



Позднечетвертичные сообщества землероек *Soricidae* Урала и Дальнего Востока России: протокол формирования многофакторного морфопространства

Л.Л. Войта^{1*}, В.Е. Омелько², Е.П. Изварин³, Ю.Э. Кропачева³, Е.О. Эйдинова³,
Ю.А. Шемякина¹, В.С. Никифорова¹, Т.В. Струкова³ и Н.Г. Смирнов³

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: leonid.voyta@zin.ru*, julia.shemyakina@zin.ru, victoria.nikiforova@zin.ru

² ФНЦ Биоразнообразия Дальневосточного отделения Российской академии наук, пр. 100-летия Владивостока 159, 690022 Владивосток, Россия; e-mail: valeriya.omelko@biosoil.ru

³ Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта 202, 620144 Екатеринбург, Россия; e-mail: izvarin_ep@ipae.uran.ru, kropachevaje@yandex.ru, katren09@mail.ru, strukova@ipae.uran.ru, nsmirnov@ipae.uran.ru

Представлена 16 апреля 2023; после доработки 15 июня 2023; принята 14 августа 2023.

РЕЗЮМЕ

Статья представляет собой попытку разработки протокола анализа позднеплейстоценовых и голоценовых палеосообществ землероек с использованием современных подходов к анализу морфологических данных. Вначале мы оценили возможности коллекций ископаемых землероек из местонахождений Урала и Дальнего Востока для комплексного межрегионального анализа фенотипической изменчивости. В соответствии с этим для выявления общих и частных реакций палеосообществ на климатические флуктуации в работе впервые в общем контексте приводится видовой список и хронологическое положение ископаемых выборок уральских и дальневосточных землероек с точки зрения межрегиональных и внутрирегиональных сопоставлений. Далее в соответствии с современными подходами мы подготовили 182 трехмерные модели нижних челюстей или изолированных m1 и построили морфопространство формы m1 для семи видов *Sorex* из верхнеплейстоценового слоя МК1-13 и среднего голоценового слоя МК1-7 пещеры Медвежий Клык (Южное Приморье, Россия). Современные выборки из Восточной Сибири (Якутия) и севера Дальнего Востока (Магаданская обл., Камчатский кр., Хабаровский кр.; «холодные» условия обитания) и Южного Приморья («теплые» условия) были включены в морфопространство для актуализации возможных откликов ископаемых выборок на позднечетвертичные колебания климата. Наш анализ выявил: (1) слабую реакцию формы m1 почти всех видов на «холодные» и «теплые» условия среды, кроме *S. daphaenodon* Thomas, 1907 и *S. caecutiens* Laxmann, 1788; (2) две группы видов, «генерализованные» и «специализированные» по форме m1, в соответствии с представлениями о распределении трофических ниш среди синтопирующих землероек; (3) диагностический признак для видового определения материала по *S. unguiculatus* Dobson, 1890 и *S. isodon* Turov, 1924 в ископаемых выборках.

Ключевые слова: Восточная Сибирь, голоцен, Дальний Восток, ископаемые местонахождения, коллекции млекопитающих, морфопространство, палеосообщество, поздний плейстоцен, R-статистика, Урал, *µCT*, *Sorex*, *Soricidae*

* Автор-корреспондент / Corresponding author

Late Quaternary communities of shrews, Soricidae, from Ural and Far East Regions of Russia: A protocol for the multifactorial morphospace building

L.L. Voyta^{1*}, V.E. Omelko², E.P. Izvarin³, Yu.E. Kropacheva³, E.O. Eidinova³, J.A. Shemyakina¹, V.S. Nikiforova¹, T.V. Strukova³ and N.G. Smirnov³

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: leonid.voyta@zin.ru*, julia.shemyakina@zin.ru, victoria.nikiforova@zin.ru

² Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 100-Letiya Vladivostoku Av. 159, 690022 Vladivostok, Russia; e-mail: valeriya.omelko@biosoil.ru

³ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620144 Yekaterinburg, Russia; e-mail: izvarin_ep@ipae.uran.ru, kropachevaje@yandex.ru, katren09@mail.ru, strukova@ipae.uran.ru, nsmirnov@ipae.uran.ru

Submitted April 16, 2023; revised June 15, 2023; accepted August 14, 2023.

ABSTRACT

The present paper is a preliminary attempt to develop a protocol for analyzing Late Pleistocene and Holocene paleocommunities of soricids using modern approaches for the morphological data analysis. First, we assessed the abilities of fossil soricid collections from Ural and Far East localities to provide a complex interregional analysis of the phenotype variation. Accordingly, for the first time in the general context, the study provides a species list and chronological position of Ural and Far East shrew fossil samples in terms of inter- and intraregional comparisons to reveal general and specific responses of paleocommunities to climatic fluctuations. Second, under the modern approaches, we prepared 182 three-dimensional models of hemimandibles or isolated m1 and built the morphospace of m1 shape for seven *Sorex* species from the Upper Pleistocene layer MKI-13 and Middle Holocene layer MKI-7 of Medvezhiy Klyk Cave (South Primorye, Russia). Recent samples from East Siberia (Yakutia) and the northern part of the Far East (Magadanskaya Oblast' and Khabarovskiy Krai; "cold" habitats) and South Primorye ("warm" habitats) were included into morphospace to actualize potential responses of the fossil samples to Late Quaternary climate fluctuations. Our analysis revealed: (1) a weak reaction of m1 shape of almost all species to the "cold" and "warm" environmental conditions, except *S. daphaenodon* Thomas, 1907 and *S. caecutiens* Laxmann, 1788; (2) two groups of species, namely "generalized" and "specialized" in m1 shape, in line with the idea of distribution of trophic niches among coexisted shrews; (3) a diagnostic character for fossil samples of *S. unguiculatus* Dobson, 1890 and *S. isodon* Turov, 1924.

Key words: East Siberia, Holocene, Far East, fossil locality, collections of mammals, morphospace, paleocommunity, Late Pleistocene, R-statistic, Ural, μ CT, *Sorex*, Soricidae

ВВЕДЕНИЕ

Землеройки (Eulipotyphla: Soricidae) являются неотъемлемой и значимой частью многих наземных сообществ и могут рассматриваться как удобный модельный объект для разработки вопросов анализа динамики современных и палеосообществ. В дополнение к этому землеройки Северной Палеарктики также характеризуются высоким видовым разнообразием представленных здесь родов. В частности, видовой состав

рецентных сообществ землероек Дальнего Востока России включает 12 видов трех родов: *Sorex* Linnaeus, 1758, *Crocidura* Wagler, 1832 и *Neomys* Kaup, 1829 (Нестеренко [Nesterenko] 1999; Зайцев и др. [Zaitsev et al.] 2014). Этот же состав выявляется в ископаемых сообществах позднего плейстоцена и голоцена дальневосточного региона (Omelko et al. 2020), но со значительно более широкими пределами морфологической изменчивости, чем отмечается в современных популяциях (Voyta et al. 2022). Сходство видо-

* Corresponding author / Автор-корреспондент

вого состава землероек в позднечетвертичных отложениях и современных биоценозах для ряда географических регионов представляет собой еще одно важное свойство группы, которое позволяет оценивать динамику изменений разных параметров сообществ (и их элементов) в разных ландшафтно-климатических условиях позднего плейстоцена и голоцена (Zaitsev and Osipova 2005; Prost et al. 2013; Smirnov et al. 2016; Omelko et al. 2020). Целый ряд важных особенностей землероек связан с кормодобыванием. В частности, палеарктические и неарктические виды землероек (*Sorex*, *Neomys*) имеют более высокий уровень метаболизма в сравнении с другими мелкими млекопитающими и, соответственно, крайне высокую потребность в доступной пище (Taylor 1998). Кроме того, суточная потребность в пище в разных размерных группах синтопирующих (coexisted) землероек может очень существенно различаться (Hanski 1994). Соответственно этому есть мнение, что сообщества синтопирующих видов палеарктических землероек (*Sorex*) формируются на основе распределения трофических ниш (Churchfield 1994; Hanski 1994), а разные размерные группы землероек в сообществах имеют специфическую экологическую пластичность и потенциал для освоения новых экологических ниш за счет определенных стратегий кормодобывания (Churchfield 1994; Hanski 1994; Whitaker and Richards 2005). Перечисленные особенности позволяют поставить актуальные вопросы динамики сообществ землероек и изменения морфологических параметров их отдельных видов (т.е. элементов сообществ) с позднего плейстоцена до современности.

Такой параметр, как экологическая пластичность видов, важный для понимания пределов адаптаций в условиях меняющейся среды, может оцениваться с позиции потенциала к расселению. Так, по мнению И. Хански (Hanski 1994) наибольший потенциал к колонизации новых территорий (т.е. освоению новых адаптивных зон) имеют мелкие виды землероек (*Sorex minutus* Linnaeus, 1766 и *S. minutissimus* Zimmermann, 1780). Наличие в ископаемом и рецентном материале условно более или менее пластичных видов землероек (в ряду *S. minutissimus* vs. *S. mirabilis* Ognev, 1937) позволяет рассмотреть проявление морфологической изменчивости

в пространственном и временном аспектах под действием разноуровневых средовых воздействий и скоррелированность морфологических изменений у синтопирующих видов с условно разной пластичностью. Таким образом, учитывая все вышесказанное, одной из актуальных задач является определение общей стратегии проведения сравнительного анализа (протокола) многовидовых ископаемых и рецентных выборок землероек, как минимум в двух аспектах: (а) межрегиональные сравнения, «Урал/Дальний Восток»; (б) внутрирегиональные сравнения «Урал» и «Дальний Восток».

Названные аспекты, по нашему мнению, должны позволить оценить масштаб изменений или устойчивость тех или иных параметров сообществ и реакции видов (через динамику морфологических признаков) на разные условия ландшафтно-климатических колебаний (дискретно: «Холод», «Тепло»), происходивших в Северной Палеарктике в течение позднего плейстоцена и голоцена. Второй аспект на данном этапе исследования рассматривает, скорее, варианты актуализации палеонтологических данных по результатам сравнительного анализа современных сообществ. В частности, чтобы понять возможные варианты изменения параметров сообществ и/или реакции видов в ископаемом материале в условиях «холодных» и «теплых» периодов, нам необходимо особым образом подобрать и проанализировать материал из рецентных популяций с учетом современной гетерогенности климатических и ландшафтных условий обитания в ключевых регионах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Рецентные выборки

Для подбора протоколов морфометрического анализа, с использованием компьютерного микро-томографа Neoscan N80 (ЦКП «Таксон» ЗИН РАН <http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/>) были оцифрованы 118 нижних челюстей (полные челюсти [hemimandibles] или фрагменты зубной кости [dentary] без восходящей ветви) семи видов *Sorex* парами выборок: одна выборка – с территории Северо-Восточной Азии (Якутия, Магаданская обл., Камчатский кр., Хабаровский кр.; «холодные» условия); вторая выборка – пары

Таблица 1. Состав рецентных выборок *Sorex* и количество 3D-моделей (n).**Table 1.** Composition of recent samples of *Sorex* and 3D-models count (n).

Вид/Species	n	Описание/Information
<i>S. isodon</i>	7	Юг – Приморский кр., Уссурийский зап-к, р. Каменка [1] South – Primorskiy Kray, Ussuri Nature Reserve, Kamenka River [1]
<i>S. isodon</i>	8	Север – Магаданская обл., р. Челомджа [2] North – Magadanskaya Oblast', Chelomdzha River [2]
<i>S. unguiculatus</i>	6	Юг – Приморский кр., Уссурийский зап-к, р. Каменка [1] South – Primorskiy Kray, Ussuri Nature Reserve, Kamenka River [1]
<i>S. unguiculatus</i>	3	Юг – Приморский кр., Лазовский зап-к, Та-Чингоу [1] South – Primorskiy Kray, Lazov Nature Reserve, Ta-Tchingou [1]
<i>S. unguiculatus</i>	3*	условно Север – Хабаровский кр., окрестности г. Советская Гавань, р. Большая Окоча [1] conventionally North – Khabarovskiy Kray, Sovetskaya Gavan City vicinity, Bolshaya Okocha River [1]
<i>S. daphaenodon</i>	3	Юг – Приморский кр., окрестности оленесовхоза Раздольное [1] South – Primorskiy Kray, Razdolnoye Farm vicinity [1]
<i>S. daphaenodon</i>	1	Юг – Приморский кр., окрестности оз. Ханка [1] South – Primorskiy Kray, Khanka Lake vicinity [1]
<i>S. daphaenodon</i>	7	Север – Магаданская обл., р. Челомджа [2] North – Magadanskaya Oblast', Chelomdzha River [2]
<i>S. caecutiens</i>	8	Юг – Приморский кр., Уссурийский зап-к, р. Каменка [1] South – Primorskiy Kray, Ussuri Nature Reserve, Kamenka River [1]
<i>S. caecutiens</i>	8	Север – Магаданская обл., верховье р. Колымы [1] North – Magadanskaya Oblast', Kolyma River, upper part [1]
<i>S. minutissimus</i>	4	Юг – Приморский кр., Уссурийский зап-к [1] South – Primorskiy Kray, Ussuri Nature Reserve [1]
<i>S. minutissimus</i>	1	Юг – Сахалинская обл., окрестности п. Новиково [1] South – Sakhalinskaya Oblast', Novikovo Vill. vicinity [1]
<i>S. minutissimus</i>	4	Север – Камчатский кр., р. Быстрая [1] North – Kamchatskiy Kray, Bystraya River [1]
<i>S. minutissimus</i>	1	Север – Магаданская обл., Маймаджинский хребет, р. Яма [1] North – Magadanskaya Oblast', Maymadzhinskiy Ridge, Yama River [1]
<i>S. minutissimus</i>	1	Север – Магаданская обл., верховье р. Колымы [1] North – Magadanskaya Oblast', Kolyma River [1]
<i>S. roboratus</i>	6	Юг – Приморский кр., Уссурийский зап-к [1] South – Primorskiy Kray, Ussuri Nature Reserve [1]
<i>S. roboratus</i>	5	Север – Республика Якутия, р. Кенкеме [3] North – Yakutia Republic, Kenkeme River [3]
<i>S. mirabilis</i>	8	Юг – Приморский кр., Уссурийский зап-к [1] South – Primorskiy Kray, Ussuri Nature Reserve [1]
<i>S. mirabilis</i>	1	Юг – Приморский кр., Лазовский зап-к [1] South – Primorskiy Kray, Lazov Nature Reserve [1]
<i>S. mirabilis</i>	1	Юг – Сихотэ-Алинский зап-к, ключ Зимовейный [1] South – Sikhote-Alinskiy Nature Reserve, Zimoveyniy Stream [1]
<i>S. araneus</i>	16	Outgroup – Республика Коми, Русская равнина, окрестности п. Якша [4] Outgroup – Komi Republic, the Russian Plain, Yaksha Vill. vicinity [4]
<i>S. araneus</i>	16	Outgroup – Республика Коми, Северный Урал, пик Яныпупунер [4] Outgroup – Komi Republic, North Ural, Yani Peak [4]
Всего 3D-моделей Total 3D-models	118	https://zin.ru/labs/theriology/research/RSF-22-24-00510/Morphobank-P4500/index.html

Примечание: [1] сборы М.В. Охотиной; [2] сборы Н.Е. Докучаева; [3] сборы М.В. Попова; [4] сборы И.Ф. Куприяновой и А.В. Бобрецова; * – ZIN 92386 был переопределен как *S. isodon* (см. Рис. 6F).

Note: [1] collected by Mariya V. Okhotina; [2] collected by Nikolai E. Dokuchaev; [3] collected by M.V. Popov; [4] collected by Inna F. Kupriyana and Anatoly V. Bobretsov; * – ZIN 92386 was re-attributed to *S. isodon* (see Fig. 6F).

Таблица 2. Состав ископаемых выборок *Sorex* и количество 3D-моделей (n). Весь материал из пещеры Медвежий Клык, сборы В.Е. Омелько (детали см. в Табл. 10). MIS 1, MIS 3 – стадии морских изотопов кислорода (Railsback et al. 2015).

Table 2. Composition of fossil samples of *Sorex* and 3D-models count (n). All materials originated from Medvezhiy Klyk Cave and collected by Valeria E. Omelko (for further details see Table 10). MIS1, MIS 3 – marine isotope stages (Railsback et al. 2015).

Вид/Species	n	Описание/Information
<i>Sorex</i> ex gr. <i>unguiculatus-isodon</i>	10	Слой/Layer 7 (15A1) MIS 1; MKI-7
<i>Sorex</i> ex gr. <i>unguiculatus-isodon</i>	6	Слой/Layer 7 (14A1) MIS 1; MKI-7
<i>Sorex</i> ex gr. <i>unguiculatus-isodon</i>	14	Слой/Layer 13b (106a) MIS 3; MKI-13
<i>S. daphaenodon</i>	1	Слой/Layer 13b (100a) MIS 3; MKI-13
<i>S. daphaenodon</i>	1	Слой/Layer 13b (101a) MIS 3; MKI-13
<i>S. caecutiens</i>	3	Слой/Layer 7 (15A1) MIS 1; MKI-7
<i>S. caecutiens</i>	4	Слой/Layer 7 (14A1) MIS 1; MKI-7
<i>S. caecutiens</i>	8	Слой/Layer 13b (104a) MIS 3; MKI-13
<i>S. minutissimus</i>	1	Слой/Layer 7 (12A1) MIS 1; MKI-7
<i>S. minutissimus</i>	1	Слой/Layer 13b (106a) MIS 3; MKI-13
<i>S. minutissimus</i>	4	Слой/Layer 13b (104a) MIS 3; MKI-13
<i>S. minutissimus</i>	1	Слой/Layer 13a (111) MIS 3; MKI-13
<i>S. roboratus</i>	1	Слой/Layer 13b (106a) MIS 3; MKI-13
<i>S. roboratus</i>	1	Слой/Layer 13b (100a) MIS 3; MKI-13
<i>S. roboratus</i>	1	Слой/Layer 13a (102) MIS 3; MKI-13
<i>S. roboratus</i>	2	Слой/Layer 13a (111) MIS 3; MKI-13
<i>S. mirabilis</i>	2	Слой/Layer 7 (14A1) MIS 1; MKI-7
<i>S. mirabilis</i>	1	Слой/Layer 13b (105a) MIS 3; MKI-13
<i>S. mirabilis</i>	1	Слой/Layer 13b (104a) MIS 3; MKI-13
<i>S. mirabilis</i>	1	Слой/Layer 13b (100a) MIS 3; MKI-13
Всего 3D-моделей Total 3D-models:	64	https://zin.ru/labs/theriology/research/RSF-22-24-00510/Morphobank-P4500/index.html

с юга Дальнего Востока (Приморский кр., Сахалинская обл.; «теплые» условия). Подобные пары были сформированы для *S. isodon* (n = 15 3D-моделей), *S. unguiculatus* (n = 12), *S. daphaenodon* (n = 11), *S. caecutiens* (n = 16), *S. minutissimus* (n = 11), *S. roboratus* (n = 11), *S. mirabilis* (n = 10, только южная выборка в силу узкого эндемизма). Кроме того, в качестве «внешней группы» при анализе азиатских выборок были взяты две выборки *S. araneus* Linnaeus, 1758 (n = 32) из Республики Коми (Табл. 1). Для анализа использовали форму и размер (Lm1, мм: лингвальная длина коронки) первого нижнего коренного зуба (m1).

Ископаемые выборки

Для оценки размаха изменчивости в ископаемых материалах с помощью Neoscan N80 были оцифрованы 64 нижние челюсти (фрагменты,

изолированные зубы m1) землероек из позднечетвертичных – голоценовых слоев пещеры Медвежий Клык (Приморский край; см. Omelko et al. 2020) (Табл. 2).

