

УДК 599.323.45

КЛЮЧИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА MURIDAE (RODENTIA) УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА ПО ОДОНТОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

© 2024 г. С. В. Зыков^{а,*}

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: svzykov@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.12.2023 г.

После доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

Для повышения точности видовой диагностики изолированных моляров представителей семейства Muridae проведен сравнительный анализ морфотипических и линейных одонтологических характеристик основных видов мышей фауны Уральского региона. Выявлены видоспецифичные типы строения первого и второго верхних и нижних моляров исследованных видов. На основании собственных и литературных данных по диагностике уральских видов Muridae составлены дихотомические диагностические ключи для изолированных моляров. Ключи позволяют проводить таксономическую идентификацию в тех случаях, когда применение краниальных и экстерьерных показателей невозможно. Диагностика мышей по одонтологическим признакам необходима для решения задач палеонтологии, палеоэкологии и биостратиграфии, а также в неонтологических исследованиях, направленных на определение спектров питания хищных млекопитающих и птиц.

Ключевые слова: мыши, диагностика, морфология, щечные зубы, Россия

DOI: 10.31857/S0044513424050102, **EDN:** UREXZC

Грызуны семейства Muridae широко распространены в Палеарктике и являются важным компонентом сообществ мелких млекопитающих. В Старом Свете мыши — одна из доминирующих групп грызунов как по числу видов, так и по численности. Эти грызуны приурочены преимущественно к лесной зоне и разным типам лесостепных и лугово-степных ландшафтов тропического, субтропического и умеренного поясов (Аргиропуло, 1940; Громов, Ербаева, 1995; Krystufek, Vohralík, 2009). Высокая доля во многих сообществах млекопитающих позволяет использовать мышей как объект многочисленных зоологических и мониторинговых исследований (Григоркина, Пашнина, 2007; Ялковская и др., 2010; Большаков и др., 2012).

В ископаемой летописи мыши представляют собой элемент, маркирующий межледниковые, а также антропогенные сообщества, и могут быть использованы в биостратиграфии и палеогеографии в качестве маркера палеоклиматических изменений. Вместе с другими элементами фауны ископаемые остатки мышей отражают разные этапы формирования лесных биотопов межледниковий (Мотузко, 2007; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

На основании молекулярных данных установлено, что масштабная колонизация мышей, в результате которой сформировались современные границы ареалов, прошла в постледниковые (Latrine et al., 2020; Kozyra et al., 2021; Yalkovskaya et al., 2022). Однако подробности о ходе колонизации и голоценовой истории отдельных видов не подтверждены фактами описания ископаемых остатков, отчасти из-за отсутствия надежных критериев идентификации представителей Muridae в ископаемой летописи.

В диагностике рецентных видов семейства Muridae чаще всего используются экстерьерные параметры и признаки краниального скелета (Аргиропуло, 1940; Загороднюк, Федорченко, 1993; Громов, Ербаева, 1995; Большаков и др., 2000). Несмотря на высокую эффективность, использование этих параметров осложняется большим количеством близких видов и высоким уровнем внутривидовой изменчивости. Кроме того, использование экстерьерных характеристик ограничивается лишь диагностикой современных животных и не применимо в палеонтологических исследованиях. Поскольку ископаемый материал чаще всего представлен изолированными молярами или

отдельными элементами краниального скелета, поиск одонтологических параметров для точной диагностики мышей является важным направлением в четвертичной палеонтологии (Мотузко, 2007; Aguilar et al., 2008; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

При определении мышей наиболее сложно провести дифференциацию видов, относящихся к одному размерному классу (Aguilar et al., 2008), линейные параметры зубной системы зачастую сильно перекрываются, и диагностика таких видов возможна только с привлечением многомерного анализа (Лашкова, Дзевеин, 2002; Aguilar et al., 2008; Knitlová, Horáček, 2017). Зачастую сложные в определении экземпляры в видовых списках фигурируют в ранге семейства, рода или группы видов *Apodemus* ex gr. *Agrarius*–*sylvaticus* (=ex gr. *Apodemus*–*Sylvaemus*) (Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1993). Для точной диагностики ископаемых остатков мышей, принадлежащих одному размерному классу, необходимы поиск и уточнение видо-специфичных признаков, пригодных для использования на ископаемом материале (Мотузко, 2007; Aguilar et al., 2008; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

На территории Уральского региона в настоящий момент семейство Muridae представлено шестью видами (Шварц, Павлинин, 1960; Большаков и др., 2000; Изварин и др., 2013): серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout 1769), домовая мышь (*Mus musculus* Linnaeus 1758), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas 1771), малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas 1811), желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis* Melchior 1834) и мышь-малютка (*Micromys minutus* Pallas 1771).

В четвертичных отложениях Уральского региона обилие остатков мышей сильно варьирует в зависимости от географического положения местонахождения и возраста отложений. Показано, что наиболее обильно ископаемые остатки мышей представлены в местонахождениях Южного Урала. С данной территории, а также с территории Южного Предуралья известны и самые ранние находки ископаемых остатков мышей *Apodemus flavicollis*, датируемые поздним плейстоценом (Смирнов и др., 1990). На Среднем Урале единичные остатки мышей встречаются в позднелайстоценовых отложениях. Обильно остатки мышинных в ископаемых отложениях Среднего Урала начинают встречаться со второй половины среднего голоцена (Смирнов, 1993).

Цель данной работы — систематизировать и обобщить имеющиеся данные по диагностическим структурам коренных зубов мышей и составить определительные ключи, позволяющие проводить диагностику изолированных моляров представителей семейства Muridae Уральского региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал

Разработка определительных ключей выполнена на основании изучения изменчивости представителей семейства Muridae Уральского региона (Зыков и др., 2010; Зыков, 2011) с привлечением собственных сборов и коллекций Музея Института экологии растений и животных УрО РАН, а также обзора литературных данных о классических и современных подходах к диагностике мышей (Miller, 1912; Аргиропуло, 1940; Storch, 1987; Ларина, Еремина, 1988; Kawamura, 1989; Мотузко, 2007; Aguilar et al., 2008; Krystufek, Vohralík, 2009; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

С целью выявления диагностических признаков моляров для анализа линейных и морфотипических характеристик в общей сложности были использованы моляры 509 особей различных представителей Muridae Уральского региона из Свердловской, Оренбургской и Тюменской областей, а также с территории Башкортостана. Объем выборки (экз.) составил: *M. musculus* 142, *A. flavicollis* 84, *A. agrarius* 123, *A. uralensis* 160. Видовую принадлежность исходного материала определяли по экстерьерным параметрам.

