраженный в масштабе натуральных логарифмов и косвенно характеризующий общие размеры зуба, довольно широко варьировал в пределах изученной группы видов (табл. 1). Предварительно с помощью W-теста Шапиро—Уилка (Shapiro—Wilk’ W-test) установили, что у всех таксонов значения логарифмов центроидных размеров (lnCS) формально соответствуют нормальному закону распределения (величины W колебались от 0.9609 до 0.9834, а уровни их значимости p — от 0.1403 до 0.8895). Однако тест Левене оценки однородности выборочных дисперсий по медианам выявил значимые различия ($p < 0.0001$). Поэтому мы вынуждены были применить непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа — H-тест Краскала—Уоллиса (Kruskal—Wallis’ H-test), который выявил высокую значимость межвидовой изменчивости размера центроида ($H_c = 235.2, p < 0.0001$).

Наиболее крупные центроидные размеры (lnCS) зубов среди таксонов подрода *Alticola* имеют представители хангайской (*A. semicanus*) и ольхонской (*A. olchonensis*) полевок, а наименьшие — гобийской (*A. barakshin*) полевки (табл. 1). У изученных таксонов подрода *Aschizomys* наиболее крупные МЗ выявлены у номинативного чукотского подвида лемминговидной (*A. l. lemmingus*) полевки, а наименьшие — у полевки Фетисова (*A. macrotis fetisovi*). Средние величины центроидных размеров (lnCS) у скальных полевок подрода *Alticola* (без учета ольхонской полевки) составили 6.8332 ± 0.0068 ,

Таблица 1. Центроидные размеры (CS) третьего верхнего щёчного зуба (M3) скальных полевок под родов *Alticola* и *Aschizomys* (средние натуральные логарифмы CS)

Сравниваемые таксоны	N, экз.	Средний натуральный логарифм центроидного размера зуба M3 (пикс.) с учетом стандартной ошибки ($\pm SE$)
<i>A. (A.) barakshin</i>	37	6.77 ± 0.010
<i>A. (A.) semicanus</i>	30	6.93 ± 0.010
<i>A. (A.) strelzovi</i>	36	6.80 ± 0.012
<i>A. (A.) argentatus</i>	32	6.83 ± 0.010
<i>A. (A.) tuvinicus</i>	20	6.76 ± 0.020
<i>A. (A.) olchonensis</i>	44	6.89 ± 0.007
<i>A. (Asch.) macrotis vinogradovi</i>	40	6.96 ± 0.010
<i>A. (Asch.) macrotis macrotis</i>	42	6.99 ± 0.010
<i>A. (Asch.) macrotis fetisovi</i>	44	6.88 ± 0.004
<i>A. (Asch.) lemminus vicina</i>	42	6.99 ± 0.010
<i>A. (Asch.) lemminus lemminus</i>	27	7.10 ± 0.034

у ольхонской полевки — 6.8890 ± 0.0066 , а у под-
рода *Aschizomys* — 6.9519 ± 0.0067 ($N_c = 134.7$,
 $p < 0.0001$). Фактически по центроидным разме-
рам зубы ольхонской полевки занимают промежу-
точное положение между в среднем более мелкими
зубами полевок подрода *Alticola* и более крупными
зубами — подрода *Aschizomys*.

**Морфологическое картирование
молекулярного филогенетического древа
и оценка филогенетического сигнала
формы M3 у таксонов рода *Alticola***

Результаты ординации центроидов выборок
одиннадцати таксонов рода *Alticola*, выполнен-
ной методом главных компонент, представлены
на рис. 2а. Молекулярное филогенетическое дре-
во, характеризующее объединение с помощью про-
цедуры конкатенации двух деревьев для митохон-
дриального гена (*cyt-b*) и ядерных генов (BRCA1,
LCAT, GHR), получено ранее Бодровым с соавто-
рами (Bodrov et al., 2020) и дано ими в статье (см.
Fig. 3). Линии на рис. 2а, которые растянуты в мор-
фопространстве PC1 и PC2 и связывают центрои-
ды таксонов, являются ветвями дерева. Небольшие
эллипсоиды на рисунке отражают области довери-
тельных интервалов (95%) для локализации цен-
троидов выборок. Хорошо видно, что ординаты
центроидов выборок четко разделились в морфо-
пространстве на области, занятые представите-
лями подрода *Aschizomys* (слева) и подрода *Alticola*
(справа). Отдельно на рис. 2б в том же морфо-
пространстве показано морфокартирование для вы-
численного нами после 146599 итераций штейне-
ровского древа минимальной длины и топологии.
Визуализацию картирования в морфопространстве
звездного star-древа, как тривиального, мы в рабо-
те не приводим. Аналогично в пространстве первых

двух компонент было проведено морфологическое
картирование трех вариантов филогенетических
деревьев — молекулярно-филогенетического, наи-
большого звездного и минимального штейнеровско-
го. Эти деревья дополнительно включают *Dicrostonyx*
torquatus и *Craseomys rufocanus*, относящиеся к внеш-
ней группе таксонов. В работе мы их графически не
представили.

Аналогичным образом в результате канонического
анализа прокрустовых координат в морфопростран-
стве первых двух канонических переменных (CV1,
CV2) осуществили процедуру морфологического
картирования тех же вариантов деревьев с разным
таксономическим составом, включая таксоны внеш-
ней группы и без них. Ввиду сходства взаимного рас-
положения таксонов в морфопространствах главных
компонент (PC1, PC2) и канонических переменных
(CV1, CV2) в данной статье графические материа-
лы вариантов морфокартирования в пространстве
канонических осей мы не приводим. В результате
расчетов с помощью программы MorphoJ получены
данные о длинах (TL) соответствующих деревьев,
что позволило вычислить для обоих вариантов фи-
логений (с включением и без включения представи-
телей внешней группы) филогенетические индексы
и оценить проявление филогенетического сигнала
(табл. 2). В первом варианте сравнения (без вклю-
чения таксонов внешних групп) вдоль первых двух
главных компонент перестановочный тест показал,
что только в двух случаях из 10000 повторных реплик
было найдено более короткое дерево, что означает
высокую значимость проявления филогенетическо-
го сигнала формы зуба M3 на основе обобщенного
молекулярного филогенетического древа. Индекс
соответствия CI также оказался близок к своему
максимальному значению — 0.949, а, соответствен-
но, индекс гомоплазии составил $H = 0.051$. В итоге

