



Обзор актуальных задач и современных подходов в изучении рецентных и ископаемых землероек (Soricomorpha: Soricidae): происхождение современных подсемейств и разнообразие Crocidosoricinae

Л.Л. Войта

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

Представлена 16 августа 2021; после доработки 5 октября 2021; принята 8 октября 2021

РЕЗЮМЕ

Обзор посвящен обсуждению актуальных вопросов происхождения современных подсемейств землероек – Soricinae Fischer, 1817 и Crocidurinae Milne-Edwards, 1868 (Soricomorpha: Soricidae), а также рассмотрению вариантов использования морфологического анализа для поиска предковых групп современных землероек внутри вымершего подсемейства Crocidosoricinae Reumer, 1987. Приводятся данные по таксономическому составу подсемейства Crocidosoricinae и предварительные результаты сравнительного анализа неогеновых *Miosorex* Kretzoi, 1959 и *Shargainosorex* Zazhigin et Voyta, 2018 (Crocidosoricinae) с представителями Soricinae и Crocidurinae по форме первого верхнего моляра М1 в качестве примера для обоснования актуальных задач в этой области. На примере отдельных групп обсуждаются проблемы соотношения молекулярных и морфологических данных. Описываются современные подходы геометрической морфометрии, которые в интеграции с филогенетическими данными позволяют оценить степень выраженности филогенетического сигнала при анализе формы морфологических структур. Описаны возможные перспективы практического применения этих подходов для исследования ископаемого материала и поиска предковых линий современных землероек среди Crocidosoricinae.

Ключевые слова: Crocidurinae, Crocidosoricinae, геометрическая морфометрия, морфология, реконструкция филогении, Soricidae, Soricinae, таксономия, филогенетический сигнал

Review of the current objectives and modern approaches to studying extant and extinct shrews (Soricomorpha: Soricidae) investigation: the origin of the modern subfamilies and diversity of Crocidosoricinae

L.L. Voyta

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: leonid.voyta@zin.ru

Submitted August 16, 2021; revised October 5, 2021; accepted October 8, 2021

ABSTRACT

The current review is devoted to topical issues of the origin of modern shrew' subfamilies Soricinae Fischer, 1817 and Crocidurinae Milne-Edwards, 1868 (Soricomorpha: Soricidae), as well as to the consideration of the possibility of using morphological analysis to search for ancestral groups of modern soricine and crocidurine shrews within the extinct subfamily Crocidosoricinae Reumer, 1987. The data on the taxonomic composition of the Crocidosoricinae subfamily and the preliminary results of a comparative analysis of the Neogene shrews *Miosorex* Kretzoi, 1959 and *Shargainosorex* Zazhigin et Voyta, 2018 (Crocidosoricinae) shrews with the representatives of

Soricinae and Crocidurinae according to the shape of the first upper molar M1 are presented as an example to substantiate urgent problems in this area. The problem of relations of molecular and morphological data are discussed using individual groups as examples. Modern approaches of geometric morphometry are described, which together with phylogenetic data allow assessing the expression of the phylogenetic signal when analysing the shape of morphological structures. Possible prospects for the practical application of these approaches for the study of fossil material and the search for ancestral lineages of modern shrews among Crocidosoricinae are described.

Key words: Crocidurinae, Crocidosoricinae, geometric morphometrics, morphology, phylogeny reconstruction, Soricidae, Soricinae, taxonomy, phylogenetic signal

СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ НА РЕЦЕНТНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СЕМЕЙСТВА SORICIDAE

Землеройки семейства Soricidae Fischer, 1817 (Mammalia: Soricomorpha) – одна из наиболее интересных и сложных для изучения групп млекопитающих. По современной системе, основанной на мультигенном молекулярном анализе, землероек включают в кладу Laurasiatheria и отряд Eulipotyphla (Upham et al. 2019). Последняя сводка по мировой фауне – Mammal Species of the World 2005 (MSW-2005) – включает 376 видов ныне живущих землероек, объединенных в 26 родов и 3 подсемейства: Soricinae Fischer, 1817, Crocidurinae Milne-Edwards, 1868 и Myosoricinae Kretzoi, 1965 (Hutterer 2005; Wilson and Reeder 2005). К настоящему моменту активная разработка молекулярной филогении группы и широкое внедрение молекулярно-генетических методов в систематику привело, с одной стороны, к росту таксономического разнообразия – в сводке 2018 г. (Burgin and He 2018) указаны уже 448 видов землероек; с другой стороны – к вопросам о валидности морфологических диагнозов надвидовых таксонов.

Надвидовая таксономия современных подсемейств и описание криптического разнообразия после MSW-2005

Подсемейство Crocidurinae считается крупнейшим среди современных Soricomorpha Gregory, 1910. На 2005 г. оно включало 209 видов или около 60% всего современного разнообразия Soricidae (Hutterer 2005). В период с 2005 г. по настоящий момент описано более 25 новых для науки афротропических и азиатских таксонов Crocidurinae (Jenkins et al. 2007; Meegaskumbura et al. 2007; Abramov et al. 2008; Jenkins et al. 2009; Esselstyn and Goodman 2010; Jenkins et al.

2010, 2013; Lavrenchenko et al. 2016; Demos et al. 2017; Zhang et al. 2019; Konečný et al. 2020; Yang et al. 2020; Kamalakannan et al. 2021 и др.), среди которых описан второй вид рода уникальных «бронированных» землероек *Scutisorex* Thomas, 1913 – *S. thori* Stanley et al., 2013 (Stanley et al. 2013), а также новый род – *Palawanosorex* Hutterer et al., 2018 (Hutterer et al. 2018). Ряд авторов считает, что таксономическое разнообразие белозубок, особенно в слабо изученных районах Юго-Восточной Азии и Африки, недооценено в силу ограниченности методов анализа, основанных на морфологических подходах. Применение молекулярно-генетических подходов дает возможность выявлять криптическое разнообразие подсемейства (Chen et al. 2020). Нередко при выявлении «криптических видов» возникает дилемма между наличием значимых генетических дистанций и необходимостью следовать требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры (ICZN 2004) и, соответственно, готовить диагноз нового таксона в отсутствие четких морфологических отличий при сравнении. В такой ситуации некоторые авторы (Seríaco et al. 2015) стали включать в диагнозы различия по нуклеотидному составу определенной варьирующей части гена.

Другая ситуация – когда таксономически значимые морфологические различия не поддерживаются генетическими дистанциями, обычно рассматриваются с позиции высокой пластичности морфологических признаков и не влекут за собой принятия таксономических решений. Хотя в ряде случаев авторы все-таки описывают новые таксоны, опираясь на гипотезы несогласованности морфологических и молекулярных изменений в группах популяций под действием средовых воздействий, как это было предложено для яванских *Crocidura* Wagler, 1832 (Demos et al. 2017). Еще ранее, с 2008 г. (Meegaskumbura

and Schneider 2008), для белозубковых стали рассматривать возможную связь между криптическим разнообразием, проявлением предкового полиморфизма и гибридизацией. Свежая работа 2020 г. по описанию новых видов эфиопских эндемичных белозубок вновь ставит вопрос о возможной межвидовой гибридизации, выявляемой молекулярными методами и, вероятно, сказывающейся и на морфологических параметрах отдельных популяций *Crocidura* (Konečný et al. 2020). Подобная активная работа с описанием новых таксонов и попытками оценить масштабы криптического разнообразия (см. Bannikova et al. 2017) ведется в отношении подсемейства Soricinae. После 2005 г. было описано более десятка новых рецентных таксонов (Woodman 2010; Matson and Ordóñez-Garza 2017; He et al. 2018; Diersing 2019; Andino-Madrid et al. 2020; Camargo and Álvarez-Castañeda 2020 и др.), среди которых – два новых рода: *Pseudosoriculus* Abramov et al., 2017 (Abramov et al. 2017) и *Parablarinella* Bannikova et al., 2019 (Bannikova et al. 2019).

Молекулярная филогения и морфологические диагнозы

Перечисленные выше исследования являются в основном накоплением новых данных по таксономическому разнообразию землероек и мало что дают для понимания эволюции группы. Даже те работы, которые рассматривают вопросы устойчивого смещения состояний морфологических признаков при потоке генов (Demos et al. 2017) или возможного проявления гибридизации (Meegaskumbura and Schneider 2008; Konečný et al. 2020), лишь констатируют феномены без рассмотрения возможных эволюционных сценариев. В этой ситуации значительный интерес представляют исследования, рассматривающие филогенетические отношения больших групп, которые в конечном итоге формируют наше представление о составе той или иной группы, ее генеалогии (филогения *s. str.*) с возможным выходом в построение общей системы подсемейств. Здесь наиболее важной работой, которая до сих пор вызывает много обсуждений, является молекулярная филогения белозубок Дубея с соавторами (Dubey et al. 2008). Эта работа, как было упомянуто выше, привела к возникновению вопроса об

объективности / валидности системы Crocidurinae, опубликованной Хуттерером (Hutterer 2005). На основании анализа нескольких молекулярных маркеров авторы показали полифилию рода *Crocidura*, внутри азиатской клады которого помещается *Diplomesodon* Brandt, 1852, и полифилию рода *Suncus* Ehrenberg, 1832, который разделился на две группы: азиатскую *Suncus* и афротропическую, объединяющую африканских представителей *Suncus* и *Sylvisorex* Thomas, 1904. Более современное исследование (Upham et al. 2019) подтвердило выводы Дубея о полифилии *Crocidura* (включив внутрь рода, кроме *Diplomesodon*, еще и афротропический род *Paracrocidura* Heim de Balsac, 1956) и полифилии *Suncus* (с разделением на азиатскую и афротропическую клады и с добавлением африканских родов *Ruwenzorisorex* Hutterer, 1986, *Scutisorex* и азиатского рода *Feroculus* Kelaart, 1852).

За некоторым исключением (см. систему Банниковой и Лебедева [Bannikova and Lebedev] 2012; Burgin 2018) эти результаты не имели таксономических последствий, так как сами авторы (Dubey et al. 2008: 960) со ссылкой на Браммитта (Brummitt 2002) предложили «следовать менее строгому определению родов». Шефтель (Shetel 2018) сохранил родовой статус *Diplomesodon* в новой сводке Handbook of the Mammals of the World 2018. В системе Апхема (Upham et al. 2019) присутствуют привычные названия таксонов, например, *Diplomesodon pulchellum* Lichtenstein, 1823, *Paracrocidura schoutedeni* Heim de Balsac, 1956, *Suncus megalura* Jentink, 1888 и др. Тем не менее за проблемой применимости в надвидовой таксономии строгого (или менее строгого) критерия монофилии лежит более глобальная проблема несогласованности между результатами молекулярной филогении, показывающей минимальные генетические дистанции между *Crocidura* и *Diplomesodon*, при наличии между ними четких морфологических различий, выражающихся, например, в количестве верхних антемоляров.

Менее очевидна такая несогласованность в отношениях между таксонами белозубковых с четырьмя верхними антемолярами A1–A4 (*Suncus*, *Sylvisorex* и др.). Другие примеры несогласованности между молекулярными и морфологическими параметрами наблюдаются в обширном роде *Sorex* Linnaeus, 1758 (Soricinae),

где хорошо морфологически очерченные виды, заслуживающие выделения в отдельные подроды, например, *Stroganovia* Yudin, 1989 для *S. daphaenodon* Thomas, 1907 (Юдин [Yudin] 1989), по молекулярным данным (Bannikova et al. 2018) входят в широко трактуемую группу «*aganeus*». Анализ подобных ситуаций позволяет сделать вероятный вывод о том, что морфологические признаки, включая такие «хорошие» признаки, как количество антемоляров (*Crocidae*) или форма четвертого верхнего премоляра P4 (*Soricini* Fischer, 1817), гомопластичны и подвержены быстрым адаптивным изменениям. По большому счету молекулярные результаты (Dubey et al. 2008; Bannikova et al. 2018; Upham et al. 2019) обесценивают устоявшиеся морфологические признаки для использования их в диагнозах родов и подродов. Это порождает ряд вопросов, например: как оценить степень пластичности морфологических признаков и есть ли способы выявить менее пластичные признаки?

