



ЗЫКОВ
Сергей Викторович

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕЖВИДОВАЯ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕЙ РОДОВ *APODEMUS*, *MUS* И *SYLVAEMUS*
УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА ПО КРАНИАЛЬНЫМ ПРИЗНАКАМ**

03.02.04 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель кандидат биологических наук, доцент
Бородин Александр Васильевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент
Оленев Григорий Валентинович

кандидат биологических наук, доцент
Яковлев Анатолий Германович

Ведущая организация Учреждение Российской академии
наук Зоологический институт РАН

Защита состоится «10» мая 2011 г. в 11:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343)260-82-56.

E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

Адрес сайта института: <http://www.ipae.uran.ru>

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «8» апреля 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Изучение внутривидовой изменчивости является одной из актуальных задач при решении вопросов популяционной биологии, эколого-генетических исследованиях, теории эволюции и систематики (Шварц, 1963, 1967, 1969, 1980; Яблоков, 1966; Майр, 1968, 1947; Глотов, 1975, 1988; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Яблоков и др., 1981; Северцов, 1990). Особый интерес в решении таких вопросов представляют широкоареальные виды, на которых можно изучить экологические особенности видов в градиенте условий и вклад географической изменчивости в эволюцию вида. Палеарктические представители сем. Muridae являются перспективным модельным объектом для решения вопросов эволюционной и популяционной биологии.

Несмотря на активное развитие молекулярно-генетических методов (Chevret et al., 2003; Michaux et al, 2007; Карамышева, 2010), экстерьерные показатели, а также строение краниального скелета и особенности морфологии зубной системы являются основными параметрами для диагностики мышей, особенно в полевых условиях (Аргиропуло, 1931; Аргиропуло, 1940; Виноградов, Громов, 1952; Флинт и др., 1970; Громов, Виноградов, 1984; Громов, Ербаева, 1995; Загороднюк, 1996; Лашкова и др., 2006). Необходимость использования анализа краниальных признаков при исследовании межвидовой дифференциации представителей сем. Muridae обусловлена возможностью привлечения результатов изучения современных животных в качестве сравнительной базы для исследования ископаемых форм.

Перспективной территорией для изучения морфологической изменчивости представителей сем. Muridae является Уральский регион. На данной территории мыши представлены видами, имеющими как европейское, так и азиатское происхождение, а также синантропными видами. Наличие на Урале широтного градиента условий, а также разнообразие биотопов позволяют оценить проявление внутривидовой изменчивости в зависимости от влияния средовых факторов.

Целью работы является выявление особенностей внутривидовой изменчивости и степени морфологической дифференциации мышей родов *Apodemus*, *Sylvaemus* и *Mus* Уральского региона по краниальным характеристикам.

Задачи исследования:

1. Описать особенности географической и возрастной изменчивости, а также полового диморфизма краниального скелета современных представителей

изучаемых родов сем. Muridae Уральского региона.

2. Выявить особенности флуктуирующей асимметрии морфологических параметров краниального скелета для различных популяций изучаемых видов мышей и сопоставить их с особенностями асимметрии краниального скелета других таксонов грызунов.

3. На неонтологическом материале выделить видоспецифичные признаки краниального скелета и зубной системы изучаемых видов сем. Muridae Уральского региона.

4. На основании изучения морфологии краниального скелета и зубной системы современных представителей изучаемых родов сем. Muridae выделить признаки, перспективные для использования на ископаемом материале, и провести диагностику мышей из голоценовых отложений с территории Уральского региона.

Научная новизна. С учетом проявления различных форм внутривидовой изменчивости в морфологии краниального скелета и зубной системы проведена оценка диагностической значимости описанных в литературе признаков, традиционно используемых при диагностике представителей сем. Muridae, а также выделены новые видоспецифичные параметры краниальных и одонтологических структур, позволяющие проводить диагностику современных и ископаемых видов мышей Уральского региона.

Впервые показано, что при исследовании значений показателя флуктуирующей асимметрии краниальных структур в различных таксонах грызунов степень проявления флуктуирующей асимметрии зависит не только от уровня стрессированности популяций, но и от таксономической принадлежности животных.

Теоретическое и практическое значение. Полученные данные по внутривидовой изменчивости современных представителей сем. Muridae Уральского региона могут быть использованы в качестве сравнительной базы для изучения морфологических особенностей исследуемых видов в других частях их ареалов, а также выявления вековой изменчивости при сопоставлении данных с ископаемыми представителями данного семейства. Предложенные в работе подходы могут быть использованы для диагностики ископаемых остатков представителей сем. Muridae Уральского региона. Полученные результаты по особенностям проявления различных форм внутривидовой изменчивости и диагностике современных и позднечетвертичных представителей сем. Muridae Уральского региона использу-

ются при чтении специализированного курса «Териология» и при проведении большого спецпрактикума (раздел териология) на кафедре зоологии биологического факультета Уральского госуниверситета им. А.М. Горького.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. У рассматриваемых представителей семейства Muridae на фоне выраженной возрастной изменчивости краниальных и дентальных структур половой диморфизм не выражен, а географическая изменчивость на территории Уральского региона может быть прослежена в пределах отдельных возрастных классов.