Учитывая тот факт, что мышь-малютка и серая крыса хорошо диагностируются по размерным характеристикам, специальные исследования изменчивости данных видов не проводились и в качестве диагностических параметров использовали литературные данные. В рамках данной работы основное внимание уделено поиску признаков для надежной диагностики среднеразмерных представителей семейства Muridae, а именно видов родов *Apodemus* и *Mus*. Основное внимание при разработке определительных ключей было уделено первому и второму верхним и нижним молярам, поскольку по третьим верхним и нижним молярам диагностика затруднена.

Систематика исследованных видов на сегодняшний день не имеет однозначного трактования, в частности дискуссионным остается родовой или подродовой статус *Sylvaemus* (Musser, Carleton, 2005; Павлинов, Хляп, 2012). Учитывая равноправность использования обоих вариантов (Лисовский и др., 2019), в данной работе мы принимаем подродовой статус *Sylvaemus* (Wilson et al., 2017).

Морфологические особенности моляров и подходы к диагностике представителей семейства Muridae

Коренные зубы представителей Muridae брахиодонтные с хорошо развитыми корнями. Зубная формула: I1/1, C0/0, P0/0, M3/3 = 16. Верхние моляры (M1, M2, M3) имеют три ряда бугорков, расположенных в поперечных гребнях (лофах). На

нижних молярах (m1, m2, m3) находятся два ряда бугорков, как у *Cricetidae*, но многие мышинные имеют дополнительный буккальный ряд. Если у некоторых видов мышей дополнительный ряд бугорков на нижних молярах редуцирован, то ключевым отличием этих мышей от хомяков является наличие дистальных непарных бугорков на m1 и m2. В некоторой степени морфологические признаки моляров мышей схожи с молярами мышовок (*Sicista*), однако моляры мышовок характеризуются более сложной структурой, т.к. на окклюзионной поверхности имеют дополнительные гребни, соединяющие бугорки (шпоры) (рис. 1).

В качестве основных диагностических структур моляров мышей обычно используют линейные размеры, морфологию бугорков жевательной поверхности, а также количество и расположение корней.

Наиболее точными морфологическими структурами, позволяющими надежно диагностировать представителей семейства *Muridae*, является морфология бугорков жевательной поверхности. Конфигурация бугорков жевательной поверхности так же подвержена изменчивости, причем нижние зубы более консервативны, чем верхние (Несин, 2013). Во избежание путаницы в номенклатуре бугорков, необходимо использовать унифицированную схему. В настоящее время в литературе встречается различные варианты номенклатуры бугорков жевательной поверхности мышей. Детальный анализ различных подходов к обозначению элементов жевательной поверхности выполнен Несиным (2013). Мы в своей работе следуем рекомендациям

этого автора, принимаем номенклатуру бугорков по Сторху (Storch, 1987) (рис. 2).

Для сравнительного анализа межвидовых различий в конфигурации бугорков жевательной поверхности современных моляров модельных видов использовали комплекс из вариаций 23 неметрических признаков (рис. 3). Для формирования набора неметрических признаков использовались собственные наработки (Зыков и др., 2010; Зыков, 2011; Zыkov, Izvarin, 2020), а также имеющиеся в литературе данные по изменчивости моляров различных видов *Muridae* (Kawamura, 1989; Krystufek, Vohralík, 2009; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

Высокую эффективность в диагностике представителей семейства *Muridae* показывает метод оценки линейных характеристик моляров. Для идентификации морфологически близких видов мышей применяются линейные промеры длины и ширины моляров (Лашкова, Дзеве́рин, 2002; Jeannet, Mein, 2016), схемы промеров также могут быть дополнены линейными характеристиками отдельных бугорков (Aguilar et al., 2008; Knitlová, Horáček, 2017). Многомерный анализ хорошо зарекомендовал себя в сложных случаях видовой диагностики. Применение многомерных методов особенно актуально для диагностики *Muridae* европейской части Евразии, где наблюдается значительное перекрывание ареалов нескольких морфологически близких видов.

Учитывая отсутствие в фауне Уральского региона видов-двойников, диагностика которых вызывает сложности, в данной работе использовалась

