


<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-296-314>
<https://zoobank.org/References/54e23599-47a6-481c-abf9-48674880c9e3>

УДК 599.323.43/143.14

Изменчивость жевательной поверхности первого нижнего и третьего верхнего моляров полевки Максимовича (Rodentia, Arvicolinae: *Alexandromys maximowiczii*) из северо-восточной части Среднеамурской низменности

А. И. Степанова, И. В. Картавцева

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
пр-т 100-летия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

Сведения об авторах

Степанова Анастасия Игоревна

E-mail: stepanova@biosoil.ru

SPIN-код: 5776-2734

Scopus Author ID: 58809625100

ORCID: 0009-0008-4353-3196

Картавцева Ирина Васильевна

E-mail: kartavtseva@biosoil.ru

SPIN-код: 8486-5612

Scopus Author ID: 6603816819

ResearcherID: M-2403-2016

ORCID: 0000-0003-2136-8253

Право: © Авторы (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Впервые для полевки Максимовича *A. m. maximowiczii* из Среднеамурской низменности выявлена изменчивость моляров с использованием двух методов — классического и комплексного. Для m1 по строению передней непарной петли выявлены варианты: преобладающий — «*maximowiczii-like*» и редкие — «*fortis-like*», «*oeconomus-like*» и «*maskii*». В качестве нового для подвида обнаружен вариант «*maskii*» (10%). Для M3 показана высокая частота встречаемости простых морфотипов, несмотря на то, что этот подвид, описанный из Амурской области, характеризуется высокой частотой встречаемости сложных морфотипов. Выявленные морфотипические особенности моляров полевки Максимовича Нижнего Приамурья выделяют их среди ранее исследованных полевых популяций Верхнего Приамурья и ставят вопрос об их дальнейшем морфологическом и генетическом исследовании. Характер выраженности межглазничного гребня показал, что он отсутствует у молодых животных и не может служить надежным видовым дифференцирующим признаком.

Ключевые слова: морфотипы, зубы, серые полевки, дальневосточная полевка, *A. fortis*, межглазничный гребень, подвиды

Variability of the chewing surface of the first lower and third upper molars and the expression of the interorbital ridge in Maximowicz's vole (Rodentia, Arvicolinae: *Alexandromys maximowiczii*) from the north-eastern part of the Middle Amur Lowland

А. И. Степанова✉, I. V. Kartavtseva

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 Stoletiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

Authors

Anastasia I. Stepanova

E-mail: stepanova@biosoil.ru

SPIN: 5776-2734

Scopus Author ID: 58809625100

ORCID: 0009-0008-4353-3196

Irina V. Kartavtseva

E-mail: kartavtseva@biosoil.ru

SPIN: 8486-5612

Scopus Author ID: 6603816819

ResearcherID: M-2403-2016

ORCID: 0000-0003-2136-8253

Copyright: © The Authors (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. This study represents the first comprehensive analysis of molar variability in Maximovich's vole (*A. m. maximowiczii*) from the Middle Amur Lowland using both classical and complex methodological approaches. For the first lower molar (m1), we identified four anterior loop variants: the predominant 'maximowiczii-like' type, along with rare 'fortis-like', 'oeconomus-like', and a newly described 'maskii' variant (10% frequency). The third upper molar (M3) showed unexpectedly high frequencies of simple morphotypes, contrasting with previous reports of complex morphotypes from Amur region specimens. These dental characteristics distinguish Lower Priamurye populations from Upper Priamurye specimens, warranting further morphological and genetic investigation. Interorbital ridge development proved absent in juveniles, indicating its limited value as a species diagnostic character.

Keywords: morphotypes, teeth, gray voles, *A. fortis*, interorbital ridge, subspecies

Введение

Морфологию жевательной поверхности моляров полевок принято использовать в таксономических (Огнев 1940; Громов, Ербаева 1995; Shenbrot, Krasnov 2005) и популяционных исследованиях (Большаков и др. 1980; Chaline et al. 1993). Для полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii* Shrenck, 1858, обитателя влажных лесных и луговых биотопов северо-востока Азии, по данным морфотипической изменчивости третьего верхнего моляра (МЗ), с использованием классического метода (Rörig, Börner 1905) выделено три подвида (Воронцов и др. 1988).

Первый подвид, *A. m. ungurensis* Kastchenko, 1913, из популяций Забайкалья и Монголии, характеризовался преобладающей относительно упрощенной структурой МЗ.

Второй подвид, *A. m. maximowiczii* Shrenck, 1858, из популяций верхнего Приамурья (Амурской области и Северо-Восточного Китая) характеризовался преобладанием более сложных морфотипов.

Третий подвид, *A. m. gromovi* (Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988), «про-визорно описан по одному экземпляру, отловленному в долине оз. Большое Токо» (Воронцов и др. 1988: 210), расположенного на границе Хабаровского края и Якутии. Эта особь характеризовалась крайне усложненной формой МЗ и имела сходство с полевками из окр. Аян в Хабаровском крае. По данным генетического анализа было показано, что полевки из этого региона принадлежат полевке Громова (Sheremetyeva et al. 2009).

В настоящее время для *A. maximowiczii* известны два подвида, различающихся по частоте встречаемости пяти морфотипов МЗ (Воронцов и др. 1988). Один подвид (*A. m. ungurensis*) распространен в Забайкалье, второй (*A. m. maximowiczii*) — в Верхнем Приамурье и Северо-Восточном Китае. В Среднем и Нижнем Приамурье морфотипическую изменчивость моляров не исследовали. Также каждый подвид

имеет свои кариотипические (Kartavtseva et al. 2008) и молекулярно-генетические (Sheremetyeva et al. 2024) особенности.

Следует отметить, что в исследовании моляров полевок восточной части ареала полевки Максимовича ранее были использованы сборы из территории Верхнего Приамурья (Амурская область). Восточная часть ареала особи из Приамурья (Еврейская АО и юг Хабаровского края), а также впервые обнаруженная нами полевка Максимовича из северо-восточной части Среднеамурской низменности (Нижнее Приамурье), окрестностей пос. Эльбан в Хабаровском крае (Картавцева, Степанова 2024) остается неисследованной. По хромосомным характеристикам ($2n = 40$ и $2n = 41$) полевки Нижнего Приамурья не отличались от полевок выборок из Еврейской АО (Среднее Приамурье) и были отнесены к хромосомной форме «С» подвида *A. m. maximowiczii* (Kartavtseva et al. 2008). Возникает вопрос, будут ли моляры полевок из северо-восточной части Среднеамурской низменности (территории нижнего Амура) иметь такие же сложные и такие же преобладающие морфотипы моляров, как полевки территории Верхнего Приамурья (Амурская область) и Манчжурии (Китай), характеризующие подвид *A. m. maximowiczii*.

Целью настоящего исследования стало определение особенностей строения жевательной поверхности двух моляров полевки Максимовича выборки из северо-восточной части Среднеамурской низменности по данным морфотипических особенностей изменчивых коренных зубов. В задачи входило: определение вида с применением определения характера выраженности межглазничного гребня; выявление морфотипов моляров (m1 и МЗ) кариотипированных особей полевки Максимовича из окрестностей пос. Эльбан с использованием двух методов — классического и комплексного; сравнение морфотипических характеристик рисунка жевательной поверхности моляров с имеющимися данными для вида из других географических регионов.

Материал и методы

Материалом морфометрических и морфологических исследований послужили 20 особей *A. maximowiczii*, видовая диагностика которых ранее была определена с использованием кариологического метода (Картавцева, Степанова 2024). Полевки отловлены ловушками Шермана 20–23 июля 2023 г. в двух точках Среднеамурской низменности, в окрестностях пос. Эльбан Хабаровского края, левого берега р. Амур (рис. 1). Точка 1 расположена в 4 км западнее от поселка (n = 18), правый берег р. Эльбан, приток левого берега Амура (50°06'03" с. ш., 136°27'39" в. д), точка 2 — в 10 км на юго-восток (n = 2), (50°02'45" с. ш., 136°33'43" в. д) (рис. 1). В обеих точках отлова ловушки ставили во влажных биотопах на заброшенных

сельскохозяйственных полях (залежах), близ широколиственного леса. Было отработано 211 ловушко-ночей, пойманы 64 особи. В первой точке выявлено пять видов: *Apodemus agrarius* Pallas 1771 (n = 24), *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1907) (n = 3), *Alexandromys maximowiczii* (n = 18), *Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769) (n = 5), *Sorex caecutiens* (Laxmann, 1788) (n = 1), *Sorex roboratus* (Hollister, 1913) (n = 1). В точке 2 во влажном смешанном лесу выявлено пять видов: *Apodemus peninsulae* (n = 2), *Apodemus agrarius* (n = 2), *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) (n = 1), *Craseomys rufocanus* (Sundevall, 1846) (n = 2) и *Sorex caecutiens* (n = 1). В той же точке, рядом с лесом, на заброшенном поле с преобладанием кровохлебки, выявлены четыре особи: *Apodemus agrarius* (n = 2) и *A. maximo-*