2. Диагностика полевой и малой лесной мышей из четвертичных отложений возможна по морфотипическим особенностям жевательной поверхности первого нижнего моляра.

3. В уровнях флуктуирующей асимметрии метрических признаков краниальных структур грызунов прослеживаются межтаксонные различия, превышающие уровень различий между конспецифичными популяциями, различающимися по степени стрессированности.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы представлены на конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2003-2009); Четвертой Всероссийской школе молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» (Москва, 2006); международном симпозиуме «Стратиграфия, палеонтология и палеосреда плиоцен-плейстоцена Забайкалья и межрегиональные корреляции» (Улан-Уде, 2006); XI Международном симпозиуме по биологии грызунов «Rodens et Spatium» (Мышкин, 2008); Всероссийской конференции «Динамика современных экосистем в голоцене» (Екатеринбург, 2010); международной конференции «Четвертичная стратиграфия и палеонтология южной России: взаимосвязи между Европой, Африкой и Азией» (Ростов-на-Дону, 2010).

Декларация личного участия автора. Автор принимал участие в сборе материала (отловы грызунов, сбор ископаемого материала), проводил лабораторный анализ. Автором проведена интерпретация и обобщение полученных данных. Доля личного участия автора в публикациях по теме диссертации составляет 20-100%.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 научных работ, из которых 2 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 126 страницах, содержит 10 таб-

лиц, 35 рисунков. Список литературы включает 205 работ, в том числе 87 на иностранных языках.

Благодарности. Автор чрезвычайно признателен научному руководителю к.б.н. А.В. Бородину, д.б.н., проф. Э.А. Гилевой, к.б.н. Е.А. Марковой, к.б.н. Т.В. Струковой, к.б.н. Л.Э. Ялковской и сотрудникам лаборатории исторической экологии за оказанную помощь при проведении исследований и обработке полученных результатов, за ценные советы и критические замечания. Автор выражает искреннюю благодарность к.б.н. Н.Е. Колчевой, к.б.н. Ю.А. Давыдовой, сотрудникам группы популяционной цитогенетики и музея ИЭРиЖ УрО РАН за предоставленный материал.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем», ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (02.740.11.0279) и НШ-3260.2010.4.

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА MURIDAE: ФИЛОГЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

В разделах 1.1-1.5 на основании литературных данных проанализированы особенности филогении и систематики сем. Muridae. Рассмотрены данные о происхождении и филогенетических связях родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus*. Для представителей сем. Muridae Уральского региона описаны распространение и особенности биотопического распределения. Проведен анализ литературы, посвященной особенностям диагностики мышей при изучении ископаемого и рецентного материала. Описаны основные подходы и перспективы изучения морфологических характеристик изучаемых видов.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Исследуемый материал

В работе использован материал, полученный в результате отловов на территории Уральского региона и прилегающих территорий, проведенных собственнo автором, а также любезно предоставленный к.б.н. Н.Е. Колчевой, к.б.н. Ю.А. Давыдовой и сотрудниками группы популяционной цитогенетики, а также коллекции музея ИЭРиЖ УрО РАН (табл.1).

Таблица 1 - Число особей и региональная приуроченность выборок изученных видов сем. Muridae, использованных для морфологического анализа

Вид	Объем исследуемого материала (число особей)			Место сбора материала
	Всего	Количественный анализ	Качественный анализ	
<i>M. musculus</i>	204	151	79	Свердловская обл. (Каменский р-н, п. Рыбниковское и п. Б.Грязнуха), Оренбургская обл. (Красногвардейский р-н, п. Старобогдановка и п. Кристалка), Тюменская обл., п. Советский)
<i>S. uralensis</i>	177	147	30	Оренбургская обл. (Саракташский р-н, пойма р. Б. Ик, Кувандыкский р-н, пойма р. Урал), Челябинская обл. (Ильменский заповедник), Свердловская обл. (Висимский заповедник)
<i>A. agrarius</i>	69	48	33	Свердловская обл. (г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН)
<i>S. flavicollis</i>	30	-	30	Украина, Житомирская область (Житомирский р-н.)