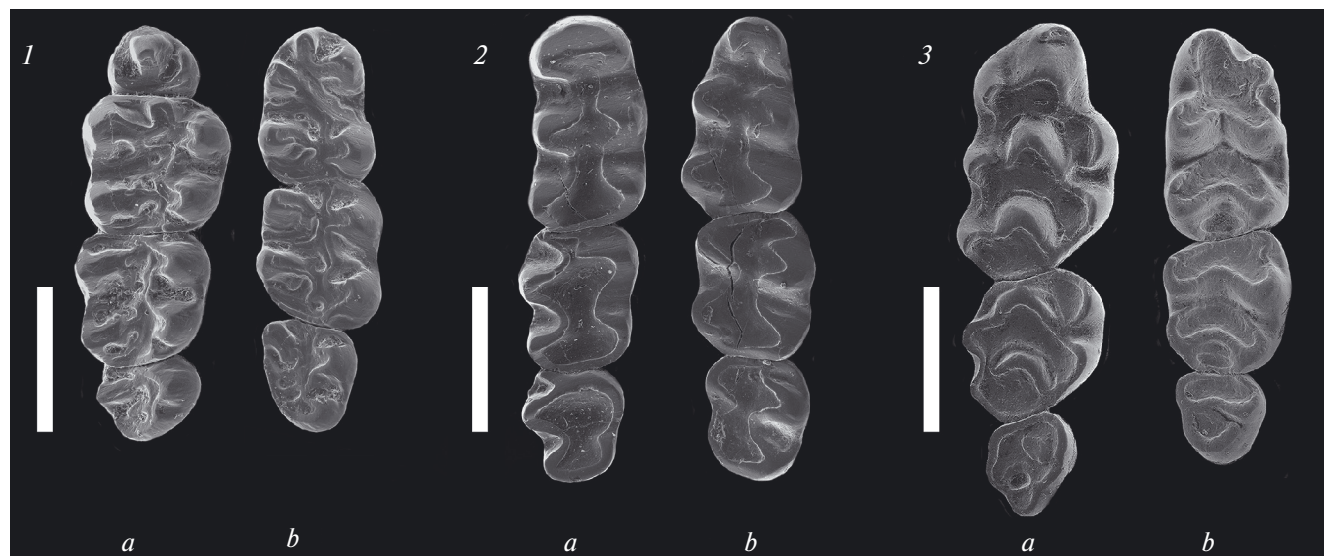


Рис. 1. Структура жевательной поверхности верхнего (a) и нижнего (b) зубного ряда лесной мышовки (*Sicista betulina* Pallas 1779) (1), хомячка роборовского (*Phodopus roborovskii* Satunin 1903) (2) и домового мыши (*M. musculus*) (3). Масштаб 1 мм.

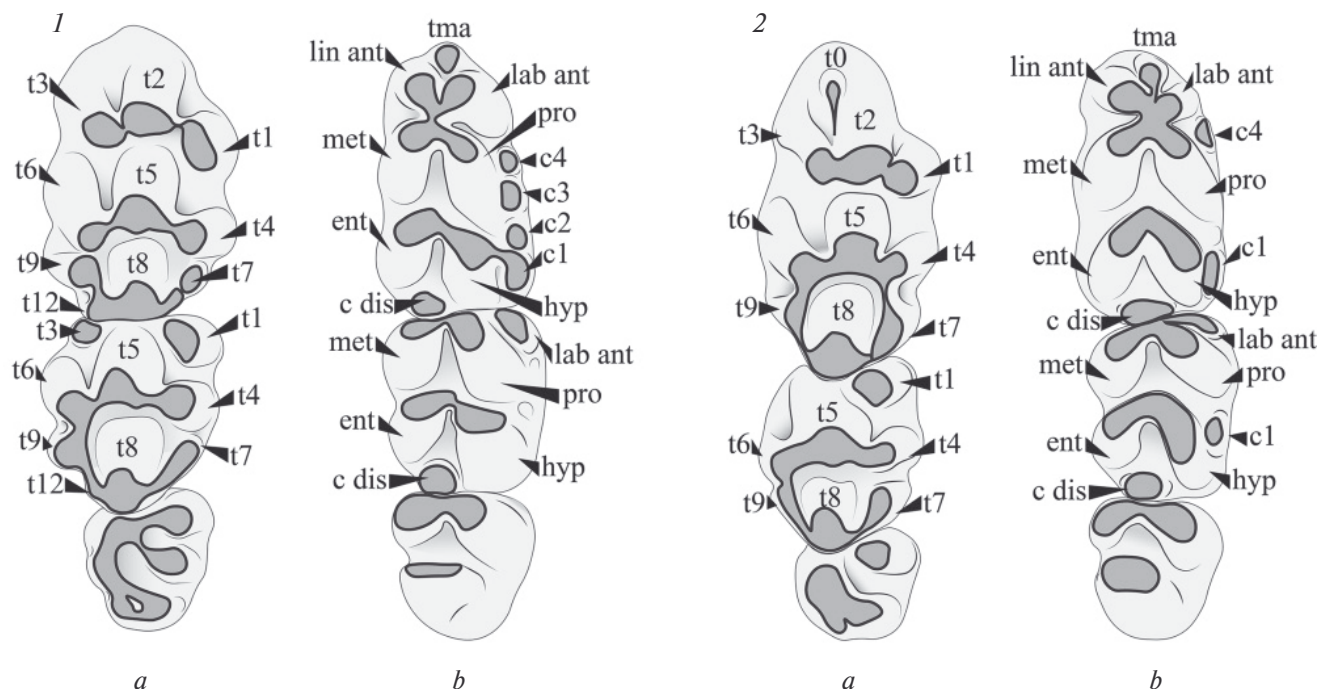


Рис. 2. Номенклатура бугорков жевательной поверхности (по: Storch, 1987) на примере верхнего (а) и нижнего (б) зубного ряда малой лесной (1) и полевой (2) мышей. t0–t12 – tubercule (бугорок), tma – медиальный антероконид, lab ant – лабиальный антероконид, lin ant – лингвальный антероконид, met – метаконид, pro – протоконид, ent – энтоконид, hyp – гипоконид, c dis – задний цингулид, c1–c4 – бугорки дополнительного буккального ряда (цингулярные конули).

только коронарная длина коренных зубов. При анализе размерных характеристик моляров может быть использована коронарная либо альвеолярная длина. Поскольку данная работа направлена, в первую очередь, на диагностику изолированных моляров, мы используем максимальную коронарную длину, измеренную между самыми крайними точками коронки (рис. 2). Промеры выполнены на стереомикроскопе Leica с помощью окуляр-микрометра с точностью 0.01 мм.

Анализ неметрических и линейных признаков моляров проводили с учетом индивидуального возраста особей. Весомый вклад в морфологическую изменчивость моляров мышей вносит ярко выраженная возрастная изменчивость жевательной поверхности, вызванная стиранием коронки. По степени стирания моляров выделяют несколько возрастных классов, количество которых может варьировать у разных исследователей (Adamczewska-Andrzejewska, 1973; Клевезаль, 2007; Карасева и др., 2008; Колчева, 2009; Knitlová, Hořáček, 2017). Поскольку для диагностики мышей вопрос определения календарного возраста не является критичным, разброс в количестве стадий стирания у различных видов, описанных в литературе, можно обобщить до пяти базовых стадий: 1 – третий

моляр не прорезался; 2 – третий моляр прорезался, наблюдается незначительная стертость бугорков; 3 – бугорки стерты, значительно наблюдается слияние бугорков; 4 – бугорки сильно стерты, в поперечных рядах сливаются, образуя единый эмалевый контур; 5 – бугорки стерты полностью, жевательная поверхность моляра представлена единым эмалевым контуром по периметру зуба. Сильно стертые моляры не включались в анализ.