Видовое определение

Видовое определение ископаемых и рецентных материалов проводилось по опубликованным определительным ключам (Zaitsev 1998; Zaitsev and Rzebik-Kowalska 2003; Зайцев и др. [Zaitsev et al.] 2014) с использованием эталонных коллекций Soricidae лаборатории палеоэкологии Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург), лаборатории териологии ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН (Владивосток) и лаборатории териологии Зоологического института Российской академии наук (ЗИН РАН, Санкт-Петербург).

Список уральских местонахождений и возраст отложений

Возраст ископаемого материала, использованного в настоящем анализе при описании видового состава Soricidae по ключевым регионам, взят из опубликованных источников. Для уральских верхнеплейстоценовых–голоценовых слоев использовали радиоуглеродные датировки из публикаций Н.Г. Смирнова и др. [Smirnov et al.] (1990), Н.Г. Смирнова [Smirnov] (1993), Д.И. Ражева и др. [Razhev et al.] (2005), Т.В. Струковой и др. [Strukova et al.] (2006), А.И. Улитко [Ulitko] (2006), А.В. Бородин и др. (Borodin et al. 2013).

(Bob) Грот Бобылек [56°38'N 57°62'E]: 45 км ЮЮЗ от г. Красноуфимска, Средний Урал, сборы Н.Г. Смирнова [Smirnov] (1993) (Рис. 1А, В): **(Bob_3/2)** и **(Bob_4/2)** – слой 3, участки 3 и 4, горизонт 2 (слой 3 датирован по кости *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) – 11393±119 календарных лет назад [кал. л. н.]); **(Bob_4/13)** – слой 4, участок 4, горизонт 13 (слой 4 датирован по остатку *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) – 17297±574 кал. л. н.); **(Bob_3/22)** – нижняя часть слоя 5, участок 3, горизонт 22; **(Bob_3/26)** – слой 6, участок 3, горизонт 26; **(Bob_4/29)** – слой 6, участок 4, горизонт 29. Для слоёв 5–6 известны радиоуглеродные (¹⁴C) даты, лежащие за пределами данного метода – >33000 л. н. (ИЭРЖ-137) и >24000 л. н. (ИЭРЖ-138), соответственно (Ражев и др. [Razhev et al.] 2005). Поскольку даты для слоев 5 и 6 были получены 30 лет назад мы считаем их устаревшими и в работе не используем.

(Cher1) Пещера Черемухово-1 [60°40'N 60°06'E]: в скальном массиве (Урочище Чёртово городище) на правом берегу р. Сосьва выше устья р. Шегульган, Северный Урал (Рис. 1В), сборы Т.В. Струковой (Струкова и др. [Strukova et al.] 2006): **(Cher1/3)** – квадрат Д/3, слой 3; **(Cher1/4)** – квадрат Д/3, слой 4; **(Cher1/4–5)** – квадрат Д/3, слои 4–5; **(Cher1/5)** – квадрат Д/3, слой 5, горизонт 45–65 см (5673±94 кал. л. н.); **(Cher1/6)** – квадрат Д/3, слой 6; **(Cher1/6А)** – квадрат Д/3, слой 6А; **(Cher1/7)** – квадрат Д/3, слой 7; **(Cher1/7А)** – квадрат Д/3, слой 7А; **(Cher1/8)** – квадрат Д/3, слой 8; **(Cher1/10)** – квадрат Д/3, слой 10 (слой датирован по

остаткам Cricetidae из слоя 10, квадрата В/3, 36235±1472 кал. л. н.); **(Cher1/106)** – квадрат Д/3, слой 106; **(Cher1/11)** – квадрат Д/3, слой 11; **(Cher1/11А)** – квадрат Д/3, слой 11А; **(Cher1/12)** – квадрат Д/3, слой 12 (слой датирован по остаткам Cricetidae из слоя 12, квадрата Г/3, ¹⁴C: >34140 л. н., ГИН-101152).

(DKS) Дыроватый Камень [56°51'N 59°25'E]: р. Серга, Средний Урал (Рис. 1В), сборы Н.Г. Смирнова 1992 г. (Смирнов [Smirnov] 1993; Улитко [Ulitko] 2006): **(DKS2/9)** – слой 2, квадрат Е/8, горизонт 9; **(DKS2/10)** – слой 2, квадрат Е/8, горизонт 10 (7367±44 кал. л. н.); **(DKS3/11)** – слой 3, квадрат Е/8, горизонт 11 (10557±234 кал. л. н.).

(Ign) Игнатьевская пещера, раскопы II и V [54°90'N 57°78'E]: р. Сим, Южный Урал (Рис. 1В1), сборы Н.Г. Смирнова (Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990): **(Ign2/-35)** – раскоп II, слой 2а, глубина 25–35 см (слой датирован по перекрывающему горизонту **Ign2/-25** с глубины 5–25 см, 17068±670 кал. л. н.); **(Ign2/m)** – раскоп II, слой 1а, «мондмилх»; **(Ign2/h)** – раскоп II, слой 2а, «горизонт обитания» (слой датирован по горизонту **Ign2/-25**, 17068±670 кал. л. н.); **(Ign5/-175)** – раскоп V, слой 8, глубина 160–175 см; **(Ign5/-195)** – раскоп V, слой 8, глубина 175–195 см; **(Ign5/-255)** – раскоп V, слой 8, глубина 235–255 см; **(Ign5/9)** – раскоп V, слой 9, глубина 315–400 см. Для слоя 8 получена «запредельная» дата >27500 л. н. (ИЭРЖ-21), однако, как и в случае с датами для слоёв 5–6 грота Бобылек, эта дата была получена более 30 лет назад, поэтому мы её в анализе не используем.

(Priz) Местонахождения Прижим «зачистка» и Прижим II [54°90'N 57°78'E]: р. Сим, Южный Урал (Рис. 1В1), сборы Н.Г. Смирнова (Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990): **(Priz1/1)** – «зачистка», слой 1; **(Priz1/2а)** – «зачистка», слой 2а; **(Priz1/5)** – «зачистка», слой 5; **(Priz2/1)** – Прижим II, слой 1, глубина 0–10 см; **(Priz2/2)** – Прижим II, слой 2, глубина 10–20 см (20126±499 кал. л. н.); **(Priz2/3)** – Прижим II, слой 3, глубина 20–30 см; **(Priz2/4)** – Прижим II, слой 4, глубина 30–40 см; **(Priz2/5)** – Прижим II, слой 5, глубина 40–50 см; **(Priz2/6)** – Прижим II, слой 6, глубина 50–60 см (25338±713 кал. л. н.).

(Pers1) Пещера Першинская-1 [57°21'N 61°27'E]: р. Реж, Средний Урал (Рис. 1В), сборы

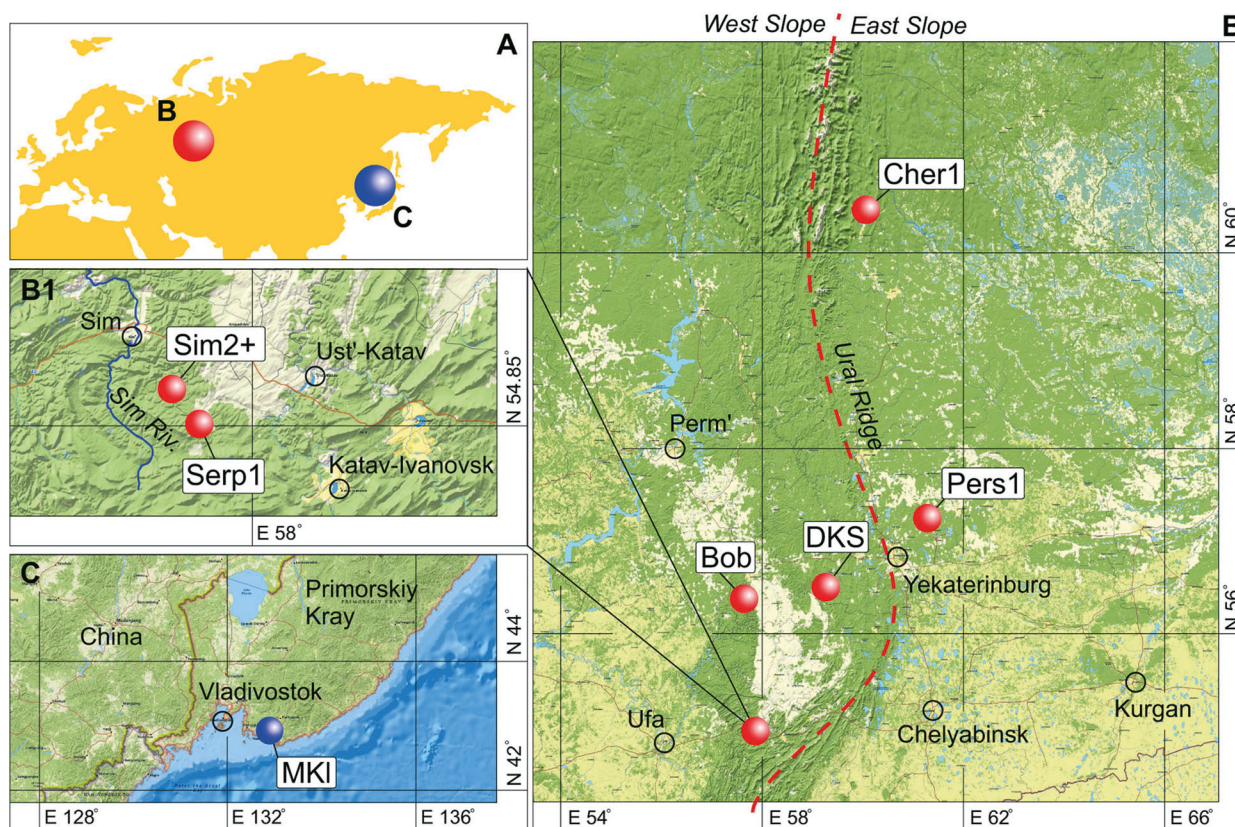


Рис. 1. Географическое положение местонахождений Урала (красные метки) и Дальнего Востока (синие метки): **A** – общая карта относительного положения уральских и дальневосточных местонахождений; **B** – врезка с местонахождениями Северного (Cher1), Среднего (Pers1, DKS, Bob) и Южного Урала; кроме того, показано разделение между местонахождениями Западного и Восточного макросклонов Урала; **B1** – врезка с местонахождениями Южного Урала; **C** – врезка с положением пещеры Медвежий Клык. *Обозначения:* **Bob** – грот Бобылек (Табл. 4); **Cher1** – Черемухово-1 (Табл. 5); **DKS** – грот Дыроватый Камень (Табл. 6); **MKI** – пещера Медвежий Клык (Табл. 11); **Pers1** – пещера Першинская-1 (Табл. 8); **Serp1** – пещера Серпиевская I (Табл. 6); **'Sim2+'** – группа местонахождений, примерно с одного участка, включает Игнатьевскую пещеру: раскопы II и V (Табл. 7), Прижим «зачистка» (Табл. 8), Прижим II (Табл. 9), пещеры Сим II и Сим III (Табл. 10).

Fig. 1. Geographic position of fossil sites in Ural (red) and Far East (blue) Regions: **A** – Overall map with a relative position of Ural and Far East sites; **B** – Inset with sites from North (Cher1), Middle (Pers1, DKS, Bob) and South Ural; the division between the sites on West and East Ural Mt. slopes is also shown; **B1** – Inset with sites from South Ural; **C** – Inset with position of Medvezhyi Klyk Cave. *Abbreviations:* **Bob** – Bobylek Grot (Table 4); **Cher1** – Cheremukhovo-1 (Table 5); **DKS** – Dyrovatyi Kamen' Cave (Table 6); **MKI** – Medvezhyi Klyk Cave (Table 11); **Pers1** – Pershinskaya-1 Cave (Table 8); **Serp1** – Serpievskaya I Cave (Table 6); **'Sim2+'** – sites from approximately the same area, including Ignatievskaya Cave: II and V quarries (Table 7), Prizhim "zachistka" (Table 8), Prizhim II (Table 9), Sim II Cave and Sim III Cave (Table 10).

Т.В. Струковой (Borodin et al. 2013): **(Pers1/3)** – слой 1, квадрат Е/4, горизонт 3; **(Pers1/4)** – слой 1, квадрат Е/4, горизонт 4; **(Pers1/9)** – слой 3а–3в, квадрат Е/4, горизонт 9 (8191±142 кал. л. н.); **(Pers1/20)** – слой 6, квадрат Е/4, горизонт 20; **(Pers1/21)** – слой 6, квадрат Е/4, горизонт 21 (18878±135 кал. л. н.).

(Serp1) Пещера Серпиевская I [54°85'N 57°86'E]: р. Сим, Южный Урал (Рис. 1B1),

сборы Н.Г. Смирнова (Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990): **(Serp1/1a)** – слой 1а, глубина 0–15 см; **(Serp1/-100)** – слой 3, глубина 100 см (слой датирован по перекрывающему слою 2, 20104±745 кал. л. н.); **(Serp1/-150)** – слой 3, глубина 150 см; **(Serp1/-230)** – слой 3, глубина 230 см.

(Sim2) Пещера Сим II [54°90'N 57°78'E]: р. Сим, Южный Урал (Рис. 1B1), сборы

Таблица 3. Радиоуглеродные даты из местонахождений Урала и Дальнего Востока, использованные в анализе.
Table 3. Radiocarbon dates from the analyzed localities of Ural and Far East.

Местонахождение / Location				Радиоуглеродная дата, л. н. Radiocarbon date, l. b.				Калиброванная дата, л. н. Calibrated date, BP	
Название / Name	Широта Latitude	Долгота Longitude	Слой Layer	Материал Material	Лаб. Номер Lab. number	14C±σ	Ссылка Reference	Median±σ	From-to (95.4%)
Дыроватый Камень (р. Серга) Durovaty Kamen' (Serga River)	56°51'N	59°25'E	2	м. м.	ИЭМЭЖ-1365	6462±46	Улитко [Ulitko] 2006	7367±44	7461–7271
Дыроватый Камень (р. Серга) Durovaty Kamen' (Serga River)	56°51'N	59°25'E	3	м. м.	ИЭМЭЖ-1072	9327±158	Смирнов [Smirnov] 1993	10557±237	11093–10223
Бобылек Bobylek	56°38'N	57°62'E	3	к. м.	ОхА-11063	9960±50	Ражев и др. [Razhev et al.] 2005	11393±119	11689–11245
Бобылек Bobylek	56°38'N	57°62'E	4 (верх/ top)	к. м.	ИЭРЖ-164	14200±400	Ражев и др. [Razhev et al.] 2005	17297±574	18276–16181
Бобылек Bobylek	56°38'N	57°62'E	5 (низ/ bottom)	к. м.	ИЭРЖ-137	>33000	Ражев и др. [Razhev et al.] 2005	–	–
Бобылек Bobylek	56°38'N	57°62'E	слой 6 layer 6	м. м.	ИЭРЖ-138	>24000	Ражев и др. [Razhev et al.] 2005	–	–
Сим III Sim III	54°90'N	57°77'E	2a	м. м.	ИЭМЭЖ-724	2790±207	Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990	2940±258	3396–2366
Игнатевская пещера, раскоп II Ignatievskaya cave, excavation II	54°90'N	57°78'E	2a	м. м.	ИЭМЭЖ-366	14038±490	Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990	17068±670	18554–15706
Игнатевская пещера, раскоп V Ignatievskaya cave, excavation V	54°90'N	57°78'E	8	м. м.	ИЭРЖ-21	>27500	Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990	–	–
Серпиевская I Serpievskaya I	54°85'N	57°86'E	2	м. м.	ИЭМЭЖ-722	16585±598	Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990	20104±745	21757–18809
Прижим II Prizhim II	54°90'N	57°78'E	«слой 2» "layer 2"	м. м.	ИЭРЖ-32	16650±400	Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990	20126±499	21131–19115
Прижим II Prizhim II	54°90'N	57°78'E	«слой 6» "layer 6"	м. м.	ИЭРЖ-37	21085±630	Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990	25338±713	26882–23885
Першинская-1 Pershinskaya-1	57°21'N	61°27'E	3a–3b	м. м.	СОАН-3824	7380±150	Borodin et al., 2013	8192±142	8511–7875
Першинская-1 Pershinskaya-1	57°21'N	61°27'E	6	м. м.	ГИН-11225	15580±130	Borodin et al., 2013	18872±135	19161–18651
Черемухово-1 Cheremukhovo-1	60°40'N	60°06'E	5	м. м.	СОАН-5137	4930±75	Струкова и др. [Strukova et al.] 2006	5673±94	5897–5483
Черемухово-1 Cheremukhovo-1	60°40'N	60°06'E	10	м. м.	АА-36470	31500±1200	Струкова и др. [Strukova et al.] 2006	36235±1472	39593–33964

Местонахождение / Location					Радиоуглеродная дата, л. н. Radiocarbon date, l. n.			Калиброванная дата, л. н. Calibrated date, BP	
Название / Name	Широта Latitude	Долгота Longitude	Слой Layer	Материал Material	Лаб. Номер Lab. number	14C±σ	Ссылка Reference	Median±σ	From-to (95.4%)
Черемухово-1 / Cheremukhovo-1	60°40'N	60°06'E	12	м. м.	ГИН-101152	>34140	Струкова и др. [Strukova et al.] 2006	–	–
Медвежий Клык Medvezhyi Klyk	43°01'N	133°01'E	3	м. м.	АА-90668	2140±35	Omelko et al. 2020	2116±86	2301–2000
Медвежий Клык Medvezhyi Klyk	43°01'N	133°01'E	5	м. м.	АА-90669	5070±40	Omelko et al. 2020	5815±57	5916–5720
Медвежий Клык Medvezhyi Klyk	43°01'N	133°01'E	7	м. м.	АА-90670	9730±70	Omelko et al. 2020	11142±133	11263-10791
Медвежий Клык Medvezhyi Klyk	43°01'N	133°01'E	11	м. м.	АА-90672	33170±950	Omelko et al. 2020	38030±1153	40468-36003
Медвежий Клык Medvezhyi Klyk	43°01'N	133°01'E	11	м. м.	АА-98289	>40600	Omelko et al. 2020	–	–
Медвежий Клык Medvezhyi Klyk	43°01'N	133°01'E	13	м. м.	АА-98291	>41100	Omelko et al. 2020	–	–

Примечание: м. м. – мелкие млекопитающие; к. м. – крупные млекопитающие.

Note: м. м. – small mammals; к. м. – large mammals.

Н.Г. Смирнова (Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990): **(Sim2/1)** – слой 1, глубина 0–3 см; **(Sim2/2)** – слой 2, глубина 3–10 см.

(Sim3) Пещера Сим III [54°90'N 57°77'E]: **(Sim3/1)** – слой 1, глубина 0–5 см; **(Sim3/2a)** – слой 2a, линза внутри слоя 26, глубина 5–15 см (слой датирован по костям млекопитающих, 2940±258 кал. л. н.); **(Sim3/26)** – слой 26, глубина 5–15 см; **(Sim3/3)** – слой 3, глубина 15–20 см.