Если использование молекулярных методов для изучения разных аспектов межгрупповых и внутригрупповых отношений, изменчивости, филогении *s. str.* и даже для видового определения современного материала на настоящий момент является наиболее предпочтительным для широкого круга прикладных исследовательских задач, то для изучения ископаемых материалов применение морфологических подходов и анализа признаков остается пока единственным широко доступным источником актуальных данных, несмотря на современные успехи анализа ископаемой ДНК (Kosintsev et al. 2018; van der Valk et al. 2021). Тогда возникает еще один важный момент, снова возвращающий нас к несогласованности или «обесцененным» морфологическим признакам, а именно: как поступать при анализе морфологического разнообразия в ископаемом материале? Поскольку любой анализ ископаемого материала начинается с поиска и исследования современных аналогов (Шер [Sher] 1999), то в область морфологических исследований ископаемого материала чаще всего включаются и современные материалы, обеспечивая доступный уровень актуализации. «Обесцененные» морфологические признаки, выявленные на рецентном материале, теоретически не могут использоваться для принятия таксономических решений на

ископаемом материале. Как к этому относиться?

Один из возможных вариантов ответа на этот вопрос можно найти у Симпсона, который говорил об отсутствии точных аналогий между вымершими и рецентными формами, что исключает прямой перенос закономерностей и выводов с рецентных видов на ископаемые, но позволяет независимо использовать морфологию для описания ископаемых материалов. Прямая цитата Симпсона (Simpson 1970: 2) относится к фрагментированным остаткам скелета и зубной системы позднечетвертичных южноамериканских *Argyrolagidae* Ameghino, 1904 (*Metatheria*), но это может быть актуально для многих других ископаемых групп, а именно: «<...> каждая часть явно была *sui generis* [уникальна], в отличие от всего известного. <...> несмотря на эту уникальность, каждая часть имела определенные (конвергентные, как мы теперь знаем) более широкие сходства с различными не связанными друг с другом группами млекопитающих».

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПОДСЕМЕЙСТВ И РАЗНООБРАЗИЕ *CROCIDOSORICINAE*

Надродовое разнообразие ископаемой фауны *Soricidae* до 2002 г. включало, как минимум, четыре устоявшихся подсемейства: *Heterosoricinae* Viret et Zapfe, 1951, *Crocidosoricinae*, *Limnoscinae* Repenning, 1967 и *Allosoricinae* Fejfar, 1966. Хотя МакКенна (McKenna and Bell 1997) не принимал концепцию *Crocidosoricinae* – группы, вмещающей, по мнению Роймера (Reumer 1987, 1989), неизвестные предковые линии современных *Soricinae* и *Crocidae*, на сегодня это подсемейство стабильно включается в состав *Soricidae* (Reumer 1998; Lopatin 2006; Ziegler 2006; van Dam et al. 2011; Hugueney and Maridet 2011; Hugueney et al. 2012; van den Hoek Ostende et al. 2012; Kliemann et al. 2013; Zazhigin and Voyta 2018). С другой стороны, подсемейство *Heterosoricinae* в определенный момент стали рассматривать в ранге самостоятельного семейства (Reumer 1987, 1998; Smith and van den Hoek Ostende 2006; Kliemann et al. 2014), что также не является общепризнанным (Storch and Qiu 2004; Lopatin 2006; Ziegler et al. 2007; Ziegler 2009). В 2002 г.

Лопатин описал палеогеновую землеройку *Soricolestes* Lopatin, 2002 и новое (пятое) подсемейство землероек – подсемейство Soricolestinae Lopatin, 2002 (Лопатин [Lopatin] 2002; Lopatin 2006). В одной из двух современных альтернативных гипотез происхождения Soricidae *Soricolestes* рассматривается как промежуточное звено между палеогеновыми азиатскими никтитеридами *Eosoricodon* Lopatin, 2005 (Nyctitheriidae Simpson, 1928; см. Lopatin 2005, 2006) и настоящими землеройками. Другая (более ранняя) гипотеза связывает Soricidae с палеогеновыми ламбодонтными Apternodontidae Matthew, 1910 (см. Asher et al. 2002).

Известное родовое разнообразие ископаемых Soricidae составляет около 60 родов (McKenna and Bell 1997; Reumer 1998; Lopatin 2006), что более чем в два раза превышает рецентное родовое разнообразие. Оценить количество видов затруднительно, но поскольку ископаемая фауна только Европы включала около 190 видов (см. Rzebik-Kowalska 1998), то видовое разнообразие палеогеновых, неогеновых и четвертичных Soricidae, вероятно, было сопоставимо с современным или даже превышало его.

Одним из наиболее актуальных вопросов на протяжении длительного времени является происхождение современных подсемейств, а именно – Soricinae, Crocidurinae и Myosoricinae. Единственным претендентом на роль подсемейства, включающего предков современных групп, считается Crocidosoricinae (Reumer 1989; Butler 1998; Storch et al. 1998), так как другие четыре подсемейства (Soricolestinae, Heterosoricinae, Limnoscinae и Allosoricinae) слишком специализированы.

В настоящее время Crocidosoricinae включает 17 родов, из которых 6 известны из палеогена: *Taatsinia* Ziegler et al., 2007 (ранний олигоцен Азии); *Srinitium* Hugueney, 1976 (поздний олигоцен Европы); *Tavoonyia* Ziegler et al., 2007 (ранний олигоцен Азии); *Ulmensia* Ziegler, 1989 (поздний олигоцен Европы); *Crocidosorex* Lavocat, 1951 (поздний олигоцен, ранний и средний миоцен Европы); *Oligosorex* Kretzoi, 1959 (поздний олигоцен, ранний и средний миоцен Европы). Остальные 11 родов известны из неогена: *Carposorex* Crochet, 1975 (ранний миоцен Европы); *Florinia* Ziegler, 1989 (ранний миоцен Европы); *Aralosorex* Lopatin, 2004 (ранний миоцен

Азии); *Miocrocidosorex* Lopatin, 2004 (ранний миоцен Азии); *Soricella* Doben-Florin, 1964 (ранний миоцен Европы); *Clapasorex* Crochet, 1975 (ранний и средний миоцен Европы); *Lartetium* Ziegler, 1989 (ранний и средний миоцен Европы, средний миоцен Африки); *Miosorex* Kretzoi, 1959 (ранний и средний миоцен Европы), *Meingensorex* Hugueney et Maridet, 2011 (ранний миоцен Европы), *Turiasorex* van Dam et al., 2011 (средний и поздний миоцен Европы) и *Shargainosorex* (средний миоцен Азии). Все представители подсемейства вымерли к концу миоцена.

Несмотря на богатое таксономическое разнообразие, до настоящего момента нет более или менее точных представлений о том, какой из известных родов мог быть связан с происхождением современных групп. Проблема поиска предковых линий внутри Crocidosoricinae связана, с одной стороны, с фрагментированностью материала, т.е. для многих видов не известны, например, верхние коренные зубы (*Crocidosorex*, *Carposorex*) или количество нижних антемоляров (*Aralosorex*, *Turiasorex*); с другой стороны, это связано с мозаичностью признаков, и здесь название подсемейства прямо отражает одновременное присутствие в диагнозах морфологических признаков белозубковых и бурозубковых в разных комбинациях. Единственная относительно современная попытка связать роды Crocidosoricinae с Soricinae и Crocidurinae была принята МакКенной (McKenna and Bell 1997), который, не принимая концепцию Crocidosoricinae, предложенную Роймером в 1987 г. (Reumer 1987), распределил известные на тот момент роды между Soricinae и Crocidurinae. К первому подсемейству он отнес *Srinitium*, *Crocidosorex*, *Ulmensia*, *Carposorex*, *Lartetium*, *Clapasorex* и *Florinia*, ко второму – *Soricella*, *Miosorex* и *Myosorex*. Причины такого разделения не пояснены.

Для примера предлагаю рассмотреть варианты интерпретации миоценовых ископаемых остатков, которые можно было бы связать (и в некоторых случаях, их связывают) с Crocidurinae. Наиболее древними остатками, ассоциируемыми с белозубковыми, долгое время считались неопределенные формы Crocidurinae gen. et sp. indet. из двух среднемиоценовых (Koçgazi и Sofça, MN 7/8) и одного позднемиоценового (Kavurka, MN 13) турецких местонахождений (Engesser 1980; Storch et al. 1998).

Другая неопределенная форма *Crocidurinae* gen. et sp. indet. (Sesé 1980) из испанского среднемиоценового местонахождения Casas Altas (MN 9) была впоследствии описана как новый род *Crocidosoricinae* – *Turiasorex* van Dam et al., 2011 (van Dam et al. 2011). В 2020 г. Флинн с соавторами (Flynn et al. 2020) сделал обзор раннемиоценовых находок *Crocidurinae* из местонахождений в Пакистане (см. ниже). Батлер (Butler 1998) также отмечал среднемиоценовые находки *Lartetium* (см. также Hugueney et al. 2015) и остатки представителей современного рода *Myosorex* из отложений конца среднего миоцена в Африке, но ни один из этих родов в настоящее время не ассоциируется с белозубковыми (Hutterer, 2005; Furió et al. 2007). Кроме того, МакКенна (McKenna and Bell 1997) отнес *Lartetium* к *Soricinae*. Все более поздние плиоценовые и плейстоценовые находки принадлежали уже современным родам (Butler and Greenwood 1979; Butler et al. 1989; Butler 1998; Storch et al. 1998; Furió et al. 2007; Mészáros et al. 2020).

Таким образом, попытки связать предполагаемую предковую группу с современными представителями через географию (пример по Butler 1998 – появление *Lartetium* в Африке могло свидетельствовать о возможном появлении и предковых форм для *Crocidurinae*) или возможное морфологическое отдаленное сходство (некоторые признаки *Myosorex*) оказались безрезультатными по причине отсутствия понимания, как белозубковые выглядели в миоцене, например, Азии. Все африканские миоценовые находки считаются не связанными с *Crocidurinae*, но уже в плиоцене представители современных родов определяются как настоящие *Suncus*, *Sylvisorex* и *Crocidura*. Молекулярные данные позволяют оценить примерное время обособления родов и вероятный регион их происхождения. Однако здесь возникает затруднение, так как молекулярные часы, позволяющие оценивать время дивергенции групп, калибруются по фактическим палеонтологическим находкам и оценкам их геологического и/или абсолютного возраста.