Статистическую оценку межвидовых различий по линейным и неметрическим характеристикам моляров мышей проводили с помощью U-критерия Манна – Уитни и дисперсионного анализа (ANOVA), используя программу STATISTICA 8.0.

Для диагностики изолированных моляров и фрагментов краниального скелета представителей семейства Muridae также используется метод учета количества корней моляров и анализа формы альвеолярного рисунка верхней и нижней челюстей. Морфологическая структура корней не всегда позволяет точно определить видовую принадлежность и является вспомогательной, однако дает возможность довольно точно дифференцировать мышей на уровне рода (Zimmermann, 1962; Zejda, 1965; Lawrence, Brown, 1967; Görner, Hackethal,

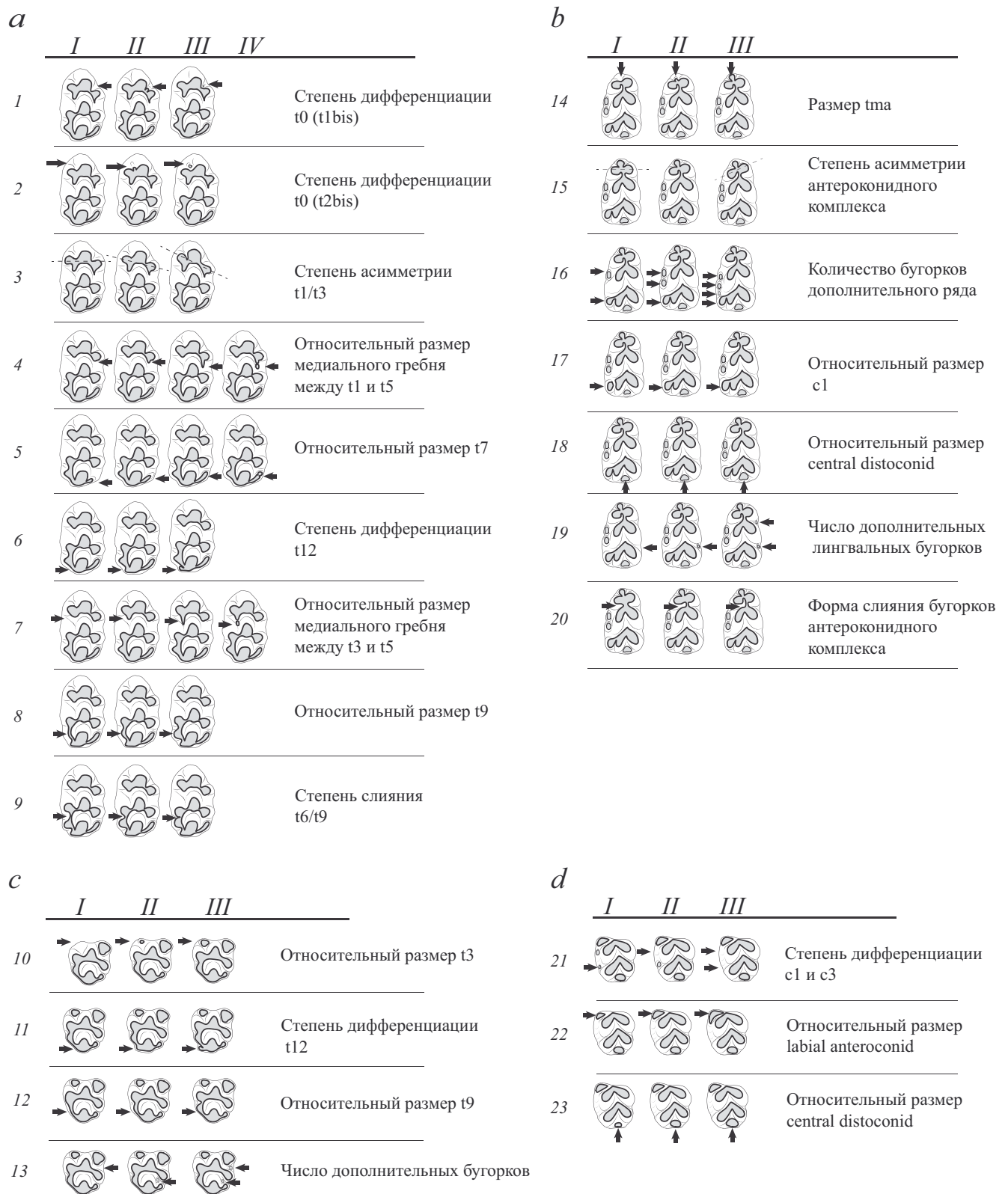


Рис. 3. Список неметрических признаков первого и второго верхних моляров и первого и второго нижних моляров Muridae (1–23), а также диапазон их вариаций (I–IV): *a* – первый верхний моляр (M1), *b* – первый нижний моляр (m1), *c* – второй верхний моляр (M2), *d* – второй нижний моляр (m2).

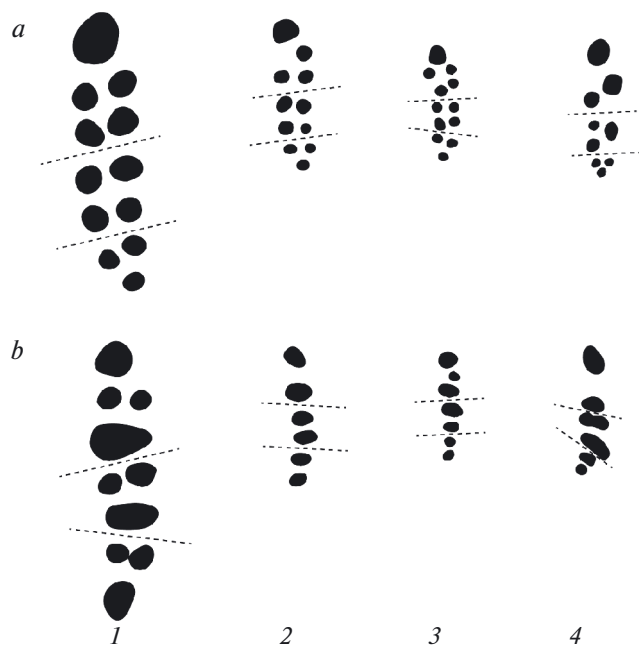


Рис. 4. Альвеолярный рисунок верхнего (а) и нижнего (б) зубного ряда для рода *Rattus* (1), рода *Apodemus* (2), *M. minutus* (3) и *M. musculus* (4) (по: Görner, Hackethal (1988) с изменениями). Пунктирной линией обозначена граница между молярами.