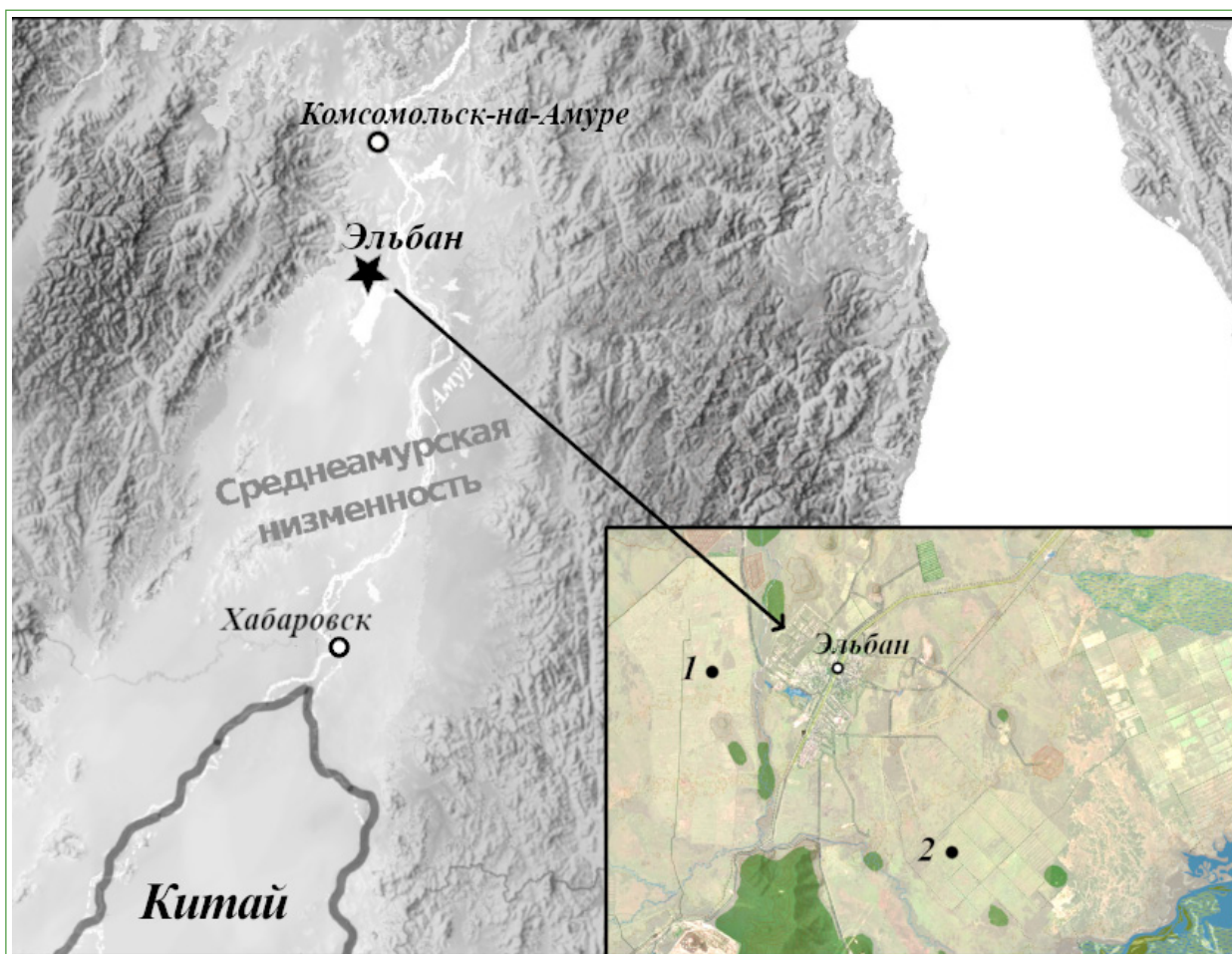


Рис. 1. Места отлова полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii*. Во врезке указаны две точки сбора близ пос. Эльбан в Хабаровском крае

Fig. 1. Collection localities of *Alexandromys maximowiczii* (inset: Elban village sites, Khabarovsk Krai)

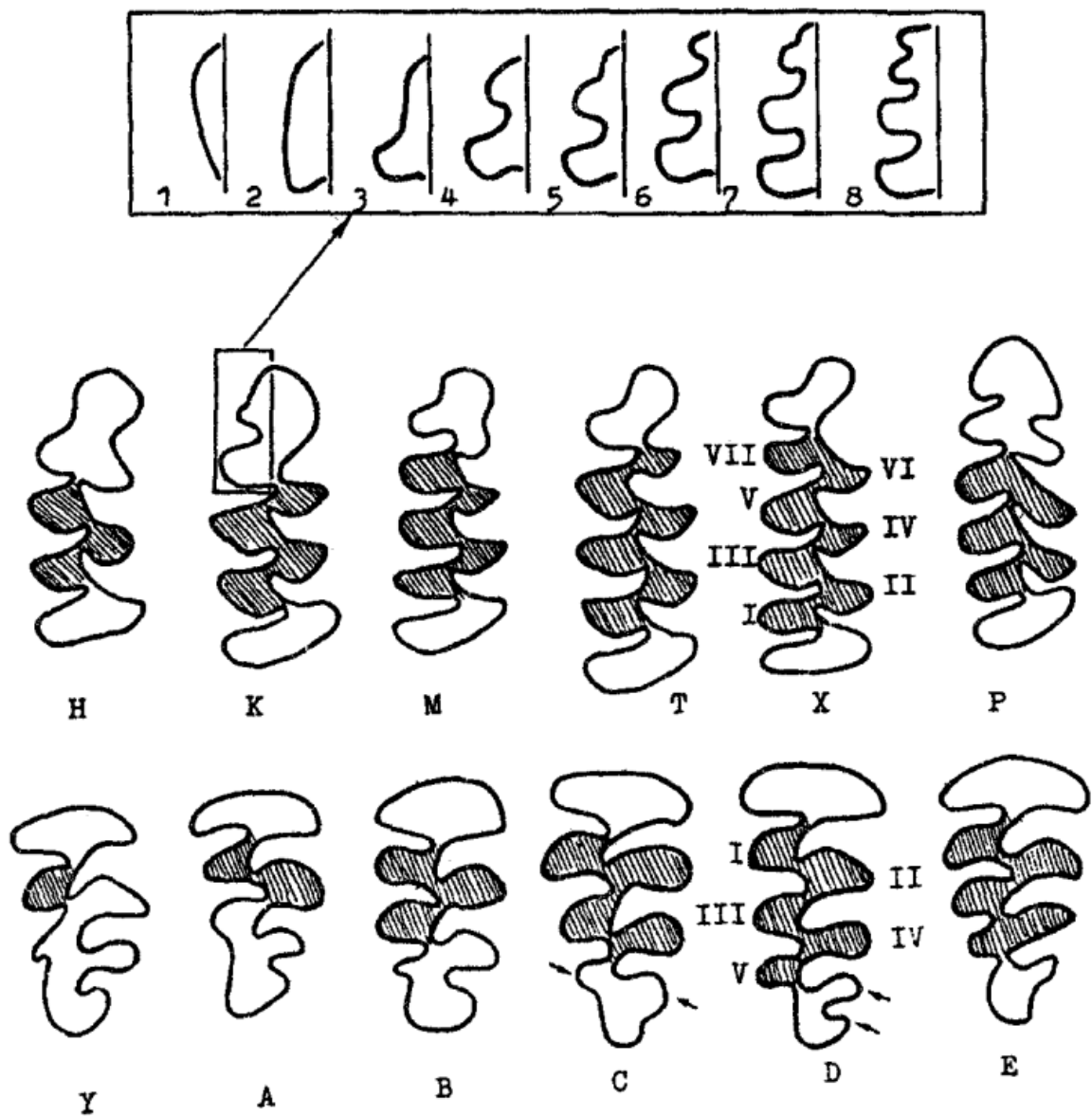


Рис. 2. Схема классификации моляров рода *Alexandromys* (Поздняков 1993). Заштрихованы замкнутые пространства коренных зубов — первого нижнего (классы Н–Р) и третьего верхнего (классы Y–Е). Не заштрихованы непарная петля и талонус. В рамке показаны формы строения передней непарной петли m1. Стрелками указаны выходящие углы на талонусе. В — три замкнутых треугольника и талонус; Y — один замкнутый треугольник, талонус, слитый с полем двух незамкнутых треугольников; цифры указывают на число выступающих углов (Поздняков 1993). Жирным шрифтом отмечены преобладающие морфотипы, курсивом — не обнаруженный нами

Fig. 2. *Alexandromys* molar classification (Pozdnyakov 1993). Shaded areas — closed spaces of molar separation in m1 (classes H–P) and M3 (classes Y–E). Unshaded areas — unpaired loop and talonus. Frame — shapes of m1 unpaired loop. Arrows — protruding angles and talonus. B — three closed triangles and talonus. Y — one closed triangle, talonus fused with the field of two unclosed triangles; numbers indicate the quantity of protruding angles (Pozdnyakov 1993). Bold type — predominant morphotypes. Italics — absent morphotypes

wiczii (n = 2). Полевки Максимовича составили 30 % от всех отловленных животных.

Для выделения морфотипов МЗ использованы две методики — классическая (Rörig, Börner 1905) и комплексная (Поздняков 1993). В классическом методе (Rörig, Börner 1905) учитывали число выходящих углов зуба с лингвальной и (/) лабиальной сторон.

Основные моменты комплексной методики с целью выявления морфотипов как m1, так и МЗ заключались в том, что число замкнутых полей называли классами и получали буквенно-цифровое обозначение (рис. 2). Для m1 варианты зуба: с тремя треугольниками — Н, четырьмя — К, пятью — М, шестью — Т. Зубы со слитыми призмами (Р) рассматривали как отдельный класс. Затем рассматривали форму передней непарной петли m1 (рис. 2, форма в рамке), где учитывали число выступающих эмалевых структур на буккальной и лингвальной сторонах и ставили их слева и справа от буквы соответственно. Треугольники нумеровали римскими цифрами (рис. 2, штриховка), начиная от задней непарной петли.

Классы для МЗ (рис. 2): один замкнутый треугольник — У, два — А, три — В, четыре — С, пять — D. Зубы со слитыми призмами (Е) опять же рассматривали как отдельные классы. Числа выступающих углов буккальной и лингвальной сторон талонуса ставили слева и справа от буквы соответственно. Треугольники нумеровали римскими цифрами, начиная от передней непарной петли.

Для m1 мы применили как комплексную методику использования числа слившихся пространств и числа выступающих углов и формы передней непарной петли по Позднякову (Поздняков 1993) (рис. 2), так и выделение зубов по типам формы передней непарной петли, принятое для видов *Alexandromys* (Voyta et al. 2013): «*oeconomus-like*», «*maximowiczii-like*» и «*fortis-like*».

Преобладающими морфотипами зубов считаются те, частота встречаемости которых больше 12 %, редкими — частота встречаемости которых менее 11.9 % (Малеева 1976; Большаков и др. 1980).