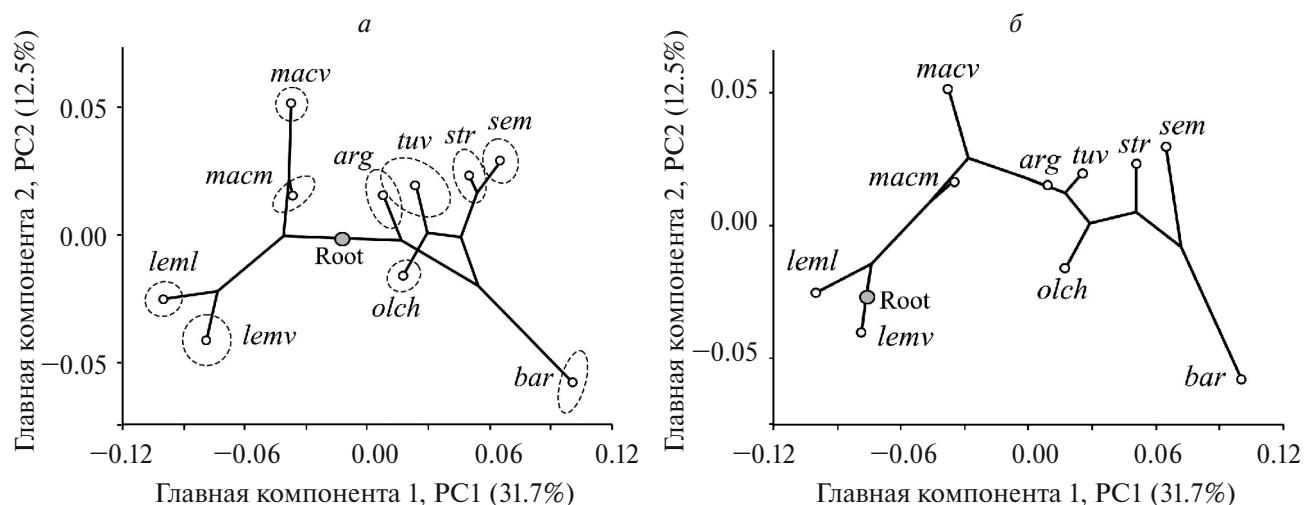


Рис. 2. Результаты морфологического картирования гипотетического молекулярного филогенетического дерева (по: Bodrov et al., 2020) (а) и штейнеровского минимального дерева — Steiner Tree (б) в морфопространстве первых двух главных компонент (PC1, PC2). Линии — ветви дерева — связывают ординаты центроидов выборок 10 таксонов под родов *Alticola* (arg — *argentatus*, bar — *barakshin*, sem — *semicanus*, str — *strelzovi*, tuv — *tuvinicus*, olch — *olchonensis*) и *Aschizomys* (macv — *macrotis vinogradovi*, macm — *macrotis macrotis*, lem — *lemminus vicina*, leml — *lemminus lemminus*), а также узлов (nodes). Эллипсоиды включают области 95% доверительных интервалов для центроидов выборок.

аналогичного сравнения на основе канонического анализа был получен еще меньший по величине индекс гомоплазии ($H = 0.041$). При включении в молекулярное филогенетическое дерево двух представителей внешних групп индексы мало изменились (см. табл. 2). В частности, индексы гомоплазии в данном случае лишь немного возросли: для морфопространства, сформированного вдоль PC1 и PC2, индекс

$H = 0.082$, а для такового вдоль CV1 и CV2 — $H = 0.057$. Большие значения филогенетических индексов *CI*, *RI* и *RC* указывают в обоих случаях на низкую гомоплазию и высокие синапоморфию и филогенетический сигнал по форме МЗ.

На рис. 3 схематически изображено объединенное конкатенированное молекулярное филогенетическое дерево (по: Bodrov et al., 2020),

Таблица 2. Длины гипотетических филогенетических деревьев и филогенетические индексы, полученные при морфологическом картировании молекулярной филогении методами главных компонент и канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы зуба МЗ у представителей под родов *Alticola* и *Aschizomys* без включения и с учетом добавления двух видов внешней группы

Длины деревьев (TL) и филогенетические индексы	Анализ главных компонент PCA		Канонический анализ CVA	
	Без внешней группы	С внешней группой	Без внешней группы	С внешней группой
<i>s</i> — длина филогенетического дерева	0.0229 ($p < 0.0002$)	0.0379 ($p < 0.0001$)	150.75 ($p < 0.0001$)	249.23 ($p < 0.0001$)
<i>m</i> — длина минимального “штейнеровского” дерева	0.0218	0.0348	144.54	234.99
<i>g</i> — длина максимального “звездного” дерева	0.0619	0.1008	360.05	643.83
<i>CI</i> — индекс соответствия	0.949	0.918	0.959	0.943
<i>RI</i> — индекс удерживания	0.971	0.953	0.971	0.965
<i>RC</i> — индекс масштабированного соответствия	0.921	0.875	0.931	0.910
<i>H</i> — индекс гомоплазии	0.051	0.082	0.041	0.057

Примечания. *p* — уровень значимости филогенетического сигнала (вероятность обнаружения более короткого дерева при 10 000 повторных реплик).

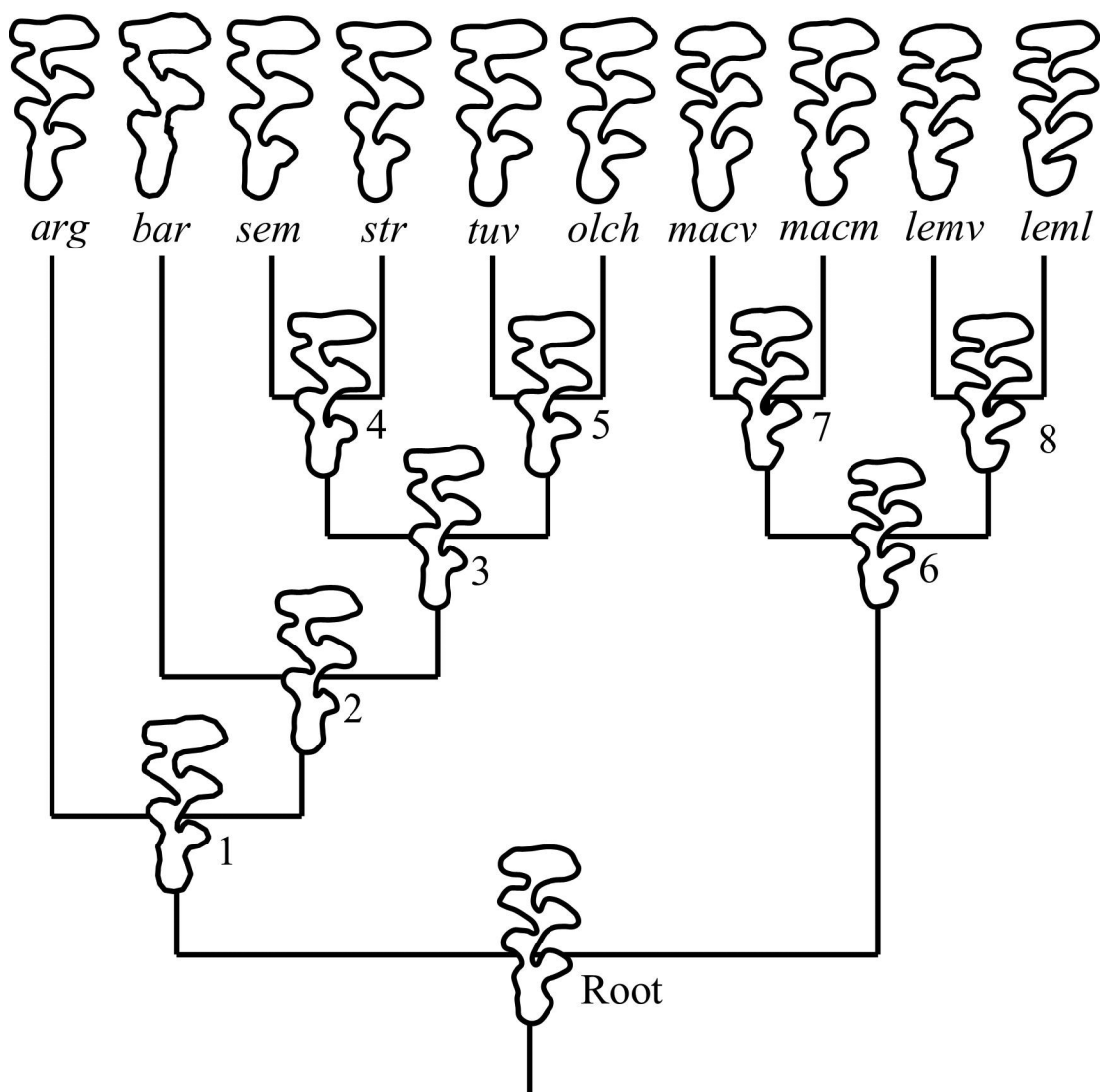


Рис. 3. Морфологическая реконструкция эволюционных преобразований формы жевательной поверхности щёчного зуба M3, полученная в программе MorphoJ на основе гипотетического молекулярного филогенетического дерева (по: Bodrov et al., 2020). Контурные изображения (outlines) конфигурации зубов соответствуют терминальным ветвям и номерам узлов (nodes). Обозначения названий таксонов соответствуют таковым на рис. 2.