Автором были проведены отловы мелких млекопитающих на Северном (пос. Сосьва, Черемухово), Среднем (д. Стариково) и Южном Урале (заповедник Аркаим, д. Айтуар). Всего отловлено 414 особей грызунов, в том числе более 174 представителей семейства Muridae. При участии автора проводились раскопки пещеры Мироновская – III (Средний Урал) (рис. 1).



Рисунок 1 – Места сбора современного и ископаемого материала

Общий объем материала, использованного для морфологического анализа, составил 506 особей четырех видов представителей видов сем. Muridae и 264 особи четырех видов (*Ellobius talpinus*, *Microtus arvalis*, *Microtus rossiaemeridionalis*, *Clethrionomys glareolus*) сем. Cricetidae.

Апробацию подходов к диагностике ископаемых остатков представителей сем. Muridae проводили на примере материала из отложений пещеры Мироновская–III (Средний Урал). Проанализировано 59 остатков сем. Muridae из слоев 6 и 7, для которых получены радиоуглеродные даты 5340 ± 80 лет (Ki-15494) и 9830 ± 130 лет (Ki-15492) соответственно.

2.2 Методы исследования изменчивости краниального скелета и зубной системы

Для решения поставленных задач в работе использовали линейные измерения и качественные характеристики краниального скелета и зубной системы, а также показатели формы (метод геометрической морфометрии (Павлинов, 2000)). Черепа, челюсти и зубные ряды были оцифрованы камерой Nikon Coolpix 4500 при постоянном увеличении ($\times 0,65$ – для черепа и нижней челюсти, $\times 4,0$ – для зубных рядов) через окуляр стереомикроскопа «Carl Zeiss» Stemi 2000-C.

Оценку линейных параметров проводили по оригинальной схеме (24 промера), разработанной автором для анализа краниальных характеристик грызунов, в которой представлены как классические промеры, так и новые, адаптированные для работы с цифровыми изображениями краниального скелета (Зыков, 2004; Зыков, Ялковская, 2005; Зыков, 2006) (рис. 2).

Линейные промеры черепа и нижней челюсти снимали в трех повторностях в программе TPSdig, в дальнейшем полученные значения признаков усредняли.

Анализ флуктуирующей асимметрии проводили по 19 билатерально-симметричным признакам (12 признаков осевого черепа и 8 признаков нижней челюсти (рис. 2)). При оценке асимметрии морфологических структур использовали значения признаков для правой (П) и левой (Л) стороны, усредненные по трем измерениям. В качестве показателя асимметрии был использован не зависящий от размера признака индекс, предложенный Д.Б. Гелашвили с соавторами (2004): $\bar{A} = 1 - (2ПЛ / (П^2 + Л^2))$.

Анализ формы краниального скелета проводили методом геометрической морфометрии. Расстановка меток на оцифрованных изображениях одонтологиче-

ских и краниальных структур и анализ изменения формы проводили в пакете программ TPS (Rohlf, 1993).