Сложность зубов определяли по увеличению числа входящих и выходящих углов:

Таблица 1

Частота встречаемости морфотипов третьего верхнего моляра (МЗ), отображающая три подхода к исследованию формы жевательной поверхности полевки Максимовича, *Alexandromys maximowiczii*

Table 1

M3 morphotype frequencies in *Alexandromys maximowiczii* across three analytical approaches

Морфотипы МЗ / M3 morphotypes		
Классический метод (Rörig, Börner 1905) / Classical method (Rörig, Börner 1905)		Комплексный метод (Поздняков 1993) / Complex method (Pozdnyakov 1993)
Основные формы строения зуба / Key tooth shapes	Число выходящих углов с лингвальной/ лабиальной сторон / Number of emerging angles on the lingual/ labial sides	Число выступающих углов справа/число пространств в буквенном выражении/ число выступающих углов слева / Number of protruding angles on the right/number of spaces in literal notation/number of protruding angles on the left
Typica (principalis)	4/3 (55 %)	0B2 (37.5 %), 1Y3 (17.5 %)
Duplicata	4/4 (12.5 %)	1B2 (7.5 %), 2Y3 (5 %),
Variabilis (complex) 1	4/5 (0 %)	-
Variabilis 2	5/3 (20 %)	0B3 (15 %), 1Y4 (5 %),
Variabilis 3	5/4 (2.5 %)	2Y4 (2.5 %)
Variabilis 4	5/5 (10 %)	2B3 (10 %)



Рис. 3. Череп взрослого самца *Alexandromys maximowiczii* № 4868. Указан стрелкой
Fig. 3. *Alexandromys maximowiczii* adult male skull (No. 4868). Indicated by arrow

typica — простые, variabilis — сложные (Большаков и др. 1980).

Определение межглазничного гребня проводили по общепринятому методу (Громов, Поляков 1977).

Результаты

В результате полевых работ (2023 г.) на залежах близ пос. Эльбан в Хабаровском крае Дальнего Востока России было отловлено восемь видов мелких млекопитающих: *Alexandromys maximowiczii*, *Apodemus agrarius*, *A. peninsulae*, *Myodes rutilus*, *Craseomys rufocanus*, *Tamias sibiricus*, *Sorex caecutiens*, *Sorex roboratus*. Такой видовой состав соответствует ранее определенному для исследуемой территории (Чечелева (Тагирова) 1966; Костенко 1984; 2000), за исключением включенного в него *Alexandromys maximowiczii*. Преобладающими были два вида: *A. agrarius* (40.6 %) и полевка Максимовича (31.3 %). В этой части равнины полевка Максимовича была обнаружена нами впервые. Видовая диагностика полевки определена по данным хромосомного анализа, проведенного ранее.

Межглазничный гребень (рис. 3), являющийся видовым признаком особей полевки Максимовича, в нашей выборке

отмечен у восьми животных. Из восьми взрослых животных все имели гребень разной степени выраженности (у пяти — выражен хорошо, у трех — слабо). У шести полувзрослых (sad) и шести молодых (juv) особей межглазничный гребень не выражен совсем (табл. 2).

Морфотипы третьего верхнего моляра (МЗ) окр. пос. Эльбан, выделенные по комплексному методу

По числу замкнутых призм изменчивость МЗ представлена двумя классами: В (с тремя замкнутыми призмами) и Y (с одной призмой и сложным талонусом) в соотношении 70 % и 30 % соответственно. Суммарно выявлено восемь морфотипов с учетом числа выходящих углов на талонусе, по четыре для каждого класса (табл. 1, рис. 4). Наиболее встречаемым был простой морфотип 0B2 (40 %). Остальные три обнаруженных морфотипа класса В — 1B2 (7.5 %), 0B3 (10 %) и 2B3 (10 %) являются сложными. Самый сложный зуб 2B3 обнаружен у двух полевок, отловленных в точке 2, в то время как в точке 1 такой морфотип не обнаружен среди всех 18 исследованных полевок.

Интересным оказался класс Y (рис. 2), для которого у полевок из точки 1 с различной частотой встречаемости обнару-

Таблица 2

Морфотипы первого нижнего (m1) и третьего верхнего (M3) моляров кариотипированных особей различных возрастов, а также состояние межглазничного гребня полевки Максимовича, *Alexandromys maximowiczii* из двух локалитетов близ пос. Эльбан, выявленное по комплексной и классической методикам

Table 2

m1/M3 morphotypes and interorbital ridge states in karyotyped *Alexandromys maximowiczii* specimens from two Elban localities. Data obtained using classical and complex approaches

Коллекционный № животного / Specimen number	Пол Sex	Возраст Age	m1		M3		Межглазничный гребень / interorbital ridge
			R	L	R	L	
4835	♀	sad	3M3	3M3	0B2(4/3)	0B 2(4/3)	-
4836	♂	sad	3M4	3M4	1B2 (4/4)	1B2 (4/4)	-
4837	♂	ad	3M4	3M4	0B2 (4/3)	0B2 (4/3)	+
4838	♂	ad	2M4	2M4	0B2 (4/3)	0B2 (4/3)	+
4839	♀	ad	4M4	4M4	0B3 (5/3)	0B3 (5/3)	*
4840	♂	sad	3M3	3M3	0B2 (4/3)	0B2 (4/3)	-
4841	♂	ad	1T3	1T3	1B2 (4/4)	0B2 (4/3)	*
4849	♂	juv	3M4	3M4	1Y4 (5/3)	2Y4 (5/4)	-
4850	♀	juv	3M4	3M4	2Y3 (4/4)	1Y3 (4/3)	-
4851	♀	juv	3M4	3M4	1Y3 (4/3)	1Y3 (4/3)	-
4852	♂	juv	4M4	4M4	1Y3 (4/3)	2Y3 (4/4)	-
<u>4853</u>	♀	sad	3M3	3M3	2B3 (5/5)	2B3 (5/5)	-
<u>4854</u>	♀	sad	<i>4K5</i>	<i>4M4</i>	2B3 (5/5)	2B3 (5/5)	-
4855	♂	juv	<i>4K5</i>	<i>3K5</i>	1Y3 (4/3)	1Y3 (4/3)	-
4856	♂	juv	3M4	3M4	1Y3 (4/3)	1Y4 (5/3)	-
4865	♀	ad	<i>3M4</i>	<i>3M3</i>	0B2 (4/3)	0B2 (4/3)	*
4866	♂	ad	4M4	4M4	0B3 (5/3)	0B3 (5/3)	+
4867	♂	sad	3M3	3M3	0B3 (5/3)	0B3(5/3)	-
4868	♂	ad	1T3	1T3	0B2(4/3)	0B2 (4/3)	+
4869	♂	ad	2M3	2M3	0B2 (4/3)	0B2 (4/3)	+

Примечание: морфотип для m1 жирным выделен тип "fortis-like", курсивом - асимметрия строения правой (R) и левой (L) сторон. Два подчеркнутых коллекционных номера соответствуют выборке 2. В скобках морфотип M3 выделен по классической методике. Наличие межглазничного гребня: есть (+), нет (-), слабо выражен (*).

Note: bold — 'fortis-like' m1 morphotype; italics — L (left side) and R (right side) asymmetry; underline — two specimen numbers from sample 2; brackets — M3 morphotype identified through the classical approach. The interorbital ridge state: present (+), absent (-), weakly expressed (*)

жено четыре морфотипа: 1Y3 (17.5 %), 1Y4 (5 %), 2Y3 (5 %), 2Y4 (2.5 %). Следует отметить, что класс Y (слившиеся треугольники II и III не только между собой, но и с талонусом) ранее для полевки Максимовича не был обнаружен ни в популяциях Амурской области, ни Забайкалья (Поздняков 1993). Мы впервые не только обнаружили новый класс Y для полевки Максимовича с высокой частотой встречаемости (30 % от

всех морфотипов строения M3 в эльбанской выборке), но и выявили четыре его морфотипа. Частота встречаемости одного морфотипа 1Y3 (4/3) была более 12 % и, следовательно, его можно было бы отнести к преобладающим для исследованной выборки. Однако этот вариант отмечен только у молодых зверьков, поэтому такие морфотипы были исключены из числа выявленных здесь морфотипов.