В случае с *Crocidurinae* у нас нет точных данных по миоценовым находкам, потому что мы не отличаем белозубок внутри известных *Crocidosoricinae* от других линий землероек, либо миоценовые остатки вообще никак не определены

и указываются как «gen. et sp. indet.». В такой ситуации молекулярные часы могут быть откалиброваны по геологическим событиям, связанным с возникновением или исчезновением миграционных путей между Европой, Азией и Африкой (см. Cosson et al. 2005) и/или некоторым известным находкам, ассоциируемым с разделением тех или иных групп, не относящихся прямо к исследуемой группе. В частности, молекулярные часы в работе Дубея с соавторами (Dubey et al. 2007, 2008) были откалиброваны условно по отдаленному событию расхождения *Soricinae* и *Crocidurinae* (около 20 млн. лет, ранний миоцен), основанному на раннемиоценовой находке «?Hemisorex sp.» (BSP 1980 XXXII 329) из немецкого местонахождения Stubersheim 3 (MN 3–4; Ziegler 1989), интерпретируемой Роймером как самая ранняя находка *Soricinae* (Reumer 1994). Вторая дата была основана на наиболее ранней находке *Crocidura* в Европе (5.3 млн лет, ранний плиоцен) по данным Жебик-Ковальской (Rzebik-Kowalska 1998). При использовании этих двух дат с интервалом около 15 млн лет Дубей с соавторами произвели расчет времени дивергенции аналитическими способами (Fumagalli et al. 1999; Dubey et al. 2008). Таким образом, была получена дата расхождения *Myosoricinae* и *Crocidurinae* – около 16.5 млн лет (Dubey et al. 2007). Это расхождение (средний миоцен, MN 5) предшествовало турецким находкам *Crocidurinae* gen. et sp. indet. (средний миоцен, MN 7/8, см. Butler 1998) и испанским находкам *Turiasorex* (MN 7/8–9; van Dam et al. 2011) и попадает в период существования морфологически разнообразных групп *Crocidosoricinae*, таких как *Soricella*, *Florinia*, *Lartetium* и *Miosorex* (Furió et al. 2007: 1027). В новом исследовании Флинна и др. (Flynn et al. 2020) авторы, основываясь на богатом ископаемом средне- и позднемиоценовом материале из разновозрастных слоев местонахождения Сивалик (Siwalik, Potwar Plateau) в Пакистане, предлагают новые даты для калибровки молекулярных часов для *Crocidurinae*. По их данным наиболее ранняя азиатская находка «cf. *Crocidura* sp.» (слои отложений Y733, свита Chinji; и Y311, свита Nagri) датируется интервалом 14 млн лет (средний миоцен). Несколько зубов – изолированный первый нижний левый моляр (YGSP 36182) из слоя Y733, изолированный второй нижний левый моляр

(YGSP 36216) из слоя Y59 и изолированный первый верхний резец (YGSP 36279) из слоя Y641 – датируются интервалом 14–13 млн лет. Если удастся доказать, что указанные остатки действительно принадлежат ранним представителям Crocidurinae, то это будет наиболее точное указание на временной интервал фактического появления этой группы в палеонтологической летописи Азии, и это дало бы требуемое основание гипотезе азиатского происхождения белозубковых (Dubey et al. 2008).

Оценка сходства на основании качественных морфологических признаков и проблемы гомологизации

Для обнаружения сходства между разными группами традиционный подход предполагает сравнительный анализ качественных признаков (см. Smith 1994). При достаточном разнообразии таксономических групп, привлеченных для сравнения, возможно выявить трансформационные ряды состояния признаков (трансформационные серии), что в наиболее продвинутом случае предполагает использование кластического анализа (Kitching et al. 1998; Ziegler 2009; Hugueney and Maridet 2011). Однако при анализе признаков и их описании часто возникает значимая проблема гомологизации отдельных структур. В качестве яркого примера можно привести проблему «гипокона» и «псевдогипокона» трибосфенических коренных зубов млекопитающих. До настоящего момента при изучении землероек исследователям удавалось избегать обсуждения этого вопроса, суть которого сводится к разной позиции бугра на задне-лингвальной части жевательной поверхности моляриформных зубов (M1 и M2, иногда актуально и для P4), на так называемой «полке гипокона» («hypoconal shelf» по: Lopatin 2006: S212; «hypoconal flange» по: Reumer 1984: 4). Позиция оценивается относительно других структур, например, гребня полки гипокона (hypoconal flange ridge) или конца постпротокрысты (poprcr, «postprotocrista» по Lopatin 2006: S212; «distal margin of protocone» по Anemone et al. 2012: 1). Если бугор сдвинут к краю полки гипокона и ассоциирован с гребнем (т.е. с задне-лингвальной частью энтоцингулюма), то это определяется как «настоящий гипокон» («true hypocone» по Anemone et al. 2012); если бугор сдвинут

к центральной части полки и сближен или ассоциирован с дистальной частью протокона, то это определяется как «псевдогипокон» («pseudo-hypocone», *ibid.*).

Со ссылкой на некоторые предварительные работы по развитию этой структуры в разных группах млекопитающих (Black 1978; Hunter and Jernvall 1995) Анемон с соавторами (Anemone et al. 2012) делают заключение о том, что оба варианта проявления могут считаться гипоконном без деления на true и pseudo, если они представлены в виде бугра на «эмаль-дентиновой границе» (EDJ, enamel-dentine junction), а не только на поверхности эмали. Авторы также предложили считать разную относительную позицию гипокона в группах вымерших приматов Adapinae Trouessart, 1879 и Notharctinae Trouessart, 1879 как проявление конвергенции. Такой подход позволяет гомологизировать гипокон в разных связанных группах независимо от его позиции, но с условием того, что это – бугор (как элемент трибосфенического зуба), а не утолщение эмали. Для тестирования этого параметра требуется сравнение структур поверхности эмали (OES, outer enamel surface) и эмаль-дентиновой границы методами компьютерной микрофотографии с отдельной реконструкцией обеих поверхностей OES и EDJ. Анемон с соавторами также предложили проводить такое сравнение на других зубах одноименного ряда (M1–M3).

Другим условием корректной гомологизации будет оценка изменчивости. Элементом такой оценки является рассмотрение вариаций или выраженности (экспрессии) морфологической структуры в пределах одноименного зубного ряда – внутрииндивидуальная изменчивость. Именно внутрииндивидуальная оценка вариаций может дать первоначальные представления о возможном разнообразии состояний признака, которые далее, вероятно, будут обнаружены между таксонами. Это утверждение основывается на модели «каскадного ингибирования» (Kavanagh et al. 2007) – в ходе морфогенеза коренных зубов млекопитающих от первого зуба к третьему количество морфогенетических процессов и/или их продолжительность уменьшается, что в конечном итоге приводит к размерным и структурным различиям между зубами в ряду. Степень выраженности каскадного эффекта связывается авторами с экологическими

и адаптивными контекстами, которые в нашем случае могут объяснить природу межгрупповых различий в выраженности тех или иных структур зуба, подверженных редукции в каскадах реакций. В этом смысле гипокон как эволюционно более поздний элемент трибосфенического зуба (Jernvall 1995; Hunter and Jernvall 1995) в первую очередь подвергается редукции вместе с полкой гипокона. Тогда, вероятно, полное исчезновение гипокона и вторичное его появление может при сравнении разных таксонов в группе показывать отличающиеся относительные позиции бугра, как минимум, в трех возможных состояниях: а) первоначальное положение развитого гипокона; б) редуцированный гипокон вплоть до полного его исчезновения; в) вторичное проявление гипокона с возможными вариациями в размере и относительной позиции.

В известной работе Роймер (Reumer 1984: 99) для землероек показал варианты присутствия (см. выше, а или в) и отсутствия (см. б) гипокона M1 у *Asoriculus gibberodon* (Peténi, 1864) (Soricinae) из разных местонахождений. Мои исследования изменчивости качественных признаков верхних зубов Crocidurinae (Voyta et al. 2021b) с применением анализа OES и EDJ показывают, что среди белозубковых гипокон всегда присутствует, но в двух состояниях – связанным с гребнем полки гипокона (*Suncus megalura*) и отдельно от гребня (*Crocidura yaldeni*), что можно также наблюдать не только между видами или родами, но и в пределах одного вида в промежуток от позднего плейстоцена к современности (Рис. 1Е; подробнее см. Voyta et al. 2021b). В случае не связанного с гребнем состояния гипокон

может иметь отличающиеся положения относительно края зуба (*C. yaldeni* vs. *C. phanluongi*). Многие *Sorex* (Soricinae и другие группы, включая таксоны Crocidosoricinae) не имеют выраженного гипокона (*S. minutissimus*, Рис. 1).

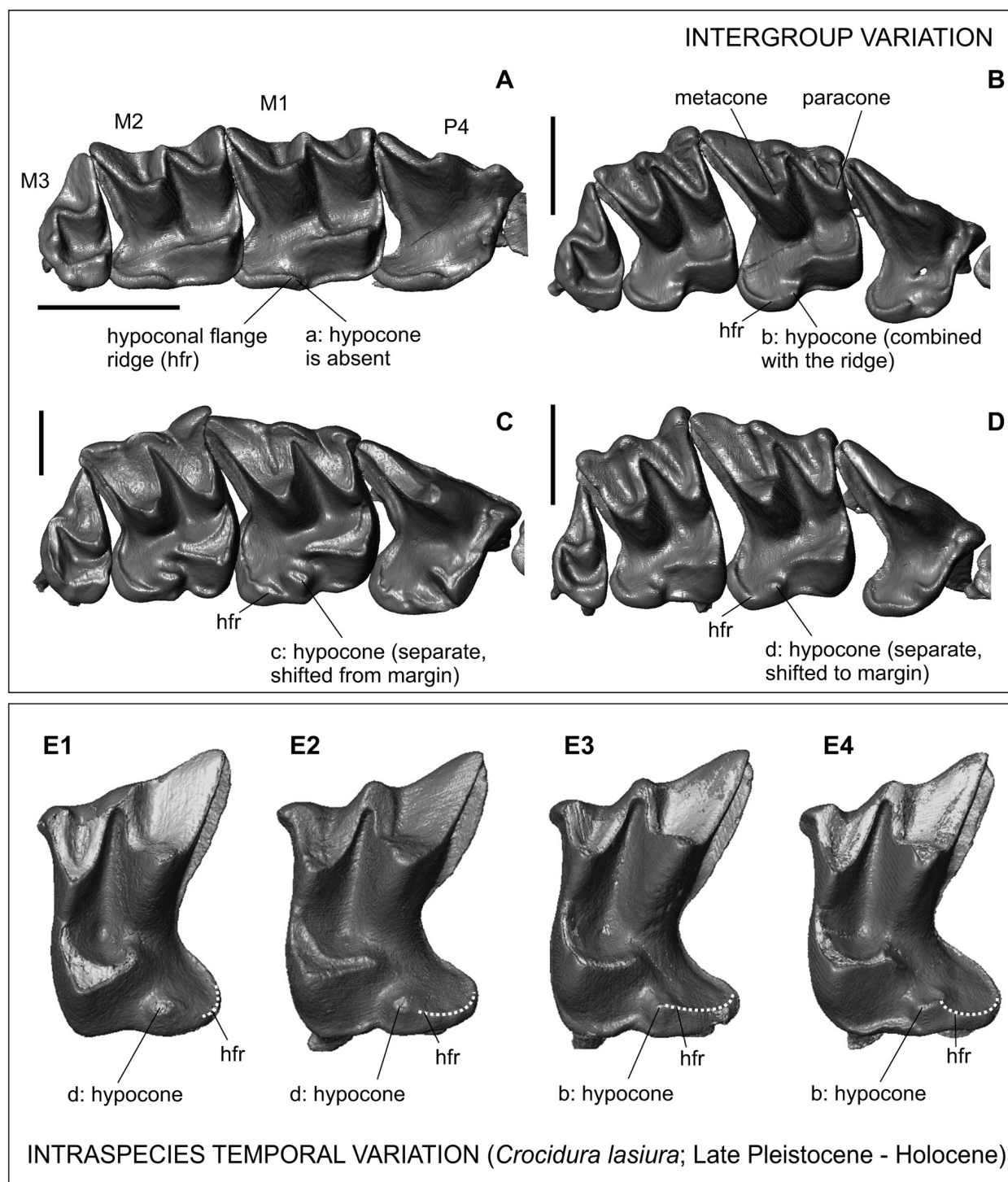
Учитывая полиморфизм качественных признаков, показанный на примере состояний гипокона для *Asoriculus gibberodon* (Reumer 1984) и некоторых *Sorex*, *Suncus* и *Crocidura*, и «гибридность» диагнозов многих родов Crocidosoricinae, можно усомниться в возможности определения ранних Crocidurinae по качественным признакам. Свидетельством тому является отсутствие точного определения ранних остатков и неопределенность времени появления группы в палеонтологической летописи. В связи с этим материал Флинна (Flynn et al. 2020), безусловно, уникален и требует особого внимания, но определение «cf. *Crocidura* sp.» пока декларативно – приведенные авторами признаки с учетом возраста отложений не указывают прямо на белозубковых.