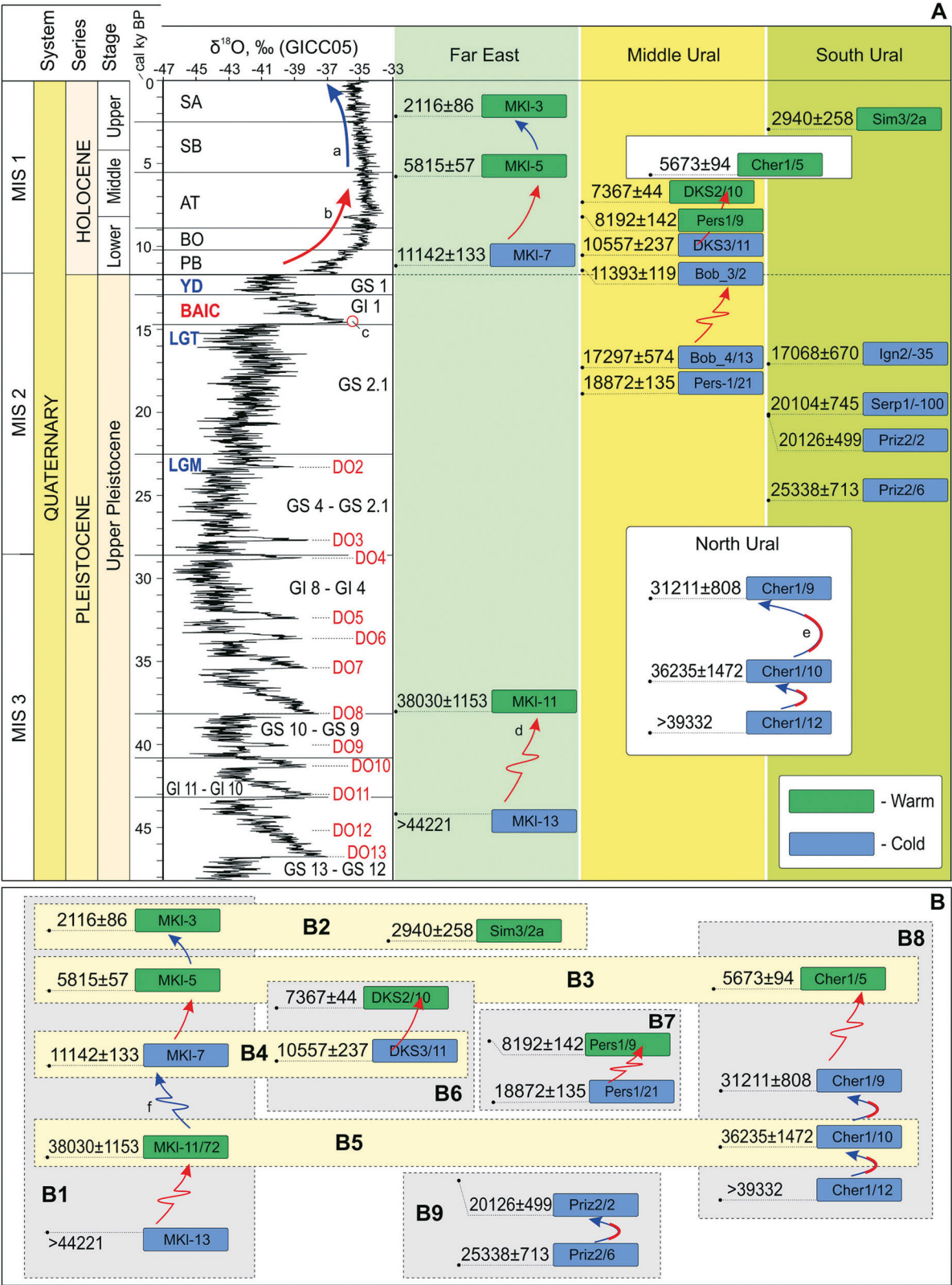
Пещера Медвежий Клык (Южное Приморье) и возраст отложений

Географическое положение местонахождения в Южном Приморье (Рис. 1С), разрез и датировки подробно описаны в работах В.Е. Панасенко и М.П. Тиунова (Панасенко и Тиунов [Panasenکو and Tiunov] 2010) и В.Е. Омелько и др. (Omelko et al. 2020). В настоящей работе анализируется одонтологический и костный материал из шести слоев.

(MKI-3) – Пещера Медвежий Клык, [43°01'N 133°01'E] слой 3 (2116±86 кал. л. н.) (Рис. 2); **(MKI-5)** – слой 5 (5815±57 кал. л. н.); **(MKI-7)** – слой 7 (11142±133 кал. л. н.); **(MKI-11)** – слой 11 (38030±1153 кал. л. н., АА-90672); **(MKI-13)** – слой 13 (¹⁴C: >41100 л. н., АА-98291).

Оценка динамики морфопространства и межвидовых различий по форме и размеру m1

Концепция морфопространства дает методологическую основу для сравнений таксонов надвидового уровня, как это применялось в работах М. Фута и Г.Дж. Эйбла и других (Foote 1988, 1991, 1992, 1999; Eble 2000, 2002) на примере палеозойских и мезозойских морских беспозвоночных. Этот подход также с успехом используется для анализа межвидовых и внутривидовых взаимоотношений рецентных групп, например, млекопитающих (Davies et al. 2007; Meloro 2011; Werdelin and Wesley-Hunt 2014; и мн. др.), на основе концепции «экологической ниши» Дж.Г. Симпсона (Simpson 1953). А.Г. Васильев ([Vasil'ev] 2021) для обозначения сущностной связи между нишами и способами их анализа предлагает термин «морфониша». Фактически методологическая основа концепций морфопространства (применительно к сравнениям ископаемых таксонов надвидового и надродового

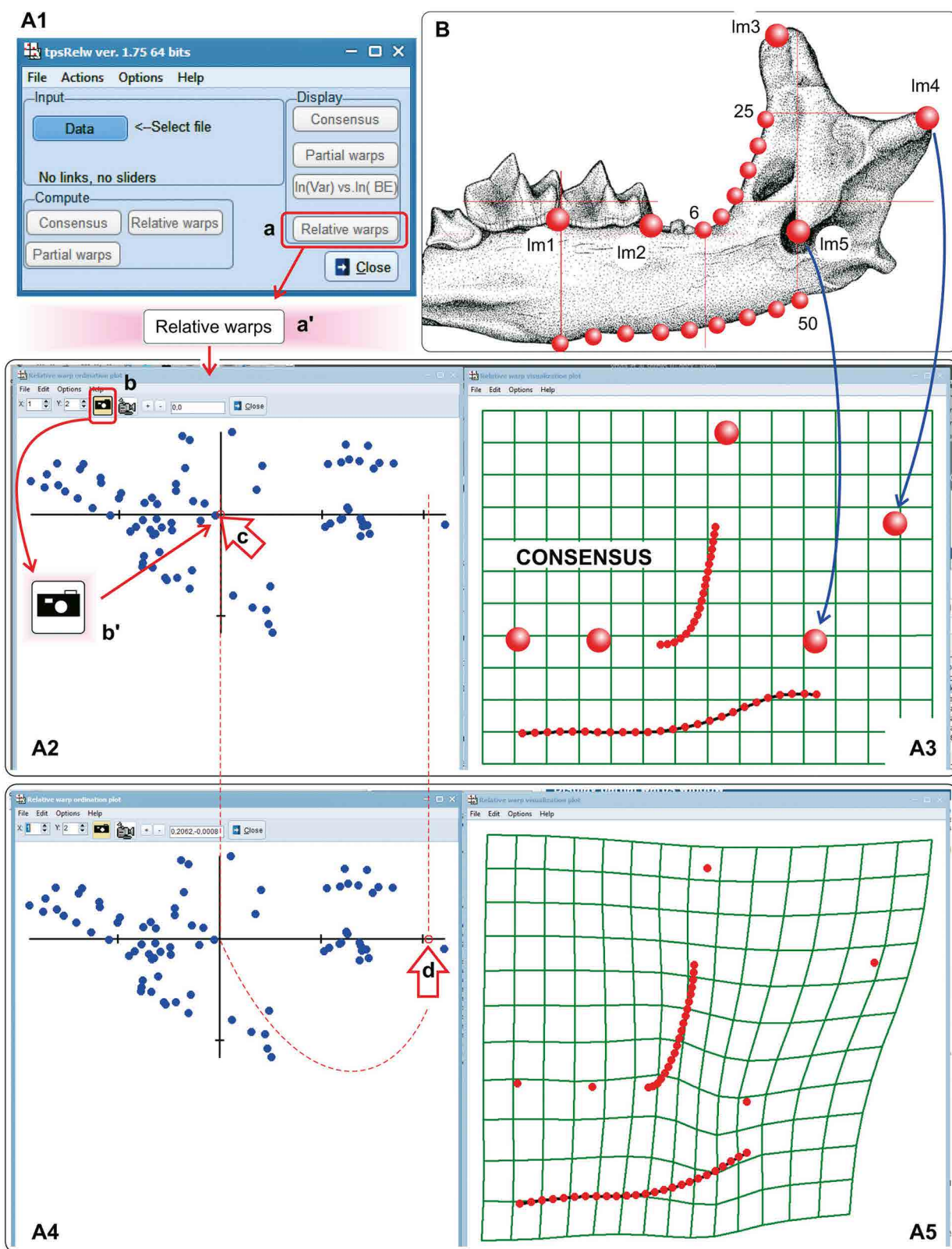


уровней) и экологической ниши, морфониши (применительно к межвидовым и внутривидовым сравнениям рецентных групп) соответствует адаптивным зонам в употреблении Дж.Г. Симпсона (Simpson 1953) и Л. Ван Валена (Van Valen 1971, 1973), и может быть выражена следующим тезисом: *заселение новой адаптивной зоны влечет за собой увеличение морфологического разнообразия (несоответствия, disparity) или, другими словами, увеличение размера морфопространства*. Концепция морфопространства в современном

выражении (Eble 2000, 2002) базируется на применении методов геометрической морфометрии (Zelditch et al. 2004), а именно, на проведении прокрустового анализа (Rohlf and Slice 1990; Zelditch et al. 2004) и анализа «относительных деформаций» (Bookstein 1991; Rohlf 1993), т.е. главных компонент формы (Rohlf 2015). В результате подобного анализа появляется возможность оценить как размер морфопространства в процентах дисперсии, приходящейся на ту или иную группу объектов (Polly and Wójcik 2019; Васильев [Vasil'ev] 2021;

Рис. 2. Хронологическое положение позднелейстоценовых и голоценовых ископаемых выборок землероек Северного, Среднего, Южного Урала и Дальнего Востока России: **A** – взаимное положение выборок (конкретные горизонты и слои; см. Табл. 4–11), с информацией по радиоуглеродному датированию, ^{14}C (приведены калиброванные даты; использовалась кривая intCal20 (Reimer et al. 2020)), геохронология позднего плейстоцена и голоцена с использованием данных проекта GICC05 (Andersen et al. 2006; Rasmussen et al. 2006; Svensson et al. 2008) и климато-стратиграфические подразделения (Bond and Lotti 1995; Lisiecki and Raymo 2005; Rasmussen et al. 2014; Railsback et al. 2015); **B** – варианты меж- и внутрирегиональных сопоставлений ископаемого материала: **B1** – внутрирегиональный анализ проб МК1 между условно «холодными» и «теплыми» периодами; **B2** – межрегиональный анализ выборок МК1-3 и Sim3/2a из верхнего голоцена; **B3** – анализ МК1-5 и Cher1/5 из среднего голоцена; **B4** – анализ МК1-7 и DKS3/11 из нижнего голоцена; **B5** – анализ МК1-11 и Cher1/10 из верхнего плейстоцена; **B6** – внутрирегиональный анализ выборок DKS между условно «холодными» и «теплыми» периодами; **B7** – анализ выборок Pers1 между условно «холодными» и «теплыми» периодами; **B8** – анализ выборок Cher1 между условно «холодными» и «теплыми» периодами; **B9** – анализ выборок Priz2 между условно «холодными» и «теплыми» периодами. **Обозначения:** **a** – похолодание во время стадии позднего голоцена; **AT** – атлантическая климато-стратиграфическая стадия; **b** – потепление от раннего к среднему голоцену; **BAIC** – Бёллинг-Аллерёдское потепление (= G11); **BO** – бореальная климато-стратиграфическая стадия; **c** – положение пика DO1; **d** – «обобщенное» потепление в течение относительно длительного периода с колебанием стадий «похолодание–потепление»; **DO1–DO13** – пики «быстрого потепления» Dansgaard–Oeschger (Bond and Lotti 1995); **e** – «обобщенное» похолодание с элементами потепления; **f** – аналогично [d], но для похолодания; **G11–G11/GS1–GS13** – гренландские фазы «межледниковый/ледниковый» (Rasmussen et al. 2014), синхронизированные с морскими изотопными стадиями – **MIS1–MIS3** (Lisiecki and Raymo 2005; Railsback et al. 2015); **GICC05** – изотопная кривая проекта «Greenland Ice Core Chronology 2005» для последних 55 тыс. лет (Andersen et al. 2006; Rasmussen et al. 2006; Svensson et al. 2008); **LGM** – последний ледниковый максимум (= GS4–GS2.1); **LGT** – дегляциация (= GS2.1); **PB** – пребореальная климато-стратиграфическая стадия; **SA** – субатлантическая климато-стратиграфическая стадия; **SB** – суббореальная климато-стратиграфическая стадия; **YD** – позднеледниковое оледенение (= GS1). Сокращения выборок см. на Рис. 1 и в Табл. 4–11. Схема позднего плейстоцена и голоцена дана по Cohen and Gibbard (2019).

Fig. 2. Chronological ranges for the Late Pleistocene and Holocene fossil samples of soricids from North, Middle, South Ural and Far East of Russia: **A** – Relative position of samples (see Tables 4–11 for particular horizons and layers), with information on ^{14}C dating (provided calibrated dates; used intCal20 Curve [Reimer et al. 2020]), geochronology of the Late Pleistocene and Holocene by GICC05 Project (Rasmussen et al. 2006; Andersen et al. 2006; Svensson et al. 2008) and climate-stratigraphic units (Bond and Lotti 1995; Lisiecki and Raymo 2005; Rasmussen et al. 2014; Railsback et al. 2015); **B** – Variants of inter- and intraregional comparisons of the fossil materials: **B1** – Intraregional analysis of MK1 samples between conventionally “Cold” and “Warm” periods; **B2** – Interregional analysis of the MK1-3 vs. Sim3/2a samples from Upper Holocene; **B3** – analysis of MK1-5 vs. Cher1/5 from Middle Holocene; **B4** – analysis of MK1-7 vs. DKS3/11 from Lower Holocene; **B5** – analysis of MK1-11 vs. Cher1/10 from Upper Pleistocene; **B6** – Intraregional analysis of DKS samples between conventionally “Cold” and “Warm” periods; **B7** – analysis of Pers1 samples between conventionally “Cold” and “Warm” periods; **B8** – analysis of Cher1 samples between conventionally “Cold” and “Warm” periods; **B9** – analysis of Priz2 samples between conventionally “Cold” and “Warm” periods. **Abbreviations:** **a** – cooling in the Late Holocene stage; **AT** – Atlantic Climate-Stratigraphic Unit; **b** – warming from the Early to Middle Holocene stages; **BAIC** – Bølling-Allerød Interstadial (= G11); **BO** – Boreal Climate-Stratigraphic Unit; **c** – DO1 unit position; **d** – “overall” warming during a relatively long period with several oscillations of “cooling-warming” stages; **DO1–DO13** – units of Dansgaard–Oeschger “rapid warming” events (Bond and Lotti 1995); **e** – “overall” cooling during a period with the warming stage event(s); **f** – similar to [d] but with opposite direction; **G11–G11/GS1–GS13** – Greenland Interstadials/Stadial Units (Rasmussen et al. 2014) that have been synchronized with the Marine Isotope Stages – **MIS1–MIS3** (Lisiecki and Raymo 2005; Railsback et al. 2015); **GICC05** – Isotope Curve of the Greenland Ice Core Chronology 2005 Project for 55 kyr BP interval (Andersen et al. 2006; Rasmussen et al. 2006; Svensson et al. 2008); **LGM** – Last Glacial Maximum (= GS4–GS2.1); **LGT** – Late Glacial Transition (= GS2.1); **PB** – Preboreal Climate-Stratigraphic Unit; **SA** – Subatlantic Climate-Stratigraphic Unit; **SB** – Subboreal Climate-Stratigraphic Unit; **YD** – Younger Dryas Stadial (= GS1). See Fig. 1 and Tables 4–11 for acronyms of the samples. The Late Pleistocene and Holocene Schema by Cohen and Gibbard (2019).



Voyta et al. 2021), так и взаимное положение выборок в морфопространстве. В настоящей работе используется второй способ оценки с учетом разного «качества» рецентных выборок с заданными параметрами «холодных» и «теплых» местообитаний (Табл. 1), которые позволяют «построить» морфопространство изменчивости формы (shape) морфологических структур, условно содержащее следующие факторы: (а) фактор межвидовых различий; (б) фактор внутривидовых различий по двум типам местообитаний. Добавление размерной компоненты (size) позволяет включить еще два фактора: (в) межвидовое структурирование по размеру в зависимости от трофической ниши (*sensu* Churchfield 1994; Hanski 1994); (г) внутривидовые различия между выборками из двух типов местообитаний (Ochościńska and Taylor 2003; Polly 2007; Shchipanov et al. 2011). Добавление в сформированное многофакторное морфопространство ископаемых выборок с известными условиями обитания (через привязку к периодам похолоданий и потеплений в позднем плейстоцене и голоцене) (Puzachenko et al. 2017) позволяет сравнить реакцию морфологических структур на разные факторы, заложенные в морфопространство.

Способ оценки взаимного положения выборок опирается на «экспертно-визуальный» подход, основанный на анализе графических результатов применения статистических методов снижения размерности (главные компоненты); в качестве вспомогательного метода

нами использовался линейный регрессионный анализ.

Для большей наглядности применения экспертно-визуального подхода можно привести способ визуализации результатов анализа формы объектов, реализованный в прикладной программе tpsRelw (Rohlf 2015). Программа последовательно проводит прокрустов анализ (Procrustes Fit), расчет промежуточных значений переменных формы – «частичных деформаций» (Partial Warps) и, наконец, расчет относительных деформаций (Relative Warps) – переменных, которые являются главными компонентами распределения форм в пространстве. Анализ главных компонент предполагает описание изменений формы морфологической структуры вдоль ортогональных осей. Блок визуализации программы tpsRelw реализован таким образом, что в режиме реального времени можно наблюдать изменение формы объекта в разных частях двумерного морфопространства, сформированного парой компонент (Рис. 3). Поскольку мы применяли не двумерные, а трехмерные объекты – 3D-модели m1 (и, соответственно, трехмерную систему координат меток), то использование системы визуализации tpsRelw оказалось недоступным, но в целом общий принцип подхода сохраняется и для трехмерного анализа: мы оперируем координатами объектов в пространстве главных компонент, с одной стороны, и собственно формой объектов, с другой.

Рис. 3. Средство визуализации программы tpsRelw Ф.Дж. Рольфа: **A1** – Изображение интерфейса программы с кнопкой **[a]**, обозначающей конечную процедуру анализа и старт визуализации результата **[a']**; **A2** – изображение первоначального состояния пространства главных компонент с кнопкой «старта визуализации» **[b]** и возможностью увидеть консенсусную конфигурацию **A3** на фоне сетки; **A4** – изображение пространства главных компонент со смещенной позицией визуализации; **A5** – изображение искривленной сетки с трансформированной формой в соответствии со смещенной позицией на **A4**; **B** – Фрагмент правой челюсти ископаемой беремединовой землеройки с размещением меток (взято из Zazhigin and Voyta 2019). **Обозначения:** **a** – кнопка финальной процедуры; **a'** – визуализация относительных деформаций (= главные компоненты формы); **b** – положение кнопки «пуск визуализации»; **b'** – увеличенная кнопка; **c** – начальное положение бегунка, который отмечает консенсусную конфигурацию; **d** – смещенное положение бегунка, маркирующего преобразование формы.

Fig. 3. Visualisation mean of Rohlf's tpsRelw application: **A1** – Screenshot of the application interface with a button **[a]** marking of the final procedure of analysis and start a result visualisation **[a']**; **A2** – Screenshot of the initial principal component space with the “visualisation-start” button **[b]** and the option to view the consensus configuration **A3** on the grid background; **A4** – Screenshot of the PC space with the shifted position of the visualisation; **A5** – Screenshot of the bended grid with the shape transformation in accordance to the shifted position in **A4**; **B** – Fragment of the right hemimandible of beremendiin fossil shrew with landmarks position (from Zazhigin and Voyta 2016: S6). **Abbreviations:** **a** – final procedure button; **a'** – visualisation of “Relative Warps” (= Principal Components of the shape); **b** – position of “visualisation-start” button; **b'** – magnified button; **c** – initial position of the slider marks the consensus configuration; **d** – shifted position of slider marks the transformed shape.