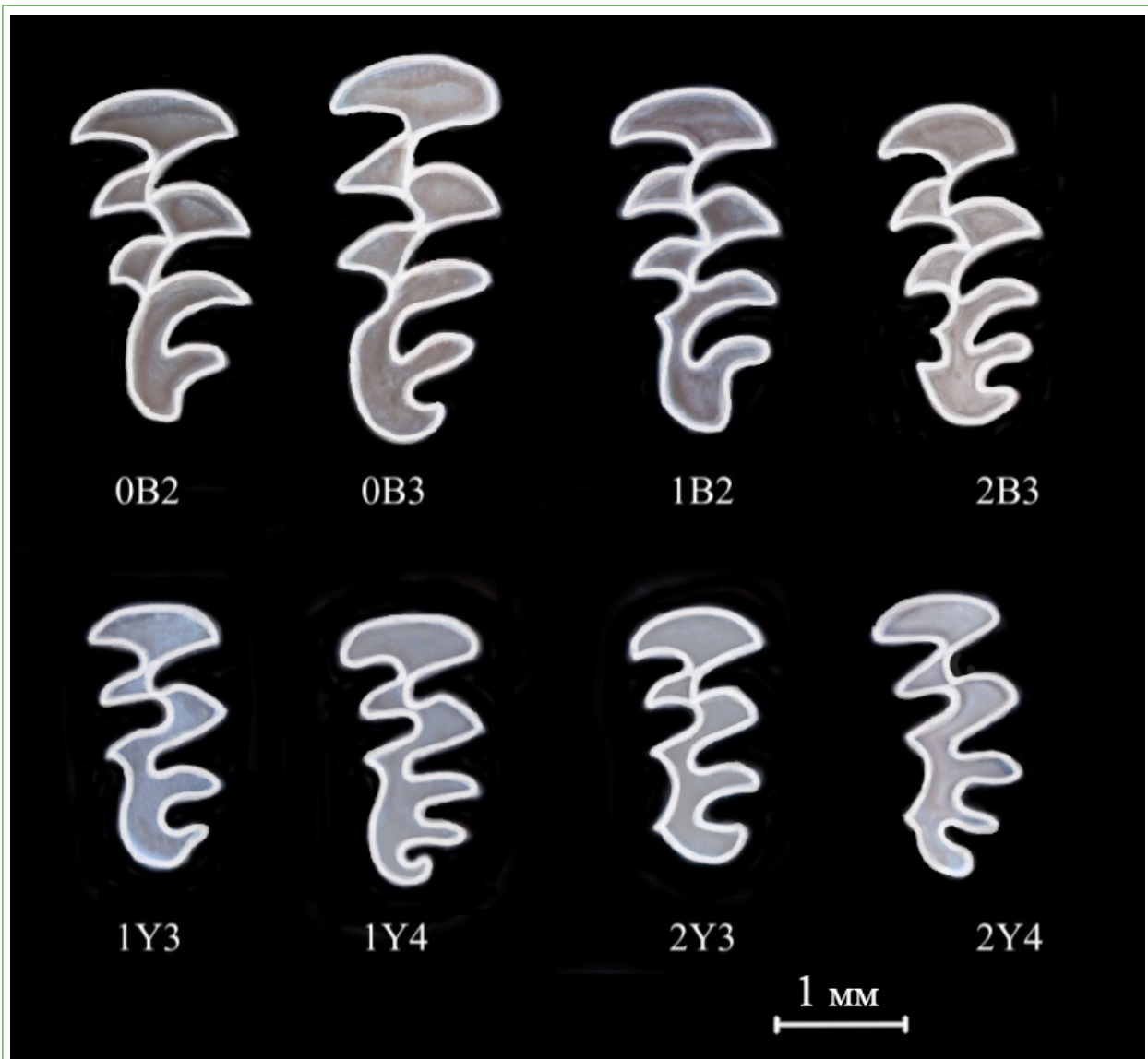


Рис. 4. Два класса (М и Y) восьми морфотипов третьего верхнего моляра (МЗ) *Alexandromys m. maximowiczii* из Среднеамурской низменности, близ пос. Эльбан: 0B2 — самка № 4835; 0B3 — самец № 4866; 1B2 — самец № 4836; 2B3 — самка № 4853; 1Y3 — самец № 4855; 1Y4 — самец № 4856; 2Y3 — самка № 4850; 2Y4 — самец № 4849

Fig. 4. *Alexandromys m. maximowiczii* M3 morphotypes (classes M, Y) from Elban, Middle Amur Lowland: 0B2 — female No. 4835; 0B3 — male No. 4866; 1B2 — male No. 4836; 2B3 — female No. 4853; 1Y3 — male No. 4855; 1Y4 — male No. 4856; 2Y3 — female No. 4850; 2Y4 — male No. 4849

Изменчивость МЗ в исследованной нами выборке полевки Максимовича соответствовала таковой, проведенной для особей из Амурской области (Поздняков 1993), только для класса В. Из трех морфотипов эльбанской выборки два — 0B2 (14.38 %) и 1B2 (8.62 %) — встречены с той же частотой, как и в амурской (рис. 4). Морфотип 1B3, обнаруженный в двух амурских выборках с частотой встречаемости 8.62% и 45.8 %, в эльбанской выборке не был обнаружен совсем. Однако в эльбанской выборке встре-

чен морфотип 2B3 (10 %), который в амурской выборке не встречается, но как редкий (3 %) отмечен только в двух выборках с правого и левого берегов р. Амалат в Бурятии (Поздняков 1993; 2003). Нами не обнаружены редкие для амурской выборки морфотипы класса А (1A2, 1A3 и 2A3), встреченные с одинаковой частотой (1.72 %), и класса Е (0E1 и 0E2) — с частотой 3.45 %. Возможно, это связано с малой выборкой. Но, как мы отмечали выше, с высокой частотой встречаемости присутствует новый для вида

класс Y, отмеченный исключительно для молодых зверьков.

Анализ морфотипов МЗ, выделенных по классической методике

Из 40 исследованных зубов МЗ полевки Максимовича из окр. Эльбан нами обнаружено пять морфотипов из шести, предложенных ранее для вида (табл. 1).

Преобладающим морфотипом (55 %) был простой зуб 4/3 (typica). Морфотипы 4/4, 5/3, 5/5 представлены с частотой встречаемости 12.5 %, 20 % и 10 % соответственно. Один морфотип (5/4) — редок (2.5 %), а 4/5 не обнаружен вовсе. При описании подвида *A. t. taximowiczii* (голотип — Верхний Амур, р. Большая Омутная) сказано, что этот подвид характеризуется преобладанием более сложных морфотипов МЗ, таких как 4/4, 5/3 и даже 5/4. Так, в популяциях территории Верхнего Амура (Приамурье, Россия) частота встречаемости этих сложных морфотипов составляет 61.9 %, в Большом Хингане (Китай) и Северо-Восточном Китае — 80 %. (Воронцов и др. 1988). В нашей выборке суммарная частота встречаемости этих сложных морфотипов меньше и составляет 32.5 %. Кроме этого, был обнаружен новый для *A. taximowiczii* сложный морфотип 5/5 с частотой встречаемости 10 %.

Сравнение данных морфотипов МЗ, полученных по комплексному и классическому методам

На основании изучения 40 зубов МЗ полевки Максимовича из исследованной нами выборки северо-восточной части Среднеамурской низменности по классической методике обнаружено пять морфотипов, по комплексной — восемь (табл. 1, 2; рис. 4).

Два морфотипа (0B2 и 1Y3), выявленных комплексным методом, соответствуют морфотипу (4/3), выявленному классическим методом. Из вышесказанного следует, что простой зуб (typica) является преобладающим (55 %). Сложные формы зуба (variabilis 2, variabilis 3, variabilis 4) представлены с различной частотой

(табл. 1). В таблице 1 показано, что число морфотипов, выявленных по комплексному методу, может варьировать от одного до двух морфотипов, выявленных классическим методом. Если выше мы писали, что сложный морфотип 5/5 впервые обнаружен для вида (классический метод), то соответствующий ему сложный морфотип 2B3 (комплексный метод) (табл. 1) ранее был отмечен для *A. t. ungurensis* как очень редкий с частотой встречаемости 0.03 % в каждой из двух локальных популяций Витимского плато в Забайкалье (Бурятия) (Поздняков 1993). Суммарно сложных морфотипов было 42.5 %, что не соответствует диагностическим характеристикам морфотипической изменчивости МЗ *A. t. taximowiczii* Верхнего Приамурья.

На основании изучения 40 зубов m1 полевки Максимовича из исследованной нами выборки в северо-восточной части Среднеамурской низменности обнаружено восемь морфотипов (табл. 2, рис. 5). Преобладающими были три морфотипа m1 с пятью замкнутыми призмами варианта (M) и изменчивой формой передней непарной петли. К ним были отнесены зубы морфотипов «*taximowiczii-like*»: 3M3 (23 %), 3M4 (33 %) и 4M4 (15 %). Наибольшая частота встречаемости была обнаружена для морфотипа 3M4.

Редкие варианты 2M3 и 2M4 («*fortis-like*», с буккальной стороны имели более простую форму передней непарной петли) встречены у двух животных (табл. 1, рис. 5), что составило 10 % от всей выборки. В нашей выборке у двух особей с «*fortis-like*» вариантом строения m1 (№ 4869 и № 4838) гребень был хорошо выражен, а это свидетельствует о том, что особи принадлежат полевке Максимовича.

Морфотип 1T3 с шестью замкнутыми треугольниками встречен у двух особей (10 %).

Более редкими были варианты с четырьмя замкнутыми призмами (K) «*oesopotus-like*» — 3K5 и 4K5 (2.5 % и 5 % соответственно) (рис. 5).