Оценка сходства на основе анализа количественных морфологических признаков: проблемы и перспективы

Другим способом сравнительного анализа является количественная оценка сходства. Наиболее простым способом, часто применяемым на палеонтологическом материале в силу его фрагментированности, является двумерный анализ линейных признаков. Такой анализ нередко позволяет удовлетворительно оценить сходство в размерах и пропорциях измеряемых морфологических структур, например, нижних

Рис. 1. Верхние ряды моляриформных зубов четырех видов землероек: А – *Sorex minutissimus*, В – *Suncus megalura*, С – *Crocidura yaldeni* и D – *C. phanluongi*, с указанием на отсутствие (а) или наличие (b–d) гипокона и его положение относительно элементов зуба (гребень полки гипокона – hypoconal flange ridge, hfr), показывающее межгрупповую изменчивость структур полки гипокона. Историческая изменчивость структур полки гипокона на первом верхнем моляре *Crocidura lasiura* из верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений пещер Коридорная (Е1–Е2) и Сухая (Е3–Е4), Дальний Восток, Россия (по: Voyta et al. 2021b). Сокращения: а – гипокон отсутствует; б – гипокон присутствует и связан с гребнем полки; с – гипокон присутствует, не связан с гребнем и смещен от края зуба (margin); d – гипокон присутствует, не связан с гребнем и смещен к краю зуба; Mn – коренной зуб (первый–третий); P4 – четвертый верхний премоляр. Линейка = 1 мм (А–D); Е – без масштаба.

Fig. 1. Upper molariform tooth row in four shrew species: A – *Sorex minutissimus*, B – *Suncus megalura*, C – *Crocidura yaldeni* and D – *C. phanluongi*, with a denoted absence (a) or presence (b–d) of the hypocone and its position relative to the tooth elements (hypoconal flange ridge, hfr), which display intergroup variation of the hypoconal flange features. Temporal variation of the hypoconal flange features in the first upper molar of *Crocidura lasiura* from the Upper Pleistocene and Holocene deposits of Koridornaya (E1–E2) and Sukhaya (E3–E4) caves, Russian Far East (see Voyta et al. 2021b). Abbreviations: a – hypocone is absent; b – hypocone is present and combined with the ridge; c – hypocone is present, separated from the ridge and shifted from the tooth margin; d – hypocone is present, separated from the ridge and shifted to the margin; Mn – molar (first–third one); P4 – fourth upper premolar. Scale bar is 1 mm (A–D); E – unscaled.



коренных зубов. При увеличении количества промеров применяется многомерный анализ, в наиболее распространенном варианте использующий методы уменьшения размерности (метод главных компонент, многомерное шкалирование, факторный анализ). Другим подходом количественного анализа может считаться геометрическая морфометрия (Zelditch et al. 2004; Васильев и др. [Vasil'ev et al.] 2018; Guillerme et al. 2020, и мн. др.), которая за счет особого способа получения первичных данных (система меток на основе декартовых координат вместо линейных промеров как один из типов данных) и их стандартизации (Прокрустов анализ) позволяет анализировать пропорции (shape + size) сложных объектов. К таким сложным объектам относятся, например, трибосфенические зубы или структуры внутреннего уха млекопитающих.

В литературе есть достаточно примеров сравнительного анализа формы морфологических структур (череп, зубы, нижние челюсти, отдельные кости и т.д.) разных групп млекопитающих, в том числе землероек (Jacquet et al. 2013; Cornette et al. 2013, 2015; Voyta et al. 2021a; и др.). В 2003 г. Полли (Polly 2003) предложил технику описания формы первого нижнего коренного зуба *Sorex* системой из 9 двумерных меток. Этот способ автор использует до настоящего времени (Polly and Mock 2017; Polly and Wójcik 2019) для анализа внутригрупповой и межгрупповой изменчивости землероек, интегрируя данные морфометрии с цитогенетическими и молекулярными данными. С внедрением в конце 90-х и начале 2000-х гг. (O'Higgins and Jones 1998; O'Higgins 2000, Collard and O'Higgins 2001) в антропологическую практику методов трехмерного геометрического анализа на основе данных компьютерной томографии появилась возможность проводить сравнение трехмерных моделей морфологических структур разных других групп млекопитающих, что, безусловно, расширяет разрешающую способность таких сравнений, как минимум, за счет: а) более подробного описания формы объекта, чем при двумерном анализе и б) снижения влияния «ошибки позиционирования».

Основная проблема сравнения трибосфенических зубов с помощью двумерных меток сводится к наличию значимой ошибки, возникающей при постановке зуба при фотографировании

(«ошибка позиционирования»). Например, m1 землероек имеет высокие вершины основных бугров тригониды, и минимальное отличие в постановке зубов разных экземпляров приведет к тому, что на фотографии вершины будут смещены относительно основания, и это искусственно добавит долю варьирования при анализе. Эту проблему Полли (Polly 2003) предложил решать через серию повторных постановок зуба (5 повторов) в «функциональной позиции» (functional view), когда зуб выравнивают на предметном столике бинокля по оптической оси объектива вдоль внешней стороны протокидиды. Этот способ снижает названную ошибку до удовлетворительного уровня. Мы с Щипановым и коллегами (Shchipanov et al. 2014) использовали этот способ пробоподготовки при анализе морфологической изменчивости хромосомных рас *Sorex araneus*. Однако, если задаться целью сравнить m1 между разными родами или трибами, то при использовании этого способа коррекции ошибки возникают затруднения в интерпретации полученных результатов сравнений из-за различий в форме зубов между таксонами (в первую очередь, выпуклости внешней стороны протокидиды). Если определенным образом (Рис. 2) посмотреть на двумерную проекцию сравниваемой части коронки m1 разных таксонов, выравненных способом Полли, то можно визуально оценить значимость той части информации о форме m1, которая не учитывается при двумерном анализе. Верхние моляриформные зубы P4–M3 землероек отличаются еще большей сложностью, что делает практически невозможным корректное сравнение зубов разных родов на основе двумерных меток. Использование трехмерных моделей объектов на базе компьютерной микротомографии и трехмерных меток снимает эти ограничения.

В настоящее время я с группой коллег (В.С. Зажигин, А.В. Абрамов, Л.А. Лавренченко) готовлю публикацию, в которой анализируется трехмерная форма верхних моляриформных зубов P4–M2 ископаемых *Crocidosoricinae* – *Miosorex grivensis* (Depéret, 1892) (La Grive St. Alban, Франция; средний миоцен, MN 7/8) и *Shargainosorex angustirostris* Zazhigin et Voyta, 2018 (Шарга 2, Юго-Западная Монголия; средний миоцен, свита Ошин, MN 7/8), с целью разработки количественного способа оценки сходства

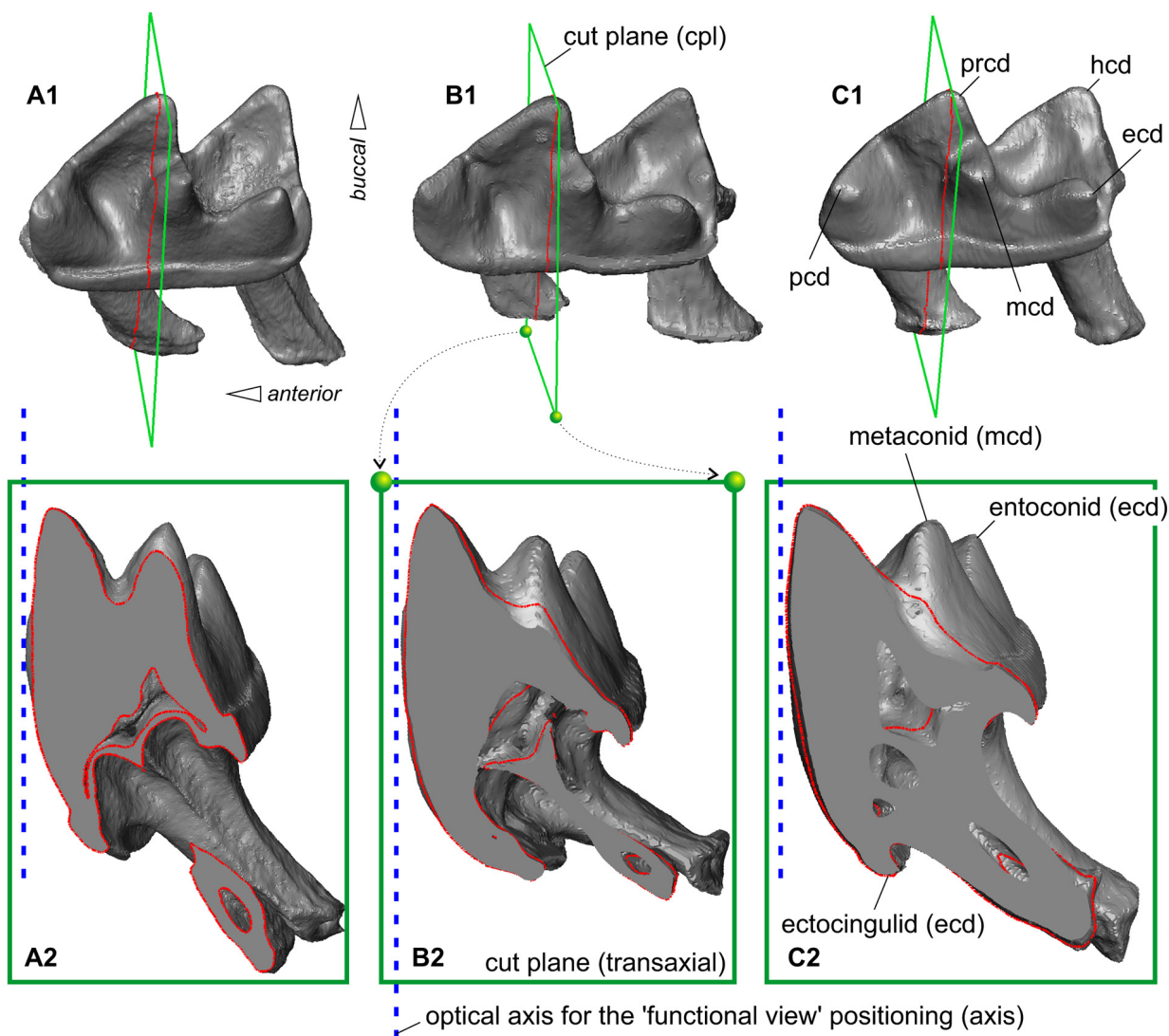


Рис. 2. Первый нижний моляр m1 *Neomys fodiens* (A), *Sorex minutissimus* (B) и *S. araneus* (C) в «функциональной позиции» (A1–C1) и в проекции поперечного среза через протоконид (A2–C2) на трехмерной модели m1. Зеленая рамка показывает проекцию поперечного среза (cpl); синяя прерывистая линия (axis) показывает линию оптической оси, прокладываемой по касательной к буккальной поверхности протокониды при установке зуба в «функциональную позицию» (по: Polly 2003). Сокращения: ecd – энтоконид; hcd – гипоконид; mcd – метакоконид; pcd – параконид; prcd – протоконид. Без масштаба.

Fig. 2. First lower molar m1 of *Neomys fodiens* (A), *Sorex minutissimus* (B) and *S. araneus* (C) in “functional view” (A1–C1) and in the transaxial cut projection through the protoconid (A2–C2) on the three-dimensional tooth model. Green frame shows the transaxial cut projection (cpl); blue dotted line (axis) shows the optical axis, which is oriented normal to the buccal surface of the protoconid for the “functional view” positioning (see Polly 2003). Abbreviations: ecd – entoconid; hcd – hypoconid; mcd – metaconid; pcd – paraconid; prcd – protoconid. Unscaled.