в терминальных ветвях и узлах (nodes) которого представлены реконструкции контурных изображений формы M3 сравниваемых представителей подродов *Alticola* и *Aschizomys* и их вероятных предков. Отметим, что здесь мы не привели полное дерево, т.е. не включили в него представителей внешней группы. “Предковая” форма в корне дерева имеет сложное строение M3 и отчасти близка к современным представителям большеухой полевки. В ходе дальнейшей вероятной дивергентной эволюции формы M3 с одной стороны в узлах 1 и 2 происходит постепенное приобретение черт строения, характерных для современных представителей подрода

Alticola: уменьшается глубина буккального входящего угла BRA1 и за счет этого передняя петля AL сближается с наружным треугольником T2. В дальнейшем у части представителей подрода *Alticola* происходит упрощение строения задней петли — “пятки” (PL) с редукцией выступающих лингвальных углов LS5 и LS4 (крайняя степень редукции наблюдается у *A. barakshin*), а другие сохраняют некоторые предковые черты сложности зуба в области PL. Современная ольхонская полевка во многом приобрела строение PL, характерное для предковой корневой группы. У представителей *Aschizomys* “предковые” черты строения во многом сохраняются,

Таблица 3. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы третьего верхнего щёчного зуба (M3), между таксонами подродов *Alticola* и *Aschizomys*

Сравниваемые таксоны и показатели	Канонические переменные		
	CV1	CV2	CV3
	Центроиды выборок с учетом их стандартных ошибок ($\pm SE$)		
<i>Alticola</i>			
<i>A. barakshin</i>	-8.965 ± 0.158	-5.045 ± 0.227	-0.102 ± 0.135
<i>A. semicanus</i>	-2.724 ± 0.188	2.124 ± 0.151	0.591 ± 0.167
<i>A. strelzovi</i>	-3.120 ± 0.131	1.658 ± 0.177	-0.319 ± 0.140
<i>A. argentatus</i>	-0.966 ± 0.187	2.456 ± 0.178	0.433 ± 0.233
<i>A. tuvinicus</i>	-0.681 ± 0.192	2.775 ± 0.206	0.656 ± 0.201
<i>A. olchonensis</i>	-1.007 ± 0.158	2.560 ± 0.114	2.416 ± 0.137
<i>Aschizomys</i>			
<i>A. macrotis vinogradovi</i>	2.162 ± 0.160	-0.247 ± 0.173	-4.225 ± 0.138
<i>A. macrotis macrotis</i>	3.037 ± 0.137	0.489 ± 0.152	-2.412 ± 0.144
<i>A. lemminus vicina</i>	5.799 ± 0.186	-2.585 ± 0.149	2.212 ± 0.202
<i>A. lemminus lemminus</i>	5.814 ± 0.196	-3.171 ± 0.150	1.542 ± 0.193
Итоги канонического анализа			
Λ —Уилкса (Wilks' Λ)	0.00001	0.00030	0.00263
Собственные числа	19.2045	6.9883	4.4529
Доля дисперсии, %	51.06	18.58	11.84
χ^2	3669.98	2674.61	1991.46
Степени свободы (d.f.)	468	408	350
Уровень значимости (p)	<0.0001	<0.0001	<0.0001

но у современных лемминговидных полевок номинативного подвида форма M3 становится сложнее с относительным увеличением выступающих углов LSA4 и LSA5 и углублением LRA4.

Рассмотрим результаты, полученные при одном из вариантов канонического анализа прокрустовых координат изученных таксонов рода *Alticola*, не включая в расчеты представителей внешней группы (табл. 3). В итоге анализа все канонические оси оказались статистически значимыми ($p < 0.0001$). В табл. 3 приведены только данные по первым трем каноническим переменным, на которые пришлось 81.48% межгрупповой дисперсии. Из таблицы следует, что все центроиды представителей подрода *Alticola* вдоль первой канонической оси имеют отрицательные знаки, а у всех центроидов таксонов *Aschizomys* — они положительные. Поэтому вдоль первой канонической переменной проявились основные подродовые различия, на которые пришлось около 51% общей межгрупповой дисперсии. Вдоль второй канонической оси (18.58% дисперсии) проявились тенденции сужения/расширения дентиновых полей и просветов в области перемычек между треугольниками, возможно, связанные с особенностями обработки корма и экологическими условиями.

По третьей канонической оси (11.84% дисперсии) главным образом отразились различия в форме M3 между большеухой и лемминговидной полевыми, так же, возможно, отражающие особенности их трофической специализации.

По итогам канонического анализа получены матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D) и Прокрустовых дистанций (Pd). Поскольку матрицы Прокрустовых дистанций и обобщенных дистанций Махаланобиса существенно коррелировали друг с другом (корреляция Мантеля $R = 0.94$, $p = 0.0002$), дальнейший анализ провели по Прокрустовым дистанциям, которые, корректно выражая расстояния между выборочными средними и референсным консенсусом, не требуют равенства ковариационных матриц и не зависят от объема выборки (Perez et al., 2009). Высокий выявленный филогенетический сигнал по форме M3 позволяет попытаться на основе матрицы Прокрустовых дистанций с помощью иерархического кластерного анализа методом ближайшего связывания (NJ) оценить филогенетические отношения между всеми изученными таксонами, используя в качестве внешней группы красно-серую полевку. В табл. 4 приведены результаты варианта CVA, где

Таблица 4. Матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса D (выше диагонали) и Прокрустовых дистанций Pd (ниже диагонали) между таксонами рода *Alticola* и внешней группой — *C. rufocanus*

Сравниваемые таксоны	1	2	3	4	5	6
1. <i>Cruseomys rufocanus</i>	0	15.323	10.217	10.491	9.244	8.799
2. <i>Alticola</i> (<i>A.</i>) <i>barakshin</i>	0.186	0	10.013	9.993	11.243	11.713
3. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>semicanus</i>	0.131	0.116	0	4.277	4.740	4.717
4. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>strelzovi</i>	0.135	0.116	0.049	0	5.856	5.627
5. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>argentatus</i>	0.119	0.130	0.081	0.072	0	4.122
6. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>tuvinicus</i>	0.118	0.123	0.067	0.062	0.045	0
7. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>olchonensis</i>	0.124	0.124	0.080	0.083	0.056	0.066
8. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>macrotis fetisovi</i>	0.114	0.143	0.116	0.109	0.081	0.074
9. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>macrotis vinogradovi</i>	0.103	0.176	0.123	0.113	0.080	0.087
10. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>macrotis macrotis</i>	0.100	0.162	0.114	0.108	0.071	0.081
11. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>lemminus vicina</i>	0.124	0.190	0.165	0.151	0.118	0.127
12. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>lemminus lemmius</i>	0.146	0.212	0.179	0.169	0.128	0.145
Сравниваемые таксоны	7	8	9	10	11	12
1. <i>Cruseomys rufocanus</i>	9.560	8.304	8.184	8.233	6.951	9.109
2. <i>Alticola</i> (<i>A.</i>) <i>barakshin</i>	11.481	13.256	13.074	13.654	15.481	15.621
3. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>semicanus</i>	5.086	7.758	8.131	7.759	10.757	11.071
4. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>strelzovi</i>	6.501	8.445	8.271	8.534	11.047	11.624
5. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>argentatus</i>	3.893	6.846	6.623	6.187	9.352	9.878
6. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>tuvinicus</i>	4.839	6.174	7.075	6.586	9.210	10.369
7. <i>A.</i> (<i>A.</i>) <i>olchonensis</i>	0	7.144	8.040	7.127	9.203	10.002
8. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>macrotis fetisovi</i>	0.089	0	5.477	4.803	7.119	8.426
9. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>macrotis vinogradovi</i>	0.114	0.080	0	4.301	8.292	8.744
10. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>macrotis macrotis</i>	0.089	0.064	0.053	0	7.341	7.593
11. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>lemminus vicina</i>	0.120	0.087	0.111	0.089	0	5.834
12. <i>A.</i> (<i>Asch.</i>) <i>lemminus lemmius</i>	0.131	0.120	0.120	0.096	0.077	0

Примечания. Все величины дистанций статистически значимы, $p < 0.0001$.