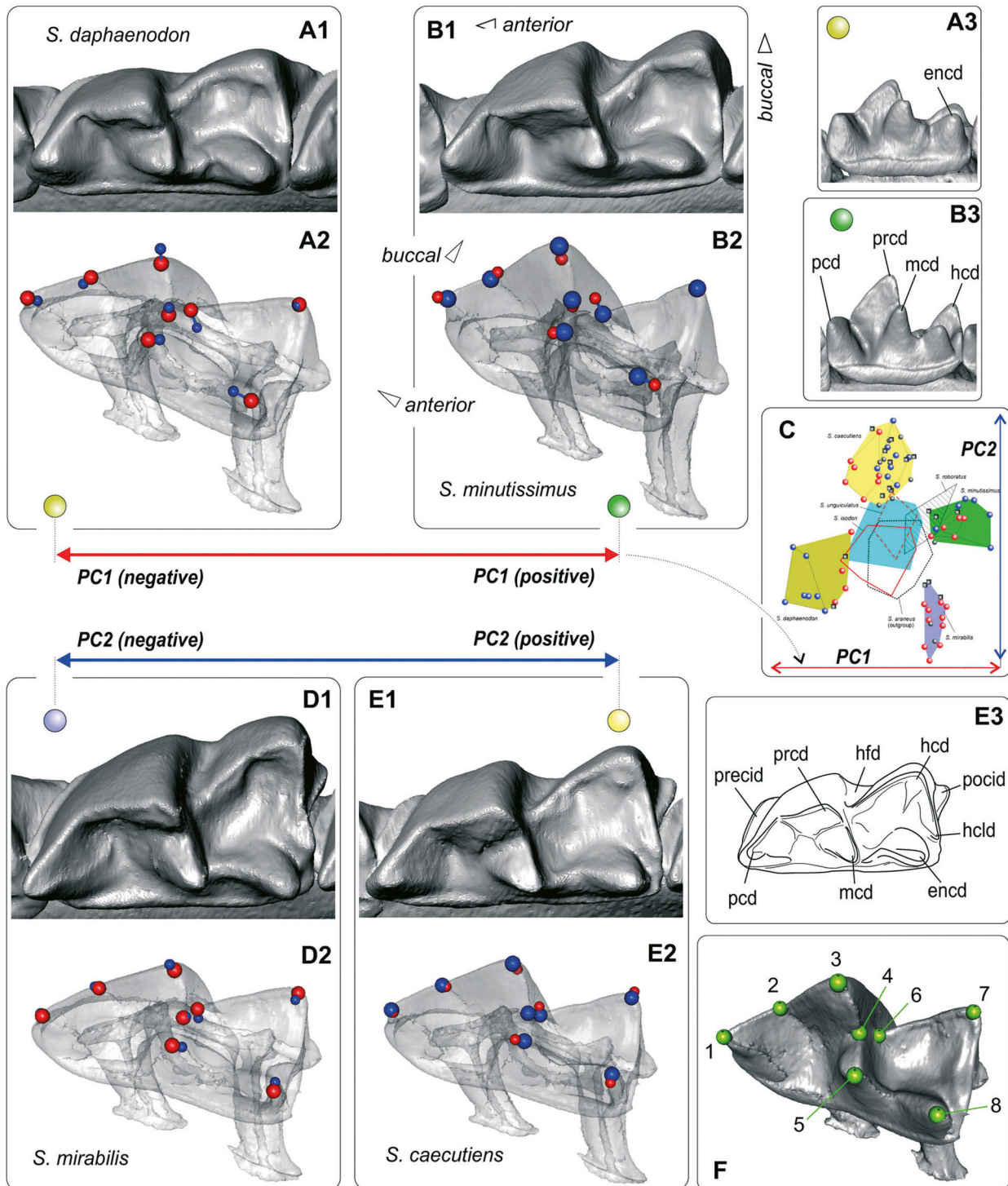


Рис. 4. Результаты визуализации различий по форме m1 между *S. daphaenodon* (A), *S. minutissimus* (B), *S. mirabilis* (D) и *S. caecutiens* (E), полученные при применении R-кода (Appendix 1): A1, B1, D1, E1 – 3D-модель m1 в окклюзиальной проекции; A2, B2, D2, E2 – прозрачная 3D-модель (alpha = 0.3) m1 в сублингвальной проекции с конфигурациями меток сравниваемых пар; A3, B3 – 3D-модель m1 в лингвальной проекции; C – схема Рис. 5; E3 – поясняющий рисунок для элементов коронки m1 в окклюзиальной проекции; F – конфигурация из восьми 3D-меток, используемых в анализе. *Обозначения:*

Визуализация варьирования формы m1 в морфопространстве

В случае анализа трехмерных объектов возникает острая проблема выявления изменений формы. Существуют способы «раздельной визуализации», когда изменения трехмерной формы представляются серией двумерных графов варьирования положения меток (реализовано в MorphoJ) (Klingenberg 2011); или способ «треугольных полигонов», когда трехмерная форма представляется в виде треугольников с вершинами по меткам, а ее изменения представляются взаимными деформациями этих треугольников (реализовано в Morphologika2) (O'Higgins and Jones 2007). Указанные методы оказались не очень эффективными при описании варьирования формы сложных объектов (например, зубов), и поэтому в настоящее время чаще используют два других способа: (а) сравнение/описание формы объекта можно проводить прямо по трехмерной модели, доступной в реальном времени через программу-оператор 3D-объектов (например, MeshLab (Cignoni et al. 2008), MorphoDig (Lebrun 2018)), и представлять результаты сравнения в формате двумерных изображений (Рис. 4A1 cf. B1); либо (б) форму и различия между формами можно анализировать через специальные средства визуализации оболочки «R-статистика» (<http://www.R-project.org/>). В последнем случае процедура сравнения и визуализации основывается на использовании трех входных параметров, которые описываются ниже со ссылками на Приложение 1, где приводится код (script) для реализации протокола в оболочке «R-статистики» с использованием пакетов Morpho (Schlager 2021) и RGL (Adler and Murdoch 2023):

(i) 3D-модель референсного объекта (Приложение 1, п. 3), который будет выполнять роль

трехмерной основы для представления различий между двумя совмещенными целевыми объектами (target1, target2). Следует отметить, что выбор референса может быть основан как на близости к консенсусной конфигурации (конфигурация в пространстве главных компонент имеет координаты: $x = 0$, $y = 0$; Приложение 1, прим. 2), так и на случайном выборе 3D-модели (по качеству модели или другим критериям);

(ii) конфигурация 3D-меток собственно референсного объекта (Приложение 1, п. 4 для «reference»), которая необходима при проведении процедуры наложения целевых объектов (superimposition; см. «Arguments: M2» функции «pPsup» (Claude 2008: 155);

(iii) конфигурации 3D-меток целевых объектов (Приложение 1, п. 4 для «target»).

Далее проводится процедура прокрустова наложения (Procrustes superimposition; Приложение 1, п. 5), которая разбита на два этапа: (а) подготовительный этап с применением функций стандартизации размера «centsiz» (Claude 2008: 140), взаимного положения «trans1» (Claude 2008: 149) и функции «ild2» (Claude 2008: 155) для вычисления расстояния между метками целевых объектов; и далее (б) этап собственно прокрустова анализа (функция «pPsup» (Claude 2008; Приложение 1, п. 5d) конфигураций целевых объектов. После прокрустова анализа различия между целевыми объектами представляются в виде трехмерных моделей (Рис. 4A2). Особенностью описываемого здесь протокола в пакете Morpho является то, что для целевых объектов используются только 3D-метки, а трехмерная модель для визуализации формируется через трансформацию трехмерной модели референсного объекта (см. [i] выше). Все подробности протокола трансформации описаны в документации к пакету Morpho (Schlager 2021) и соответствующих

encd – энтоконид; **h**cd – гипоконид; **h**cd – гипоконулид; **h**fd – гипофлексид; **m**cd – метаконид; **p**cd – параконид; **p**ocid – постцингулид; **p**rcd – протоконид; **p**recid – прецингулид. Изображения не масштабированы.

Fig. 4. Result of visualisation of differences in m1 shape between *S. daphaenodon* (A), *S. minutissimus* (B), *S. mirabilis* (D), and *S. caecutiens* (E), obtained via R-script implementation (Appendix 1): **A1, B1, D1, E1** – 3D-model of m1 in occlusal view; **A2, B2, D2, E2** – transparent 3D-model (alpha = 0.3) of m1 in sublingual view with landmarks configuration for the compared pairs; **A3, B3** – 3D-model of m1 in lingual view; **C** – a scheme of Fig. 5; **E3** – explanatory drawing for m1 crown elements in occlusal view; **F** – configuration of eight 3D-landmarks configurations used in the analyses. **Abbreviations:** **en**cd – entoconid; **h**cd – hypoconid; **h**cd – hypoconulid; **h**fd – hypoflexid; **m**cd – metaconid; **p**cd – paraconid; **p**ocid – postcingulid; **p**rcd – protoconid; **p**recid – precingulid. Images are not to scale.

разделах монографии Дж. Клауди (Claude 2008). Как можно видеть из перечисленных пунктов процедура предполагает аналитический способ (через прокрустов анализ) парного сравнения трехмерных объектов с возможностью получения интерактивной 3D-модели (трехмерный просмотр в реальном времени) совмещенных объектов с визуальным указанием различий по форме на базе конфигурации 3D-меток. В результате применения этого способа визуализации мы имеем возможность точно описать все различия по форме, а также получать серию двумерных изображений этих различий (Рис. 4A2, B2, D2, E2).

3D-модели и конфигурации 3D-меток для описания формы m1

Трехмерные модели m1 анализируемых экземпляров (Табл. 1, 2) были получены с использованием программы Avizo 2019.1 (FEI SAS). Расстановка восьми 3D-меток, размещенных на четких структурах коронки m1 – кониды и кристиды (Рис. 4F), осуществлялась с использованием программы MorphoDig 1.0.0 (Lebrun 2018). Позиции меток воспроизводят двумерную конфигурацию описания формы m1 (исключая метку 9 на энтокристиде), использованную ранее П.Д. Полли (Polly 2001, 2003, 2007). Все конфигурации меток правосторонние. В случае использования в анализе левых зубов применялся двухэтапный протокол для получения правосторонних меток: (1) «отражение» модели левого зуба по оси Y через функцию «Mirror each selected surface along Y plane» программы MorphoDig; (2) «возвращение» отрицательных координат меток в положительные координаты с использованием текстового редактора.

Прокрустов анализ и статистическая обработка

Прокрустов анализ выполнялся в программе MorphoJ (Klingenberg 2011). После загрузки прокрустовых координат всех анализируемых выборок в виде единого массива (таблица MS Excel) дальнейший анализ – анализ главных компонент, линейный регрессионный анализ, описательная статистика, выполнялся в стабильной версии PAST 3.15 (Hammer et al. 2001).

Доступ к материалам

Все материалы, упомянутые в настоящей статье, размещены на странице лаборатории териологии ЗИН РАН (<https://zin.ru/labs/theriology/research/RSF-22-24-00510/Morphobank-P4500/index.html>) в виде ZIP-архивов (3D-модели в формате PLY) с сопроводительной информацией. Кроме того, материалы также размещены в депозитарии Morphobank (<http://morphobank.org/permalink/?P4500>): 3D-модели в формате VTK (формат MorphoDig), 3D-метки в формате LMK, сопроводительная информация.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав сообществ уральских местонахождений и пещеры Медвежий Клык

Видовой состав землероек анализируемых местонахождений представлен тремя группами: абсолютно доминирует по числу остатков и количеству видов род *Sorex*, две другие группы, *Neomys* и *Crocidura*, на Урале редки, их остатки часто неопределяемы; в Приморье остатки *Neomys* также единичны, но род *Crocidura* не уступает по количеству материала роду *Sorex*.

Sorex (Soricinae)

Sorex araneus Linnaeus, 1758 – широкоареальный вид, представлен в большинстве уральских местонахождений (Табл. 5–8, 10), кроме грота Бобылек (Табл. 4) и Прижим II (Табл. 9). По числу остатков преобладает в местонахождениях Среднего Урала (Pers1, Serp1, DKS; n = 155); наибольшее число остатков представлено в гроте Дыроватый Камень (горизонт DKS2/10, n = 106; Табл. 6). В местонахождениях Южного Урала вид представлен 34 остатками (Sim2, Sim3, Ign5); в единственном местонахождении Северного Урала – Черемухово-1 (Табл. 5), вид представлен 20 остатками (слои Cher1/3, Cher1/4, Cher1/4-5, Cher1/5, Cher1/6, Cher1/7A). Общее число остатков – 209. Также для уральских местонахождений указывается материал, определенный как *Sorex* cf. *araneus* (n = 55): 43 остатка на Среднем Урале (Табл. 6, 8), по 6 остатков на Южном (Табл. 10) и Северном Урале (Табл. 5). В современной и ископаемой фауне Дальнего Востока не представлен; в современной фауне

Таблица 4. Видовой состав и число остатков землероек уральских местонахождений: Грот Бобылек (Bob), Средний Урал. Серым помечены датированные горизонты: Bob_3/2, Bob_4/2 – 11399±119 кал. л. н. (оба участка – 3 и 4 слоя 3 датированы по остатку *Megaloceros giganteus* из слоя 3 (Ражев и др. [Razhev et al.] 2005); Bob_4/13 – 17297±574 кал. л. н. (участок 13 слоя 4 датирован по остатку *Coelodonta antiquitatis* из слоя 4 (Ражев и др. [Razhev et al.] 2005)).

Table 4. Species list and the number of shrew remains from Ural sites: Bobylek Grot (Bob), Middle Ural. Grey cells indicate dated horizons: Bob_3/2, Bob_4/2 – 11399±119 cal BP (parts 3 and 4 of layer 3 were dated by a bone of *Megaloceros giganteus* from layer 3 (Razhev et al. 2005); Bob_4/13 – 17297±574 cal BP (part 13 of layer 4 was dated by a bone of *Coelodonta antiquitatis* from layer 4 (Razhev et al. 2005)).

Вид/Species	Bob_3/2	Bob_4/2	Bob_4/13	Bob_3/22	Bob_3/26	Bob_4/29
<i>S. tundrensis</i>	1	1				
<i>Sorex</i> cf. <i>tundrensis</i>	2	1	2			
<i>Sorex</i> cf. <i>caecutiens</i>						1
<i>Sorex</i> sp.	1			2	16	6

Примечания: ° – «холодные условия» (Рис. 2).

Note: ° – “cold habitats” (Fig. 2).

Таблица 5. Видовой состав и число остатков землероек уральских местонахождений: Урочище Черемухово-1 (Cher1), Северный Урал. Серым помечены датированные слои: Cher1/5 – 5673±94 кал. л. н.; Cher1/10 – 36235±1472 кал. л. н. (слой датирован по остаткам Cricetidae из слоя 10, квадрата В/3; (Струкова и др. [Strukova et al.] 2006); Cher1/12 – >39332 л. н. (слой датирован по остаткам Cricetidae из слоя 12, квадрата Г/3 (Струкова и др. [Strukova et al.] 2006)).

Table 5. Species list and the of shrew remains from Ural sites: Cheremukhovo-1 (Cher1), North Ural. Grey cells indicate dated horizons: Cher1/5 – 5673±94 cal BP; Cher1/10 – 36235±1472 cal BP (layer was dated by Cricetidae remains from layer 10, square [B/3] (Strukova et al. 2006); Cher1/12 – >39332 BP (layer was dated by Cricetidae remains from layer 12, square [G/3]; (Strukova et al. 2006)).

Вид/Species	Cher1/3	Cher1/4	Cher1/4–5	°Cher1/5	Cher1/6	Cher1/6A	Cher1/7
<i>S. araneus</i>	6	3	2	7	1	–	–
<i>S. tundrensis</i>	–	–		1	–	–	–
<i>S. isodon</i>	–	1	2	–	–	–	–
<i>S. daphaenodon</i>	–	–		1	1	–	–
<i>S. caecutiens</i>	2	6		–	–	–	–
<i>S. minutissimus</i>	–	–		–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>araneus</i>	–	3	2	1	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>tundrensis</i>	–	–	–	–	1	–	2
<i>Sorex</i> cf. <i>isodon</i>	–	1	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>caecutiens</i>	–	–	1	2	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>minutissimus</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> sp.	13	9	7	1	3	8	2
<i>N. fodiens</i>	1	1	2	–			–
Вид/Species	Cher1/7A	Cher1/8	°Cher1/10	Cher1/106	Cher1/11	Cher1/11A	°Cher1/12
<i>S. araneus</i>	1	–	–	–	–	–	–
<i>S. tundrensis</i>	–	–	1	2	–	–	–
<i>S. isodon</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. daphaenodon</i>	–	1	–	–	–	–	–
<i>S. caecutiens</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. minutissimus</i>	1	–	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>araneus</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>tundrensis</i>	2	1	2	–	–	–	1
<i>Sorex</i> cf. <i>isodon</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>caecutiens</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>minutissimus</i>	–	–	–	–	–	–	2
<i>Sorex</i> sp.	6	–	5	1	2	1	5
<i>N. fodiens</i>	–	–	–	–	–	–	–

Примечания: ° – «холодные условия», ° – «теплые условия» (Рис. 2).

Note: ° – “cold habitats”, ° – “warm habitats” (Fig. 2).

Таблица 6. Видовой состав и число остатков землероек уральских местонахождений: Грот Дыроватый Камень (DKS), Средний Урал, и пещера Серпиевская I (Serp1), Южный Урал. Серым помечены датированные горизонты: DKS2/10 – 7367±44 кал. л. н.; DKS3/11 – 10557±237 кал. л. н.; Serp1/-100 – 20104±745 кал. л. н. (горизонт датирован по перекрывающему горизонту 50–60 см слоя 2 – Serp1/2 (Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990)).

Table 6. Species list and the number of shrew remains from Ural sites: Dyrovaty Kamen' Grot (DKS), Middle Ural, and Serpievskaya I Cave (Serp1), South Ural. Grey cells indicate dated horizons: DKS2/10 – 7367±44 cal BP; DKS3/11 – 10557±237 cal BP; Serp1/-100 – 20104±745 cal BP (the horizon was dated by the upward horizon 50–60 cm of layer 2 (Smirnov et al. 1990)).

Вид/Species	DKS2/9	DKS2/10	DKS3/11	Serp1/1a	Serp1/-100	Serp1/-150	Serp1/-230
<i>S. araneus</i>	5	106	24	2	–	–	–
<i>S. tundrensis</i>	–	5	59	–	–	–	–
<i>S. isodon</i>	–	14	–	–	–	–	–
<i>S. daphaenodon</i>	–	2	–	–	–	–	–
<i>S. caecutiens</i>	2	–	15	–	–	–	–
<i>S. minutus</i>	9	5	27	1	–	–	–
<i>S. minutissimus</i>	–	1	11	–	–	–	–
<i>Sorex cf. araneus</i>	7	7	5	–	–	–	–
<i>Sorex cf. tundrensis</i>	–	–	9	–	2	–	–
<i>Sorex ex gr. isodon-araneus</i>	–	–	1	–	–	–	–
<i>Sorex sp.</i>	116	220	306	10	7	2	2
<i>N. fodiens</i>	–	5	5	–	–	–	–
<i>Neomys cf. fodiens</i>	–	–	–	3	–	–	–
<i>Crocidura sp.</i>	–	5	–	–	–	–	–

Примечание: ^c – «холодные условия», ^w – «теплые условия» (Рис. 2).