миоценовых групп с современными представителями Soricinae и Crocidurinae. В качестве группы сравнения, которые по замыслу должны сформировать морфологическое пространства в плоскости главных компонент, использовали 4 современных вида Soricinae (*Sorex minutissimus*

Zimmermann, 1780, *S. mirabilis* Ognev, 1937, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), *Blarina brevicauda* (Say, 1823)), 2 ископаемых вида Crocidosoricinae (см. выше) и 12 современных видов Crocidurinae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822), *S. murinus* (Linnaeus, 1766), *Sylvisorex johnstoni* (Dobson, 1887),

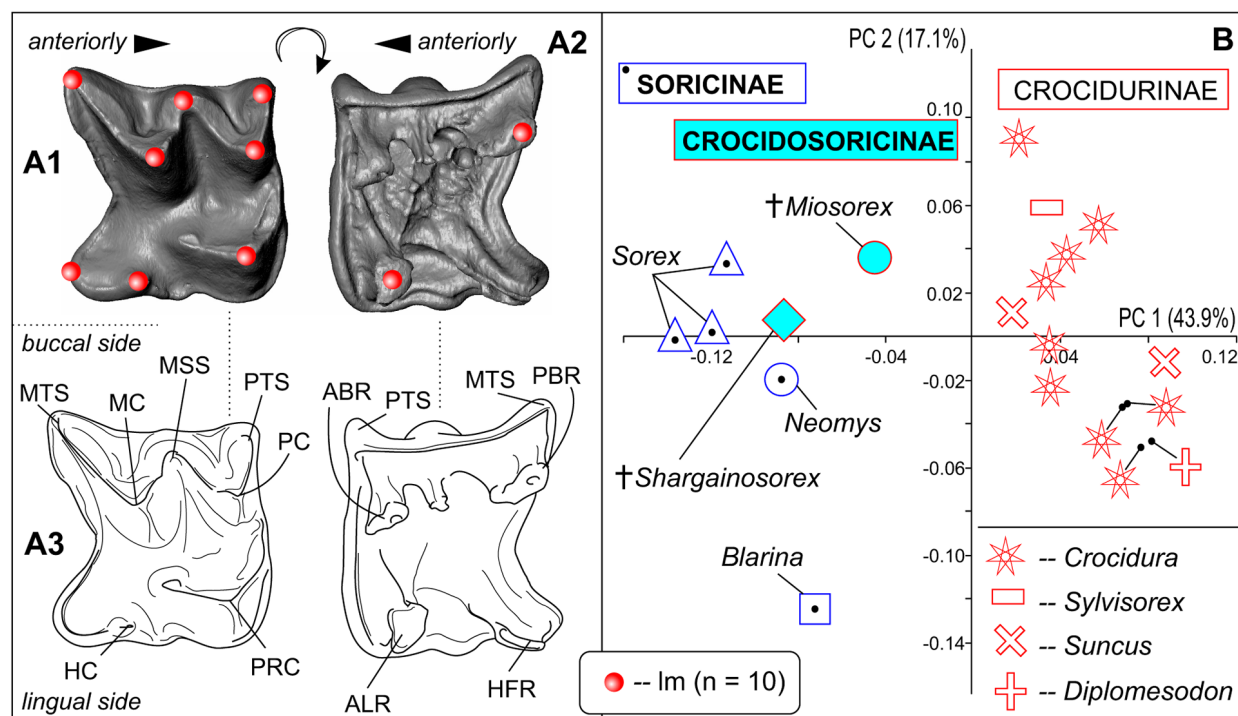


Рис. 3. Результаты разведочного анализа формы первого верхнего моляра M1: 4-х современных видов Soricinae, 2-х ископаемых видов Crocidosoricinae и 12-ти современных видов Crocidurinae ($n = 20$) методом главных компонент на основе 10 трехмерных меток (lm); A1 – M1 в окклюзионной проекции, A2 – M1 в апикальной проекции, A3 – схематические изображения M1, соответствующие A1 и A2; B – результаты анализа формы M1 (1 и 2 оси). A1–A3 – *Sorex mirabilis* (ZIN 83904). Сокращения: ABR – передне-буккальный корень, ALR – передне-лингвальный корень, lm – метка (3Д), HC – гипокон, HFR – корень полки гипокона, MC – метакон, MSS – мезостиль, MTS – метастиль, PBR – задне-буккальный корень, PRC – протокон, PTS – парастиль.

Fig. 3. Prospecting principal component analysis of the shape of the first upper molar (A1 – M) in four recent Soricinae species, two fossil Crocidosoricinae species and 12 recent Crocidurinae species ($n = 20$) based on ten three-dimensional landmarks (lm); A1 – M1 in occlusal view, A2 – M1 in apical view, A3 – the explanatory drawings of M1 corresponding to the A1 and A2 views; B – results of the M1 shape analysis result (1st vs 2nd principal components). A1 to A3 – *Sorex mirabilis* (ZIN 83904). Abbreviations: ABR – antero-buccal root, ALR – antero-lingual root, lm – landmark (3D), HC – hypocone, HFR – hypoconal flange root, MC – metacone, MSS – mesostyle, MTS – metastyle, PBR – postero-buccal root, PRC – protocone, PTS – parastyle.

Crociodura jouvenetae Heim de Balsac, 1958, *C. lasiura* Dobson, 1890, *C. obscurior* Heim de Balsac, 1958, *C. phanluongi* Jenkins et al., 2010, *C. tanakae* Kuroda, 1938, *C. yaldeni* Lavrenchenko et al., 2016, *C. zaitsevi* Jenkins et al., 2007, *C. zarudnyi* Ognev, 1928, *Diplomesodon pulchellum*. Список видов и родов в настоящее время расширяется.

Здесь представлен предварительный результат анализа (Рис. 3), который, даже на основании достаточно общего описания формы M1 посредством 10 трехмерных меток (без применения полуметок и др. способов описания непрерывных контуров), показывает четкое разделение всех исследованных видов по форме M1 на 2 группы: (Soricinae + Crocidosoricinae)

и (Crociodurinae). Это позволяет с осторожностью предполагать обнаружение нового способа количественной оценки сходства и поиска предковых линий землероек в ископаемом материале. Предварительно можно сказать, что *Miosorex* и *Shargainosorex*, вероятно, должны рассматриваться как ранние представители Soricinae, о чем было упомянуто в отношении второго рода в нашей статье с Зажиным (Zazhigin and Voyta 2018), но противоречит мнению МакКенны (McKenna and Bell 1997) в том, что *Miosorex* должен помещаться в Crocidurinae. Однако это исследование столкнулось с рядом трудностей, которые до настоящего момента не разрешены и задерживают развернутую публикацию

результатов. Первая трудность связана с отсутствием материала по другим родам Crocidosoricinae, которые, по моему мнению, могут показать сходство с Crocidurinae, например, *Turiasorex* (который ранее определялся как «Crocidurinae gen. et sp. indet.» – см. Storch et al. 1998; van Dam et al. 2011), *Lartetium*, *Myosorex* s. lato, *Myosorex meini* Jammot, 1977 (см. Furió et al. 2007) и другим таксонам; а также виду *Crocidosorex piveteau*, который ван Дам предполагал рассматривать в составе Soricinae (van Dam 2010: 1226; см. также McKenna and Bell 1997). Кроме того, необходимо включить в анализ материал, опубликованный Флинном (Flynn et al. 2020).

Второе затруднение связано с необходимостью проведения дополнительных исследований по оценке силы филогенетического сигнала в переменных формы (shape variables) анализируемых зубов. Затруднение возникло в связи с тем, что в разведочном анализе я также использовал и другие верхние зубы – P4 и M2. Результаты оказались гораздо хуже, чем по форме M1, так как некоторые таксоны Soricinae и Crocidurinae показали сильное перекрытие по форме P4 или M2. Используя в качестве рабочей гипотезы тезис о том, что для применения морфометрии при поиске предковых линий необходимо получить однозначное разделение по форме морфологической структуры для современных групп сравнения, относящихся к разным таксономическим группам, можно рассматривать результат по форме M1 (Рис. 3) вполне удовлетворительным – представители обоих современных подсемейств показали четкие различия по форме зуба вдоль первой главной компоненты (хиатус вдоль PC 1). Однако для обоснованного использования формы M1 для прикладной задачи поиска предковых линий необходимо, как минимум, получить абсолютные значения филогенетического сигнала (см. ниже) и провести сравнительный анализ величины этого сигнала для всех зубов в анализе (P4, M1 и M2) для выявления доли эпигенетической составляющей в форме зубов. Если эта доля окажется высокой (например, для P4 и M2), тогда форма зуба будет показывать различия в адаптивных стратегиях видов и не даст удовлетворительных результатов для филогенетических выводов на ископаемом материале, но эта информация тоже может быть использована, например, для

реконструкции адаптивных стратегий ископаемых форм.

Исследование силы/величины филогенетического сигнала («phylogenetic signal» по Adams 2014) той или иной морфологической структуры возможно через комбинирование результатов геометрической морфометрии (shapes) и филогенетического анализа (trees). Данная технология разрабатывалась [например, Клингенбергом (Klingenberg and Gidaszewski 2010)], была реализована в некоторых прикладных программах [например, MorphoJ, см. Klingenberg 2011)] и позволяет оценивать то, насколько дифференциация между таксонами по форме структуры соответствует ветвлению филогенетического дерева. Хорошим примером такого исследования является работа Куччи с соавторами (Cucchi et al. 2017) в которой анализируется филогенетический сигнал в сравнительном аспекте между нижними зубами p3–m2 для 10 видов лошадей рода *Equus* Linnaeus, 1758 (Perissodactyla: Equidae). Авторы использовали «двумерную» геометрическую морфометрию для описания формы жевательной поверхности зубов. Для оценки силы филогенетического сигнала они использовали Kmult-метод (К-статистика) по Адамсу (Adams 2014). В результате было показано, что у лошадей самый высокий филогенетический сигнал приходится на m2 (Kmult = 0.57), а минимальный сигнал имеет p4 (Kmult = 0.42). С точки зрения соотношения филогенетической и эпигенетической составляющих формы зубов лучший результат для m2 лошадей оказывается не удовлетворительным для решения прикладной задачи поиска предковых линий, однако плоскокоронковые гипсодонтные зубы лошадей отличаются от многовершинных брахиодонтных зубов землероек по морфогенезу, поэтому можно ожидать, что филогенетический сигнал у землероек будет выше. На это указывают результаты оценки величины сигнала m1 видов трибы крыс Rattini Burnett, 1830 (Rodentia: Muridae), где для брахиодонтного зуба m1 была получена сравнительно высокая величина Kmult = 0.809 (Hulme-Beaman et al. 2019).

Полли и Войцек (Polly and Wójcik 2019), тестируя фенотипическую дивергенцию хромосомных рас *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 на основе применения геометрической морфометрии для анализа изменчивости формы черепа, нижней

челюсти и нижнего моляра m1, сделали вывод, что форма моляров в наибольшей степени коррелирует с филогенетической составляющей изменчивости (т.е. имеет более высокий филогенетический сигнал) по сравнению с формой черепа и нижней челюсти. Авторы пишут (*ibid.*: 344): «<...> не генетические [non-genetic] эффекты влияния окружающей среды при развитии зубов компенсируются как собственным гомеостазом индивида, так и гомогенной средой утробы матери, в отличие от скелетных признаков; это означает, что зубные признаки должны иметь более высокую наследуемость, чем скелетные признаки, и меньшую не генетическую корреляцию с особенностями макросреды». Эта работа, а также другое исследование Полли (Polly and Mock 2017) – пока единственные примеры обсуждения и оценки доли генетической составляющей формы зубов землероек. Техника оценки сигнала в последнем исследовании отличается от примененной Куччи с соавторами (Cucchi et al. 2017) и основывается на прикладных исследованиях Клингенберга (Klingenberg and Leamy 2001).

Таким образом, если удастся преодолеть оба затруднения, связанные с необходимостью а) привлечения трехмерных данных по некоторым ключевым таксонам, в первую очередь неогеновым *Crocidosoricinae*, и б) проведения дополнительных исследований по оценке разрешающей способности формы верхних (и нижних) коренных зубов современных землероек, то у нас появится возможность отработать новый алгоритм для поиска предковых линий среди неогеновых землероек и, таким образом, получить новый инструмент для проведения таксономической ревизии подсемейства *Crocidosoricinae*.