в расчеты была включена выборка представителя внешней группы — *C. rufocanus*.

Результаты кластерного анализа в виде морфологического дерева и сопоставляемого с ним молекулярного филогенетического дерева представлены на рис. 4. На рисунке видно, что в структуре морфологического кластера выделяются два субкластера, соответствующие под родам *Aschizomys* и *Alticola*, причем в субкластере *Aschizomys* проявляется базальный кластер лемминговидных полевок, представленный двумя дифференцированными подвидами — *Alticola lemmius vicina* и *A. lemmius lemmius*, а также кластер, объединяющий подвиговые таксоны большеухой полевки, включая несколько обособленную ветвь *Alticola macrotis fetisovi*. Положение полевки Фетисова на молекулярном дереве представлено нами гипотетически, исходя из структуры другого аналогичного дерева для под рода *Aschizomys*, построенного ранее Бодровым с соавторами (Bodrov et al., 2020, Fig. 2) по гену *cyt-b* мтДНК.

В субкластере, объединившем таксоны под рода *Alticola*, выделились две агрегации: юго-восточные скальные полевки *barakshin*, *strelzovi* и *semicanus*, с одной стороны, и с другой — западные виды *argentatus*, *tuvinicus* и *olchonensis*. Видно, что структура ветвления морфологического дерева во многом отражает структуру молекулярного филогенетического дерева, хотя и не во всех деталях. Во всяком случае, сохраняются под родовая структура таксонов, а также принадлежность ольхонской полевки к под роду *Alticola*. Интересно, что тувинская полевка, которую ранее объединяли с ольхонской, действительно близка к ней, но все же занимает обособленное положение. В свою очередь, ольхонская полевка по форме МЗ в большей степени приближается к серебристой.

Оценка под родовой принадлежности и видовых особенностей ольхонской полевки по форме МЗ

Результаты линейного дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих

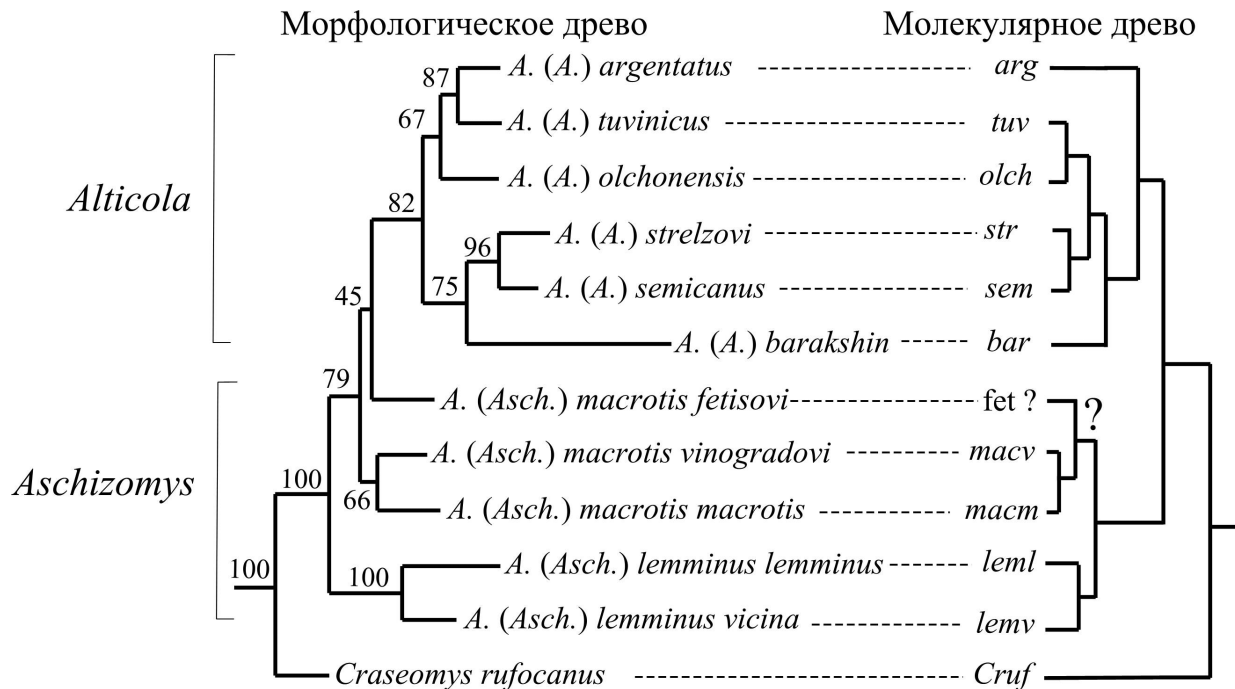


Рис. 4. Морфологическое филогенетическое дерево, построенное методом ближайшего связывания (Neighbour-Joining clustering) на основе матрицы Прокрустовых дистанций (Pd) и молекулярное дерево (по: Bodrov et al., 2020). В узлах — бутстреп-поддержки, %.

изменчивость формы жевательной поверхности МЗ, между представителями двух под родов *Aschizomys* и *Alticola* (без выборки ольхонской полевки) показали, что они надежно различаются по форме зуба, а распределения их значений дискриминантной функции практически не перекрываются, обеспечивая 100% распознавания объектов. В результате процедуры кросс-валидационной проверки корректность распознавания сохранилась практически на том же высоком уровне и составила 98.9%. Прокрустова дистанция по форме МЗ между под родами ($Pd = 0.1066$, $p < 0.0001$) оказалась больше, чем ее средние значения для таксонов *Aschizomys* ($Pd = 0.0898$) и *Alticola* ($Pd = 0.0860$).

Поскольку одной из ключевых задач данной работы было оценить под родовую принадлежность ольхонской полевки, рассмотрим результаты канонического анализа (CVA) прокрустовых координат формы зуба МЗ в итоге сравнения тех же выборок, принадлежащих двум под родам, а также выборки ольхонской полевки. Мы условно сняли границы видовой принадлежности с представителей обоих под родов и рассматривали их как две разные большие совокупности особей двух клад *Alticola* и *Aschizomys*, при этом особо интересующую нас ольхонскую полевку включили в сравнение в качестве третьей отдельной тестируемой группы. Цель такой классификации состояла в определении близости ольхонской полевки к тому или другому под роду

по характерным особенностям строения МЗ в общем морфопространстве. Результаты этого итогового варианта канонического анализа представлены на рис. 5. Межгрупповые различия вдоль обеих канонических осей оказались статистически значимыми ($p < 0.0001$). На рисунке хорошо видно, что эллипсоиды рассеивания ординат представителей двух под родов разделены в морфопространстве и образуют хиатус. В то же время эллипсоид рассеивания ординат ольхонской полевки частично накладывается на эллипсоид объединенной выборки под рода *Alticola*. Если на первую каноническую переменную (CV1), вдоль которой наблюдаются основные различия между под родами, приходится 87.8% межгрупповой дисперсии, то вдоль второй оси (CV2), характеризующей особенности МЗ ольхонской полевки, проявилось 12.2% дисперсии. Прокрустова дистанция между выборкой ольхонской полевки и выборками под рода *Alticola* составила $Pd = 0.0639$ ($p < 0.0001$), а с выборками *Aschizomys* — $Pd = 0.0917$ ($p < 0.0001$). Таким образом, ольхонская полевка, занимая промежуточное положение, оказалась существенно ближе к под роду *Alticola*. Поскольку Прокрустова дистанция между под родами практически так же велика (см. выше), как дистанция от ольхонской полевки до *Aschizomys*, можно заключить, что ольхонская полевка по особенностям изменчивости формы МЗ принадлежит именно под роду *Alticola*.