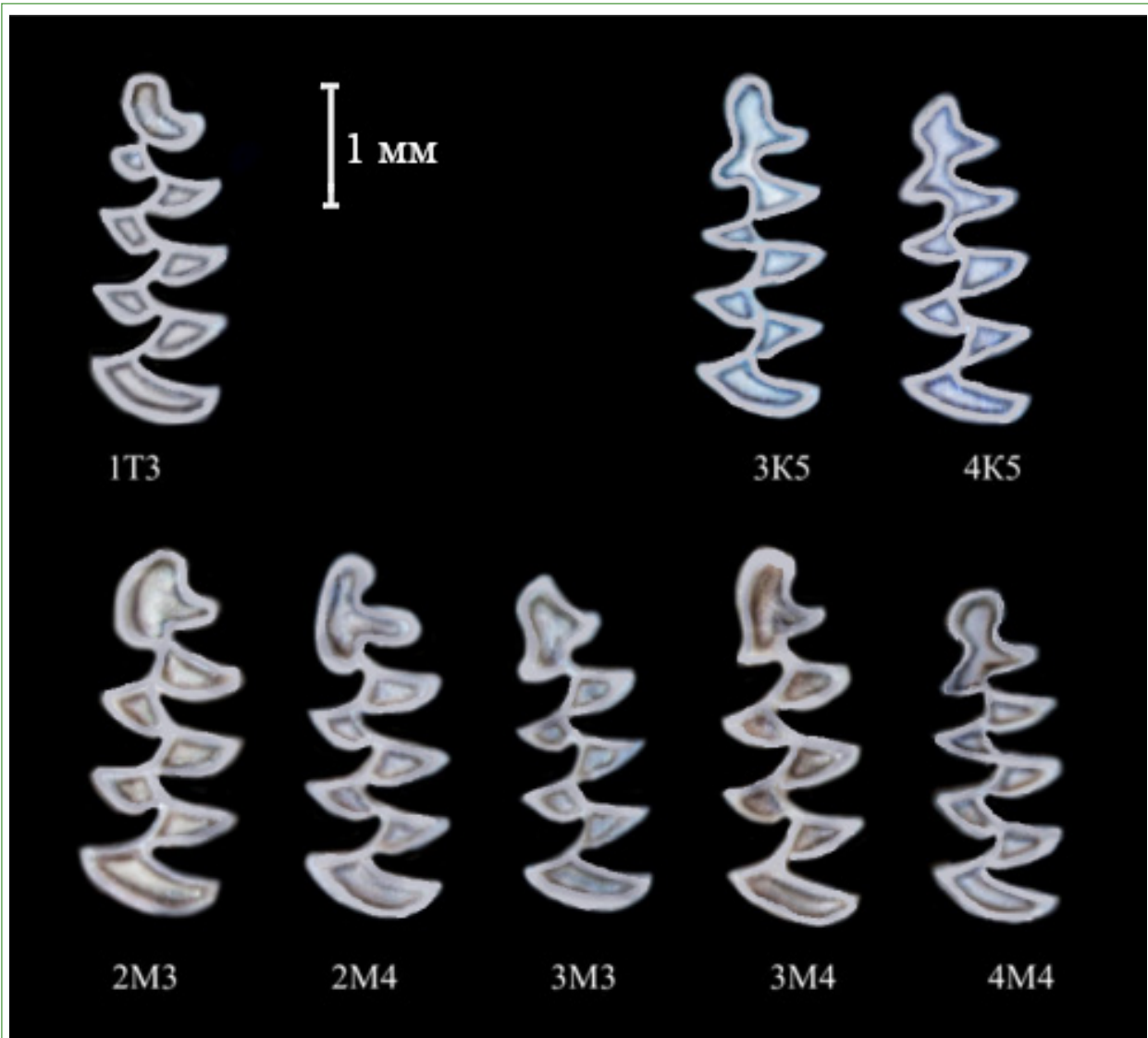


Рис. 5. Восемь морфотипов m1 трех вариантов (М, Т и К) *Alexandromys t. maximowiczii* из Среднеамурской низменности, близ пос. Эльбан: 1Т3 — самец № 4841 («maskii»); 3К5 — самец № 4855 («oeconomus-like»); 4К5 — самка № 4854 («oeconomus-like»); 3М3 — самец № 4840 («maximowiczii-like»); 3М4 — самец № 4837 («maximowiczii-like»); 4М4 — самец № 4852 («maximowiczii-like») и 2М3 — самец № 4869 («fortis-like»); 2М4 — самец № 4838 («fortis-like»)

Fig. 5. *Alexandromys t. maximowiczii* m1 morphotypes (M, T, and K) from Elban, Middle Amur Lowland: 1Т3 — male No. 4841 («maskii»); 3К5 — male No. 4855 («oeconomus-like»); 4К5 — female No. 4854 («oeconomus-like»); 3М3 — male No. 4840 («maximowiczii-like»); 3М4 — male No. 4837 («maximowiczii-like»); 4М4 — male No. 4852 («maximowiczii-like») and: 2М3 — male No. 4869 («fortis-like»); 2М4 — male No. 4838 («fortis-like»)

Асимметрия расположения правой и левой сторон морфотипов М3 и m1

Для моляров верхней и нижней челюстей обнаружена асимметрия у трех животных в нижней челюсти, а у пяти — в верхней. Что интересно, ни у одного зверя не отмечена асимметрия расположения морфотипов в верхней и нижней челюстях одновременно. Как правило, в случае на-

блюдаемой асимметрии справа и слева имеются различные морфотипы одного варианта (табл. 2), и лишь в одном случае различие было связано с вариантами (с правой стороны — 4К5, с левой — 4М4).

Обсуждение

Исследование морфотипической изменчивости характеристик жеватель-

ной поверхности первого нижнего (m1) и третьего верхнего (M3) моляров полевки Максимовича двух подвигов (Забайкалья и Амурской области) проведено еще в одной работе с использованием комплексного метода (Поздняков 1993). В отличие от классической методики, для первого нижнего моляра (m1) учитывали не только число выходящих углов, но и морфологию передней непарной петли, а для M3 учитывали числа замкнутых пространств и выходящих углов талонуса (задней непарной петли). Эта методика позволила выявлять больше морфотипов и проследить частотные различия преобладающих и редких морфотипов в сравнении разных видов рода *Microtus* s. str. (Ковалева и др. 2021). Так, число морфотипов M3 для полевки Максимовича увеличилось с пяти (Воронцов и др. 1988) и семи (Мейер и др. 1996), выявленных классическим методом, до 17, выявленных комплексным методом (Поздняков 2005). Для m1 этого вида впервые выявлено число морфотипов — 26 (Поздняков 1993; 2011). Исследование формы жевательной поверхности моляров полевки Максимовича из Забайкалья и Приамурья с использованием комплексной методики показало деление вида на две группы (Поздняков 1993), совпадающее с подвиновым делением, но о подвидах речи не шло. Помимо этого, в работе была введена оценка сложности моляров и сказано, что полевки из Амурской области имеют настолько высокий индекс разнообразия сложных зубов, что он сопоставим с таковым у эворонской и муйской полевок, поэтому предлагалось исследовать их на видовую принадлежность, применив гибридологический анализ. Несмотря на то, что морфотипические исследования полевок *A. t. taximowiczii* в двух работах (Воронцов и др. 1988; Поздняков 1993) проведены на зубах полевок из различных популяций Амурской области, для каждой из них было показано более сложное строение моляров по сравнению с *A. t. ungurensis* из популяций Забайкалья. В одной работе (Поздняков 1993) была

отмечена и третья группа полевок (из Сохондинского заповедника в Забайкальском крае), характеризующихся преобладанием более простых зубов M3 по сравнению с забайкальскими. В первой работе (Воронцов и др. 1988) были выделены морфотипы только для третьего верхнего зуба (M3) по классической общепринятой методике. Во второй работе (Поздняков 1993) морфотипы выделялись по комплексной методике для m1 и M3. Позже для полевки Максимовича в Сохондинском заповеднике было отмечено преобладание простых зубов M3 (морфотипы 3/3 и 3/4) без указания числа морфотипов и частоты их встречаемости (Войта 2002).

Морфологические и морфотипические характеристики строения моляров полевки Максимовича восточной части ареала, расположенной на юге Дальнего Востока России, слабо исследованы. Здесь ее часто принимали за дальневосточную полевку, руководствуясь строением m1 (Тагирова 1998; Костенко 1984; 2000), поэтому до генетических исследований (Картавцева, Степанова 2024) здесь было сложно провести границу ареала вида.

Полевка Максимовича сильно отличается от дальневосточной полевки генетическими признаками, но слабо — морфологическими. Эти признаки изменчивы и могут приводить к ошибкам в определении вида. Такими признаками являются морфология черепа и передней непарной петли первого нижнего коренного зуба (m1). Так, череп дальневосточной полевки «имеет ювенильный облик: слабее развиты гребни, межглазничный образуется поздно, низок и мало выступает назад за область межглазничного промежутка, теменные гребни едва намечены, средний затылочный гребень отсутствует, отчего задний край межтеменной кости выпрямленный. Носовой отдел сравнительно короткий и широкий, зубы относительно крупные; m1 с едва намеченным передненаружным зубцом, чаще же он отсутствует, и передняя непарная петля имеет здесь округло-прямоугольные очертания»

(Громов, Поляков 1977: 290–291). У полевки Максимовича «осевой череп более сенильного облика, чем у предыдущего вида. Гребни на нем развиты сравнительно хорошо, в том числе и межглазничный, заходящий при полном развитии на теменные кости. Отчетливо выражены также теменные гребни и срединный затылочный, отчего задний край межтеменной кости имеет посередине угол, направленный вершиной назад. Носовой отдел сравнительно длинный и узкий. Зубы мелкие, m1 чаще с небольшим, но оформленным передне-наружным зубцом, реже он редуцирован, и тогда в некоторых популяциях у большинства особей очертания наружного отдела передней непарной петли m1 принимают форму, свойственную зубам предыдущего вида» (Громов, Поляков 1977: 291–292). Позже преобладающим вариантам зуба m1 этих видов дали названия — «*fortis-like*», «*maximowiczii-like*» и «*oeconomus-like*» (характеризуется слиянием передней непарной петли с ближайшим (пятым) треугольником) (Voyta et al. 2013). В популяциях полевки Максимовича с различной частотой встречаются все три варианта. Для дальневосточной полевки характерен «*fortis-like*», для полевки Максимовича — «*maximowiczii-like*», однако частота встречаемости «чужого» варианта зуба в каждом из видов, по данным забайкальских выборок (Гептнер, Швецов, 1960), может достигать 20 %, в связи с чем определение вида полевок Забайкалья с использованием вариантов m1, по мнению Гептнера и Швецова (Гептнер, Швецов 1960), бывает затруднительно.

На кариотипированном материале, который позволил точно диагностировать вид полевок как полевку Максимовича на северо-востоке Среднеамурской низменности в Хабаровском крае, для первого нижнего моляра (m1) обнаружены «*fortis-like*» — 2М4 и 3М4 морфотипы (10 %) и «*oeconomus-like*» — 3К5 и 4К5 (2.5 % и 5 % соответственно), что составляет почти 20 % от всей выборки. Из этого следует, что строение жевательной поверхности только m1 не может служить

надежным диагностическим признаком для дифференцирования видов *A. fortis* и *A. maximowiczii* (где эти виды обитают совместно) при анализе одиночных особей или малой выборке на территории. Надо обратить внимание на то, что «*oeconomus-like*» (класс К) отмечен у двух молодых зверьков (ювенильный № 4855 и полувзрослый № 4854). Можно было бы предположить, что такая форма жевательной поверхности является незавершенной и характерна исключительно для молодых особей, но, как известно, m1 формируется раньше, чем МЗ (Громов, Поляков 1977), кроме того, у одного зверька (№ 4854) третий верхний моляр имеет сложный морфотип 2ВЗ, из чего следует, что и формирование первого нижнего зуба завершено, а значит, класс К не является незавершенной стадией формирования зуба и может быть характерен для данной выборки. Ранее морфотипы класса К для полевки Максимовича были описаны из популяций Бурятии, Забайкальского края (Сохондинский заповедник) и Амурской области (Поздняков 1993).