Note: ^c – “cold habitats”, ^w – “warm habitats” (Fig. 2).

Восточной Сибири отмечается для территории Якутии (Шадрина и Шефтель [Shadrina and Sheftel] 2007), Бурятии и Забайкальского края (Зайцев и др. [Zaitsev et al.] 2014).

Sorex tundrensis Merriam, 1900 – широкоареальный вид, встречающийся в ископаемом состоянии во всех анализируемых местонахождениях, включая отложения пещеры Медвежий Клык. Местонахождения Южного Урала располагаются в области юго-западного предела распространения вида (Зайцев и др. [Zaitsev et al.] 2014), а на юге Дальнего Востока современная граница распространения *S. tundrensis* ограничивается Приханкайской низменностью и не захватывает горную область Сихотэ-Алиня с МК1 (Нестеренко [Nesterenko] 1999). По числу остатков *S. tundrensis*, как было показано выше для *S. araneus*, преобладает в местонахождениях Среднего Урала (Pers1, Bob, DKS; n = 74); наибольшее число остатков представлено в гроте Дыроватый Камень (горизонт DKS3/11, n = 59; Табл. 6). В местонахождениях Южного Урала отмечены только 13 остатков (Ign5, Priz1, Priz2, Sim3; Табл. 7–10). На Северном Урале вид единично отмечен в трех слоях

Черемухово-1 – Cher1/5, Cher1/10 и Cher1/106 (n = 4; Табл. 5). В отложениях МК1 остатки вида встречаются до позднего голоцена, но в слое МК1-3 уже отсутствуют (всего отмечены 13 остатков для 4 слоев; Табл. 11). Общее число остатков – 104. Также для уральских местонахождений указывается материал, определенный как *Sorex cf. tundrensis* (n = 41): 21 остаток на Среднем Урале (Табл. 4, 6, 8), 11 остатков на Южном Урале (Табл. 7, 9, 10) и 9 остатков на Северном Урале (Табл. 5).

Sorex isodon Turov, 1924 – широкоареальный вид, представлен в четырех уральских местонахождениях, в основном единичными остатками (Табл. 5, 6, 8, 10): Черемухово-1 (слои Cher1/4, Cher1/4-5; n = 3), Дыроватый Камень (DKS2/10; n = 14), Першинская-1 (Pers1/9; n = 1) и Сим II (Sim2/1; n = 2). Общее число остатков – 20, без учета данных по МК1. Также для уральских местонахождений указываются два остатка, определенные как *Sorex cf. isodon*: 1 остаток на Северном Урале (Табл. 5) и 1 остаток на Южном Урале (Табл. 7). В Приморье в настоящее время обитают два вида, *S. isodon* и *S. unguiculatus* Dobson, 1890 (Нестеренко [Nesterenko] 1999), которые

Таблица 7. Видовой состав и число остатков землероек уральских местонахождений: Игнатьевская пещера, раскопы II и V (Ign), Южный Урал. Серым помечены датированные горизонты: Ign2/-35 и Ign2/h – 17068±670 кал. л. н. (оба горизонта датированы по горизонту Ign2/-25 слоя 2a (Смирнов и др. [Smirnov et al.] 1990)).

Table 7. Species list and the number of shrew remains from Ural sites: Ignatievskaya Cave, II and V quarries (Ign), South Ural. Grey cells indicate dated horizons: Ign2/-35 and Ign2/h – 17068±670 cal BP (both horizons were dated by horizon Ign2/-25 of layer 2a (Smirnov et al. 1990)).

Вид/Species	Ign2/-35	Ign2/m	Ign2/h	Ign5/-175	Ign5/-195	Ign5/-255	Ign5/9
<i>S. araneus</i>	–	–	–	–	–	–	2
<i>S. tundrensis</i>	–	–	–	–	–	–	5
<i>S. caecutiens</i>	–	–	–	–	–	–	6
<i>S. minutus</i>	–	–	–	–	1	–	2
<i>S. minutissimus</i>	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sorex</i> cf. <i>tundrensis</i>	–	–	–	–	–	–	2
<i>Sorex</i> cf. <i>isodon</i>	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sorex</i> sp.	1	1	1	1	1	2	57
<i>Crocidura</i> sp.	–	–	–	–	–	–	5

Примечание: ° – «холодные условия» (Рис. 2).

Note: ° – “cold habitats” (Fig. 2).

Таблица 8. Видовой состав и число остатков землероек уральских местонахождений: Пещера Першинская-1 (Pers1), Средний Урал, и Прижим «зачистка» (Priz1), Южный Урал. Серым помечены датированные горизонты: Pers1/9 – 8192±142 кал. л. н.; Pers1/21 – 18872±135 кал. л. н.

Table 8. Species list and the number of shrew remains from Ural sites: Pershinskaya-1 Cave (Pers1), and Prizhim “zachistka” [rake] (Priz1), South Ural. Grey cells indicate dated horizons: Pers1/9 – 8192±142 cal BP; Pers1/21 – 18872±135 cal BP.

Вид/Species	Pers1/3	Pers1/4	°Pers1/9	Pers1/20	°Pers1/21	Priz1/1	Priz1/2a	Priz1/5
<i>S. araneus</i>	1	–	17	–	–	1	–	–
<i>S. tundrensis</i>	–	–	7	1	–	–	–	1
<i>S. isodon</i>	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>S. daphaenodon</i>	–	1	3	–	–	–	–	–
<i>S. caecutiens</i>	1	1	17	–	–	–	–	–
<i>S. minutus</i>	12	10	15	–	–	–	–	–
<i>S. minutissimus</i>	–	–	2	1	2	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>araneus</i>	3	1	19	1	–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>tundrensis</i>	–	–	2	–	3	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>caecutiens</i>	–	–	4	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> cf. <i>minutus</i>	–	–	2	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> sp.	20	2	93	2	3	1	1	2
<i>N. fodiens</i>	4	1	8	–	–	–	–	–
<i>Crocidura</i> sp.	–	–	2	–	–	1	–	–

Примечание: ° – «холодные условия», ° – «теплые условия» (Рис. 2).

Note: ° – “cold habitats”, ° – “warm habitats” (Fig. 2).

предполагаются и в ископаемом состоянии в позднеплейстоценовых и голоценовых слоях МК1, но которые не имеют четких диагностических признаков для видовой идентификации ископаемых остатков (Omelko et al. 2020), в связи с чем весь материал на сегодня определяется как *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon*. Данная форма составляет значительный объем остатков во

всех анализируемых слоях пещеры Медвежий Клык (Табл. 11). Общее число остатков в анализируемых слоях МК1 – 1098.

Sorex daphaenodon Thomas, 1907 – широкоареальный вид, представлен в трех уральских местонахождениях (Табл. 5, 6, 8): Черемухово-1 (слои Cher1/5, Cher1/6, Cher1/8; n = 3), Дыроватый Камень (DKS2/10; n = 2), Першинская-1

Таблица 9. Видовой состав и число остатков землероек уральских местонахождений: Прижим II (Priz2), Южный Урал. Серым помечены датированные слои: Priz2/2 – 20126±499 кал. л. н.; Priz2/6 – 25388±713 кал. л. н.

Table 9. Species list and the number of shrew remains from Ural sites: Prizhim II (Priz2), South Ural. Grey cells indicate dated layers: I Priz2/2 – 20126±499 cal BP; Priz2/6 – 25388±713 cal BP.

Вид/Species	Priz2/1	Priz2/2	Priz2/3	Priz2/4	Priz2/5	Priz2/6
<i>S. tundrensis</i>	1	–	1	2	–	2
<i>S. minutissimus</i>	–	–	1	–	1	–
<i>Sorex cf. tundrensis</i>	2	1	2	–	–	3
<i>Sorex</i> sp.	4	2	4	17	11	12
<i>N. fodiens</i>	1	–	–	–	–	–

Примечание: ° – «холодные условия» (Рис. 2).

Note: ° – ‘cold habitats’ (Fig. 2).

(Pers1/4, Pers1/9; n = 4); и в трех слоях МК1 (Табл. 11): МК1-7 (n = 8), МК1-11 (n = 3), МК1-13 (n = 3; объединено по 13а, 13б). Общее число остатков – 23.

Sorex caecutiens Laxmann, 1788 – широкоареальный вид, представлен во всех анализируемых местонахождениях, кроме Прижим II (Табл. 9). По обилию остатков вид уступает *S. araneus* (в одном случае *S. tundrensis*), что в общем подчиняется закономерностям системы доминирования современных сообществ, например, северо-востока Европейской части России (Бобрецов [Bobretsov] 2016) или уральских сообществ (Большаков и др. [Bolshakov et al.] 1996; Бобрецов [Bobretsov] 2016; Fadeeva 2016): Черемухово-1 (слои Cher1/3, Cher1/4; n = 8), Дыроватый Камень (DKS2/9, DKS2/1; n = 17), Игнатьевская пещера (Ign5/9; n = 6), Першинская-1 (Pers1/3, Pers1/4, Pers1/9; n = 19), Сим II (Sim2/1; n = 1) и Сим III (Sim3/1, Sim3/2а, Sim3/2б; n = 14). В отложениях Медвежий Клык *S. caecutiens* абсолютно доминирует по числу остатков над всеми другими землеройками (Omelko et al. 2020), что сохраняется и в системе доминирования современных сообществ Приморья (Нестеренко [Nesterenko] 1999: 147, 150). Общее число остатков в уральских местонахождениях – 65; в слоях МК1 – 2379. Также для уральских местонахождений указывается материал, определенный как *Sorex cf. caecutiens* (n = 8): пять остатков на Среднем Урале (Табл. 4, 8) и три остатка на Северном Урале (Табл. 5).

Sorex minutus Linnaeus, 1766 – широкоареальный вид, сходный по структуре ареала с *S. araneus*, включая находки из Якутии и по оз. Байкал, и отсутствие в фауне Дальнего Востока. В ряде

уральских местонахождений вид представлен не равномерно: от нескольких десятков остатков (Табл. 6, 8, 10) – Дыроватый Камень (DKS2/9, DKS2/10, DKS3/11; n = 41), Першинская-1 (Pers1/3, Pers1/4, Pers1/9; n = 37), Сим II, Сим III (Sim2/1, Sim3/1, Sim3/2а, Sim3/2б; n = 16); до единичных находок (Табл. 6, 7) – Серпиевская I (Serp1/1а; n = 1), Игнатьевская пещера (Ign5/-195, Ign5/9; n = 3). Общее число остатков – 98. Также для местонахождения Першинская-1 указываются две находки (Табл. 8), определенные как *Sorex cf. minutus*.

Sorex gracillimus Thomas, 1907 – эндемик Восточной Азии. Представлен в современной фауне Дальнего Востока (Нестеренко [Nesterenko] 1999; Зайцев и др. [Zaitsev et al.] 2014) и единично в отложениях пещеры Медвежий Клык (Omelko et al. 2020). В анализируемом материале (Табл. 11) присутствует в МК1-3 (n = 2), МК1-11 (n = 3), МК1-13 (n = 7; объединено по 13а, 13б).

Sorex minutissimus Zimmermann, 1780 – широкоареальный вид. В современной фауне повсеместно малочислен (если судить по объемам выборок в коллекциях), что также отмечается и для ископаемого материала, где обычно на слой приходится 1–2 находки (Табл. 5, 7–10). Вид не отмечен только для грота Бобылек (Табл. 4); для грота Дыроватый Камень отмечено относительно много находок – 12 (Табл. 6). Тем не менее, в отложениях пещеры Медвежий Клык вид присутствует в каждом слое (Табл. 11), а кроме того, в ряде слоев достигает полутора-двух сотен остатков (Omelko et al. 2020). Общее число находок в уральских местонахождениях – 23; в отложениях МК1 – 644. Также для местонахождения Черемухово-1 указываются

Таблица 10. Видовой состав и число остатков землероек уральских местонахождений: Пещера Сим II (Sim2) и Пещера Сим III (Sim3), Южный Урал. Серым помечен датированный слой: Sim3/2a – 2940±258 кал. л. н.**Table 10.** Species list and remains number of shrews from Ural sites: Sim II Cave (Sim2) and Sim III Cave (Sim3), South Ural. The grey cell indicates a dated layer: Sim3/2a – 2940±258 cal BP.

Вид/Species	Sim2/1	Sim2/2	Sim3/1	*Sim3/2a	Sim3/2б	Sim3/3
<i>S. araneus</i>	2	1	1	14	14	–
<i>S. tundrensis</i>	–	–	–	–	–	1
<i>S. isodon</i>	2	–	–	–	–	–
<i>S. caecutiens</i>	1	–	3	6	5	–
<i>S. minutus</i>	1	–	1	5	9	–
<i>S. minutissimus</i>	–	–	–		1	1
<i>Sorex</i> cf. <i>araneus</i>	–	–	–	2	4	–
<i>Sorex</i> cf. <i>tundrensis</i>	1	–	–	–	–	–
<i>Sorex</i> sp.	6	5	25	33	44	–
<i>Neomys</i> cf. <i>fodiens</i>	7	–	–	1	–	–
<i>Crocidura</i> sp.	–	–	–	2	–	–

Примечание: * – «теплые условия» (Рис. 2).**Note:** * – “warm habitats” (Рис. 2).

две находки (Табл. 5), определенные как *Sorex* cf. *minutissimus*.

Sorex roboratus Hollister, 1913 – широкоареальный восточно-палеарктический вид, в анализируемом материале представлен только в отложениях пещеры Медвежий Клык (Табл. 11), хотя потенциально может быть встречен и в уральских местонахождениях. В частности, один фрагмент правой нижней челюсти (сломанный i1, a1–m2) из пещеры Прижим II (Priz2/1) был отнесен М.В. Зайцевым ([Zaitsev] 1992) к *S. roboratus*. Однако на настоящий момент времени мы отнесли этот остаток к неопределимым (*Sorex* sp.), так как использованные Зайцевым признаки перекрываются с таковыми у *S. araneus*. Общее число остатков в отложениях МК1 – 104.

Sorex mirabilis Ognev, 1937 – узкоареальный эндемик Восточной Азии. Представлен в современной фауне Приморья (Нестеренко [Nesterenko] 1999) и в отложениях пещеры Медвежий Клык (Omelko et al. 2020). В ископаемом материале, судя по условиям современных местообитаний вида, он может рассматриваться как маркер «теплых» условий (Нестеренко [Nesterenko] 1999: 26), или, по крайней мере, маркер качественных изменений состава биоценозов, которые не могут быть выявлены через анализ доминирующих эвритопных видов, таких как *S. caecutiens* (Omelko et al. 2020). Предварительный анализ остатков *S. mirabilis* показал, что при

позднеплейстоценовой и голоценовой флуктуациях ландшафтно-климатических условий в Южном Приморье происходили изменения линейных параметров нижней челюсти (Омелько и Холин [Omelko and Kholin] 2017), и, кроме того, отмечается уменьшение числа остатков в предположительно «холодные» периоды осадконакопления (МК1-7; Табл. 11). В уральских местонахождениях такими маркерами могут считаться находки *Crocidura* (см. ниже). Общее число остатков в отложениях МК1 – 77.

***Neomys* (Soricinae)**

Neomys fodiens (Pennant, 1771) – широкоареальный вид. В современной фауне повсеместно малочислен (если судить по объемам выборок в коллекциях), что также отмечается и для ископаемого материала. Вид отмечен в четырех уральских местонахождениях (Табл. 5, 6, 8, 9): Черемухово-1 (Cher1/3, Cher1/4, Cher1/4-5; n = 4), Дыроватый Камень (DKS2/10, DKS3/11; n = 10), Першинская-1 (Pers1/3, Pers1/4, Pers1/9; n = 13), Прижим II (Priz2/1; n = 1). В пещере Медвежий Клык *N. fodiens* присутствует единично не во всех слоях (Omelko et al. 2020); в анализируемом материале присутствует только в слое МК1-5 (n = 2; Табл. 11). Общее число остатков – 31. Также для трех местонахождений (Табл. 6, 10) – Серпиевская I (Serp1/1a; n = 3), Сим II и Сим III (Sim2/1, Sim3/2a; n = 8) указываются находки, определенные как *Neomys* cf. *fodiens*.

Таблица 11. Видовой состав и число остатков землероек из местонахождения Медвежий Клык (Приморье).**Table 11.** Species list and the number of shrew remains from the Medvezhyi Klyk site (Primorye).

Вид/Species	°MKl-3	°MKl-5	°MKl-7	MKl-11	°MKl-13*
<i>S. mirabilis</i>	13	35	1	11	17
<i>S. roboratus</i>	–	5	21	33	45
<i>S. tundrensis</i>	–	3	2	3	5
<i>S. daphaenodon</i>	–	–	8	3	3
<i>S. caecutiens</i>	84	463	374	719	739
<i>S. gracillimus</i>	2	–	–	3	7
<i>S. minutissimus</i>	21	50	43	161	369
<i>Sorex</i> ex gr. <i>unguiculatus-isodon</i>	13	246	115	339	385
<i>N. fodiens</i>	–	2	–	–	1
<i>Crocidura lasiura</i>	4	34	10	11	18
<i>Crocidura shantungensis</i>	80	425	42	48	11
<i>Crocidura</i> sp.	–	–	–	–	2
Датировки (кал. л. н.)/ Dates (cal BP)	2116±86	5815±57	11142±133	38030±1153	>44221

Примечания: ° – «холодные условия», ° – «теплые условия» (Рис. 2); * – материалы слоев 13a и 13b объединены (см. Omelko et al. 2020: 129).

Notes: ° – “cold habitats”, ° – “warm habitats” (Fig. 2); * – data from layers 13a and 13b were combined (see Omelko et al. 2020: 129).

Crocidura (Crocidurinae)

Crocidura lasiura Dobson, 1890 – эндемик Восточной Азии. Представлен в современной фауне Приморья (Нестеренко [Nesterenko] 1999) и почти во всех слоях отложений пещеры Медвежий Клык (Omelko et al. 2020). По объему остатков уступает второму виду дальневосточной белозубки – *C. shantungensis* (кроме слоя MKl-13; Табл. 11), что не соответствует отношению видов в современных лесостепных местообитаниях Приморья, где *C. lasiura* доминирует над *C. shantungensis* (Нестеренко [Nesterenko] 1999). Общее число остатков – 77.

Crocidura shantungensis Miller, 1901 – эндемик Восточной Азии. Представлен в современной фауне Приморья (Нестеренко [Nesterenko] 1999) и почти во всех слоях отложений пещеры Медвежий Клык (Omelko et al. 2020). В отличие от предыдущего вида, максимальное количество остатков которого на отдельный слой не превышало 34 экз. (Omelko et al. 2020: table 1), объемы материала *C. shantungensis* достигали в некоторых слоях четырех сотен остатков (Табл. 11). Общее число остатков – 606.

Crocidura sp. – в уральских местонахождениях (Табл. 6–8, 10) эта группа остатков представлена в Дыроватом Камне (DKS2/10; n = 5), Игнатьевской пещере (Ign5/9; n = 5), Пер-

шинской-1 (Pers1/9; n = 2), Прижим, «зачистка» (Priz1/1; n = 1), Сим III (Sim3/2a; n = 2). М.В. Зайцев предполагал, что остатки *Crocidura* из Игнатьевской пещеры могут относиться к группе «leucodon-russula» (Зайцев [Zaitsev] 1992), а остатки *Crocidura* из местонахождений Прижим и Сим III могут принадлежать какому-то из трех относительно крупных видов – *C. sibirica* Dukelsky, 1930, *C. caspica* Thomas, 1907 или *C. leucodon* (Hermann, 1780) (Зайцев [Zaitsev] 1992). В настоящей работе остатки *Crocidura* в уральских местонахождениях рассматриваются как маркеры «теплых» условий обитания. Для отложений пещеры Медвежий Клык отмечены единичные находки неопределенных остатков *Crocidura* sp. (Табл. 11), которые по линейным промерам заняли промежуточное положение между *C. lasiura* и *C. shantungensis*. Общее число остатков в уральских местонахождениях – 15; 2 остатка в слое MKl-13.