Определение соотношения филогенетических и эпигенетических эффектов формы коренных зубов применительно к землеройкам позволяет рассматривать другой аспект эволюции группы – реализацию разных адаптивных стратегий. Этот аспект перекликается с теми заключениями, которые я сделал выше в отношении динамики качественных признаков (*см. выше про гипокон*), и снова приводит нас к вопросам морфогенеза коренных зубов. Ряд коренных зубов должен рассматриваться как динамичная система, которая за счет ге-

терохроний (т.е. проявления эпигенетических процессов), основанных на каскадных реакциях морфогенеза (Järvinen et al. 2006; Kavanagh et al. 2007; Yamanaka et al. 2010), делает m1 (M1) наиболее устойчивым к средовым воздействиям (филогенетически консервативным), а m2 (M2) и, тем более, m3 (M3) – наименее устойчивым к средовым воздействиям с самым низким филогенетическим сигналом и максимально возможным вкладом в форму зуба эпигенетической составляющей морфогенеза. Подтверждение этого тезиса наблюдается в ряде групп землероек и реализуется как направление адаптации на увеличение силы укуса за счет сокращения длины ряда зубов, что наиболее ярко выражено в трибе *Anourosoricini* Anderson, 1879 (*Soricinae*): от *Anourosorex* и *Paranourosorex* Rzebik-Kowalska, 1975 стремясь коренными зубами m1–m3 (M1–M3) к *Amblyoptus* Kormos, 1926 и *Kordosia* Mészáros, 1997 с потерей m3 (M3) (Storch and Zazhigin 1996; van Dam 2004). Учитывая адаптивные эффекты в рядах коренных зубов, мы можем оценивать новый параметр морфологической динамики – степень/уровень специализации. Технология оценки величины филогенетического сигнала (Adams 2014) позволяет получать абсолютные значения уровня специализации и использовать их в сравнительном аспекте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящий обзор включает в себя далеко не исчерпывающее описание актуальных задач исследования *Soricidae*. Здесь я поднял вопросы соотносимости молекулярных и морфологических данных с четким пониманием того, что современные молекулярно-генетические подходы дают устойчивую схему филогенетических взаимоотношений исследуемой группы. Молекулярные реконструкции больших групп землероек заставляют нас переосмысливать традиционные взгляды на таксономическую систему семейства и современных подсемейств, пересматривать таксономическую ценность традиционно используемых морфологических признаков, которые при пристальном рассмотрении показывают высокий уровень гомоплазии и потенции к быстрым преобразованиям. Например, в забытой работе МакЛиллана (McLellan 1994) автор указывает на высокий уровень гомоплазии

и, соответственно, низкий индекс консистенции ($CI = 0.25$), выявленный при кладистическом анализе 42 морфологических признаков 26 таксонов африканских *Suncus*, *Sylvisorex* и *Crocidura*. С другой стороны, мы должны понимать, что большая часть разнообразия землероек заключена в ископаемом материале, который не может быть проанализирован молекулярными методами, а только сравнительно-морфологическими. Рассмотрение этих вопросов дает возможность сформулировать основную проблему – дефицит применения новых подходов и инструментов морфологического анализа, используемых при изучении землероек. В условиях снижения ценности морфологических признаков и диагнозов современных родов после опубликования результатов филогенетических реконструкций (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007, 2008; Bannikova et al. 2018; Upham et al. 2019) возникают закономерные вопросы: как оценить степень пластичности морфологических признаков и возможно ли выявить менее пластичные признаки с высоким филогенетическим сигналом? Пока эти вопросы не будут разрешены практически, мы не сможем осознать дилемму – как относиться к морфологическим диагнозам ископаемых родов землероек, которые построены на тех же классах признаков, что и те, которые на сегодня «обесценены» молекулярными результатами (см. диагнозы *Crocidura*, *Diplomesodon*, *Suncus* и др.).

Невозможность оценить разрешающую способность морфологических признаков влечет за собой обострение проблемы поиска предковых линий среди вымерших групп землероек. На сегодня у нас нет точных представлений о том, какие группы палеогеновых или неогеновых землероек являются предковыми для современных подсемейств Soricinae, Myosoricinae и Crocidurinae. Выявленное разнообразие вымерших групп, насчитывающее более 60 родов, пока не позволяет хотя бы примерно наметить предковые группы, но все современные исследователи сходятся в одном – искать предков нужно внутри подсемейства Crocidosoricinae, что очевидно подразумевает его таксономическую ревизию, примерные наметки которой опубликованы у МакКенны (McKenna and Bell 1997). Таким образом, назрела необходимость провести также и ревизию морфологических подходов, которые

могут повысить разрешение морфологии. Важным условием поиска нового подхода является неременная интеграция его с результатами молекулярного анализа по современному материалу для тестирования разрешающей и прогностической способностей морфологии в отношении ископаемого материала.

Как показано в обзоре, есть два подхода к оценке морфологического сходства, способных обеспечить уточнение морфологических диагнозов родов, поиск предковых линий и описание путей морфологических преобразований в эволюции. Один включает в себя разные способы анализа качественных признаков и их состояний и сводится к проведению кладистического анализа. Другой включает разные способы анализа количественных признаков и в конечном итоге сводится к использованию современных подходов геометрической морфометрии на основе двумерных и трехмерных систем описания формы объектов. Оба подхода имеют ограничения, которые требуют их адаптации к конкретному материалу. В частности, для качественных признаков существует проблема гомологизации структур, без решения которой невозможно корректно применять кладистический анализ. Для количественной оценки существует проблема применимости тех или иных алгоритмов для выбора морфологических структур, пригодных для реконструкции филогенетических отношений на основе анализа формы на палеонтологическом материале.

Современная научная литература наполнена огромным количеством прикладных исследований, которые при правильном их прочтении можно использовать для решения собственных задач. Обращает на себя внимание большое количество работ антропологов, которые могут считаться передовиками по внедрению новых технологий и алгоритмов морфологического и морфометрического анализа. Достаточно вспомнить серию работ по внедрению трехмерной геометрической морфометрии (O'Higgins and Jones 1998; O'Higgins 2000, Collard and O'Higgins 2001) или осмысленный анализ гомологии одонтологических структур с использованием компьютерной микротомографии и анализа OES и EDJ (Anemone et al. 2012). Однако главным результатом поиска новых подходов среди опубликованных статей является обнаружение целой

серии исследований выраженности филогенетического сигнала при анализе формы морфологических структур. На сегодня в литературе существуют, как минимум, две технологии оценки филогенетической составляющей формы: одна (h-статистика) основана на разработках Клингенберга (Klingenberg and Leamy 2001) и применяется при изучении землероек группой авторов под руководством Полли (Polly and Mock 2017; Polly and Wójcik 2019); вторая (K-mult статистика) основана на разработках Адамса (Adams 2014) и реализована в библиотеке «Geomorph» программной оболочки R-статистики (Adams and Otárola-Castillo 2013).

Оба эти подхода позволяют получить абсолютные значения оценки величины филогенетического сигнала, что (с практической точки зрения) дает возможность тестирования формы разных морфологических структур (зубов) для выбора наиболее подходящей для применения к ископаемому материалу и поиску предковых линий землероек. Фактически способ оценки пластичности морфологических признаков найден, его нужно теперь только корректно применить к материалу. Также выполнено условие интеграции морфологического подхода с молекулярными методами, так как оценка филогенетического сигнала включает использование двух компонентов – формы (shapes) и филогенетической реконструкции (trees). Здесь также выпукло проявляется перспектива использования качественных признаков, поскольку применение морфометрии является лишь первым шагом, выявляющим сходство по форме структур. Вторым шагом должен стать анализ распределения качественных признаков, их состояний и направленности изменений для описания путей становления и реализации адаптаций, смещения признаков (displacement), потери и их вторичного появления. На сегодня молекулярные построения могут выступать в роли устойчивой навигационной схемы для анализа качественных морфологических преобразований и скорости их изменений в современной фауне млекопитающих. В случае палеонтологического материала в качестве такой навигационной схемы должна выступать система отношений между таксонами, построенная на морфометрическом анализе формы структур с условно высоким филогенетическим сигналом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит уважаемых коллег, В.С. Зажигина, А.В. Абрамова, Л.А. Лавренченко, С.В. Крускопа, В.С. Лебедева, Violaine Nicolas и Christiane Denys за возможность работать с уникальным материалом рецентных Soricidae из Африки и Юго-Восточной Азии и неогеновых Crocidosoricinae, хранящихся в фондовых коллекциях Геологического института РАН (ГИН РАН, Москва), Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Зоологического музея МГУ (ЗММУ, Москва) и Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris). Отдельная благодарность выражается Ф.Н. Голенищеву за внимательное прочтение первой версии рукописи и конструктивные замечания по ее улучшению. Также автор благодарит Rainer Hutterer и Kai He за разъяснения современных взглядов на таксономическое положение некоторых Crocidurinae. Автор благодарит И.Я. Павлинова и О.В. Брандлера за рецензирование рукописи и все замечания и правки, сделавшие её лучше и понятнее. Данная работа выполнена в рамках государственного задания лаборатории териологии ЗИН РАН № АААА-А19-119032590102-7 (часть обзора по анализу изменчивости качественных признаков) и в рамках гранта РФФИ № 19-04-00049 (часть обзора по анализу применения морфометрии для поиска предковых линий современных подсемейств). Исследование проведено с использованием материалов УФК ЗИН РАН № 2-2.20 <http://www.ckp-rf.ru/usu/73561/>.

ЛИТЕРАТУРА

- Abramov A.V., Jenkins P.D., Rozhnov V.V. and Kalinin A.A. 2008. Description of a new species of Crocidura (Soricimorpha: Soricidae) from the island of Phu Quoc, Vietnam. *Mammalia*, **72**: 269–272. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2008.033>
- Abramov A.V., Bannikova A.A., Chernetskaya D.M., Lebedev V.S. and Rozhnov V.V. 2017. The first record of *Episoriculus umbrinus* from Vietnam, with notes on the taxonomic composition of *Episoriculus* (Mammalia, Soricidae). *Russian Journal of Theriology*, **16**: 117–128. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.2.01>
- Adams D.C. 2014. A generalized K statistic for estimating phylogenetic signal from shape and other