У всех шести молодых (juv) особей строение МЗ имеет класс Y и не отмечается ни у одного зверька старшего возраста. Мы допускаем, что данные морфотипы являются незавершенными и присущи только молодым полевым. Однако морфотип 1Y4 отмечен в схемах структуры морфотипической изменчивости для полевки Максимовича (Поздняков 2005), следовательно, мы не можем отрицать и того, что данный вариант характерен не только ювенильным зверькам, но и взрослым. Помимо полевки Максимовича, различные морфотипы класса Y были отмечены для полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776) и обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) (Поздняков 2005). Похожие морфотипы с тремя замкнутыми пространствами по типу складчатости известны как редкие и для северосибирской полевки (*Microtus hyperboreus* Vinogradov, 1933), и полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffii* Poliakov, 1881) (Большаков и др. 1980).

Известны случаи, когда по морфологии m1 неверно описывали вид. К такому примеру можно отнести сходство m1 полевки Громова из Якутии с морфотипами полевки Максимовича Забайкалья и Приамурья, на основании чего был описан подвид *A. maximowiczii gromovi*. Второй пример также связан с полевкой Громова. Так, морфотип «*oeconomus-like*» полевок о-ва Большой Шантар и пос. Аян в Хабаровском крае дал основание предположить, что там обитает полевка экономка (Костенко 1984; 2000; Павлинов, Россолимо 1987; Абрамсон, Лисовский 2012). Схожая ситуация отмечена у полевок экомки с северо-востока Германии (Jentzsch, Lorenz 2020), где показано, что у вида может встречаться «чужой» тип строения m1 («gud» и «nivalis»). По данным морфологического и хромосомного (2n = 44) анализов, для полевок аянской популяции было показано отличие их от полевки Максимовича, на основании чего был описан новый вид — полевка Громова, *A. gromovi* Ognev, 1929 (Sheremetyeva et al. 2009). Сравнительный морфологический и морфометрический анализ первого нижнего зуба (m1) полевок рода *Alexandromys* дал основание предположить сходство полевки Громова с полевкой эконожкой (= *Alexandromys oeconomus shantaricus*, Ognev 1929), обитающей на Шантарских островах (Dokuchaev 2014). Данные контрольного региона мт ДНК полевок острова Большой Шантар и полевки Громова с материка (окрестности пос. Аян в Хабаровском крае) показали их сходство. На основании этих данных, согласно правилу приоритета, вид получил название *A. shantaricus* (Докучаев, Шереметьева 2017), а точку описания вида из окр. оз. Большое Токо (Воронцов и др. 1988) было предложено считать местом первого описания вида (Шереметьева 2023). Хромосомный набор и морфотипы МЗ полевок с Шантарских островов (*terra typica*) все еще не определены.

В северо-восточной части Среднеамурской низменности мы не обнаружили *A. fortis*, однако не исключаем его обитание близ наших мест отлова в более влажных биото-

пах. В центральной части Среднеамурской низменности обитают два морфологически сходных вида — *A. fortis* и *A. maximowiczii*. Недавно нами (Картавцева, Степанова 2024) был дан обзор литературных данных, посвященных распространению и находкам совместного обитания этих видов на исследуемой территории. Следует отметить, что в указанных работах видовая диагностика полевок приводилась исключительно по данным генетических характеристик (аллозимных, молекулярно-генетических и хромосомных), так как морфологические и морфометрические характеристики могли привести к неверному определению вида. Видовой состав отловленных нами грызунов в месте отлова полевки Максимовича не отличается от ранее выявленного для лугов и полей Среднеамурской низменности (Чечелева (Тагирова) 1966; Аднагулова и др. 2014).

Также нельзя достоверно дифференцировать эти виды по наличию гребня, так как он может быть слабо выражен или, как например у молодых особей, не выражен вообще. В последней сводке полевок Arvicolinae (Kryštufek, Shenbrot 2022) в ключах определителя наличие гребня является главной особенностью дифференцирования видов, но, как видно из наших данных, этот признак работает только на взрослых особях, что затрудняет диагностику вида в полевых условиях, где в прилов идут полувзрослые и молодые звери. Стоит отметить, что авторы также предлагают использовать для дифференциации видов форму сперматозоидов, что опять же не позволяет диагностировать неполовозрелых самцов и самок.

Морфотипическая изменчивость третьего верхнего моляра полевки Максимовича Верхнего Приамурья выявила более высокую частоту встречаемости простых морфотипов, в сравнении с морфотипами Верхнего Приамурья. Наряду с этим нами был обнаружен наиболее сложный морфотип (5/5), очень редкий для полевок Забайкалья и ранее не обнаруженный для Верхнего Приамурья. Мы предполагаем, что полевки из эльбанской выборки, а возможно, и Среднеамурской низменности могут от-

носиться к новому подвиду. Однако, чтобы подтвердить нашу гипотезу, необходимы не только дальнейшие исследования изменчивости морфологии зубной поверхности, но и комплексный анализ общепринятых морфометрических признаков. Тем не менее в настоящее время известно, что в Среднеамурской низменности, расположенной на территории России, полевка Максимовича имеет одинаковые хромосомные характеристики, отличные от полевых других географических регионов (Бурятия, Забайкальский край, Верхнее Приамурье).

Выводы

Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности первого нижнего (m1) и третьего верхнего (M3) моляров для 20 особей *A. maximowiczii* северо-восточной части Среднеамурской низменности, установленная с применением двух методик — классической и комплексной, позволила выявить особенности морфотипов двух моляров. Для первого нижнего зуба выявлено четыре варианта строения передней непарной петли — «*maximowiczii-like*», «*fortis-like*», «*oeconomus-like*» и «*maskii*». Преобладающим был вариант «*maximowiczii-like*» (71 %) и новым для подвида *A. maximowiczii* — «*maskii*» (10 %). Для M3 показана более высокая частота встречаемости простых морфотипов в сравнении с морфотипами зубов из Верхнего Приамурья. Наряду с этим для M3 обнаружен наиболее сложный морфотип 5/5 (он же 2B3 по комплексной методике), очень редкий для *A. t. ungurensis* и ранее не обнаруженный для *A. t. maximowiczii*. Мы впервые обнаружили новый класс Y строения M3 для полевки Максимовича с высокой частотой встречаемости (30 %) и выявили четыре его

морфотипа. Однако предполагаем, что этот класс является незавершенной стадией формирования морфотипов и характерен для ювенильных особей, поэтому в настоящее время не может быть отнесен к одному из морфотипов полевки Максимовича. Полевки Среднеамурской низменности (Хабаровский край, окр. пос. Эльбан) отличаются от полевых Забайкалья (Бурятия и Забайкальского края) по сложности строения и частоте встречаемости морфотипов как m1, так и M3. Мы не можем отнести эльбанскую выборку ни к одному из известных подвидов *A. maximowiczii*. Слабая степень выраженности межглазничного гребня у молодых животных не может служить надежным дифференцирующим признаком. Такие морфотипические особенности исследованных особей полевки Максимовича выделяют их среди ранее исследованных популяций и ставят вопрос об их подвидовой принадлежности и необходимости дальнейших морфологических и генетических исследований.

Благодарности

Мы выражаем благодарность администрации поселка Эльбан за помощь в проведении полевых работ; д-ру биол. наук Владимиру Алексеевичу Нестеренко (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) за помощь в определении видов бурозубок; канд. биол. наук Федору Николаевичу Голенищеву (ЗИН РАН) за редакторские правки, значительно улучшившие текст рукописи.

Финансирование

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

Литература

- Абрамсон, Н. И., Лисовский, А. А. (2012) Подсемейство *Arvicolinae* Gray, 1821. В кн.: И. Я. Павлинов, А. А. Лисовский (ред.). *Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Сборник трудов Зоологического музея МГУ*. Т. 52. Москва: КМК, с. 220–276.
- Аднагулова, А. В., Высочина, Н. П., Лапин, А. С. и др. (2014) Эпизоотическая активность природных и антропоургических очагов туляремии на территории Еврейской автономной области и в окрестностях Хабаровска в период паводка на Амуре. *Проблемы особо опасных инфекций*, № 1, с. 90–93. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2014-1-90-93>