Морфопространство формы m1 рецентных и ископаемых выборок землероек Восточной Сибири и Дальнего Востока

Анализ формы m1 с использованием 22 рецентных выборок 8 видов (Табл. 1), 17 ископаемых выборок пяти видов, а также трех смешанных выборок *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon*

Таблица 12. Комбинированные данные по хронологическому распределению выборок (пары B2–B5, см. Рис. 2B) и списков видов. Фиолетовые ячейки – материал не удовлетворяет задачам межрегионального сопоставления; зеленые ячейки – материал удовлетворяет задачам сопоставления; n/a – эндемизм или ограничение ареала.

Table 12. Combined data for chronological range of samples (pairs B2–B5, see Fig. 2B) and species list. Pearl violet cells don't match to interregional comparisons; green cells match to the comparisons; n/a – endemism or range restricting.

Вид/Species	B2		B3		B4		B5	
	MKl-3	Sim3/2a	MKl-5	Cher1/5	MKl-7	DKS3/11	MKl-11	Cher1/10
<i>S. araneus</i>	n/a	14	n/a	7	n/a	24	n/a	0
<i>S. tundrensis</i>	0	0	3	1	2	59	3	1*
<i>S. isodon</i>	?	0	?	0	?	0	?	0
<i>S. daphaenodon</i>	0	0	0	1	8	0	3	0
<i>S. caecutiens</i>	84	6	463	0	374	15	719	0
<i>S. minutus</i>	n/a	5	n/a	0	n/a	27	n/a	0
<i>S. gracillimus</i>	2	n/a	0	n/a	0	n/a	3	n/a
<i>S. minutissimus</i>	21	0	50	0	43	11	161	0
<i>S. roboratus</i>	0	0	5	0	21	0	33	0
<i>S. mirabilis</i>	13	n/a	35	n/a	1	n/a	11	n/a
<i>N. fodiens</i>	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Crocidura lasiura</i>	4	n/a	34	n/a	10	n/a	11	n/a
<i>Crocidura shantungensis</i>	80	n/a	425	n/a	42	n/a	48	n/a
<i>Crocidura</i> sp.	n/a	2	n/a	0	n/a	0	n/a	0

* Cher1/10 – сильно стертые зубы; ? – виды внутри *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* пока не определены.

* Cher1/10 – heavily worn teeth; ? – species within *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* didn't determined, yet.

(Табл. 2) позволил построить сложное морфопространство формы m1, которое в плоскости PC1 (28.62% объясненной дисперсии) и PC2 (17.41%; и отчасти PC3, 12.76%) показало две группировки видов: (1) *S. araneus*, *S. isodon*, *S. unguiculatus* и выборки *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* заняли центральное положение; (2) другие четыре вида: *S. daphaenodon*, *S. cecutiens*, *S. minutissimus*, *S. mirabilis* (и отчасти *S. roboratus*) заняли положение по периферии морфопространства, практически не перекрываясь с центральной группой видов (Рис. 5). Плоскость первых двух главных компонент описывает около половины дисперсии (47%) и связана с такими заметными различиями по форме m1, как высота гребней (= высота основных бугорков) вдоль PC1, дифференцирующая *S. daphaenodon* и *S. minutissimus* (Рис. 4A, B), и ширина талонида вдоль PC2, дифференцирующая *S. cecutiens* и *S. mirabilis* (Рис. 4D, E). Различия между периферийными видами, которые можно определить как специализацию формы m1, очень четкие. С другой стороны, центральные виды показывают широкое перекрывание, что можно определить как генерализованность формы m1.

Другой важный вопрос – разрешающая способность выбранной конфигурации из 8 меток для выявления различий между северными и южными выборками, которые в нашем случае можно считать «обучающими» выборками для дальнейших попыток определения реакции формы m1 на «холодные» и «теплые» периоды позднего плейстоцена и голоцена. Результат анализа выявил относительно низкую разрешающую способность выбранной конфигурации из 8 меток, поскольку только субвыборки *S. daphaenodon* показали различия вдоль PC1, которые, учитывая небольшое количество проанализированных экземпляров, требуют проверки на более репрезентативных материалах; субвыборки *S. cecutiens* также показали некоторое расхождение между северными и южными группами; субвыборки *S. minutissimus*, так же, как группы центральных видов, показали очень низкую дифференциацию (Рис. 5). В этих условиях обсуждать положение ископаемых материалов пока преждевременно. Необходимо, используя выбранную стратегию анализа, в дальнейшем увеличивать объемы выборок и предлагать другие варианты конфигураций меток.

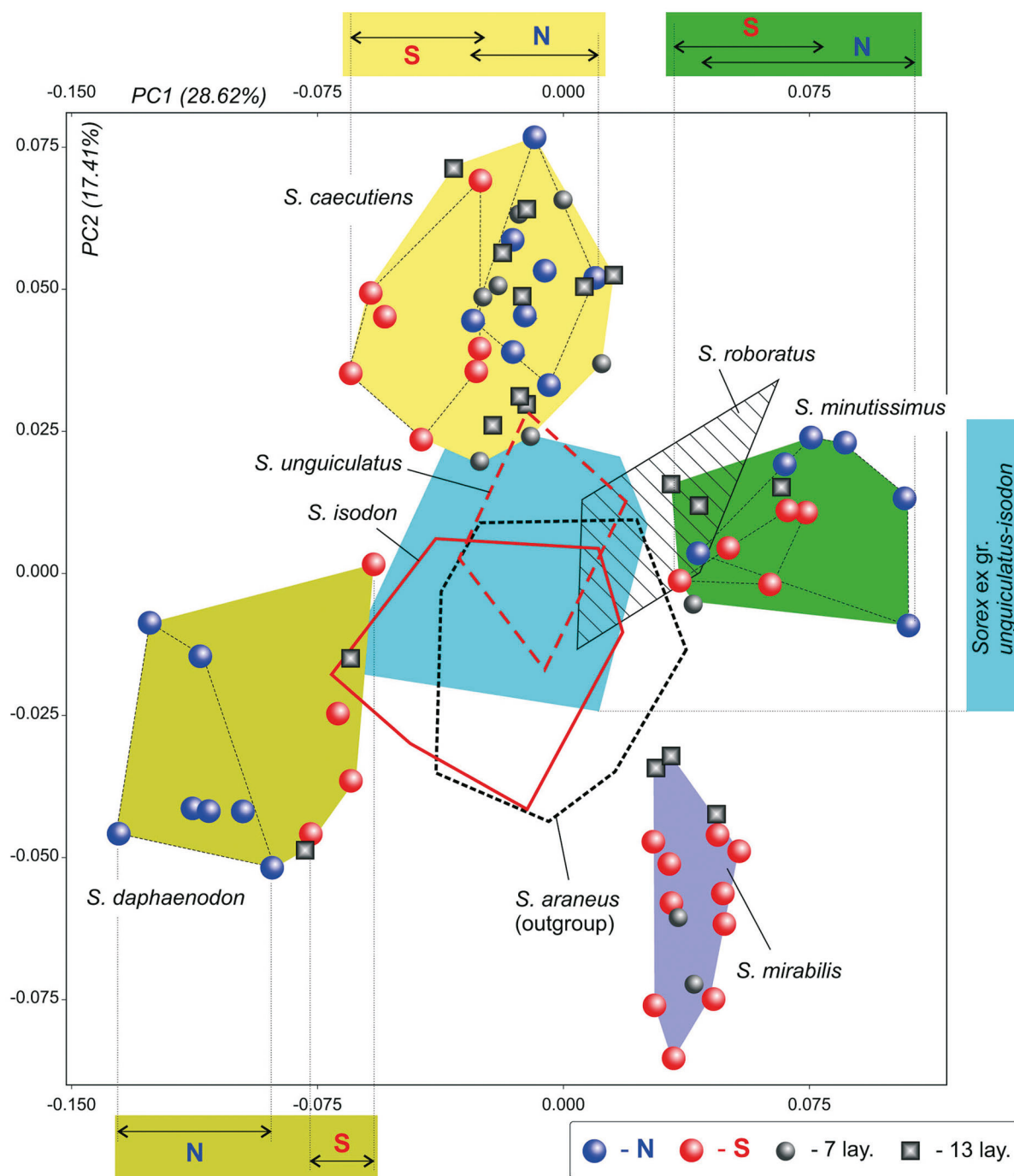


Рис. 5. Морфопространство формы m1 в плоскости 1 и 2 главных компонент для восьми видов: *S. isodon*, *S. unguiculatus*, *S. daphaenodon*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *S. roboratus*, *S. mirabilis*, остатков *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* и *S. araneus* (как внешней группы для восточных видов). Обозначения: N – северные выборки; S – южные выборки; 7 lay. – выборки из слоя MKI-7; 13 lay. – выборки из слоя MKI-13.

Fig. 5. Morphospace of m1 shape along of the 1st and 2nd principal components of *S. isodon*, *S. unguiculatus*, *S. daphaenodon*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *S. roboratus*, *S. mirabilis*, fossil remains of *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* and *S. araneus* (as the outgroup for Eastern shrew species). Abbreviations: N – Northern samples; S – Southern samples; 7 lay. – samples from MKI-7 layer; 13 lay. – samples from MKI-13 layer.

Морфопространство формы m1 и размерная компонента

Предыдущий результат показывает дифференциацию видов строго по форме m1 без учета размерной компоненты. Полученные результаты показывают удовлетворительную разрешающую способность выбранной конфигурации меток для дифференциации видов, по крайней мере специализированных, но которая, тем не менее, не удовлетворяет более тонкой задаче определения различий между северными и южными субвыборками. Дальнейшая часть анализа предполагает включение размерной компоненты, которая была представлена линейным размером – лингвальная длина m1 (L, m1; Рис. 6A1), который мы снимали по 3D-моделям в программе Avizo с высокой точностью. Реализация комбинированного анализа (shape + size) проводилась через использование координат экземпляров вдоль PC1 и размеров зубов (Рис. 6A2) без использования выборок *S. araneus*.

Одним из основных результатов комбинированного анализа является почти полная неперекрываемость полигонов видов (Рис. 6A2), которые при добавлении размера m1 заняли строго определенные области морфопространства согласно представлениям о связи размеров землероек и стратегий кормодобывания (Ellenbroek 1980; Kirkland 1991; Churchfield 1994; Hanski 1994; Whitaker and Richards 2005; Shchipanov et al. 2016). Некоторое перекрывание полигонов *S. daphaenodon*/*S. isodon* (и, видимо, *S. roboratus*/*S. isodon*) связано с чувствительностью конфигурации меток к степени стертости зуба; т.е., как мы ни старались отбирать для анализа только нестертые зубы, степень варьирования этого параметра, особенно для ископаемых зубов, была достаточно высока, что проявилось в некотором «растягивании» полигонов вдоль PC1 (помечено для *S. isodon* на Рис. 6F). Тем не менее, даже с учетом этого «шума» полигоны видов хорошо дифференцированы. Изменением конфигурации меток (например, через добавление в анализ участков основания коронки m1) возможно позволит в дальнейшем снизить влияние стертости зуба.

Следующий результат связан с тем, что *S. unguiculatus* и *S. isodon* дифференцировались по размеру m1 (Рис. 6F). При этом весь ископаемый

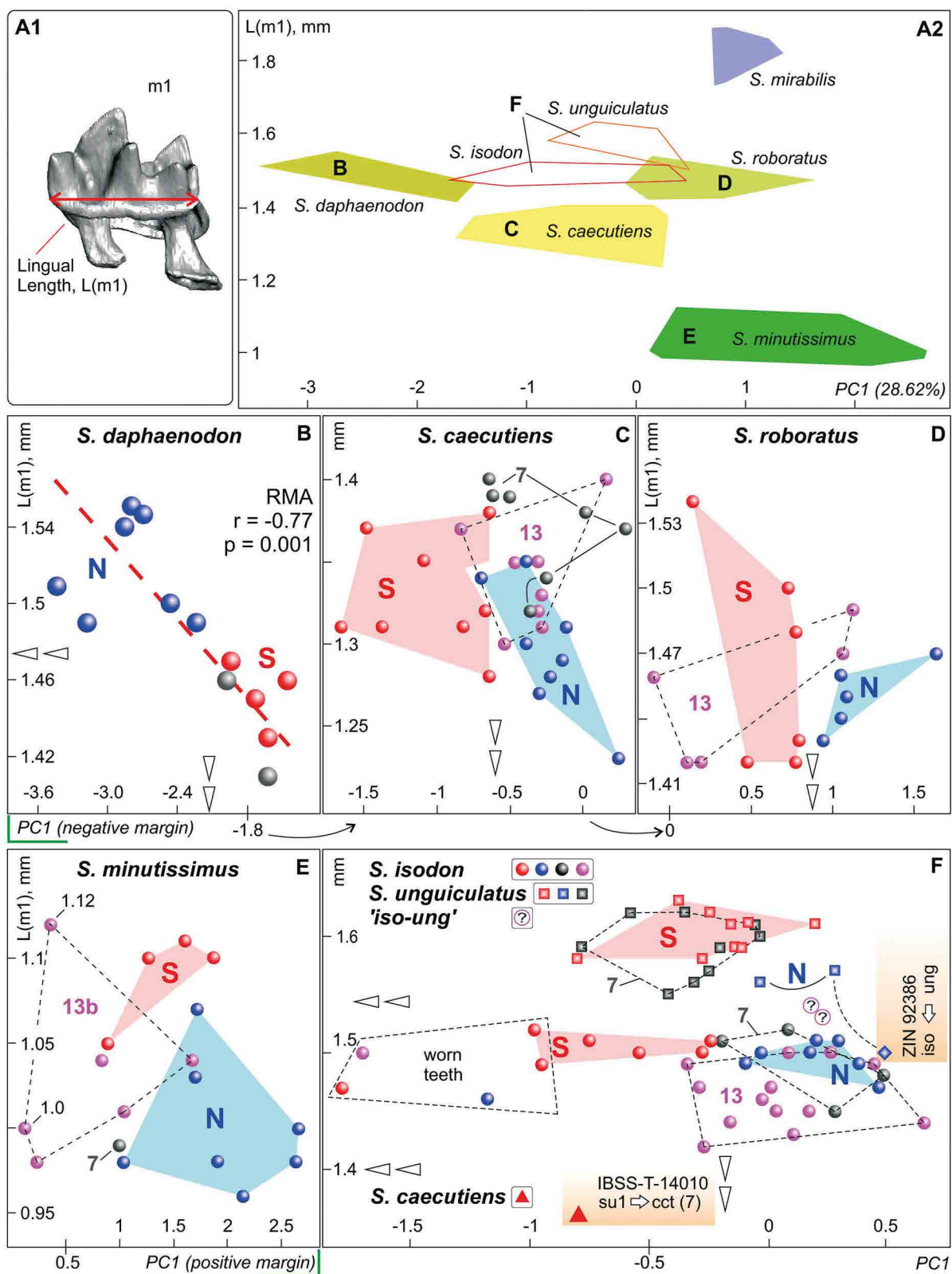
материал из слоя МК1-13 и часть материала из слоя МК1-7, определяемый ранее как *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon*, сгруппировался в области более мелкозубой рецентной выборки *S. isodon*, и только часть материала из слоя МК1-7 сгруппировалась в области более крупнозубой выборки *S. unguiculatus*. Данный результат может быть предварительно интерпретирован как то, что *S. unguiculatus* появился в отложениях пещеры Медвежий Клык только в голоцене, тогда как *S. isodon* присутствовал здесь во всех слоях от верхнего плейстоцена до верхнего голоцена. Этот важный результат, возможно раскрывающий историю появления *S. unguiculatus*, требует тщательной проверки с увеличением объемов выборок.

Другой пример значимости размерной компоненты выявлен для *S. daphaenodon* (Рис. 6B). Для оценки величины корреляции между относительно мелкозубой южной и крупнозубой северной субвыборками этого вида был использован линейный регрессионный анализ ($r = -0.77$; $p \leq 0.001$). Здесь же мы видим тяготение ископаемых зубов (МК1-13) к южной субвыборке. Другие виды – *S. caecutiens* (Рис. 6C), *S. roboratus* (Рис. 6D), *S. minutissimus* (Рис. 6E), не проявили заметных различий между субвыборками по размеру зуба, что дает некоторые новые данные о реакции разных структур фенотипа на условия обитания – размер m1 этих видов имеет относительно стабильные размеры в исследованной части ареала в отличие от других ранее изученных структур нижней челюсти или черепа (Ochocińska and Taylor 2003; Polly 2007; Shchipanov et al. 2011; Омелько и Холин [Omelko and Kholin] 2017).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление сообществ землероек из разных местонахождений

Часть настоящей работы, посвященная видовым спискам землероек, изложена не совсем в традиционной манере (Botka and Mészáros 2016, 2017; Fadeeva 2016), что обусловлено частной задачей сопоставления сообществ землероек, представленных в разных местонахождениях Урала и в пещере Медвежий Клык, для формирования протокола внутрорегионального (между уральскими местонахождениями)



и межрегионального сравнения морфологических параметров. Очевидно, что видовой состав и обилие видов Урала и Приморья разнятся, что ограничивает сравнительный анализ включением только широкоареальных видов. Кроме того, особенности ископаемого материала накладывают существенные ограничения в объеме материала по каждому виду (неполнота летописи, степень сохранности), поэтому здесь при обсуждении видовых списков по местонахождениям и регионам мы пользовались краткими описаниями распределения видов по точкам и выборкам (Табл. 4–11) и схемой хронологического положения датированных выборок (Рис. 2). Следует также отметить, что неравномерность распределения видов в уральских местонахождениях может быть связана и с тафономическими факторами (избирательность накопления), и со сложностью определения материала в силу разных причин (повреждение, отсутствие зубов и др.), что выражается в больших объемах остатков, отнесенных к *Sorex* sp.

На Рис. 2 изображена схема хронологического распределения выборок из уральских местонахождений и слоев пещеры Медвежий Клык из Южного Приморья, что позволяет, с одной стороны, сопоставить выборки, подходящие для «параллельного» межрегионального анализа (Рис. 2В), а с другой стороны, используя информацию по периодам «похолодания» и «потепления» климата в позднем плейстоцене и голоцене (Bond and Lotti 1995; Lisiecki and Raymo 2005; Andersen et al. 2006; Rasmussen et al. 2006, 2014; Svensson et al. 2008; Railsback et al. 2015), провести анализ реакции видов на разные условия внутри заданных регионов.

В результате сопоставления были получены четыре пары выборок, подходящих для межрегиональных сопоставлений: MKI-3 и Sim3/2a (Рис. 6В2), MKI-5 и Cher1/5 (Рис. 6В3), MKI-7 и DKS3/11 (Рис. 6В4), MKI-11 и Cher1/10

(Рис. 6В5); и пять групп выборок для внутрирегиональных сопоставлений: между выборками пещеры Медвежий Клык (Рис. 6В1), выборками грота Дыроватый Камень (Рис. 6В6), выборками пещеры Першинская-1 (Рис. 6В7), выборками местонахождения Черемухово-1 (Рис. 6В8), и выборками Южного Урала – Прижим II и пещеры Серпиевская I (Рис. 6В9).

Для корректировки перечисленных пар выборок мы составили сводную таблицу, включающую данные с Рис. 2В и данные по видовым спискам и распределению видов по местонахождениям (Табл. 12). По данным таблицы видно, что при наличии 22 потенциально возможных пар выборок, подходящих для межрегиональных сопоставлений, с учетом количества только общих видов землероек, задачам анализа удовлетворяют только три вида для трех пар выборок: *S. tundrensis* для пар MKI-5–Cher1/5 (В3: конец среднего голоцена), MKI-7–DKS3/11 (В4: начало раннего голоцена); *S. caecutiens* для пар MKI-3–Sim3/2a (В2: поздний голоцен), MKI-7–DKS3/11 (В4); *S. minutissimus* для пары MKI-7–DKS3/11 (В4).