1988) (рис. 4). Также альвеолярный рисунок корней на костях верхней и нижней челюстей позволяет определить родовую принадлежность элементов краниального скелета в отложениях в случае, когда зубы отсутствуют. Несмотря на высокую консервативность числа корней на разных молярах, присутствует некоторая вариабельность альвеолярного рисунка, которая проявляется в числе и форме альвеол дополнительных корней, а также в форме слияния альвеол основных корней. Доля встречаемости каждого альвеолярного рисунка, а также наличие уникальных вариантов могут быть видоспецифичными признаками в пределах рода *Apodemus* (Zejda, 1965). Специальное исследование этого признака в рамках данной работы не проводилось, однако при изучении ископаемого материала нередко приходится обращаться к структуре альвеолярного рисунка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Линейные промеры и морфотипические характеристики моляров имеют разную эффективность при проведении таксономической идентификации видов мышей, поэтому наилучший результат дает совместное использование данных параметров. В фауне Уральского региона присутствуют контрастные по размеру виды семейства Muridae, в частности серая крыса как самый крупный и мышь

малютка как самый мелкий представители. В диагностике данных видов в качестве основных признаков мы используем размерные характеристики моляров. Для остальных видов мышей наблюдается перекрытие в размерах моляров, в связи с чем в их диагностике преимущественно использовались морфотипические характеристики моляров. Особое внимание в данной работе уделено морфологическим особенностям моляров рода *Apodemus*, т. к. данная группа в большей степени вызывает трудности при диагностике.

В сложных случаях диагностики, кроме определительных таблиц, можно использовать эталонные коллекции различных видов Muridae или графическое изображение конфигурации жевательной поверхности (рис. 5).

Линейные характеристики моляров, а именно максимальная длина, слабо подвержены влиянию возрастной изменчивости после полного формирования зубного ряда, исключением являются размеры сильно стертых коронок. С учетом отсутствия в анализируемых выборках старых и очень молодых животных данные по разным возрастным группам объединялись. В результате анализа межвидовых различий среднеразмерных родов *Apodemus* и *Mus* Уральского региона было показано наличие ярко выраженного хиатуса по длинам моляров лишь для желтогорлой мыши, у остальных видов наблюдалось значительное перекрывание размеров моляров (табл. 1).

Перед оценкой степени межвидовой дифференциации по комплексу неметрических признаков была проведена оценка взаимосвязи изучаемых параметров со степенью стертости коронки. При сравнении различных стадий стертости моляров было показано, что значимые различия наблюдаются по признакам: 4 — относительный размер медиального гребня между $t1$ и $t5$ и 7 — относительный размер медиального гребня между $t3$ и $t5$ на $M1$, 18 — относительный размер $central\ distoconid$ на $m1$, 23 — относительный размер $central\ distoconid$ на $m2$ (Mann–Whitney U Test, $p < 0.05$).

Анализ межвидовых различий неметрических характеристик проводился попарно между разными видами, в результате были выявлены значимые структурные различия между молярами исследованных видов. В результате выявленных различий можно составить морфооблик каждой категории моляра, характерного для исследуемых видов.

На всех молярах домовый мыши отмечена наибольшая редукция бугорков. При анализе частот встречаемости различных качественных характеристик моляров было отмечено отсутствие $t7$ на $M1$ и $M2$, редукция tma и дополнительных бугорков на $m1$, а также редукция добавочных структур