- Большаков, В. Н., Васильева, И. А., Малеева, А. Г. (1980) *Морфотипическая изменчивость зубов полевок*. М.: Наука, 140 с.
- Войта, А. Л., Луханин, А. П., Киселев, В. В. (2002) Фауна мелких млекопитающих Сохондинского заповедника. В кн.: А. В. Галанин (ред.). *Растительный и животный мир Сохондинского биосферного заповедника: труды Сохондинского биосферного заповедника. Вып. 1*. Чита: Поиск, с. 141–150.
- Воронцов, Н. Н., Боескорев, Г. Г., Ляпунова, Е. А., Ревин, Ю. В. (1988) Новая хромосомная форма и изменчивость коренных зубов у полевки *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae). *Зоологический журнал*, т. 67, № 2, с. 205–213.
- Гептнер, В. Г., Швецов, Ю. Г. (1960) О видовом тождестве восточной (*Microtus fortis* B.) и унградской (*M. maximowiczii* Sch.) полевок. *Известия Иркутского научно-исследовательского противочумного института*, т. 23, с. 117–132.
- Громов, И. М., Поляков, И. Я. (1977) *Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 2. Вып. 8. Полевки (Microtinae)*. Л.: Наука, 504 с.
- Громов, И. М., Ербаева, М. А. (1995) *Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны*. СПб.: Зоологический институт РАН, 522 с.
- Докучаев, Н. Е., Шереметьева, И. Н. (2017) Об идентичности серых полевок (Cricetidae, Rodentia) острова большой Шантар (охотское море) и полевки громова (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al. 1988). *Зоологический журнал*, т. 96, № 11, с. 1425–1430. <https://doi.org/10.7868/S0044513417110046>
- Картавцева, И. В., Степанова, А. И. (2024) Полевки рода *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) Среднеамурской низменности и описание четырех новых вариантов кариотипа *Alexandromys maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae). *Зоологический журнал*, т. 103, № 12, с. 91–107.
- Ковалева, В. Ю., Поздняков, А. А., Литвинов, Ю. Н., Ефимов, В. М. (2021) Флуктуирующая асимметрия и морфогенетические корреляции рисунков жевательной поверхности m1 серых полевок (Rodentia, Arvicolinae). *Зоологический журнал*, т. 100, № 4, с. 434–448. <https://doi.org/10.31857/S0044513421040085>
- Костенко, В. А. (1984) Отряд Rodentia Bowdich, 1821 — грызуны. В кн.: В. Г. Кривошеев (ред.). *Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: определитель*. М.: Наука, с. 118–215.
- Костенко, В. А. (2000) *Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России*. Владивосток: Дальнаука, 209 с.
- Малеева, А. Г. (1976) Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae). В кн.: И. М. Громов (ред.). *Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны*. Л.: Зоологический институт АН СССР, с. 48–57. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 66).
- 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. (1940) *Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии). Т. 4. Грызуны*. М.; Л.: Академия наук СССР, 615 с.
- Павлинов, И. Я., Россолимо, О. Л. (1987) *Систематика млекопитающих СССР (Исследования по фауне Советского Союза)*. М.: Изд-во Московского государственного университета, 285 с.
- Поздняков, А. А. (1993) Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*maximowiczii*» (Rodentia, Arvicolidae, Microtus): опыт количественного статистического анализа. *Зоологический журнал*, т. 72, вып. 11, с. 114–125.
- Поздняков, А. А. (2003) Морфотипическая изменчивость серых полевок (Rodentia, Arvicolidae, Microtus) в связи с температурными условиями среды. *Успехи современной биологии*, т. 123, № 2, с. 187–194.
- Поздняков, А. А. (2005) Структура морфотипической изменчивости M³ серых полевок (*Microtus Schrank*, 1798). В кн.: Н. И. Абрамсон, А. О. Аверьянов (ред.). *Систематика, палеонтология и филогения грызунов*. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 102–115. (Труды Зоологического института РАН. Т. 306).
- Поздняков, А. А. (2011) Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок). *Журнал общей биологии*, т. 72, № 2, с. 127–139.
- Тагирова, В. Т. (1998) *Наземные позвоночные Среднего и Нижнего Приамурья. Фауна, зоогеография, проблемы охраны и рационального использования. Автореферат диссертации на соискание степени доктора биологических наук*. М., Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 48 с.
- Чечелева (Тагирова), В. Т. (1966) Мелкие млекопитающие лесов Приамурья. В кн.: И. П. Пшеничный (ред.). *Вопросы зоологии. Физиология человека и животных*. Хабаровск: Изд-во Хабаровского государственного педагогического института, с. 101–118.

- Шереметьева, И. Н. (2023) Видовой состав и распространение серых полёвок Забайкалья и Дальнего Востока России. *Амурский зоологический журнал*, т. 15, № 4, с. 724–743. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-4-724-743>
- Chaline, J., Laurin, B., Brunet-Lecomte, P., Viriot, L. (1993) Morphological trends and rates of evolution in arviculids (Arvicolidae, Rodentia): Towards a punctuated equilibria/disequilibria model. *Quaternary International*, vol. 19, pp. 27–39. [https://doi.org/10.1016/1040-6182\(93\)90019-C](https://doi.org/10.1016/1040-6182(93)90019-C)
- Dokuchaev, N. E. (2014) Dal'nevostochnye serye polevki (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) ostrova Bol'shoj Shantar [Far-Eastern grey voles (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) from Bolshoi Shantar Island]. *Russkij teriologicheskij zhurnal — Russian Journal of Theriology*, vol. 13, no. 2, pp. 65–70. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.13.2.02>
- Jentzsch, M., Lorenz, H. (2020) Variabilität der Zahnmuster des ersten unteren und des dritten oberen Molar bei Nordischen Wühlmäusen *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) aus dem Nordosten Sachsen-Anhalts. *Säugetierkundliche Informationen*, vol. 11, no. 56, pp. 207–215.
- Kartavtseva, I. V., Sheremetyeva, I. N., Korobitsina, K. V. et al. (2008) Khromosomnye formy *Microtus maximowiczii* (Schrenk, 1859) (Rodentia, Cricetidae): izmenchivost' 2n i NF v razlichnykh geograficheskikh regionakh [Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): Variability in 2n and NF in different geographic regions]. *Russkij teriologicheskij zhurnal — Russian Journal of Theriology*, vol. 7, no. 2, pp. 89–97. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.07.2.05>
- Kryštufek, B., Shenbrot, G. I. (2022) *Voles and lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region*. Maribor: University of Maribor Press, 440 p. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022>
- Rörlig, G., Börner, C. (1905) Stubien über das Gebiss mitteleuropäischer rezenter Mäuse. *Arbeiten aus der Kaiserl. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft*, vol. 5, no. 2, pp. 37–89.
- 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.
- Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V., Voyta, L. L. et al. (2009) Morphometric analysis of intraspecific variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988, stat. nov. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 47, no. 1, pp. 42–48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00511.x>
- Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V., Pavlenko, M. V. et al. (2024) Filogeograficheskaya struktura *Alexandromys maximowiczii* Schrenk, 1859 (Rodentia, Cricetidae): sopostavlenie dannyykh izmenchivosti kontrol'nogo regiona mtDNK i polimorfizma khromosom [Phylogeographic structure of *Alexandromys maximowiczii* Schrenck, 1859 (Rodentia, Cricetidae): A comparison of the mtDNA control region variability and chromosome polymorphism data]. *Genetika — Russian Journal of Genetics*, vol. 60, no. 4, pp. 481–492. <https://doi.org/10.1134/S1022795424040136>
- Voyta, L. L., Golenishchev, F. N., Tiunov, M. P. (2013) Analiz izmenchivosti formy i razmerov pervogo nizhnego korenno zuba dal'nevostochnykh serykh polevok roda *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) fauny Rossii s ispol'zovaniem geometricheskoy morfometrii [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]. *Russkij teriologicheskij zhurnal — Russian Journal of Theriology*, vol. 12, no. 1, pp. 19–32. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.12.1.02>

References

- Abramson, N. I., Lisovsky, A. A. (2012) Podsemejstvo Arvicolinae Gray, 1821 [Subfamily Arvicolinae Gray, 1821]. In: I. Ya. Pavlinov, A. A. Lisovsky (eds.). *Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskij spravochnik. Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU [The mammals of Russia: A taxonomic and geographic reference. Collection of works of the Zoological Museum of Moscow State University]*. Vol. 52. Moscow: KMK Scientific Press, pp. 220–276. (In Russian)
- Adnagulova, A. V., Vysochina, N. P., Lapin, A. S. et al. (2014) Epizooticheskaya aktivnost' prirodnykh i antropourgicheskikh ochagov tulyaremii na territorii Evrejskoj avtonomnoj oblasti i v okrestnostyakh Khabarovska v period pavodka na Amure [Epizootic activity of natural and anthropourgic tularemia foci in the territory of the Jewish Autonomous Region and the Khabarovsk City outskirts during the Amur River flood]. *Problemy osobo opasnykh infektsij — Problems of Particularly Dangerous Infections*, № 1, pp. 90–93. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2014-1-90-93> (In Russian)
- Bol'shakov, V. N., Vasil'eva, I. A., Maleeva, A. G. (1980) *Morfotipicheskaya izmenchivost' zubov polevok [Morphotypic variability of vole molars]*. Moscow: Nauka Publ., 140 p. (In Russian)