- high-dimensional multivariate data. *Systematic Biology*, **63**: 685–697. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu030>
- Adams D.C. and Otárola-Castillo E. 2013.** Geomorph: An R package for the collection and analysis of the geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**: 393–399. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12035>
- Andino-Madrid A.J., Mérida Colindres J.E., Pérez-Consuegra S.G. and Matson J.O. 2020.** A new species of long-tailed shrew of the genus *Sorex* (Eulipotyphla: Soricidae) from Sierra de Omoa, Honduras. *Zootaxa*, **4809**: 56–70. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4809.1.3>
- Anemone R.L., Skinner M.M. and Dirks W. 2012.** Are there two distinct types of hypocone in Eocene primates? The ‘pseudohypocone’ of notharctines revisited. *Palaeontologia Electronica*, **15**: 15.3.26A. <https://palaeo-electronica.org/content/2012-issue-3-articles/306-hypocones-in-eocene-adapids>
- Asher R.J., McKenna M.C., Emry R.J., Tabrum A.R. and Kron D.G. 2002.** Morphology and relationships of *Apternodus* and other extinct, zalamdodont, placental mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **273**: 1–117. <http://hdl.handle.net/2246/440>
- Bannikova A.A. and Lebedev V.S. 2012.** Order Eulipotyphla. In: I.Ya. Pavlinov and A.A. Lisovsky (Eds). The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference (Archives of the Zoological Museum of Moscow State University). KMK Scientific Press, Moscow: 25–72.
- Bannikova A.A., Abramov A.V., Lebedev V.S. and Sheftel B.I. 2017.** Unexpectedly high genetic diversity of the Asiatic short-tailed shrews *Blarinella* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae). *Doklady Biological Sciences*, **474**: 93–97.
- Bannikova A.A., Chernetskaya D., Raspopova A., Alexandrov D., Dokuchaev N., Sheftel B. and Lebedev V. 2018.** Evolutionary history of the genus *Sorex* (Soricidae, Eulipotyphla) as inferred from multigene data. *Zoologica Scripta*, **47**: 518–538. <https://doi.org/10.1111/zsc.12302>
- Bannikova A.A., Jenkins P.D., Solovyeva E.N., Pavlova S.V., Demidova T.B., Simanovsky S.A., Sheftel B., Lebedev V., Fang Y., Dalen L. and Abramov A.V. 2019.** Who are you, *Griselda*? A replacement name for a new genus of the Asiatic short-tailed shrews (Mammalia, Eulipotyphla, Soricidae): molecular and morphological analyses with the discussion of tribal affinities. *ZooKeys*, **888**: 133–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.888.37982>
- Black C. 1978.** Paleontology and geology of the Badwater Creek Area, Central Wyoming. Part 14. The Artiodactyls. *Annals of Carnegie Museum*, **47**: 223–259.
- Brummitt R.K. 2002.** How to chop up a tree. *Taxon*, **51**: 31–41. <https://doi.org/10.2307/1554961>
- Burgin C.J. 2018.** Climbing Shrew *Suncus megallurus*. In: D.E. Wilson and A.M. Russell (Eds.) Handbook of the mammals of the world. Vol. 8. Insectivores, sloths and colugos. Lynx Edicions, Barcelona: 466.
- Burgin C.J. and He K. 2018.** Family Soricidae. In: D.E. Wilson and A.M. Russell (Eds.) Handbook of the mammals of the world. Vol. 8. Insectivores, sloths and colugos. Lynx Edicions, Barcelona: 332–551.
- Butler P.M. 1998.** Fossil history of shrews in Africa. In: J.M. Wójcik and M. Wolsan (Eds). Evolution of Shrews. Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences, Białowieża: 121–132.
- Butler P.M. and Greenwood M. 1979.** Soricidae (Mammalia) from the Early Pleistocene of Olduvai Gorge, Tanzania. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **67**: 329–379. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1979.tb01119.x>
- Butler P.M., Thorpe R.S. and Greenwood M. 1989.** Interspecific relations of African crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) based on multivariate analysis of mandibular date. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **96**: 373–412. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00125.x>
- Camargo I. and Álvarez-Castañeda S.T. 2020.** A new species and three subspecies of the desert shrew (*Notiosorex*) from the Baja California peninsula and California. *Journal of Mammalogy*, **101**: 872–886. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa045>
- Ceríaco L.M.P., Marques M.P., Jacquet F., Nicolas V., Colyn M., Denys C., Sardinha P.C. and Bastos-Silveira C. 2015.** Description of a new endemic species of shrew (Mammalia, Soricomorpha) from Príncipe Island (Gilf of Guinea). *Mammalia*, **79**: 325–341. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0056>
- Chen S., Qing J., Liu Z., Liu Y., Tang M., Murphy R.W., Pu Y., Wang X., Tang K., Guo K., Jang X. and Liu S. 2020.** Multilocus phylogeny and cryptic diversity of white-toothed shrews (Mammalia, Eulipotyphla, *Crociodura*) in China. *BMC Evolutionary Biology*, **20**: 29. <https://doi.org/10.1186/s12862-020-1588-8>
- Collard M. and O’Higgins P. 2001.** Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolution & Development*, **3**: 322–331.
- Cornette R., Baylac M., Souter T. and Herrel A. 2013.** Does shape co-variation between the skull and the mandible have functional consequences? A 3D approach for a 3D problem. *Journal of Anatomy*, **223**: 329–336. <https://doi.org/10.1111%2Fjoa.12086>
- Cornette R., Tresset A. and Herrel A. 2015.** The shrew tamed by Wolff’s Law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? *Journal of Morphology*, **276**: 301–309. <https://doi.org/10.1002/jmor.20339>
- Cosson J.-F., Hutterer R., Libois R., Sarà M., Taberlet P. and Vogel P. 2005.** Phylogeographical footprints

- of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology*, **15**: 1151–1162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02476.x>
- Cucchi T., Mohaseb A., Peigné S., Debue K., Orlando L. and Mashkour M. 2017.** Detecting taxonomic and phylogenetic signals in equid cheek teeth: towards new palaeontological and archaeological proxies. *Royal Society Open Science*, **4**: 160997. <https://doi.org/10.1098/rsos.160997>
- Demos T.C., Achmadi A.S., Handika H., Maharadatunkamsi, Rowe K.C. and Esselstyn J.A. 2017.** A new species of shrew (Soricomorpha: *Crocidura*) from Java, Indonesia: possible character displacement despite interspecific gene flow. *Journal of Mammalogy*, **98**: 183–193. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw183>
- Diersing V.E. 2019.** Taxonomic revision of the long-tailed shrew, *Sorex dispar* Batchelder, 1911, from the Appalachian Region of North America, with the description of a new subspecies. *Journal of Mammalogy*, **100**: 1837–1846. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz127>
- Dubey S., Salamin N., Ohdachi S.D., Barrière P. and Vogel P. 2007.** Molecular phylogenetics of shrews (Mammalia: Soricidae) reveal timing of transcontinental colonization. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**: 126–137. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.12.002>
- Dubey S., Salamin N., Ruedi M., Barrière P., Colyn M. and Vogel P. 2008.** Biogeographic origin and radiation of the Old World crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**: 953–963. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.07.002>
- Engesser B. 1980.** Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **102**: 4–149.
- Esselstyn J.A. and Goodman S.M. 2010.** New species of shrew (Soricidae: *Crocidura*) from Sibuyan Island, Philippines. *Journal of Mammalogy*, **91**: 1467–1472. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-002.1>
- Flynn L.J., Jacobs L.L., Kimura Y., Taylor L.H. and Tomida Y. 2020.** Siwalik fossil Soricidae: A calibration point for the molecular phylogeny of *Suncus. Paludicola*, **12**: 247–258.
- Fumagalli L., Taberlet P., Stewart D.T., Gielli L., Hausser J. and Vogel P. 1999.** Molecular phylogeny and evolution of *Sorex* shrews (Soricidae: Insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **11**: 222–235. <https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0568>
- Furió M., Santos-Cubedo A., Minwer-Barakat R. and Agustí J. 2007.** Evolutionary history of the African soricid *Myosorex* (Insectivora, Mammalia) out of Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**: 1018–1032. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[1018:E-HOTAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[1018:E-HOTAS]2.0.CO;2)
- Guillerme T., Cooper N., Brussate S.L., Davis K.E., Jackson A.L. et al. 2020.** Disparities in the analysis of morphological disparity. *Biology Letters*, **16**: 20200199. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0199>
- He K., Chen X., Chen P., He S.-W., Cheng F., Jiang X.-L. and Campbell K.L. 2018.** A new genus of Asiatic short-tailed shrew (Soricidae, Eulipotyphla) based on molecular and morphological comparisons. *Zoological Research*, **39**: 309–323. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2018.058>
- Hugueney M. and Maridet O. 2011.** Early Miocene soricids (Insectivora, Mammalia) from Limagne (Central France): New systematic comparisons, updated biostratigraphic data and evolutionary implications. *Geobios*, **44**: 225–236. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.11.006>
- Hugueney M., Maridet O., Mein P. and Mourer-Chauviré C. 2015.** *Lartetium africanum* (Lavocat, 1961) (Eulipotyphla, Soricidae) from Beni-Mellal (Morocco), the oldest African shrew: new descriptions, palaeo-environment and comments on biochronological context. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **95**: 465–476. <https://doi.org/10.1007/s12549-015-0197-9>
- Hugueney M., Mein P. and Maridet O. 2012.** Revision and new data on the Early and Middle Miocene soricids (Soricomorpha, Mammalia) from Central and South-Eastern France. *Swiss Journal of Palaeontology*, **131**: 23–49. <https://doi.org/10.1007/s13358-011-0036-1>
- Hulme-Beaman A., Claude J., Chaval Y., Evin A., Morand S., Vigne J.D., Dobney K. and Cucchi T. 2019.** Dental shape variation and phylogenetic signal in the Rattini tribe species of mainland Southeast Asia. *Journal of Mammalian Evolution*, **26**: 435–446. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9423-8>
- Hunter J. and Jernvall J. 1995.** The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **92**: 10718–10722. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.23.10718>
- Hutterer R. 2005.** Order Soricomorpha. In: D.E Wilson and D.A. Reeder (Eds.) *Mammal species of the world: a taxonomical reference*. 3rd edition. Vol. 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 220–311.
- Hutterer R., Baleta D.S., Giarla T.C., Heaney L.R. and Esselstyn J.A. 2018.** A new genus and species of shrew (Mammalia: Soricidae) from Palawan Island, Philippines. *Journal of Mammalogy*, **99**: 518–536. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy041>
- ICZN. 2004.** International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. KMK Scientific Press Ltd., Moscow, 223 p. [In Russian].
- Jacquet F., Hutterer R., Nicolas V., Decher J., Colyn M., Couloux A. and Denys C. 2013.** New status for two African giant forest shrews, *Crocidura goliath goliath* and *C. goliath nimbasilvanus* (Mammalia: Soricomorpha).

- pha), based on molecular and geometric morphometric analyses. *African Zoology*, **48**: 13–29. <https://doi.org/10.1080/15627020.2013.11407565>
- Järvinen E., Salazar-Ciudad I., Birchmeier W., Take-to M.M., Jernvall J. and Thesleff I. 2006.** Continuous tooth generation in mouse is induced by activated epithelial Wnt/ β -catenin signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**: 18627–18632. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607289103>
- Jenkins P.D., Abramov A.V., Bannikova A.A. and Rozhnov V.V. 2013.** Bones and genes: resolution problems in three Vietnamese species of *Crocidura* (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) and the description of an additional new species. *Zookeys*, **313**: 61–79. <https://doi.org/10.3897/zookeys.313.4823>
- Jenkins P.D., Abramov A.V., Rozhnov V.V. and Makarova O.V. 2007.** Description of two new species of white-toothed shrews belonging to the genus *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) from Ngoc Linh Mountain, Vietnam. *Zootaxa*, **1589**: 57–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1589.1.5>
- Jenkins P.D., Abramov A.V., Rozhnov V.V. and Ollson A. 2010.** A new species of *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) from southern Vietnam and north-eastern Cambodia. *Zootaxa*, **2345**: 60–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2345.1.5>
- Jenkins P.D., Lunde D.P. and Moncrieff C.B. 2009.** Descriptions of new species of *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) from Mainland Southeast Asia, with synopses of previously described species and remarks on biogeography. *Bulletin American Museum of Natural History*, **331**: 356–405. <https://doi.org/10.3106/mammalstudy.29.27>
- Jernvall J. 1995.** Mammalian molar cusp patterns: Developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fennica*, **198**: 1–61.
- Kamalakkannan M., Sivaperuman C., Kundu S., Gokulakrishnan G., Vinkatraman C. and Chandra K. 2021.** Discovery of a new mammal species (Soricidae: Eulipotyphla) from Narcondam volcanic island, India. *Scientific Reports*, **11**: 9416. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88859-4>
- Kavanagh K.D., Evans A.R. and Jernvall J. 2007.** Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. *Nature*, **449**: 427–432. <https://doi.org/10.1038/nature06153>
- Kitching I.J., Forey P.L., Humphries C.J. and Williams D.M. 1998.** Cladistics: The theory and practice of parsimony analysis (2nd ed.). Oxford University Press, Oxford, 228 p.
- Klietmann J., Nagel D., Rummel M. and van den Hoek Ostende L.W. 2013.** Tiny teeth of consequence: vestigial antemolars provide key to Early Miocene soricid taxonomy (Eulipotyphla: Soricidae). *Comptes Rendus Palevol*, **12**: 257–267. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.05.008>
- Klietmann J., Nagel D., Rummel M. and van den Hoek Ostende L.W. 2014.** *Heterosorex* and Soricidae (Eulipotyphla, Mammalia) of the fissure Petersbuch 28; micro-evolution as indicator of temporal mixing? *Comptes Rendus Palevol*, **13**: 157–181. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.10.001>
- 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>
- Klingenberg C.P. and Gidaszewski N.A. 2010.** Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, **59**: 245–261. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp106>
- Klingenberg C.P. and Leamy L.J. 2001.** Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible. *Evolution*, **55**: 2342–2352. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00747.x>
- Konečný A., Hutterer R., Meheretu Y. and Bryja J. 2020.** Two new species of *Crocidura* (Mammalia: Soricidae) from Ethiopia and updates on the Ethiopian shrew fauna. *Journal of Vertebrate Biology*, **69**: 20064. <https://doi.org/10.25225/jvb.20064>
- Kosintsev P., Mitchell K.J., Deviese T., van der Plicht J., Kuitens M. et al. 2018.** Evolution and extinction of the giant rhinoceros *Elasmotherium sibiricum* sheds light on late Quaternary megafaunal extinctions. *Nature Ecology & Evolution*, **3**: 31–38. <http://doi.org/10.1038/s41559-018-0722-0>
- Lavrenchenko L.A., Voyta L.L. and Hutterer R. 2016.** Diversity of shrews in Ethiopia, with the description of two new species of *Crocidura* (Mammalia: Lipotyphla: Soricidae). *Zootaxa*, **4196**: 38–60. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4196.1.2>
- Lopatin A.B. 2002.** The earliest shrew (Soricidae, Mammalia) from the Middle Eocene of Mongolia. *Paleontological Journal*, **36**: 650–659. [In Russian].
- Lopatin A.B. 2005.** A new soricomorph insectivore (Soricomorpha, Mammalia) from the Eocene of Mongolia and the origin of shrews (Soricidae). *Doklady Biological Sciences*, **401**: 144–146.
- Lopatin A.V. 2006.** Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major group of Insectivora. *Paleontological Journal*, **40**: 205–405.
- Matson J.O. and Ordóñez-Garza N. 2017.** The taxonomic status of Long-tailed shrews (Mammalia: genus *Sorex*) from Nuclear Central America. *Zootaxa*, **4236**: 461–483. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4236.3.3>
- McKenna M.C. and Bell S.K. 1997.** Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York, 631 p.
- McLellan L.J. 1994.** Evolution and phylogenetic affinities of the African species of *Crocidura*, *Suncus*, and *Sylvisorex* (Insectivora: Soricidae). In: J.F. Merritt, G.L. Kirkland and R.K. Rose (Eds). *Advances in the*