Позднеплейстоценовые уральские выборки содержат очень небольшое количество остатков, что не позволяет проводить какие-либо сравнения для этого периода по линии датированного материала. Тем не менее, депонированные в каждой выборке остатки *Sorex* sp. при дальнейшем анализе позволяют увеличить число остатков для конкретных сравнений. В частности, 626 остатков из уральских местонахождений определили до вида (или до группы в открытой номенклатуре), и 1102 остатка отнесли к неопределимым остаткам *Sorex* sp. Часть из этих остатков не имеет структур для определения, например, зубные кости без зубов (edentulous dentaries; челюсти фрагментированы и/или сильно переварены), но часть, возможно, при дальнейшем использовании аналитических протоколов определения

Рис. 6. Комбинированный анализ формы и размера m1 семи видов *Sorex* (A2). Форма (PC1) вдоль оси абсцисс, размер (A1: Lm1, mm) вдоль оси ординат. *S. daphaenodon* (B); *S. caecutiens* (cct) (C); *S. roboratus* (D); *S. minutissimus* (E); *S. isodon* (iso) (F), *S. unguiculatus* (ung) и ископаемые остатки *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* (su). Обозначения: двойные белые треугольники – различия по форме и/или размеру; 'ung -> iso,' 'su1 -> cct' – переопределенные остатки; 'worn teeth' – область PC1 стертых зубов; также см. Рис. 5.

Fig. 6. Combined analysis of shape and size of m1 for seven *Sorex* species (A2). Shape (PC1) along of abscissa axis, size (A1: Lm1, mm) along of ordinate axis. *S. daphaenodon* (B); *S. caecutiens* (cct) (C); *S. roboratus* (D); *S. minutissimus* (E); *S. isodon* (iso) (F), *S. unguiculatus* (ung) and fossil remains of *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* (su). Abbreviations: double white triangles – differences in shape and/or size; 'ung -> iso,' 'su1 -> cct' – re-identification of remains; 'worn teeth' – area of PC1 with worn teeth; also see Fig. 5.

видовой принадлежности остатков с использованием морфопространства (Voyta et al. 2021, 2022; Васильев [Vasil'ev] 2021) может быть включена в межрегиональное и внутрирегиональное сравнение в составе конкретных видов.

Другая важная часть анализа – оценка динамики морфопространства (морфологических признаков) внутри регионов, что может реализовываться за счет указанных на Рис. 2 групп выборок B1, B6–B9, а также добавлением в анализ не датированного ископаемого материала, но имеющего привязки к последовательным слоям и/или горизонтам (Табл. 4–10) (Omelko et al. 2020), как и материала по рецентным выборкам анализируемых видов (Табл. 1, 2).

Реакция видов на «холодные» и «теплые» условия обитания

Одной из центральных задач настоящей статьи был подбор протокола для формирования многофакторного морфопространства, которое бы позволило актуализировать (вероятные) процессы динамики морфологических признаков землероек, происходящие с течением климатических флуктуаций в позднем плейстоцене и голоцене, вплоть до настоящего времени. Наиболее простая модель воздействия климата (ландшафта) на фенотип млекопитающих может быть представлена в виде дискретных «холодных» и «теплых» периодов, которые в грубом приближении могут быть установлены по кислородной кривой (Рис. 2А) (Rasmussen et al. 2006). Безусловно, проект GICC05 (Рис. 2А), основанный на данных по гренландскому ледяному массиву, не в полной мере отражает региональные условия климатических флуктуаций на Урале, а тем более на Дальнем Востоке, однако эти данные являются необходимыми для начальной формулировки протокола формирования наборов местонахождений. В связи с этим в нашем протоколе предполагаются три варианта независимой оценки «холодных» и «теплых» условий обитания через: (а) наличие/отсутствие маркирующих видов (потепление: *Crocidura* для уральских местонахождений; как минимум, *S. mirabilis* для приморских); (б) реакция морфологических структур (Ochocińska and Taylor 2003; Polly 2007; Shchipanov et al. 2011, 2016; Prost et al. 2013; Омелько и Холин [Omelko and Kholin] 2017); (в) реакция других видов млекопитаю-

щих, совместно встречающихся с остатками землероек в одних слоях и горизонтах.

По предварительным данным появление остатков *Crocidura* в уральских местонахождениях во всех случаях нашего исследования совпадает с «теплым» отрезком кислородной кривой (в Табл. 4–10 ячейки маркированы "w"). Для пещеры Медвежий Клык потенциальный маркер (*S. mirabilis*) встречается почти во всех слоях и, скорее, маркирует качественные изменения состава биоценозов. Однако для этого вида (как и для других дальневосточных видов) было показано варьирование размерной компоненты, что, соответственно, позволяет косвенно судить о смене «холодных» и «теплых» условий (Омелько и Холин [Omelko and Kholin] 2017), но через подбор более «реактивных» морфологических структур, чем форма m1 в данной работе (или схема меток).

Реализованный здесь протокол построения морфопространства по форме m1 включал для каждого вида (кроме узкого эндемика *S. mirabilis*) использование выборки с Северо-Восточной Азии (холодные условия, которые подробно были описаны у Н.Е. Докучаева [Dokuchaev] 1990) и Приморья (теплые условия, описаны у В.А. Нестеренко [Nesterenko] 1999). Результаты анализа показали, что на холодные/теплые условия по форме m1 реагирует только *S. daphnaenodon*, и, в меньшей степени, *S. caecutiens* (Рис. 5, 6). Другие рассмотренные виды не показали существенной зависимости. Таким образом, дальнейшая разработка вопроса реакции видов на условия обитания и выявление динамики морфопространства в позднечетвертичное время потребует расширения анализируемых структур (описание более реактивных структур), т.е. использование не только m1, но и других морфологических комплексов, например, нижней челюсти или верхних зубов. Кроме того, использование формы m1 для *S. daphnaenodon* и *S. caecutiens* потребует увеличения объемов выборок.

Распределение восточносибирских и дальневосточных видов землероек в морфопространстве формы m1

В результате анализа с использованием морфопространства были выявлены две группы видов, которые разделились по форме m1

на условно «генерализованные», занимающие центральное положение в пространстве первых двух главных компонент (*S. unguiculatus*, *S. isodon*, а также *S. araneus*), и условно «специализированные», занимающие периферию пространства (*S. daphaenodon*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *S. mirabilis*). Данное распределение показывает, что большая часть сосуществующих видов, кроме *S. unguiculatus* и *S. isodon*, не перекрываются по форме m1 (Рис. 5). Добавление в анализ размера зуба (Рис. 6) позволяет интерпретировать это разнообразие (disparity) как расхождение видов землероек по специфическим трофическим нишам с определенными наборами кормовых объектов согласно разным стратегиям кормодобывания видов (Ellenbroek 1980; Kirkland 1991; Churchfield 1994; Hanski 1994; Whitaker and Richards 2005; Shchipanov et al. 2016). Из данного контекста выпадает феномен морфологического сходства *S. unguiculatus* и *S. isodon*, которые имеют примерно сходный размер тела (размеры широко перекрываются), и в Приморье также могут сосуществовать в целом ряде биотопов (Нестеренко [Nesterenko] 1999).

Предварительные результаты по видовому определению *S. unguiculatus* и *S. isodon* из отложений пещеры Медвежий Клык

Результаты использования комбинированного анализа (Рис. 6) показывают, что размер m1 (не форма по используемой системе 8 меток) позволяет на данном этапе исследования четко разделить *S. unguiculatus* и *S. isodon* в современных выборках: первый вид имеет более крупный зуб, чем второй. Если принять этот признак в качестве дифференцирующего, тогда все экземпляры, сгруппированные в области полигона современной выборки *S. unguiculatus*, должны быть отнесены к этому виду; то же самое для *S. isodon*. Наличие промежуточных экземпляров (Рис. 6: помечены знаком «?») требует дальнейшей проверки возможного перекрытия по размеру m1 между видами с увеличением объемов выборки. Тем не менее, мы получили интересный результат, который показывает, что *S. unguiculatus*, возможно, появляется в летописи пещеры Медвежий Клык в голоцене, но этот момент необходимо проверить с включением в анализ материалов из других слоев МК1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа, с одной стороны, вводит в научный оборот разнообразные данные по рецентным и ископаемым выборкам землероек с Урала, Восточной Сибири и Дальнего Востока (Табл. 1–12; Рис. 2), а с другой, представляет собой попытку формирования протокола анализа позднелайстоценовых и голоценовых сообществ землероек сем. Soricidae с использованием современных подходов к анализу морфологических данных – компьютерная микро-томография (μСТ) для «захвата» объектов анализа, трехмерные конфигурации меток, описывающие форму первого нижнего коренного зуба (m1) в рамках применения методов геометрической морфометрии и дальнейшее построение многофакторного морфопространства. Применение названных подходов позволило получить 182 трехмерные модели нижних челюстей или изолированных зубов (Табл. 1, 2), которые общедоступны на сайте лаборатории териологии ЗИН РАН (см. выше раздел «Доступ к материалам»). Названный набор подходов и первичных данных потребовал определенной структурированности, которая была предложена через идею влияния климатических (ландшафтно-климатических) изменений в позднем плейстоцене и голоцене на фенотип землероек. Предварительные работы, например, по дальневосточным местонахождениям, показали способы получения информации об изменении фенотипа между условно «холодными» и «теплыми» периодами для ископаемых остатков землероек (Омелько и Холин [Omelko and Kholin] 2017). В этом контексте следует особо отметить работу С. Проста с соавторами (Prost et al. 2013), где анализируется «предковая ДНК», размерная компонента ряда европейских видов *Sorex* и модели их экологических ниш. Учитывая это, в нашей работе мы предложили рассмотреть в сравнительном аспекте ископаемый материал по землеройкам для двух удаленных друг от друга регионов – Урала и Южного Приморья. Наличие общих видов для этих регионов должно позволить анализировать влияние глобальных климатических факторов на морфологические структуры и их динамику в периоды позднечетвертичных похолоданий и потеплений. Реализация задачи межрегионального анализа,

в первую очередь, потребовала проведения ревизии имеющихся в распоряжении авторов материалов по уральским и дальневосточным местонахождениям. Было проведено видовое определение для 1782 остатков землероек из местонахождения с Северного Урала (Черемухово-1), трех местонахождений Среднего Урала (гrotы Бобылек и Дыроватый Камень, пещера Першинская-1) и семи местонахождений Южного Урала (Игнатъевская пещера, раскопы II и V, Прижим «зачистка» и Прижим II, Серпиевская I, пещеры Сим II и Сим III). Часть этого материала ранее была описана М.В. Зайцевым (Зайцев [Zaitsev] 1992; Zaitsev 1998), но в нашем случае необходимо было как уточнить видовые определения, так и рассортировать остатки по группам, подходящим или нет для дальнейшего анализа (наличие нестертого m1, наличие восходящей ветви нижней челюсти). В результате были сформированы семь сводных таблиц, содержащих информацию о видах и количестве остатков по каждому слою/горизонту (Табл. 4–10). Дальневосточный материал был представлен остатками из пещеры Медвежий Клык (Omelko et al. 2020; Табл. 11). Отдельной задачей исследования было сопоставление данных по видовому составу и хронологической позиции выборок между регионами. Для сопоставления были отобраны 22 пары выборок, которые при учете видового состава редуцировались до четырех пар выборок, подходящих для межрегиональных сопоставлений (Рис. 6B2–B5) для трех видов: *S. tundrensis*, *S. caecutiens* и *S. minutissimus* (Табл. 12). Эта часть работы заложила основу для дальнейшего анализа.

Для отработки протокола построения морфопространства, который далее должен быть расширен до межрегионального анализа, мы использовали ископаемые остатки землероек семи видов из двух слоев пещеры Медвежий Клык (МК1-13, верхний плейстоцен; МК1-7 нижний голоцен); для актуализации данных по реакции ископаемых выборок на холодные и теплые периоды позднечетвертичного времени мы использовали рецентные выборки с территории Северо-Восточной Азии («холодные» условия обитания) и юга Дальнего Востока («теплые» условия) для шести видов *Sorex*, отмеченных в отложениях МК1. В результате было сформировано многофакторное

морфопространство по форме m1 (Рис. 5), учитывающее межвидовые, внутривидовые и хронографические вариации фенотипа. С использованием современного способа визуализации различий по форме трехмерных объектов через протоколы «R-статистики» были уточнены особенности формы m1, которые обеспечивают расхождение землероек по трофическим нишам (Рис. 4). Было также выяснено, что по форме зуба анализируемые виды разделились на группы «генерализованных» и «специализированных» видов, что подтвердилось с добавлением в анализ размерной компоненты (Рис. 6). Эти отношения, судя по позиции ископаемых остатков в пределах заданного морфопространства, сохранялись в позднем плейстоцене и голоцене. Реакция формы m1 на холодные и теплые условия пока выявлена только для *S. daphaenodon* и, слабее, для *S. caecutiens*. Другие виды не показали зависимости, что в дальнейшем предполагает увеличение объемов выборок и, возможно, поиска более реактивной морфологической структуры.

В конце необходимо отметить, что в комбинированной версии анализа с использованием формы (по первой главной компоненте) и размера (лингвальная длина) m1 удалось получить удовлетворительную дифференциацию между *S. isodon* и *S. unguiculatus*, которые до настоящего времени не идентифицируются в ископаемых материалах и определяются в открытой номенклатуре, как *Sorex* ex gr. *unguiculatus-isodon* (Omelko et al. 2020). Применение дифференцирующего признака к ископаемому материалу показало (Рис. 6F), что *S. unguiculatus*, возможно, появляется в летописи пещеры Медвежий Клык только в голоцене.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 22-24-00510. Авторы благодарят Н.Е. Докучаева за консультацию по условиям обитания и составу сообществ землероек Северо-Востока Сибири. В работе использованы коллекции УФК ЗИН РАН, коллекция лаборатории палеоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН и коллекция лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия. Авторы благодарят Н.А. Щипанова и второго анонимного рецензента за

конструктивные комментарии и ценные замечания, позволившие сделать рукопись более понятной и избежать некоторых неточностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Adler D. and Murdoch D. 2023.** Package 'rgl', Version 0.1.3. Available from: <https://cran.r-project.org/web/packages/rgl/rgl.pdf> (accessed 03 April 2023).
- Andersen K.K., Svensson A., Johnsen S.J., Rasmussen S.O., Bigler M., Röthlisberger R. and Dahl-Jensen D. 2006.** The Greenland Ice Core chronology 2005, 15–42ka. Part 1: constructing the time scale. *Quaternary Science Reviews*, **25**: 3246–3257. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.08.002>
- Bobretsov A.V. 2016.** Population ecology of small mammals in the plains and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia. Publishing house KMK, Moscow, 381 p. [In Russian].
- Bolshakov V.N., Vasil'ev A.G. and Sharova L.P. 1996.** Fauna and population ecology of Ural shrews (Mammalia, Soricidae). Publishing house "Ekaterinburg", Ekaterinburg, 268 p. [In Russian].
- Bond G.C. and Lotti R. 1995.** Iceberg discharges into the North Atlantic on millennial time scales during the Last Glaciation. *Science*, **267**(5200): 1005–1010. <https://doi.org/10.1126/science.267.5200.1005>
- Bookstein F.L. 1991.** Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. Cambridge University Press, New York, 435 p. <https://doi.org/10.1002/bimj.4710350416>
- Borodin A., Markova E., Zinovyev E., Strukova T., Fominikh M. and Zykov S.V. 2013.** Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: connection between Europe and Asia. *Quaternary International*, **284**: 132–150. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.07.050>
- Botka D. and Mészáros L. 2016.** *Sorex* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **33**: 135–154. <https://doi.org/10.17111/FragmPalHung.2016.33.135>
- Botka D. and Mészáros L. 2017.** *Asoriculus* and *Neomys* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **34**: 105–125. <https://doi.org/10.17111/FragmPalHung.2017.34.105>
- Churchfield S. 1994.** Foraging strategies of shrews, and the evidence from field studies. In: J.F. Merritt, G.L. Kirkland Jr. and R.K. Rose (Eds). *Advances in the biology of Shrews*. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg: 77–88.
- Cignoni P., Callieri M., Corsini M., Dellepiane M., Ganovelli F. and Ranzuglia G. 2008.** MeshLab: an open-source mesh processing tool. In: V. Scarano, R. De Chiara and U. Erra (Eds). *Eurographics Italian Chapter Conference*. The Eurographics Association, Salerno: 129–136.
- Claude J. 2008.** *Morphometrics with R*. Springer New York, New York, 316 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-77789-4>
- Cohen K.M. and Gibbard P.L. 2019.** Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years, version 2019 QI-500. *Quaternary International*, **500**: 20–31. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.03.009>
- Davies T.J., Meiri S., Barraclough T.G. and Gittleman J.L. 2007.** Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters*, **10**: 146–152. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01005.x>
- Dokuchaev N.E. 1990.** Ecology of shrews in North-East Asia. Nauka, Moscow, 160 p. [In Russian].
- Eble G.J. 2000.** Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in Mesozoic atelostomate echinoids. *Paleobiology*, **26**: 56–79. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0056:CE-FISG>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0056:CE-FISG>2.0.CO;2)
- Eble G.J. 2002.** Developmental morphospaces and evolution. In: J.P. Crutchfield and P. Schuster (Eds). *Evolution dynamics*. Oxford University Press, Oxford: 35–65.
- Ellenbroek F.J.M. 1980.** Interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* and *Sorex minutus* (Soricidae, Insectivora): a population study of the Irish pygmy shrew. *Journal of Zoology*, **192**(1): 119–136. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1980.tb04223.x>
- Fadeeva T. 2016.** Insectivorous mammals (Lipotyphla, Soricidae) of the Perm Pre-Ural in the Late Pleistocene and Holocene time. *Quaternary International*, **420**: 156–170. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.074>
- Foote M. 1988.** Survivorship analysis of Cambrian and Ordovician trilobites. *Paleobiology*, **14**: 258–271. <https://doi.org/10.1017/S0094837300011994>
- Foote M. 1991.** Morphologic patterns of diversification: examples from trilobites. *Palaeontology*, **34**: 461–485.
- Foote M. 1992.** Rarefaction analysis of morphological and taxonomy diversity. *Paleobiology*, **18**: 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0094837300012185>
- Foote M. 1999.** Morphological diversity in the evolutionary radiation of Paleozoic and post-Paleozoic crinoids. *Paleobiology*, **25**: 1–115. <https://doi.org/10.1017/S0094837300020236>
- Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001.** PAST: paleontological statistics soft-ware package for and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1–9. Available from: http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (accessed 03 April 2023).
- Hanski I. 1994.** Population biological consequences of body size in *Sorex*. In: J.F. Merritt, G.L. Kirkland Jr. and R.K. Rose (Eds). *Advances in the biology of*