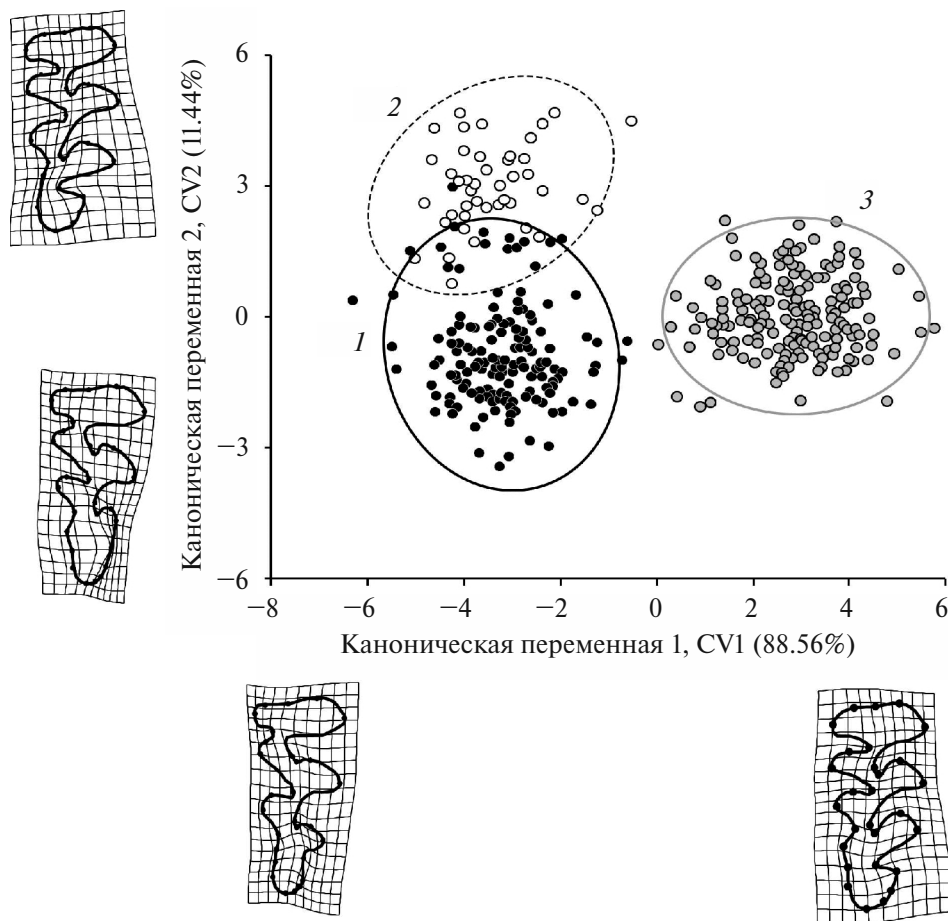


Рис. 5. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы МЗ у объединенных выборок представителей подродов *Alticola* (1) и *Aschizomys* (3) и выборки ольхонской полевки *A. olchonensis* (2). Эллипсоиды рассеивания ординат объединяют 95% объектов. Контурные конфигурации зубов, встроенные в деформационные решетки, соответствуют крайним значениям вдоль канонических переменных CV1 и CV2.

На рис. 5 представлены контурные изображения зуба МЗ, встроенные в деформационные решетки, которые соответствуют минимальным и максимальным значениям канонических переменных. Видно, что конфигурации усредненных изображений вдоль первой канонической оси, действительно, типичны для представителей каждого подрода. У подрода *Alticola* наблюдается менее глубокий буккальный входящий угол BRA1, что приводит к характерному сближению передней петли AL с треугольником T2, тогда как у *Aschizomys* проявляются хорошо выраженные лингвальные входящий LRA4 и выступающий LSA5, а также буккальный входящий BRA1 углы в структуре МЗ.

В итоговом варианте сравнения мы провели канонический анализ прокрустовых координат для сравнения формы МЗ у трех близких видов: серебристой, тувинской и ольхонской скальных полевок. Графические результаты канонического

анализа представлены на рис. 6. Видно, что эллипсоиды рассеивания ординат четко разобщены в морфопространстве первых двух канонических переменных. Эллипсоид тувинской полевки расположен на графике слева и удален вдоль первой канонической оси (72.42% межгрупповой дисперсии) от эллипсоидов двух других видов. Эллипсоиды серебристой и ольхонской полевок, каждый из которых характеризует 95% изменчивости, формально разобщены друг от друга вдоль второй канонической переменной (27.58% дисперсии). Поэтому полученные результаты можно рассматривать как доказательство существования между тувинской и ольхонской полемками значительных различий по форме МЗ, которые косвенно отражают их видовую специфику. В то же время ольхонская и серебристая полевки также отчетливо дифференцированы по форме зуба, однако их эллипсоиды размещены в морфопространстве ближе друг к другу, чем к эллипсоиду тувинской полевки.