- Chaline, J., Laurin, B., Brunet-Lecomte, P., Viriot, L. (1993) Morphological trends and rates of evolution in arvicolids (Arvicolidae, Rodentia): Towards a punctuated equilibria/disequilibria model. *Quaternary International*, vol. 19, pp. 27–39. [https://doi.org/10.1016/1040-6182\(93\)90019-C](https://doi.org/10.1016/1040-6182(93)90019-C) (In English)
- Checheleva (Tagirova), V. T. (1966) Melkie mlekopitayushchie lesov Priamur'ya [Small mammals of the forests of the Amur region]. In: I. P. Pshenichnyj (ed.). *Voprosy zoologii. Fiziologiya cheloveka i zhivotnykh [Questions of zoology. Human and animal physiology]*. Khabarovsk: Khabarovsk State Pedagogical Institute Publ., pp. 101–118. (In Russian)
- Dokuchaev, N. E. (2014) Dal'nevostochnye serye polevki (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) ostrova Bol'shoj Shantar [Far-Eastern grey voles (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) from Bolshoi Shantar Island]. *Russkij teriologicheskij zhurnal — Russian Journal of Theriology*, vol. 13, no. 2, pp. 65–70. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.13.2.02> (In English)
- Dokuchaev, N. E., Sheremetyeva, I. N. (2017) Ob identichnosti serykh polevok (Cricetidae, Rodentia) ostrova Bol'shoj Shantar (Okhotskoe more) i polevki Gromova (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al. 1988) [On the identity of grey voles (Cricetidae, Rodentia) from the Bolshoi Shantar Island, Sea of Okhotsk, with Gromov's vole (*A. gromovi* Vorontsov et al. 1988)]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 96, no. 11, pp. 1425–1430. <https://doi.org/10.7868/S0044513417110046> (In Russian)
- Gromov, I. M., Erbajeva, M. A. (1995) *Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territorij. Zajtseobraznye i gryzuny [The mammals of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents]*. Saint Petersburg: Zoological Institute of RAS Publ., 522 p. (In Russian)
- Gromov, I. M., Polyakov, I. Ya. (1977) *Fauna SSSR. Mlekopitayushchie. T. 3. Vyp. 8. Polevki (Microtinae) [Fauna of the USSR. Mammals. Vol. 3. Iss. 8. Voles (Microtinae)]*. Leningrad: Nauka Publ., 504 p. (In Russian)
- Heptner, V. G., Shvetsov, Yu. G. (1960) O vidovom tozhdestve vostochnoj (*Microtus fortis* B.) i ungurskoj (*M. maximowiczii* Sch.) polevok [Species identity of the reed vole (*Microtus fortis* B.) and the Ungur vole (*M. maximowiczii* Sch.)]. *Izvestiya Irkutskogo nauchno-issledovatel'skogo protivochumnogo instituta Sibiri i Dal'nego Vostoka*, vol. 23, pp. 117–132. (In Russian)
- Jentzsch, M., Lorenz, H. (2020) Variabilität der Zahnmuster des ersten unteren und des dritten oberen Molar bei Nordischen Wühlmäusen *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) aus dem Nordosten Sachsen-Anhalts [Variability of the tooth patterns of the first lower and the third upper molar in Nordic voles *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) from the northeast of Saxony-Anhalt]. *Säugetierkundliche Informationen*, vol. 11, no. 56, pp. 207–215. (In German)
- Kartavtseva, I. V., Stepanova, A. I. (2024) Polevki roda *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) Sredneamurskoj nizmenosti i opisanie chetyrekh novykh variantov kariotipa *Alexandromys Maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae) [The vole genus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) of the middle amur lowland and the description of four new karyotype variants of *Alexandromys Maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae)]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 103, no. 12, pp. 91–107. (In Russian)
- Kartavtseva, I. V., Sheremetyeva, I. N., Korobitsina, K. V. et al. (2008) Khromosomnye formy *Microtus maximowiczii* (Schrenk, 1859) (Rodentia, Cricetidae): izmenchivost' 2n i NF v razlichnykh geograficheskikh regionakh [Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): Variability in 2n and NF in different geographic regions]. *Russkij teriologicheskij zhurnal — Russian Journal of Theriology*, vol. 7, no. 2, pp. 89–97. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.07.2.05> (In English)
- Kostenko, V. A. (1984) Otryad Rodentia Bowdich, 1821 — gryzuny [Order Rodentia Bowdich, 1821 — rodents]. In: V. G. Krivosheev (ed.). *Nazemnye mlekopitayushchie Dal'nego Vostoka SSSR: opredelitel' [Terrestrial mammals of the Far East of the USSR: Keys]*. Moscow: Nauka Publ., pp. 118–215. (In Russian)
- Kostenko, V. A. (2000) *Gryzuny (Rodentia) Dal'nego Vostoka Rossii [Rodents (Rodentia) of the Russian Far East]*. Vladivostok: Dalnauka Publ., 209 p. (In Russian)
- Kovaleva, V. Yu., Pozdnyakov, A. A., Litvinov, Yu. N., Efimov, V. M. (2021) Fluktuiruyushchaya asimmetriya i morfogeneticheskie korrelyatsii risunkov zhevatel'noj poverkhnosti m1 serykh polevok (Rodentia, Arvicolinae) [Fluctuating asymmetry and morphogenetic correlations of the masticatory surface patterns of m1 in grey voles (Rodentia, Arvicolinae)]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 100, no. 4, pp. 434–448. <https://doi.org/10.31857/S0044513421040085> (In Russian)
- Kryštufek, B., Shenbrot, G. I. (2022) *Voles and lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region*. Maribor: University of Maribor Press, 440 p. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022> (In English)
- Maleeva, A. G. (1976) Ob izmenchivosti zubov u polevok (Microtinae) [On the variability of teeth in voles (Microtinae)]. In: I. M. Gromov (ed.). *Evolutsiya gryzunov i istoriya formirovaniya ikh sovremennoj fauny [Evolution of rodents and the history of the formation of their modern fauna]*. Leningrad: Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR Publ., pp. 48–57. (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR [Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR]. Vol. 66). (In Russian)

- Meyer, M. N., Golenishchev, F. N., Rajabli, S. I., Sablina, O. L. (1996) *Serye polevki fauny Rossii i sopredel'nykh territorij* [Gray voles of the fauna of Russia and adjacent territories]. Saint Petersburg: Zoological Institute of RAS Publ., 320 p. (In Russian)
- Ognev, S. I. (1940) *Zveri SSSR i prilezhashchikh stran (zveri Vostochnoj Evropy i Severnoj Azii). T. 4. Gryzuny* [Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. 4. Rodents]. Moscow; Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ., 615 p. (In Russian)
- Pavlinov, I. Ya., Rossolimo, O. L. (1987) *Sistematika mlekopitayushchikh SSSR (Issledovaniya po faune Sovetskogo Soyuza)* [Systematics of mammals of the USSR (Research on the fauna of the Soviet Union)]. Moscow: Moscow State University Publ., 285 p. (In Russian)
- Pozdnyakov, A. A. (1993) Morfotipicheskaya izmenchivost' zhevatel'noj poverkhnosti korennykh zubov serykh polevok gruppy «*maximowiczii*» (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): opyt kolichestvennogo statisticheskogo analiza [Morphotypic variability of molars in meadow voles of the “maximowiczi” group (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) — an attempt of quantitative statistical analysis]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 72, no. 11, pp. 114–125. (In Russian)
- Pozdnyakov, A. A. (2003) Morfotipicheskaya izmenchivost' serykh polevok (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) v svyazi s temperaturnymi usloviyami sredy [Morphotypical variability of voles of the subgenus alexandromys (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) related to temperature conditions]. *Uspekhi sovremennoj biologii*, vol. 123, no. 2, pp. 187–194. (In Russian)
- Pozdnyakov, A. A. (2005) Struktura morfotipicheskoy izmenchivosti M^3 serykh polevok (*Microtus* Shrank, 1798) [The structure of morphotype variation of M^3 in grey voles (*Microtus* Schrank, 1798)]. In: N. I. Abramson, A. O. Aver'yanov (eds.). *Sistematika, paleontologiya i filogeniya gryzunov* [Systematics, paleontology and phylogeny of rodents]. Saint Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., pp. 102–115. (Trudy Zoologicheskogo instituta RAN [Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences]. Vol. 306). (In Russian)
- Pozdnyakov, A. A. (2011) Struktura morfologicheskoy izmenchivosti (na primere morfotipov zhevatel'noj poverkhnosti pervogo nizhnego korenno zuba serykh polevok) [The structure of morphological variability (with the masticatory surface morphotypes of the lower first molar in voles as an example)]. *Zhurnal obshchej biologii*, vol. 72, no. 2, pp. 127–139. (In Russian)
- Röhrig, G., Börner, C. (1905) Stubien über das Gebiss mitteleuropäischer rezenter Mäuse [Stubs about the dentition of Central European recent mice]. *Arbeiten aus der Kaiserl Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft*, vol. 5, no. 2, pp. 37–89. (In German)
- 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. (In English)
- Sheremetyeva, I. N. (2023) Vidovoj sostav i rasprostranenie serykh polevok Zabajkal'ya i Dal'nego Vostoka Rossii [Species composition and distribution of gray voles in Transbaikalia and the Russian Far East]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. 15 no. 4, pp. 724–743. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-4-724-743> (In Russian)
- Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V., Voyta, L. L. et al. (2009) Morphometric analysis of intraspecific variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988, stat. nov. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 47, no. 1, pp. 42–48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00511.x> (In English)
- Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V., Pavlenko, M. V. et al. (2024) Filogeograficheskaya struktura *Alexandromys maximowiczii* Schrenk, 1859 (Rodentia, Cricetidae): postavlenie dannyx izmenchivosti kontrol'nogo regiona mtDNK i polimorfizma khromosom [Phylogeographic structure of *Alexandromys maximowiczii* Schrenk, 1859 (Rodentia, Cricetidae): A comparison of the mtDNA control region variability and chromosome polymorphism data]. *Genetika — Russian Journal of Genetics*, vol. 60, no. 4, pp. 481–492. <https://doi.org/10.1134/S1022795424040136> (In English)
- Tagirova, V. T. (1998) *Nazemnye pozvonochnye Srednego i Nizhnego Priamur'ya. Fauna, zoogeografiya, problemy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya* [Terrestrial vertebrates of the Middle and Lower Amur region. Fauna, zoogeography, conservation problems and rational use]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology). Moscow, Institute of Ecology and Evolution A. N. Severtsov of the Russian Academy of Sciences, 48 p.
- Vorontsov, N. N., Boeskorov, G. G., Lyapunova, E. A., Revin, Yu. V. (1988) Novaya khromosomnaya forma i izmenchivost' korennykh zubov u polevki *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) [A new chromosomal form and variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae)]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 67, no. 2, pp. 205–213. (In Russian)

- Voyta, L. L., Golenishchev, F. N., Tiunov, M. P. (2013) Analiz izmenchivosti formy i razmerov pervogo nizhnego koren'nogo zuba dal'nevostochnykh serykh polevok roda *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) fauny Rossii s ispol'zovaniem geometricheskoj morfometrii [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]. *Russkij teriologicheskij zhurnal* — *Russian Journal of Theriology*, vol. 12, no. 1, pp. 19–32. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.12.1.02> (In English)
- Voyta, L. L., Lukhanin, A. P., Kiselev, V. V. (2002) Fauna melkikh mlekopitayushchikh Sokhondinskogo zapovednika [The fauna of small mammals in the Sokhondo Nature Reserve]. In: A. V. Galanin (ed.). *Rastitel'nyj i zhivotnyj mir Sokhondinskogo biosfernogo zapovednika: trudy Sokhondinskogo biosfernogo zapovednika* [Vegetation and wildlife of Sokhondo biosphere zapovednik: Proceedings of Sokhondo biosphere zapovednik]. Iss. 1. Chita: Poisk Publ., pp. 141–150. (In Russian)

Для цитирования: Степанова, А. И., Картавецца, И. В. (2025) Изменчивость жевательной поверхности первого нижнего и третьего верхнего моляров полевки Максимовича (Rodentia, Arvicolinae: *Alexandromys maximowiczii*) из северо-восточной части Среднеамурской низменности. *Амурский зоологический журнал*, т. XVII, № 2, с. 296–314. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-296-314>

Получена 16 апреля 2025; прошла рецензирование 2 июня 2025; принята 9 июня 2025.

For citation: Stepanova, A. I., Kartavtseva, I. V. (2025) Variability of the chewing surface of the first lower and third upper molars and the expression of the interorbital ridge in Maximowicz's vole (Rodentia, Arvicolinae: *Alexandromys maximowiczii*) from the north-eastern part of the Middle Amur Lowland. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVII, no. 2, pp. 296–314. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-296-314>

Received 16 April 2025; reviewed 2 June 2025; accepted 9 June 2025.