- Shrews. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh: 15–26.
- Kirkland G.L., Jr. 1991.** Competition and coexistence in shrews (Insectivora, Soricidae). In: J.S. Findley and T.L. Yates (Eds). The biology of the Soricidae. Special Publication. The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque: 15–22.
- Klingenberg C.P. 2011.** MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Lebrun R. 2018.** MorphoDig. Available from: <https://morphomuseum.com/morphodig> (accessed 03 April 2023).
- Lisiecki L.E. and Raymo M.E. 2005.** A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, **20**: PA1003. <https://doi.org/10.1029/2004PA001071>
- Meloro C. 2011.** Morphological disparity in Plio-Pleistocene large carnivore guilds from Italian peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, **56**: 33–44. <https://doi.org/10.4202/app.2010.0037>
- Nesterenko V.A. 1999.** Insectivores of the South Far East and their communities. Dalnauka, Vladivostok, 173 p. [In Russian, with English summary].
- O'Higgins P. and Jones N. 2006.** Tools for statistical shape analysis. Hull York Medical School, York.
- Ochocińska D. and Taylor J.R.E. 2003.** Bergmann's rule in shrews: geographic variation of body size in Palearctic *Sorex* species. *Biological Journal of Linnean Society*, **78**: 356–381. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00150.x>
- Omelko V.E. and Kholin S.K. 2017.** Secular variability of brown-toothed shrews (*Sorex*, Eulipotyphla) from the Southern Sikhote-Alin in the Late Quaternary. *Zoologicheskii Zhurnal*, **96**: 222–231. [In Russian, with English summary].
- Omelko V.E., Kuzmin Y.V., Tiunov M.P., Voyta L.L. and Burr G.S. 2020.** Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **324**: 124–145. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.124>
- Panasenko V.E. and Tiunov M.P. 2010.** The population of small mammals (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) on the southern Sikhote-Alin in the Late Pleistocene and Holocene. *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*, **6**: 60–67. [In Russian with English summary].
- Polly P.D. 2001.** On morphological clocks and paleophylogeography: towards a timescale for *Sorex* hybrid zones. *Genetica*, **112–113**: 339–357. <https://doi.org/10.1023/A:1013395907225>
- Polly P.D. 2003.** Paleophylogeography of *Sorex araneus*: molar shape as a morphological marker for fossil shrews. *Mammalia*, **67**: 233–242. <https://doi.org/10.1515/mamm.2003.67.2.233>
- Polly P.D. 2007.** Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype. *Russian Journal of Theriology*, **6**: 73–84. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.06.1.11>
- Polly P.D. and Wójcik J.M. 2019.** Geometric morphometric tests for phenotypic divergence between chromosomal races. In: J.B. Searle, J. Zima and P.D. Polly (Eds). Shrews, chromosomes and speciation. Cambridge University Press, Cambridge: 336–364. <https://doi.org/10.1017/9780511895531.011>
- Prost S., Klietmann J., van Kolfschoten T., Guralnick R.P., Waltari E., Vrieling K., Stiller M., Nagel D., Rabeder G., Hofreiter M. and Sommer R.S. 2013.** Effects of Late Quaternary climate change on Palearctic shrews. *Global Change Biology*, **19**(6): 1865–1874. <https://doi.org/10.1111/gcb.12153>
- Puzachenko A.Yu., Markova A.K., Kosintsev P.A., van Kolfschoten T., van der Plicht J., Kuznetsova T.V., Tikhonov A.N., Ponomarev D.V., Kuitens M. and Bachura O.P. 2017.** The Eurasian mammoth distribution during the second half of the Late Pleistocene and the Holocene: Regional aspects. *Quaternary International*, **445**: 71–88. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.05.019>
- Railsback L.B., Gibbard P.L., Head M.J., Voarintsoa N.R.G. and Toucanne S. 2015.** An optimized scheme of lettered marine isotope substages for the last 1.0 million years, and the climatostratigraphic nature of isotope stages and substages. *Quaternary Science Reviews*, **111**: 94–106. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.01.012>
- Rasmussen S.O., Andersen K.K., Svensson A.M., Steffensen J.P., Vinther B.M., Clausen H.B., Siggaard-Andersen M.-L., Johnsen S.J., Larsen L.B., Dahl-Jensen D., Bigler M., Röthlisberger R., Fischer H., Goto-Azuma K., Hansson M.E. and Ruth U. 2006.** A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **111**: D06102. <https://doi.org/10.1029/2005JD006079>
- Rasmussen S.O., Bigler M., Blockley S.P., Blunier T., Buchardt S.L., Clausen H.B., Cvijanovic I., Dahl-Jensen D., Johnsen S.J., Fischer H., Gkinis V., Guillevic M., Hoek W.Z., Lowe J., Pedro J.B., Popp T., Seierstad I.K., Steffensen J.P., Svensson A.M., Vallelonga P., Vinther B.M., Walker M.J.C. and Winstrup M. 2014.** A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy. *Quaternary Science Reviews*, **106**: 14–28. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.09.007>
- Razhev D.I., Kosintsev P.A. and Ulitko A.I. 2005.** Fauna of large mammals from the Late Pleistocene

- and Holocene of the Bobylek Cave (Middle Ural). In: P.A. Kosintsev (Ed.). Ural and Siberia faunas at Pleistocene and Holocene times. Rifei publishing house, Chelyabinsk: 190–211. [In Russian].
- Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E., Bayliss A., Blackwell P.G., Ramsey C.B., Butzin M., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M. et al. 2020.** The INTCAL20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kbp). *Radiocarbon*, **62**: 725–757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
- Rohlf F.J. 1993.** Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: L.F. Marcus, E. Bello and A. Garcia-Valdecasas (Eds). Contributions to morphometrics. Monografias, 8. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid: 131–159.
- Rohlf F.J. 2015.** The tps series of software. *Hystrix*, **26**: 9–12. <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.1-11264>
- Rohlf F.J. and Slice D.E. 1990.** Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, **39**: 40–59. <https://doi.org/10.2307/2992207>
- Schlager S. 2017.** Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R: R-packages for geometric morphometrics, shape analysis and surface manipulations. In: G. Zheng, S. Li and G. Szekely (Eds). Statistical shape and deformation analysis, 1st edition. Academic Press Inc., San Diego: 217–256. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-810493-4.00011-0>
- Schlager S. 2021.** Package ‘Morpho’: Calculations and visualisations related to geometric morphometrics. Available from: <https://cran.r-project.org/web/packages/Morpho/Morpho.pdf> (accessed 03 April 2023).
- Shadrina E.G. and Sheftel B.I. 2007.** Common shrew *Sorex araneus* L. (1758) is a new species for the fauna of Yakutia. *Vestnik YaGU*, **4**(2): 5–7. [In Russian].
- Shchipanov N.A., Bobretsov A.V., Kuprianova I.F. and Pavlova S.V. 2011.** Interracial and population variability of phenotypic (cranial) characters in the common shrew *Sorex araneus* L., 1758. *Russian Journal of Genetics*, **47**: 76–86. <https://doi.org/10.1134/S1022795411010121>
- Shchipanov N.A., Sycheva V.B. and Tumasyan F.A. 2016.** Morphometric distances and population structuring in the common shrew *Sorex araneus* L. (Lipotyphla: Soricidae). *Biology Bulletin*, **43**: 437–449. <https://doi.org/10.1134/S1062359016050101>
- Simpson G.G. 1953.** The major features of evolution. Columbia University Press, New York, 436 p. <https://doi.org/10.7312/simp93764>
- Smirnov N.G. 1993.** Small mammals of the Middle Urals in Late Pleistocene/Holocene. Nauka, Ekaterinburg, 64 p. [In Russian].
- Smirnov N.G., Bolshakov V.N., Kosintsev P.A., Panova N.K., Korobeinikov Yu.I., Olshvang V.N., Erokhin N.G. and Bykova G.V. 1990.** Historical ecology of animals of the Southern Ural Mountains. UrO AN SSSR, Sverdlovsk, 224 p. [In Russian].
- Smirnov N.G., Izvarin E.P., Kuzmina E.A. and Kropacheva Y.E. 2016.** Steppe species in the Late Pleistocene and Holocene small mammal community of the Urals. *Quaternary International*, **420**: 136–144. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.112>
- Strukova T.V., Bachura O.P., Borodin A.V. and Stefanovskii V.V. 2006.** Mammal fauna first found in alluvial-speleogenic formations of the Late Neopleistocene and Holocene, Northern Urals, locality Cheremukhovo-1. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **14**: 91–101. <https://doi.org/10.1134/s0869593806010060>
- Svensson A., Andersen K., Bigler M., Clausen H.B., Dahl-Jensen D., Davies S.M., Johnsen S.J., Muechler R., Parrenin F., Rasmussen S.O., Röthlisberger R., Seierstad I., Steffensen J.P. and Vinther B.M. 2008.** A 60 000 year Greenland stratigraphic ice core chronology. *Climate of the Past*, **4**: 47–57. <https://doi.org/10.5194/cp-4-47-2008>
- Taylor J.R. 1998.** Evolution of energetic strategies in shrews. In: J.M. Wójcik and M. Wolsan (Eds). Evolution of Shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża: 309–346.
- Ulitko A.I. 2006.** Holocene mammals from the karst cavities of the Middle Urals. In: A.B. Savinetsky (Ed.). Dynamics of Modern Ecosystems in the Holocene. Proceedings of the Russian Scientific Conference, 2–3 February 2006. KMK, Moscow: 243–247. [In Russian].
- Van Valen L. 1971.** Adaptive zone and the orders of mammals. *Evolution*, **25**: 420–428. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1971.tb01898.x>
- Van Valen L. 1973.** A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, **1**: 1–30. <https://doi.org/10.7208/9780226115504-022>
- Vasil'ev A.G. 2021.** Conception of morphoniche and evolutionary ecology. KMK Scientific Press, Moscow, 315 p. [In Russian, with English summary].
- Voyta L.L., Omelko V.E., Tiunov M.P. and Vinokurova M.A. 2021.** When beremendiin shrews disappeared in East Asia, or how we can estimate fossil redeposition. *Historical Biology*, **33**: 2656–2667. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1822354>
- Voyta L.L., Omelko V.E., Tiunov M.P., Petrova E.A. and Kryuchkova L.Yu. 2022.** Temporal variation in soricid dentition: which are first – qualitative or quantitative features? *Historical Biology*, **34**: 1901–1915. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1986040>
- Werdelin L. and Wesley-Hunt G.D. 2014.** Carnivoran ecomorphology: patterns below the family level. *Annales Zoologici Fennici*, **51**: 259–268. <https://doi.org/10.5735/086.051.0224>
- Whitaker J.O. and Richards R.L. 2005.** Shrews of Indiana: Late Pleistocene to present. In: J.F. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer and B.I. Sheftel (Eds).

- Advances in the biology of Shrews. Vol. 2. International Society of Shrew Biologists, New York: 9–29.
- Zaitsev M.V. 1992.** Insectivorous mammals of the Late Anthropogen of the Southern Urals. In: I.S. Smirnov (Ed.). History of modern fauna of the Southern Urals. UrO RAN, Sverdlovsk: 61–80. [In Russian].
- Zaitsev M.V. 1998.** Late Anthropogene Insectivora from the South Urals with a special reference to diagnostics of red-tooth shrews of the genus *Sorex*. In: J.J. Saunders, B.W. Styles and G.F. Baryshnikov (Eds). Quaternary paleozoology in the Northern Hemisphere. Illinois State Museum Scientific Papers. Vol. 27. Illinois State Museum, Springfield: 145–158.
- Zaitsev M.V. and Osipova V.A. 2005.** Taxonomy of middle and late Pleistocene shrews from the Northern Caucasus. In: J.F. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer and B.I. Sheftel (Eds). Advances in the biology of Shrews. Vol. 2. International Society of Shrew Biologists, New York: 49–62.
- Zaitsev M.V. and Rzebik-Kowalska B. 2003.** Variation and taxonomic value of some mandibular characters in red-toothed shrews of the genus *Sorex* L. (Insectivora, Soricidae). *Russian Journal of Theriology*, 2: 97–104. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.2.2.04>
- Zaitsev M.V., Voyta L.L. and Sheftel B.I. 2014.** The mammals of Russia and adjacent territories. Lipotyphlans. Nauka, Saint Petersburg, 391 p. [In Russian].
- Zazhigin V.S. and Voyta L.L. 2019.** Northern Asian Pliocene–Pleistocene beremendiin shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of *Beremendia*. *Journal of Paleontology*, 93: 1234–1257. <https://doi.org/10.1017/jpa.2019.51>
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004.** Geometric morphometrics for biologists: A Primer. Elsevier Academic Press, Amsterdam, 437 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-778460-1.x5000-5>

Приложение 1. Код оболочки «R-статистика» для визуализации различий между видами *Sorex* по форме m1 с использование пакетов Morpho и RGL

Appendix 1. R-script for visualization of differences between *Sorex* species through the m1 shape transformation using Morpho and RGL Packages

#Использована оболочка RStudio, PBC, ver. 1.3.1056#

#Used RStudio, PBC, ver. 1.3.1056#

###

#(1) Загрузка пакетов:

#(1) Loading libraries:

library(morpho)

library(rgl)

#

#(2) Указание рабочей папки:

#(2) Set the working directory:

setwd("D:/YandexDisk/.../ZIN_Proc/R-shape/")
getwd()

#

#(3) Загрузка файла 3D-модели референсного объекта в формате PLY (Stanford Triangle Format):

Примечание 1: Используется функция 'file2mesh' (Morpho Package v. 2.8; Schlager 2021: 45)

Примечание 2: В качестве референсного объекта используется 3D-модель реального зуба (ZIN 92408, *S. unguiculatus*), наиболее близко расположенного к позиции консенсуса (координаты консенсуса в морфопространстве $x = 0, y = 0$).

#(3) Loading a mesh file of the reference specimen in PLY (Stanford Triangle Format):

Note 1: The 'file2mesh' function is used (Morpho Package v. 2.8; Schlager 2021: 45).

Note 2: Three-dimensional model of *S. unguiculatus* (ZIN 92408) was determined as a reference object for visualization procedure due to its closest position to the consensus configuration (consensus position in the PCA morphospace is $x = 0, y = 0$).

reference_mesh<-file2mesh("92408_isoR_B2-2x_sin-6-80_m1_surf.ply")

#

#(4) Загрузка конфигурации 3D-меток для референсного объекта (ZIN 92408, *S. unguiculatus*) и целевых объектов (target1, target2):

Примечание 3: Используется функция 'read.table' (Utils, ver. 3.6.2).

Примечание 4: В качестве целевых объектов взяты *S. daphaenodon* (target1; отрицательная область PC1; Рис. 4A)/*S. minutissimus* (target2; положительная область PC1; Рис. 4B).

#(4) Loading a three-dimensional landmarks configuration for the reference (ZIN 92408, *S. unguiculatus*) and target specimens (target1, target2):

Note 3: The 'read.table' function is used (Utils, ver. 3.6.2).

Note 4: Targets are *S. daphaenodon* (target1; negative end of PC1; Fig. 4A)/*S. minutissimus* (target2; positive end of PC1; Fig. 4B).

```
reference<-as.matrix(read.table("92408_
ungR_B2-2x_sin-6-80_surf.lmk",sep="
",dec=".")[,2:4])
target1<-as.matrix(read.table("93569_dphR_
A1-3x_sin-6-40_surf.lmk",sep=" ",dec=".")
[,2:4])
target2<-as.matrix(read.table("89557_
mssR_A2-1xx_sin-4-00_surf.lmk",sep=" ",
dec=".")[,2:4])
```

#

##(5) Процедура наложения (superimposition) конфигураций 3D-меток двух целевых объектов для визуализации различий:

Примечание 5: перед процедурой наложения необходимо провести стандартизацию размера (выделение centroid size: функция 'centsiz'; Claude 2008: 140) и стандартизацию взаимного положения 3D-меток целевых объектов (функция 'trans1'; Claude 2008: 149).

#(5) Superimposition of the three-dimensional landmarks configuration of two targets for the visualization of differences:

Note 5: Before the superimposition, we need to standardize the size (extracting the centroid size via the 'centsiz' function; Claude 2008: 140) and the mutual position of landmarks of the targets ('trans1' function; Claude 2008: 149).

#(5a) Стандартизация размера:

```
#(5a) Size standardization:
centsiz<-function(M)
{p<-dim(M)[1]
size<-sqrt(sum(apply(M, 2,var))*(p-1))
list("centroid_size" = size,"scaled" = M/size)}
```

#

#(5b) Стандартизация положения:

```
#(5b) Position standardization:
trans1<-function(M)
{scale(M,scale=F)}
```

#

#(5c) Совмещение двух наборов 3D-меток производится с использованием функции 'ild2' (Claude 2008: 155):

#(5c) Matching two target configurations via the 'ild2' function (Claude 2008: 155):

```
ild2<-function(M1, M2)
{sqrt(apply((M1-M2)^2, 1, sum)))}
```

#

#(5d) Процедура наложения двух позиций 3D-меток через прокрустов анализ (функция 'pPsup'; Claude 2008: 155):

#(5d) Superimposition procedure for two landmark sets using the Procrustes analysis ('pPsup' function; Claude 2008: 155):

```
pPsup<-function(M1, M2)
{k<-ncol(M1)
Z1<-trans1(centsiz(M1)[[2]])
Z2<-trans1(centsiz(M2)[[2]])
sv<-svd(t(Z2)%*%Z1)
U<-sv$v; V<-sv$u; Delt<-sv$d
sig<-sign(det(t(Z1)%*%Z2))
Delt[k]<-sig*abs(Delt[k]); V[,k]<-sig * V[,k]
Gam<-U%*%t(V)
beta<-sum(Delt)
list(Mp1=Z1%*%Gam,Mp2=Z2, rotation=Gam,DP=sqrt(sum(ild2(Z1%*%Gam,
Z2)^2)),rho=acos(beta))
sup<-pPsup(target1, target2)
```

#

##

#(6) Процедура трансформации референсного объекта *S. unguiculatus* под конфигурацию целевого объекта *S. daphaenodon*, а затем под конфигурацию *S. minutissimus*:

#(6) We warp the reference configuration of *S. unguiculatus* onto the target configuration of *S. daphaenodon* and further on the target configuration of *S. minutissimus*:

```
daphaenodon_target1<-tps3d(reference_
mesh, reference, sup$Mp1)
minutissimus_target2<-tps3d(reference_
mesh, reference, sup$Mp2)
```

#

#(7) Получение визуализации «обновленной» модели зуба *S. daphaenodon* с собственной конфигурацией ориентиров (красные метки) и отличиями (синие метки) в сторону противоположного конца оси главных компонент. «Обновленная» модель создается из преобразованной модели референса (Schlager 2017). Парные положения меток (красный/синий) соединяются векторами (синий). Для получения векторов для каждой пары меток была использована процедура «петли» (для пар меток с 1-й по 8-ю). Модель показана прозрачным серым цветом (прозрачность по параметру альфа = 0.3):

#(7) Obtaining the visualisation of the “renewed” mesh of *S. daphaenodon* with own landmarks configuration (red) and transformations (blue) toward the opposite end of the PC axis. The “renewed” mesh is produced from the transformed reference mesh (Schlager 2017). Two landmark positions (red/blue) are connected by vectors (blue). The vectors produced use a loop procedure (for the 1st to 8th landmark pairs). The mesh is coloured by slightly transparent grey (alpha = 0.3):

```
shade3d(daphaenodon_target1, color="grey",
alpha=0.3)
plot3d(sup$Mp1, aspect="iso", type="s",
size=1.6, col="red", add=T)
plot3d(sup$Mp2, aspect="iso", type="s",
size=1.1, col="blue", add=T)
```

```
for (i in 1:8) {lines3d(rbind(sup$Mp1[i,],
sup$Mp2[i,]), col="blue", lwd=30)}
```

#

#(8) Сохранение двумерного изображения в формате PNG (Рис. 4: A2):

#(8) Saving the 2D-image as PNG file (Fig. 4: A2):

```
rgl.snapshot("daphaenodon.png", fmt = "png",
top = TRUE)
```

#

#(9) Повторяем процедуру визуализации для *S. minutissimus* (Рис. 4: B2):

#(9) Repeating the procedure for *S. minutissimus* (Fig. 4: B2):

```
rgl.clear()
shade3d(minutissimus_target2, color="grey",
alpha=0.3)
plot3d(sup$Mp2, aspect="iso", type="s",
size=1.6, col="blue", add=T)
plot3d(sup$Mp1, aspect="iso", type="s",
size=1.1, col="red", add=T)
for (i in 1:8) {lines3d(rbind(sup$Mp1[i,],
sup$Mp2[i,]), col="blue", lwd=30)}
```

```
rgl.snapshot("minutissimus.png", fmt = "png",
top = TRUE)
```

#

###