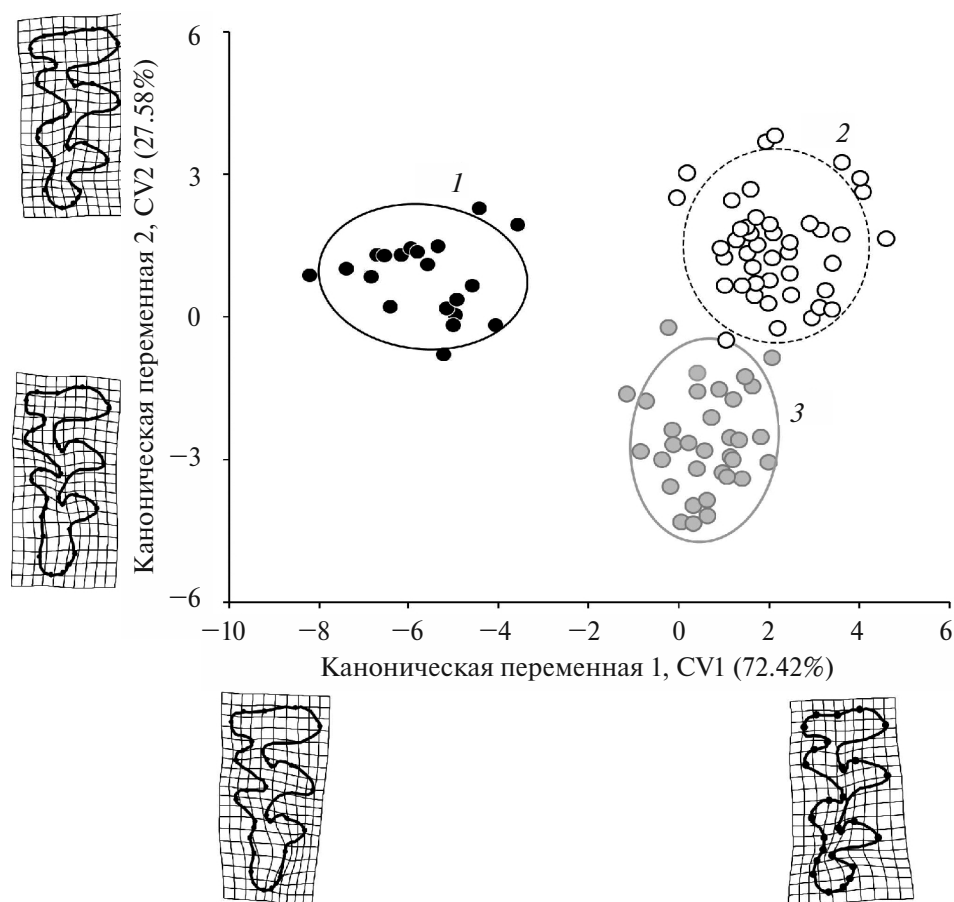


Рис. 6. Итоги канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы МЗ у трех видов скальных полевок номинативного подрода *Alticola*: 1 – *A. tuvinicus*, 2 – *A. olchonensis*, 3 – *A. argentatus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обсуждая полученные результаты, можно заключить, что морфологическое разнообразие сравниваемых видов рода *Alticola*, оцененное на основе анализа формы третьего верхнего щёчного зуба методами геометрической морфометрии, в целом достаточно хорошо соответствует традиционному выделению подродов *Alticola* и *Aschizomys* (Musser, Carleton, 2005; Павлинов, 2006).

В ряде исследований (Поздняков, Павлинов, 2023; Павлинов, 2024) показано, что наряду с методами ГМ, по-прежнему, важно использовать традиционные методы выделения морфотипов зубов (Ангерманн, 1973; Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Поздняков, 1993). В то же время хорошо понятно, что при использовании методов ГМ можно выявить больше деталей и особенностей в изменчивости конфигураций зубов, чем при визуальной качественной классификации их морфотипов. В частности, при выделении морфотипов МЗ практически не учитываются пропорции структурных

элементов зубов — более широкая или узкая передняя петля (AL) или удлиненная или укороченная “пятка” (PL), а также варианты слияния или разделения дентинных полей в смежных треугольниках, что в случае слияния сопровождается расширением, а при разделении — сужением дентинных просветов. Поэтому более точные количественные оценки формы при межвидовых сравнениях изменчивости контура жевательной поверхности зубов теоретически могут быть получены именно на основе методов ГМ. Важно подчеркнуть, что использование при сравнении конфигураций зуба полных контуров в виде аутлайнов (outline), т.е. построенных с помощью полуметок (semilandmarks), представляется при таксономических и филогенетических сравнениях вполне приемлемым, но, на наш взгляд, менее эффективным способом (см. Поздняков, Павлинов, 2023; Павлинов, 2024). Мы полагаем, что в данных случаях предпочтительнее использовать конфигурации гомологичных лантмарков (landmarks). Последнее позволяет совместить гомологизацию элементов структуры зуба, ее морфотипические особенности,

а также получить прецизионную характеристику формы его жевательной поверхности (McGuire, 2010; Voyta et al., 2013). При этом осуществляется интегративная характеристика изменчивости формы зуба, отражающая морфологические особенности конкретного таксона и его положение в морфопространстве, но без выделения нескольких дискретных морфотипов.

Проведенное нами морфологическое картирование формы жевательной поверхности зуба МЗ с использованием молекулярного филогенетического древа (Bodrov et al., 2020), построенного на основе конкатенации митохондриального и ядерных генов, выявило высокий филогенетический сигнал, содержащийся в межгрупповой изменчивости данного признака. Напомним, что с позиций геометрической морфометрии признаком является вся конфигурация объекта (в нашем случае МЗ), описываемая ландмарками, а состояния признака представляют все проявления изменчивости его формы (Zelditch et al., 2004). Значения филогенетических индексов соответствия (*CI*) и удерживания (*RI*) оказались высокими, а индекс гомоплазии (*H*) был крайне мал, что позволяет использовать форму МЗ для выполнения морфологической верификации гипотез молекулярной филогении. Ранее данный подход оценки филогенетических гипотез в виде серии тестируемых молекулярных древ был успешно апробирован на других объектах — видах дрозофил (Klingenberg, Gidaszewski, 2010), птиц (Klingenberg, Marugán-Lobón, 2013) и комаров (Muñoz-Muñoz et al., 2014). В нашем сравнении высокие значения индексов *CI*, *RI* и *RC* также отражают высокий филогенетический сигнал по форме МЗ для сравниваемых таксонов скальных полевок рода *Alticola*. Это позволило провести морфологическую реконструкцию эволюционных преобразований его конфигурации у таксонов рода *Alticola* и построить “морфологическую филогению”. Примечательно, что морфологическое древо, построенное по Прокрустовым дистанциям (*Pd*) на основе иерархического кластерного анализа ближайшего связывания (*NJ*), во многом отражает структуру гипотетического молекулярного филогенетического древа (Bodrov et al., 2020).

Среди настоящих *Alticola* наиболее отличающейся по форме жевательной поверхности зуба является *A. barakshin*, что согласуется с результатами других исследований по другим признакам: цитогенетическим (Hielscher et al., 1992), биохимическим (Hille, Stubbe, 1996) и молекулярным (Lebedev et al., 2007). При этом ольхонская полевка по форме зубов близка к представителям номинативного подрода *Alticola* и должна рассматриваться в его составе, ее не следует включать в подрод *Aschizomys*,

как это периодически происходило ранее (Musser, Carleton, 2005; Павлинов, 2006).

По среднему центроидному размеру МЗ ольхонская полевка заняла промежуточное положение между представителями обоих подродов. Она также имеет наиболее сложное строение зуба среди изученных видов подрода *Alticola*, за исключением *Alticola montosus* (True, 1894) (см. Kryštufek, Shenbrot, 2022). Однако, несмотря на относительно сложную форму жевательной поверхности МЗ, отчасти сближающую ее с некоторыми *Aschizomys*, конфигурация зуба ольхонской полевки более сходна с таковой у настоящих *Alticola*.

Ключевым моментом при принятии решения о подродовой принадлежности ольхонской полевки являются молекулярные исследования, проведенные Бодровым с соавторами (Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020), а также аналогичные результаты, полученные Двояшовым с соавторами (Dvoyashov et al., 2023). Ранее Бодровым и Абрамсон (2011) по гену *cyt-b* мтДНК было продемонстрировано наибольшее сходство ольхонской полевки с тувинской. Наши результаты не совпадают с этими выводами, указывавшими лишь на подвидовой ранг ольхонской полевки. Полученные при участии этих авторов более поздние результаты, основанные на ядерных генах, показали, что тувинская и ольхонская полевки должны рассматриваться как самостоятельные виды (Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020). Согласно результатам наших исследований, *A. olchonensis* по изменчивости формы МЗ существенно дифференцирована от *A. tuvinicus*: в морфопространстве между ними проявляется четкий hiatus. Поэтому есть веские основания рассматривать ее в качестве самостоятельного вида подрода *Alticola*. Своеобразие лемминговидных полевок по форме моляров также велико, и это может служить существенным аргументом в пользу выделения их в отдельный подрод, как это и было сделано при оригинальном описании.

Полевка Фетисова (Галкина, Епифанцева, 1988), ранее рассматриваемая нами как сохондинский подвид большеухой полевки *A. mactotis fetisovi* (Васильева и др., 2008; Kryštufek, Shenbrot, 2022), на основе проведенного сравнения формы МЗ оказалась даже в большей степени дифференцирована от алтайского и забайкальского подвидов большеухой полевки, чем эти виды были дифференцированы между собой. Бодров с соавторами (Bodrov et al., 2020) при построении молекулярной филогении подрода *Aschizomys* по этой форме использовали лишь единичные нуклеотидные последовательности, что не позволило им получить надежную статистическую поддержку, поэтому вопрос о статусе этого таксона не следует считать решенным. При дополнительном каноническом

анализе прокрустовых координат МЗ у всех изученных нами форм подрода *Aschizomys* (его результаты здесь не приведены) эллипсоид рассеивания ординат полевки Фетисова оказался расположен в общем морфопространстве изолированно по отношению к взаимно перекрывающимся эллипсоидам забайкальского и алтайского подвидов большеухой полевки. Поэтому наши данные могут быть косвенно истолкованы в пользу морфологической обособленности *A. fetisovi* в качестве полувида или вида. Полагаем, что изучение таксономического статуса полевки Фетисова следует продолжить с привлечением методов молекулярной филогенетики и геометрической морфометрии.