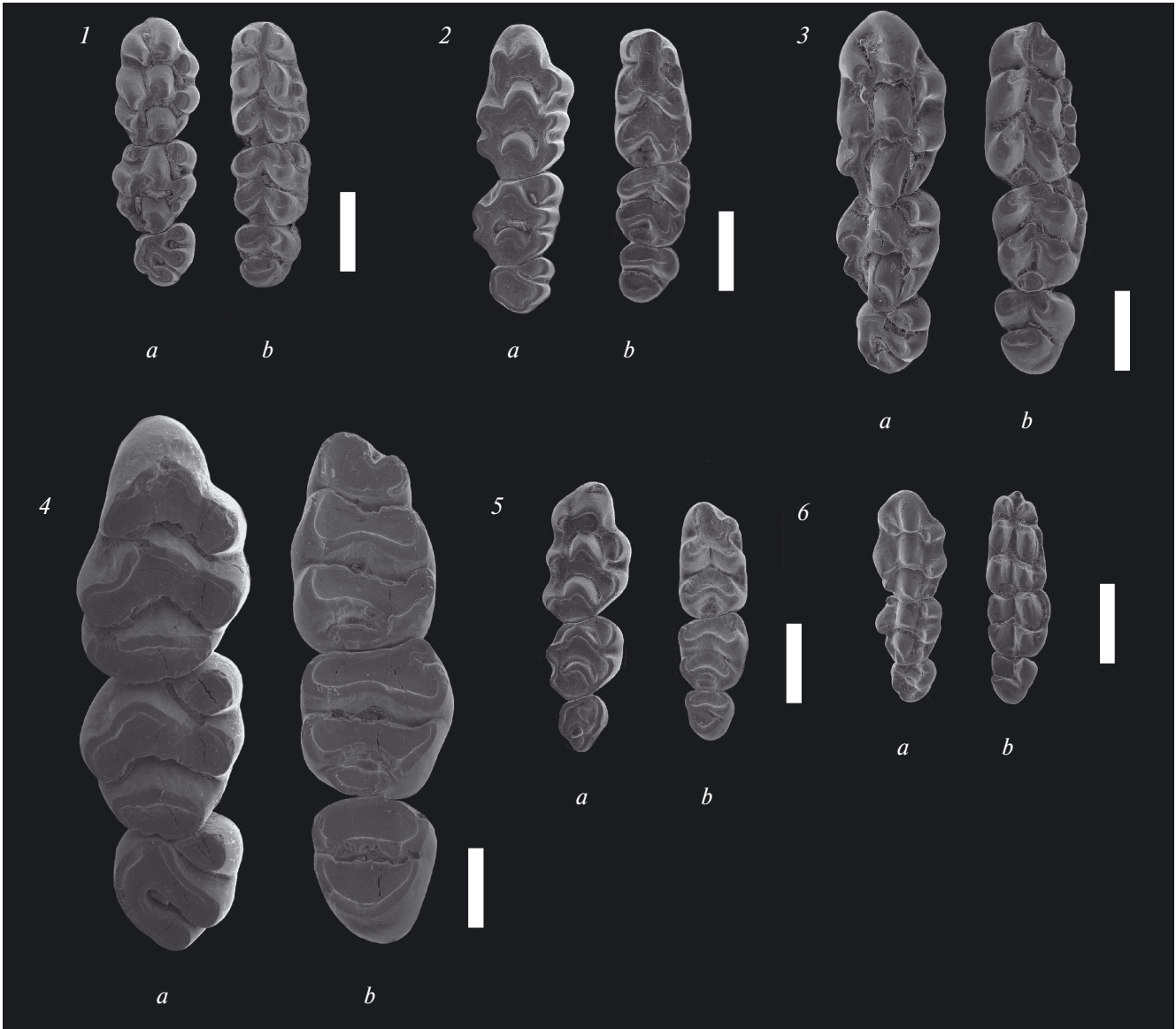


Рис. 5. Конфигурация жевательной поверхности верхнего (a) и нижнего (b) зубного ряда представителей семейства Muridae Уральского региона: 1 – *A. uralensis*, 2 – *A. agrarius*, 3 – *A. flavicollis*, 4 – *R. norvegicus*, 5 – *M. musculus*, 6 – *M. minutus*. Масштаб 1 мм.

Таблица 1. Коронарная длина первого и второго верхних моляров, а также первого и второго нижних моляров некоторых видов фауны мышей Уральского региона

Вид	n	M1		M2		m1		m2	
		Min–Mean–Max	SD	Min–Mean–Max	SD	Min–Mean–Max	SD	Min–Mean–Max	SD
<i>A. agrarius</i>	96	1.80–1.96–2.13	0.095	0.98–1.10–1.23	0.059	1.51–1.60–1.72	0.055	0.90–1.10–1.20	0.061
<i>A. flavicollis</i>	80	2.04–2.26–2.40	0.063	1.28–1.45–1.58	0.062	1.84–2.02–2.25	0.063	1.28–1.37–1.53	0.048
<i>A. uralensis</i>	89	1.36–1.49–1.66	0.066	0.92–1.04–1.15	0.045	1.33–1.49–1.62	0.069	0.91–1.07–1.12	0.057
<i>M. musculus</i>	75	1.48–1.61–1.75	0.078	0.78–0.98–1.04	0.111	1.44–1.52–1.64	0.053	0.82–1.01–1.12	0.091

Примечания. Min – минимальное значение, Mean – среднее, Max – максимальное значение, SD – стандартное отклонение.

с t8 и t4 на поздних стадиях стирания коронки. Моляр не имеет сильно выдающегося вперед корня.

- 9(10) Размеры крупные, превышает 1.9 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.9 мм. *A. uralensis*

M2 (второй верхний моляр)

- 1(2) Максимальная длина моляра превышает 1.7 мм *R. norvegicus*
 2(1) Максимальная длина не превышает 1.7 мм.
 3(4) tb 7 отсутствует, на лингвальной стороне зуба только два бугорка (tb1 и tb4) (рис. 6) *M. musculus*
 4(3) tb 7 имеется, на лингвальной стороне зуба три бугорка (tb1, tb4 и t7).
 5(6) Размеры моляра маленькие, обычно не превышают 0.9 мм *M. minutus*
 6(5) Размер моляра обычно превышает 0.9 мм.
 7(8) t3 обычно отсутствует или сильно редуцирован *A. agrarius*
 8(9) t3 всегда присутствует, нормального размера.
 9(10) Размеры моляра крупные, обычно превышают 1.3 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.3 мм *A. uralensis*

m1 (первый нижний моляр)

- 1(2) Максимальная длина моляра превышает 2.3 мм *R. norvegicus*
 2(1) Максимальная длина не превышает 2.3 мм.
 3(4) m1 без бугорков дополнительного ряда. tma отсутствует *M. musculus*
 4(3) m1 с дополнительным буккальным рядом бугорков. tma имеется.
 5(6) Размеры моляра маленькие, обычно не превышают 1.3 мм. Буккальный дополнительный ряд представлен в виде непрерывного эмалевого гребня *M. minutus*
 6(5) Размеры обычно больше 1.3 мм. Буккальный ряд представлен в виде хорошо дифференцированных бугорков.
 7(8) Наружный ряд дополнительных бугорков развит слабо, с2 и с3 отсутствуют, основание протоконида (pro) выходит на край коронки. с1 небольшой, чаще всего изолирован, с гипоконидом (hyp) сливается только при значительном стирании (рис. 6) *A. agrarius*

8(9) Наружный ряд дополнительных бугорков хорошо развит, состоит обычно из трех и более бугорков, в основании протоконида (pro) лежит с3.

- 9(10) Размеры моляра крупные, обычно превышают 1.7 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.7 мм *A. uralensis*

m2 (второй нижний моляр)

- 1(2) Максимальная длина моляра превышает 1.7 мм *R. norvegicus*
 2(1) Максимальная длина не превышает 1.7 мм.
 3(4) m2 без дополнительных латеральных структур. Лабиальный антерокоид (lab ant) слабо дифференцирован, рано сливается с протоконидом (pro) (рис. 6) *M. musculus*
 4(3) m2 с дополнительными структурами в виде бугорков или лабиальной складки. Лабиальный антерокоид (lab ant) хорошо дифференцирован, сливается с протоконидом (pro) на поздних стадиях стертости моляра.
 5(6) Размеры моляра маленькие, обычно не превышают 1.1 мм. На буккальной стороне имеется лабиальная складка *M. minutus*
 6(5) Размеры обычно больше 1.1 мм. На буккальной стороне присутствуют хорошо дифференцированные бугорки.
 7(8) На m2 лабиальный антерокоид (lab ant), как правило, развит слабо, с1 присутствует, вследствие чего гипоконид (hyp) смещен вниз и к центру (рис. 6) *A. agrarius*
 8(9) На m2 лабиальный антерокоид (lab ant), как правило, хорошо развит, с1 отсутствует. Также могут быть развиты другие бугорки дополнительного ряда.
 9(10) Размеры моляра крупные, обычно превышают 1.2 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.2 мм *A. uralensis*