- biology of shrews. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg: 379–391.
- Meegaskumbura S., Meegaskumbura M., Pethiyagoda R., Manamendra-Arachchi K. and Schneider C.J. 2007.** *Crocidura hikmiya*, a new shrew (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae) from Sri Lanka. *Zootaxa*, **1665**: 19–30. <https://www.mapress.com/zt/article/view/zootaxa.1665.1.2>
- Meegaskumbura S. and Schneider C.J. 2008.** A taxonomic evaluation of the shrew *Suncus montanus* (Soricidae: Crocidurinae) of Sri Lanka and India. *Ceylon Journal of Science (Biological Sciences)*, **37**: 129–136. <https://doi.org/10.4038/CJSBS.V37I2.500>
- Mészáros L., Botka D. and Gasparik M. 2020.** Establishing a neotype for *Crocidura obtusa* Kretzoi, 1938 (Mammalia, Soricidae): an emended description of this Pleistocene white toothed shrew species. *Paläontologische Zeitschrift*, **94**: 367–375. <https://doi.org/10.1007/s12542-019-00458-x>
- Ohdachi S.D., Hasegawa M., Iwasa M.A., Vogel P., Oshida T., Lin L.-K. and Abe H. 2006.** Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology*, **270**: 177–191. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00125.x>
- O'Higgins P. 2000.** The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *Journal of Anatomy*, **197**: 103–120. <https://doi.org/10.1046%2Fj.1469-7580.2000.19710103.x>
- O'Higgins P. and Jones N. 1998.** Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation. *Journal of Anatomy*, **193**: 251–272. <https://doi.org/10.1046%2Fj.1469-7580.1998.19320251.x>
- Polly P.D. 2003.** Paleophylogeography of *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae): molar shape as a morphological marker for fossil shrews. *Mammalia*, **68**: 233–243. <https://doi.org/10.1515/mamm.2003.67.2.233>
- Polly P.D. and Mock O.B. 2017.** Heritability: the link between development and the microevolution of molar tooth form. *Historical Biology*, **30**: 53–63. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1337760>
- 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>
- Reumer J.W.F. 1984.** Ruscinian and Early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*, **73**: 1–173.
- Reumer J.W.F. 1987.** Redefinition of the Soricidae and the Heterosoricidae (Insectivora, Mammalia) with the description of the Crocidosoricinae, a new subfamily of Soricidae. *Revue de Paléobiologie*, **6**: 89–192.
- Reumer J.W.F. 1989.** Speciation and evolution in the Soricidae (Mammalia: Insectivora) in relation with the paleoclimate. *Revue suisse de Zoologie*, **96**: 81–90.
- Reumer J.W.F. 1994.** Phylogeny and distribution of the Crocidosoricinae (Mammalia: Soricidae). In: J.F. Meritt, G.L. Kirkland and R.K. Rose (Eds). *Advances in the biology of shrews*. Special Publication 18. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh: 345–356.
- Reumer J.W.F. 1998.** A classification of fossil and recent shrews. In: J.M. Wójcik and M. Wolsan (Eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences, Białowieża: 5–22.
- Rzebik-Kowalska B. 1998.** Fossil history of shrews in Europe. In: J.M. Wójcik and M. Wolsan (Eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences, Białowieża: 23–92.
- Sesé C. 1980.** Mamíferos del Miocene Medio de Escobosa de Calatanazor. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 407 p.
- Shchipanov N.A., Voyta L.L., Bobretsov A.V. and Kuprianova I.F. 2014.** Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: morphometric variability could give evidence of limitation interpopulation migrations. *Russian Journal of Theriology*, **13**: 119–140. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.13.2.08>
- Sheftel B.I. 2018.** Piebald Shrew *Diplomesodon pulchellus*. In: D.E. Wilson and A.M. Russell (Eds). *Hand book of the mammals of the world*. Vol. 8. Insectivores, sloths and colugos. Lynx Edicions, Barcelona: 472.
- Sher A.A. 1999.** Actualism and disconformism in the study of the ecology of Pleistocene mammals. *Zhurnal Obshchei Biologii*, **51**: 163–177. [in Russian].
- Simpson P.P. 1970.** The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **139**: 1–86.
- Smith A.B. 1994.** Systematics and the fossil records: Documenting evolutionary patterns. Blackwell Science Publications, Oxford and Boston (Massachusetts), 223 p.
- Smith R. and van den Hoek Ostende L.W. 2006.** A new heterosoricid shrew from the lowermost Oligocene of Europe. *Acta Palaeontologica Polonica*, **51**: 381–384.
- Stanley W.T., Robbins L.W., Malekani J.M., Mbalitini S.G., Migurimu D.A. et al. 2013.** A new hero emerges: another exceptional mammalian spine and its potential adaptive significance. *Biology Letters*, **9**: 1–5. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0486>
- Storch G. and Qiu Z. 2004.** First complete heterosoricine shrew: A new genus and species from the Miocene of China. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49**: 357–363.
- Storch G. and Zazhigin V.S. 1996.** Taxonomy and phylogeny of the *Paranourosorex* lineage, Neogene of Eurasia

- (Mammalia: Soricidae: Anourosoricini). *Paläontologische Zeitschrift*, **70**: 257–268.
- Storch G., Qiu Z. and Zazhigin V. 1998.** Fossil history of shrews in Asia. In: J.M. Wójcik and M. Wolsan (Eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences, Białowieża: 93–120.
- Upham N.S., Esselstyn J.A. and Jetz W. 2019.** Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLoS Biology*, **17**: e3000494. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>
- Van Dam J.A. 2004.** Anourosoricini (Mammalia: Soricidae) from the Mediterranean region: a pre-quaternary example of recurrent climate-controlled north-south range shifting. *Journal of Paleontology*, **78**: 741–764. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2004\)078%3C0741:AMSFTM%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2004)078%3C0741:AMSFTM%3E2.0.CO;2)
- Van Dam J.A. 2010.** The systematic position of Anourosoricini (Soricidae, Mammalia): paleontological and molecular evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**: 1221–1228. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.483553>
- Van Dam J.A., van den Hoek Ostende L.W. and Reumer J.W.F. 2011.** A new short-snouted shrew from the Miocene of Spain. *Geobios*, **44**: 299–307. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.11.007>
- Van den Hoek Ostende L.W., López-Guerrero P., Peláez-Campomanes P., Álvarez-Sierra M.A. and García-Paredes I. 2012.** Early Late Miocene insectivores (Eulipotyphla, Mammalia) from the Cañada section (Province of Zaragoza, east Central Spain). *Comptes Rendus Palevol*, **11**: 495–506. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2012.06.003>
- Van der Valk T., Pečnerová P., Díez-del-Molino D., Bergström A., Oppenheimer J. et al. 2021.** Million-year-old DNA sheds light on the genomic history of mammoths. *Nature*, **591**: 265–269. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03224-9>
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A. and Shkurikhin A.O. 2018.** Geometric morphometrics: from theory to practice. KMK Scientific Press, Moscow, 471 p.
- Voyta L.L., Omelko V.E., Tiunov M.P., Petrova E.A., Kryuchkova and L.Yu. 2021b.** Temporal variation in soricid dentition: Which are first – qualitative or quantitative features? *Historical Biology*, Available from: <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1986040>
- Voyta L.L., Omelko V.E., Tiunov M.P. and Vinokurova M.V. 2021a.** When beremendiin shrews disappeared in East Asia, or how we can estimate fossil redeposition. *Historical Biology*, **33**(11): 2656–2667. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1822354>
- Wilson D.E. and Reeder A.M. (Eds). 2005.** Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference (3rd ed). Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 p.
- Woodman N. 2010.** Two new species of shrews (Soricidae) from the western highlands of Guatemala. *Journal of Mammalogy*, **91**: 566–579. <http://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-346.1>
- Yamanaka A., Yasui K., Sonomura T., Iwai H. and Uemura M. 2010.** Development of deciduous and permanent dentitions in the upper jaw of the house shrew (*Suncus murinus*). *Archives of Oral Biology*, **55**: 279–287. <https://doi.org/10.1016/j.archoral-bio.2010.02.006>
- Yang L., Zhang H., Zhang C., Wu J., Wang Z., Li C. and Zhang B. 2020.** A new species of the genus *Crociodura* (Mammalia: Eulipotyphla: Soricidae) from Mount Huang, China. *Zoological Systematics*, **45**: 1–14. <https://doi.org/10.11865/zs.202001>
- Yudin B.S. 1989.** Insectivorous mammals of Siberia. Izdatel'stvo Nauka, Sibirskoye Otdelenie, Novosibirsk, 360 p. [In Russian].
- Zazhigin V.S. and Voyta L.L. 2018.** A new middle Miocene crocidosoricine shrew from the Mongolian Shar-gain Gobi Desert. *Acta Palaeontologica Polonica*, **63**: 171–187. <https://doi.org/10.4202/app.00396.2017>
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004.** Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier Academic Press, London, 437 p.
- Zhang H., Wu G.Y., Wu Y.Q., Yao J.F., You S., Wang C.C., Cheng F., Chen J.P., Tang M.X., Li C.L. and Zhang B.W. 2019.** A new species of the genus *Crociodura* from China based on molecular and morphological data (Eulipotyphla: Soricidae). *Zoological Systematics*, **44**: 279–293. <https://doi.org/10.11865/zs.201927>
- Ziegler R. 1989.** Heterosoricidae und Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligzän und Unterniozän Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, **154**: 1–73.
- Ziegler R. 2006.** Insectivores (Lipotyphla) and bats (Chiroptera) from the Late Miocene of Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **107A**: 93–196.
- Ziegler R. 2009.** Soricids (Soricidae, Mammalia) from Early Oligocene fissure fillings in South Germany – and a phylogenetic analysis of the Heterosoricinae. *Palaeodiversity*, **2**: 321–342.
- Ziegler R., Dahlmann T. and Storch G. 2007.** Oligocene-Miocene vertebrates from the Valley of Lakes (Central Mongolia): morphology, phylogenetic and stratigraphic implications. 4. Marsupialia, Erinaceomorpha and Soricomorpha (Mammalia). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **108A**: 53–164.