Результаты нашего исследования изменчивости формы МЗ также полностью подтверждают справедливость отнесения плоскочерепной полевки *A. strelzovi* к подроду *Alticola*, а не к исходному подроду *Platycranius*, что опирается как на итоги проведенных ранее молекулярных исследований (Lebedev et al., 2007; Бодров и др., 2016; Bodrov et al., 2020), так и на выполненное нами морфометрическое сравнение. Проведенная нами реконструкция формы МЗ в узлах молекулярного филогенетического древа показывает, что общие для подрода *Alticola* структурные черты конфигурации зуба должны были сформироваться уже на ранних этапах его становления при возникновении серебристой и гобийской полевок (около 1.5–2 млн лет т.н.), если опираться на калибровочную временную шкалу в работе Бодрова с соавторами (Bodrov et al., 2020). Поскольку плоскочерепная полевка, как и хангайская, имеют сравнительно недавнее происхождение (около 0.5 млн лет т.н.), можно, используя нашу реконструкцию, заключить, что эволюционные преобразования формы МЗ при видовом обособлении у плоскочерепной полевки были относительно невелики по сравнению с существенной перестройкой структуры ее черепа. Данный феномен следует рассматривать как пример “гетеробатмии” (см. Тахтаджян, 1954) – разной скорости эволюции разных признаков. Благодаря этим быстрым и крупным морфологическим изменениям черепа и появилось исходное подродовое название *Platycranius*. Поэтому, учитывая малый масштаб молекулярных изменений и низкую скорость и инерционность эволюционных преобразований формы МЗ у плоскочерепной полевки, ее необходимо отнести к подроду *Alticola*, тогда как *Platycranius* следует рассматривать лишь как исторически устаревшее наименование таксона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различия по форме МЗ между таксонами рода *Alticola* в морфопространстве в значительной степени характеризуют их филогенетические связи, что

во многом подтвердили результаты иерархического кластерного анализа, проведенного с использованием метода ближайшего связывания (NJ), при сопоставлении полученного морфологического древа с молекулярным филогенетическим древом. В итоге проведенного анализа изученные таксоны рода четко разделились в соответствии со структурами морфологического и молекулярного филогенетических деревьев по своей принадлежности к под родам *Alticola* и *Aschizomys*.

Сопоставление морфологического и молекулярного филогенетических деревьев позволяет заключить, что при хорошем согласовании подродового разделения таксонов основные различия и несогласованности затронули молекулярные и морфологические эволюционные изменения у серебристой и гобийской полевок. При больших молекулярных изменениях морфологическое преобразование формы зуба МЗ у серебристой полевки весьма невелико, что косвенно указывает на низкую скорость и степень его морфологической эволюции у вида от возникновения до современности. Противоположная ситуация наблюдается у гобийской полевки. В этом случае относительно небольшие молекулярные изменения сопровождаются очень большими морфологическими преобразованиями МЗ в направлении редукции элементов строения задней петли (PL). Небольшие различия в структуре ветвления терминальной части обоих деревьев проявились и в случае ольхонской и тувинской полевок, которые относительно близки в молекулярном отношении (сходны по нуклеотидным последовательностям), но дифференцированы в морфологическом (различаются по форме МЗ). Сходство молекулярного и морфологического деревьев проявилось в основном на подродовом уровне, а на видовом больше выражено у представителей *Aschizomys*. Однако у многих таксонов *Alticola* молекулярные и морфологические эволюционные изменения протекали с разной скоростью и проявились в разной степени, причем часто неодинаково для разных морфологических признаков: формы и структуры МЗ (*argentatus*, *barakshin*), а также конфигурации черепа (*strelzovi*).

Особенности строения МЗ ольхонской полевки по отношению к остальным представителям подрода *Alticola* заключаются в большей глубине первого лингвального входящего угла при более усложненной лингвальной стороне задней петли (PL). По итогам канонических анализов прокрустовых координат формы зуба МЗ, с одной стороны, строго подтверждено отнесение ольхонской полевки к подроду *Alticola*, а с другой выявлены морфологический хиатус между ольхонской и тувинской полемками, но большая близость первой к серебристой. Последнее согласуется с представлениями

о видоспецифичности ольхонской и тувинской полевых в составе подрода *Alticola* и отражает проявление у ольхонской полевки ряда архаических черт строения МЗ серебристой полевки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников Музея Института экологии растений и животных УрО РАН, а также Зоологического музея МГУ, научных музеев Института систематики и экологии животных СО РАН, Института биологических проблем криолитозоны ЯНЦ СО РАН и Сохондинского государственного заповедника за коллекционные материалы, любезно предоставленные для проведения исследования. Авторы также признательны двум анонимным рецензентам за высказанные важные замечания и полезные рекомендации, способствовавшими улучшению статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФБГУН Институт экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования выполнены на музейном коллекционном материале, полученном с соблюдением этических стандартов научных исследований с использованием животных в соответствии с Протоколом № 13 заседания Комиссии по биоэтике ФБГУН Институт экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) от 1 ноября 2022 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Новосибирск. Т. 3. С. 104–118.
- Бодров С.Ю., Абрамсон Н.И., 2011. Родственные связи *Alticola olchonensis* (Rodentia, Cricetidae) на основе анализа последовательностей ядерных и митохондриальных генов. Предварительные результаты // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. общ-ства РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 65.
- Бодров С.Ю., Костыгов А.Ю., Руднева Л.В., Абрамсон Н.И., 2016. Ревизия таксономического положения ольхонской полевки (Rodentia, Cricetidae) // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 171–181.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Большаков В.Н., 2008. Морфологическая дивергенция скальных полевок подрода *Aschizomys* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологические исследования. М.: Изд-во МГУ. С. 210–255. (Сб. трудов Зоологического музея МГУ; Т. 49).
- Винокурова М.А., Тиунов М.П., Голенищев Ф.Н., 2024. Использование геометрической морфометрии и традиционных методов для анализа внутривидовой изменчивости первого нижнего моляра (m1) *Alexandromys fortis* (Arvicolinae) островных и континентальных популяций Приморья России // Труды Зоологического института РАН. Т. 328. № 1. С. 20–39.
- Галкина Л.И., Епифанцева Л.Ю., 1988. Новый вид горной полевки из Забайкалья (Rodentia, Cricetidae) // Вестник зоологии АН УССР. № 2. С. 30–33.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полевки (Microinae). Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: ЗИН АН СССР. С. 48–57.
- Павлинов И.Я., 1999. Анализ изменчивости формы третьего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоологический журнал. Т. 78. № 1. С. 78–83.
- Павлинов И.Я., 2000. Дополнительные материалы по использованию геометрической морфометрии при анализе изменчивости коренных зубов у полевок (род *Alticola*, Rodentia, Mammalia) // Зоологический журнал. Т. 79. Вып. 1. С. 104–107.
- Павлинов И.Я., 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я., 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я., 2024. Сравнение двух методов анализа разнообразия формы переднего отдела m1 серых полевок (Rodentia, Arvicolini) на модельной выборке: частотный анализ морфотипов и геометрическая морфометрия // Зоологический журнал. Т. 103. № 5. С. 112–118.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.), 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л., 1987. Систематика млекопитающих СССР. (Исследования по фауне Советского Союза). М.: Изд-во МГУ. 285 с.

- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л., 1998. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения. М.: Изд-во МГУ. 190 с.
- Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевых групп "maximowiczii" (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. Т. 72. № 11. С. 114–125.
- Поздняков А.А., Павлинов И.Я., 2023. Разнообразие вариантов строения антероноидов полевых родов *Stenocranius* и *Alexandromys* (Arvicolini, Rodentia): качественный и количественный подходы // Зоологический журнал. Т. 102. № 7. С. 815–825.
- Тахтаджян А.А., 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 214 с.
- Тесаков А.С., 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим) / Отв. ред. Э.А. Вангенгейм. М.: Наука. 247 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 554).
- Bodrov S.Y., Vasiljeva V.K., Okhlopkov I.M., Mamaev N.V., Zakharov E.S., Oleinikov A.Y., Genelt-Yanovskiy E.A., Abramson N.I., 2020. Evolutionary history of mountain voles of the subgenus *Aschizomys* (Cricetidae, Rodentia), inferred from mitochondrial and nuclear markers // Integrative Zoology. V. 15. № 3. P. 187–201.
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12415>
- Bolshakov V.N., Vasilyeva I.A., Vasilyev A.G., 2012. Morphological disparity among rock voles of the genus *Alticola* from Mongolia, Kazakhstan and Russia (Rodentia, Cricetidae) // Erforsch. biol. Ressourcen Mongolei (Halle/Saale). Bd. 12. S. 105–115.
- Drummond A.J., Rambaut A., 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees // BMC Evolutionary Biology. V. 7. P. 214.
- Dvoyashov I.A., Bodrov S. Yu., Mamaev N.V., Glagoleva E.S., Abramson N.I., 2023. Inferring phylogenetic structure, taxa hybridization, and divergence times within rock voles of subgenus *Aschizomys* (Cricetidae: *Alticola*) using quaddRAD sequencing and a cytb dataset // Ecology and Evolution. V. 13. P. 1–15. e10742.
<https://doi.org/10.1002/ece3.10742>
- Farris J.S., 1989. The retention index and the rescaled consistency index // Cladistics. V. 5. P. 417–419.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryaen P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Heled J., Drummond A.J., 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data // Molecular Biology and Evolution. V. 27. P. 570–580.
- Hielscher K., Stubbe A., Zernahle K., Samjaa R., 1992. Karyotypes and systematics of Asian High-Mountain voles, genus *Alticola* (Rodentia, Arvicolidae) // Cytogenet. Cell. Genet. V. 59. P. 307–310.
- Hille A., Stubbe A., 1996. Biochemical systematics of four taxa of Asian high-mountain voles, *Alticola* (Rodentia, Arvicolinae) // Folia Zoologica. V. 45. № 4. P. 289–299.
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. V. 11. P. 353–357.
- Klingenberg C.P., 2013. FindSteiner Tree (program).
<http://www.flywings.org.uk/FindSteinerTree/index.htm>
- Klingenberg C.P., Gidaszewski N.A., 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data // Systematic Biology. V. 59. № 3. P. 245–261.
- Klingenberg C.P., Marugán-Lobón J., 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing Integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context // Syst. Biol. V. 62. № 4. P. 591–610.
- Kluge A.G., Farris J.S., 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans // Syst. Zool. V. 18. P. 1–32.
- Kryštufek B., Shenbrot G., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Maribor, Slovenia: University of Maribor, University Press. 436 p.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I., 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome b gene // Zoologica Scripta. V. 36. № 6. P. 547–563.
- Maddison D.R., Swofford D.L., Maddison W.P., 1997. NEXUS: an extensible file format for systematic information // Systematic Biology. V. 46. P. 590–621.
- Maddison W.P., 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree // Systematic Zoology. V. 40. P. 304–314.
- McGuire J.L., 2010. Geometric morphometrics of vole (*Microtus californicus*) dentition as a new paleoclimatic proxy: shape change along geographic and climatic clines // Quaternary International. V. 212. P. 198–205.
- Muñoz-Muñoz F., Talavera S., Carpenter S., Nielsen S.A., Werner D., Pagès N., 2014. Phenotypic differentiation and phylogenetic signal of wing shape in western European biting midges, *Culicoides* spp., of the subgenus *Avaritia* // Medical and Veterinary Entomology. V. 28. P. 319–329.
<https://doi.org/10.1111/mve.12042>
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Subfamily Arvicolinae // Mammal Species of the World / Wilson D.E., Reeder D.M. (Eds). Washington, London: Smithsonian Institution Press. 3-d edn. V. 2. P. 956–1039.
- Perez S.I., Diniz-Filho F.J.A., Rohlf F.J., Dos Reis S.F., 2009. Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats // Biol. J. of the Linnean Society. V. 98. P. 646–660.

- Prömel H.J., Steger A., 2002. The Steiner tree problem: a tour through graphs, algorithms, and complexity. Braunschweig (Germany): Vieweg. 86 p.
- Rohlf F.J., 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // J. Classif. V. 16. P. 197–223.
- Rohlf F.J., 2004. Super. Version 1.14. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J., 2017. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., 2017a. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., Slice D.E., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Systematic Zool. V. 39. P. 40–59.
- Rossolimo O.L., Pavlinov I. Ja., 1992. Species and subspecies of *Alticola* s.str. (Rodentia: Arvicolidae) / I. Horacek, V. Vohralik (eds.). Prague Studies in Mammalogy Prague. P. 149–176.
- Saitou N., Nei M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. V. 4. P. 406–425.
- Smith W.D., 1992. How to find Steiner minimal trees in Euclidean d-space // Algorithmica. V. 7. P. 137–177.
- Van der Meulen A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia, (Orvieto, Italy), with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // Quaternaria. V. 17. P. 1–144.
- Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M.P., 2013. Analysis of shape and size variation of the first lower molar on Far-Eastern gray voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics // Russian Journal of Theriology. V. 12. № 1. P. 19–32.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L., 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: Elsevier. Acad. Press. 443 p.

MORPHOLOGICAL VERIFICATION OF THE SUBGENERIC STATUS OF THE OLKHON MOUNTAIN VOLE (*ALTICOLA OLCHONENSIS* LITVINOV, 1960, ARVICOLINAE, RODENTIA) BASED ON AN ANALYSIS OF THE SHAPE VARIATIONS OF THE THIRD UPPER MOLAR (M3)

I. A. Vasil'eva*, A. G. Vasil'ev, V. N. Bolshakov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
202, 8 March str., Yekaterinburg, 620144 Russia*

**e-mail: via@ipae.uran.ru*

A comparative analysis of the variations in the shape of the third upper molar (M3) in 11 taxa of the genus *Alticola*, based both on geometric morphometrics and the morphological mapping of the molecular phylogenetic tree, confirmed molecular data that the Olkhon mountain vole (*Alticola olchonensis* Litvinov, 1960) belongs to the subgenus *Alticola* rather than the subgenus *Aschizomys*. The morphological hiatus of the Olkhon mountain vole in the morphospace variation of the M3 shape, compared with the taxonomically similar Silvery mountain vole (*A. argentatus*) and the Tuvan vole (*A. tuvinicus*), confirmed its species status. High phylogenetic index values were obtained, indicating a high phylogenetic signal in M3 tooth shape. This allowed for the evolutionary transformations in the configuration of the M3 tooth in the genus *Alticola* to be reconstruct, also constructing a morphological phylogeny which largely coincides with the molecular phylogeny obtained based on mitochondrial and nuclear genes.

Keywords: the genus *Alticola*, phylogeny of mountain voles, morphological disparity, molar shape variability, geometric morphometrics