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на высокую эффективность представленных определительных ключей, в некоторых случаях диагностика может быть затруднена. Это вызвано в первую очередь широким размахом изменчивости линейных промеров и морфотипических характеристик. Представленные в Уральском регионе виды Muridae имеют широкие ареалы и захватывают различные природные зоны. Для некоторых видов показаны клинальные закономерности изменчивости краниальных и одонтологических параметров (Renaud, Michaux, 2003; Balčiauskas et al., 2020), отмечаются высотные градиенты в изменчивости размеров (Koh,

1985), специфика островных популяций (Renaud, Michaux, 2007; Шереметьева и др., 2017), изменчивость в геологических масштабах времени (Michaux, Pasquier, 1974; Zikov, Izvarin, 2020). В редких случаях размерные характеристики моляров могут перекрываться у видов, хорошо различающихся по размерам. Например, в некоторых популяции желтогорлой мыши (Frynta et al., 2001) отмечены линейные размеры моляров, которые могут соответствовать очень крупным особям малой лесной мыши.

Изменчивости подвержены даже классические диагностические признаки жевательной поверхности, например частота встречаемости t_3 на втором верхнем моляре полевой мыши имеет клинальную изменчивость с тенденцией к увеличению случаев присутствия с запада на восток ареала (Miller, 1912; Ruprecht, 1978; Krystufek, Vohralík, 2009), а в некоторых островных популяциях Дальнего Востока случаи отсутствия t_3 вообще не зафиксированы (Шереметьева и др., 2017). Описанные примеры указывают на необходимость использования при диагностике видов Muridae комплекса признаков как размерных, так и морфотипических. Высокая полиморфность признаков не обязывает исключать их из определительных таблиц, а лишь требует большее внимание уделять размаху и закономерностям изменчивости морфологических характеристик.

Представленные ключи могут быть использованы для проведения с высокой точностью диагностики мышей Уральского региона, а также в неонтологических исследованиях, посвященных питанию хищников-миофагов, и палеонтологических исследованиях, что позволит в значительной степени повысить количество идентифицированных остатков. Кроме того, представленные материалы по морфологическим характеристикам мышей Уральского региона могут использоваться при анализе изменчивости и для составления диагностических ключей видов семейства Muridae других районов Палеарктики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность всем сотрудникам лаборатории филогенетики и биохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН за всестороннюю помощь на разных этапах исследования. Особую благодарность автор выражает анонимным рецензентам за конструктивные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (РНФ), грант № 22-14-00332.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аргиропуло А.И., 1940. Мыши // Фауна СССР. Млекопитающие. Изд. АН СССР. Т. 3. № 5. 169 с.
- Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А., 2000. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. Екатеринбург: Екатеринбург. 240 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Колчева Н.Е., Любашевский Н.М., Чибиряк М.В., 2012. Техногенная морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) на Урале // Экология. № 6. С. 427–433.
- Григоркина Е.Б., Пашнина И.А., 2007. К проблеме радиоадаптации мелких млекопитающих: (экологическая специализация вида, радиорезистентность, гемопоэз, иммунитет) // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 47. № 3. С. 371–378.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 522 с.
- Загороднюк И.В., Федорченко А.А., 1993. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестник зоологии. № 3. С. 41–49.
- Зыков С.В., 2011. Внутривидовая изменчивость и межвидовая дифференциация мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона по краниальным признакам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН. 20 с.
- Зыков С.В., Струкова Т.В., Рупышева Т.А., 2010. Диагностика представителей семейства Muridae из голоценовых фаун Среднего Урала // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы Всерос. науч. конф. Екатеринбург. Челябинск: Рифей. С. 77–81.
- Изварин Е.П., Зыков С.В., Фоминых М.А., 2013. Желтогорлая мышь (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) – новый вид в фауне млекопитающих Свердловской области // Зоологический журнал. Т. 92. № 3. С. 371–374.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: изд-во ЛКИ. 416 с.

- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.
- Колчева Н.Е., 2009. Стертость зубов как критерий возраста малой лесной мыши при анализе возрастной структуры популяции // Вестник Оренбургского гос. ун-та. (спецвып.: Проблемы экологии Южного Урала: Материалы IV Всероссийской научно-практической конференции). С. 77–80.
- Ларина Н.И., Еремина И.В., 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–52.
- Лашкова Е.И., Дзеверин И.И., 2002., Одонтометрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины // Вестник зоологии. Т. 36. № 3. С. 25–33.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М., 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК. 191 с.
- Мотузко А.Н., 2007. Ископаемые остатки семейства Muridae антропогенных отложений Беларуси и Литвы // Літасфера. Т. 27. № 2. С. 37–49.
- Несин В.А., 2013. Неогеновые Murinae (Rodentia, Muridae) Украины. Сумы: Университетская книга. 176 с.
- Павлинов И.Я., Хляп Л.А., 2012. Отряд Rodentia // Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Отв. ред. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 142–312.
- Смирнов Н.Г., 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука. 64 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Ольшванг В.Н.; Ерохин Н.Г.; Быкова Г.В., 1990. Историческая экология животных гор южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 248 с.
- Шварц С.С., Павлинин В.Н., 1960. Опыт глирографического районирования Урала // Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Проблемы флоры и фауны Урала. Вып. 14. С. 83–96.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Шереметьев И.С., Катин И.О., Косой М.Е., 2017. Морфологическая и генетическая изменчивость малых островных популяций полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 129–141.
- Ялковская Л.Э., Григоркина Е.Б., Тарасов О.В., 2010. Цитогенетические последствия хронического радиационного воздействия на популяцию грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 50. № 4. С. 466–471.
- Adamczewska-Andrzejewska K.A., 1973. Growth, variations and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) // Acta Theriologica. V. 18. № 19. P. 353–394.
- Aguilar J.-P., Péliissié T., Sigé B., Michaux J., 2008. Occurrence of the Stripe Field Mouse lineage (*Apodemus agrarius* Pallas 1771; Rodentia; Mammalia) in the Late Pleistocene of southwestern France // Comptes Rendus Palevol. V. 7(4). P. 217–225.
- Balčiauskas L., Amshokova A., Balčiauskienė L., Benedek A.M., Cichocki J., Csanády A., DE Mendonça P.G., Nistoreanu V., 2020. Geographical clines in the size of the herb field mouse (*Apodemus uralensis*) // Integrative Zoology. V. 15(1). P. 55–68. doi: 10.1111/1749-4877.12407
- Frynta D., Mikulová P., Suchomelová E., Sádlová J., 2001. Discriminant analysis of morphometric characters in four species of *Apodemus* (Muridae: Rodentia) from Eastern Turkey and Iran // Israel Journal of Zoology. V. 47(3). P. 243–258.
- Görner M., Hackethal H., 1988. Säugetiere Europas. Leipzig: Radebeul, Neumann. 372 p.
- Jeannet M., Mein P., 2016. Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène moyen de l'Igüe des Rameaux (Tarn-et-Garonne, France) // Paléo. V. 27. P. 177–205. <https://doi.org/10.4000/PALEO.3222>
- Kawamura Y., 1989. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands. Part 2 // Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of geology and mineralogy. V. 54(1–2). P. 1–235.
- Knitlová M., Horáček I., 2017. Late Pleistocene-Holocene paleobiogeography of the genus *Apodemus* in Central Europe // PLoS ONE. V. 12(3): e0173668. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173668>
- Koh H.S., 1985. Systematic studies of Korean Rodents: I. Geographic Variation of Morphometric Characters in Striped Field Mice, *Apodemus agrarius corae* Thomas // Korean Journal of systematic zoology. V. 3. P. 24–40.
- Kozyra K., Zajac T.M., Ansorge H., Wierzbicki H., Moska M., Stanko M., Stopka P., 2021. Late Pleistocene Expansion of Small Murid Rodents across the Palearctic in Relation to the Past Environmental Changes // Genes. V. 12(5):642. <https://doi.org/10.3390/genes12050642>
- Krystufek B., Vohralík V., 2009. Mammals of Turkey and Cyprus: Rodentia II: Cricetinae, Muridae, Spalacidae, Calomyscidae, Capromyidae, Hystriidae, Castoridae. Zgodovinsko društvo za južno Primorsko. 372 p.
- Latinne A., Navascués M., Pavlenko M., Kartavtseva I., Ulrich R.G., Tiouchichine M.-L., Catteau G., Sakka H., Quéré J.-P., Chelomina G., Bogdanov A., Stanko M., Hang L., Neumann K., Henttonen H., Michaux J., 2020. Phylogeography of the striped field mouse, *Apodemus agrarius* (Rodentia: Muridae), throughout its distribution range in the Palearctic region // Mam-

- malian Biology. V. 100. P. 19–31.
<https://doi.org/10.1007/s42991-019-00001-0>
- Lawrence M.J., Brown R.W., 1967. Mammals of Britain: Their Tracks, Trails and Signs. London: Blandford Press. 223 p.
- Michaux J., Pasquier L., 1974. Dynamique des populations de Mulots (Rodentia, *Apodemus*) en Europe durant le Quaternaire; premieres donnees // Bulletin de la Société Géologique de France. V. S7-XVI(4). P. 431–439.
- Miller G.S., 1912. Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. London: British Museum. 1019 p.
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Superfamily Muroidea // Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). Baltimore, MD: John Hopkins Univ. Press. P. 894–1531.
- Renaud S., Michaux J., 2003. Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice // Journal of Biogeography. V. 30(10). P. 1617–1628.
- Renaud S., Michaux J., 2007. Mandibles and molars of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* (L.): integrated latitudinal pattern and mosaic insular evolution // Journal of Biogeography. V. 34(2). P. 339–355.
- Ruprecht A.N., 1978. Taxonomic value of t3 meso-labial cone in M2 of *Apodemus* Kaup, 1829 // Acta Theriologica. V. 23. № 37. P. 546–550.
- Storch G., 1987. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 7. Muridae (Rodentia) // Senckenbergiana Lathaea. V. 67. P. 401–431.
- Wilson D.E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. eds, 2017. Handbook of the Mammals of the World. V. 7. Rodents II. Barcelona: Lynx Edicions. 1008 p.
- Yalkovskaya L., Sibiryakov P., Borodin A., 2022. Phylogeography of the striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in light of new data from central part of Northern Eurasia // PLoS ONE. V. 17(10). e0276466. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0276466>
- Zejda J., 1965. Zur variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers von vier *Apodemus*-Arten (Mammalia) // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. V. 54. P. 699–706.
- Zimmermann K., 1962. Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. // Bonner Zoologische Beiträge. V. 13. P. 198–208.
- Zykov S., Izvarin E., 2020. Variations in dental morphologies of yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) from Nizhneirginsky Grotto sediments (Middle Urals) in a phylogeographical context // Quaternary International. V. 546. P. 152–159.

IDENTIFICATION KEYS TO THE SPECIES OF MURIDAE (RODENTIA) FROM THE URAL REGION, BASED ON DENTAL CHARACTERS

S. V. Zykov^{1,*}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
 ul. 8 Marta, 202, Ekaterinburg, 620144 Russia*

**e-mail: svzykov@yandex.ru*

To improve the accuracy of identification of isolated molars in Muridae species, a comparative analysis of morphotypic and linear dental characteristics of mice from the Ural region, Russia was carried out. Species-specific types of the first and second upper and lower molars of mice were revealed. Dichotomous keys to Muridae species were compiled, based both on original and literature data concerning the structure of isolated molars. The keys allow for a taxonomic identification to be achieved in those cases when the use of cranial and exterior characters appears impossible. Mice identification based on dental characters is necessary for solving certain problems of paleontology, paleoecology and biostratigraphy, as well as in neontological studies aimed at determining the diet of predatory mammals and birds.

Keywords: mice, diagnostics, morphology, cheek teeth, Russia