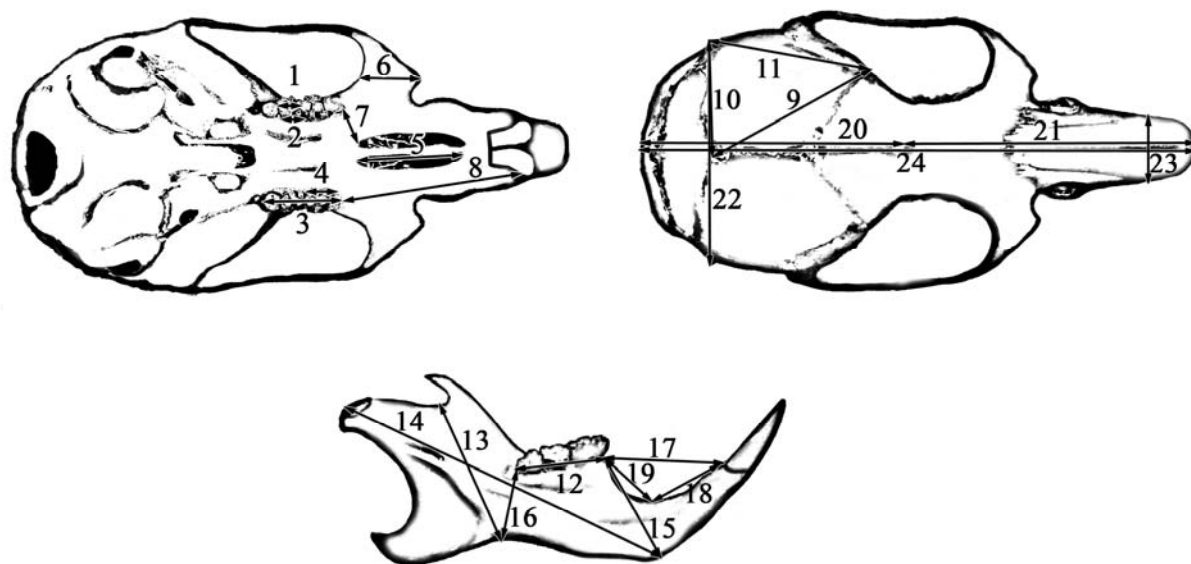


Рисунок 2 - Схема краниальных и одонтологических промеров

Для анализа качественных характеристик краниального скелета и зубной системы за основу были взяты признаки, описанные в литературе (Громов и др., 1963; Ларина, Еремина, 1988; Громов, Ербаева, 1995). Для оценки внутривидовой изменчивости и межвидовой дифференциации по качественным характеристикам зубной системы использовали 25 признаков. При анализе качественных характеристик черепа были использованы форма швов костей черепа, форма и расположение резцовых отверстий, форма носовых костей. При анализе жевательной поверхности моляров была использована номенклатура бугорков (tb), предложенная Н.И. Лариной и И.В. Ереминой (1988). Обозначение положения зуба в верхней (M1/, M2/, M3/) и нижней (/m1, /m2, /m3) челюсти принято по А.В. Бородину (2009).

Для определения возраста мышей использовали 4 стадии стертости щечных зубов (Клевезаль, 2007). При анализе изменчивости краниальных признаков рассматривали три репродуктивно-возрастных класса (juvenus, subadultus, adultus), выделенных по морфофункциональным показателям.

Для оценки фенетического разнообразия в исследуемых популяциях использовали показатель (μ), предложенный Л.А. Животовским (1991).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием методов кластерного, дискриминантного, дисперсионного анализа, критерия Стьюдента

та (t_{st}) и непараметрического критерия Краскала-Уоллеса (H), реализованных в пакете программ Statistica 6.0.

Глава 3. АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА И ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *APODEMUS*, *SYLVAEMUS* И *MUS* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

3.1 Анализ изменчивости качественных характеристик

Для желтогорлой мыши показаны статистически значимые различия в морфологии дополнительных структур жевательной поверхности на различных стадиях стертости зуба по признакам: петля на аборальной стороне $tb8$ M1/ ($H_{(2, N=30)}=8,86$; $p<0,05$) и наличие дополнительных бугорков на наружной стороне /m2 ($H_{(2, N=30)}=6,86$; $p<0,05$). У малой лесной мыши степень стертости оказывает значимое влияние на следующие признаки: петля на $tb8$ M1/ ($H_{(2, N=134)}=11,48$; $p<0,05$), выступ дистальнее $tb2$ на M1/ ($H_{(2, N=134)}=12,16$; $p<0,05$), дополнительный бугорок проксимальнее $tb2$ на M1/ ($H_{(2, N=134)}=29,44$; $p<<0,001$), аборальный край $tb8$ M3/ с выемкой ($H_{(2, N=134)}=6,46$; $p<0,05$), дополнительный бугорок в виде петли на tbV /m3 ($H_{(2, N=80)}=25,74$; $p<<0,001$). Для домово́й мыши показаны значимые различия между стадиями стертости моляров по следующим признакам: ободок на M1/ ($H_{(2, N=80)}=6,84$; $p<0,05$) и выраженность на /m2 дополнительных бугорков ($H_{(2, N=80)}=34,97$; $p<<0,001$). Уже при незначительных изменениях в конфигурации основных бугорков, вызванных стиранием коронки зуба, многие дополнительные структуры подвержены значительным изменениям. Поэтому при изучении внутривидовой изменчивости морфотипической структуры, основывающейся на наличии и выраженности дополнительных структур на жевательной поверхности моляров, в анализ следует включать животных одного возрастного класса.

Для полевой и желтогорлой мышей не было выявлено признаков, связанных с половым диморфизмом. Для малой лесной мыши статистически значимые различия обнаружены по одному признаку из десяти рассмотренных - дополнительный выступ дистальнее $tb2$ на M1/ ($H_{(1, N=134)}=4,8$; $p=0,03$). Для домово́й мыши различия между самцами и самками проявились в степени выраженности основного бугорка снаружи $tb5$ /m2 ($H_{(1, N=80)}=11,07$; $p=0,001$), данный признак также подвергается возрастной изменчивости. Таким образом, различия между самцами и самками рассматриваемых видов по структуре жевательной поверхности щечных зу-

бов незначительны, и в целом данной формой изменчивости можно пренебречь на последующих этапах исследования.

Оценку географической изменчивости жевательной поверхности моляров проводили на примере малой лесной мыши из Челябинской (Ильменский заповедник) и Оренбургской областей (Саракташский и Кувандыкский р-ны). Из 24 изученных признаков достоверные различия выявлены только по одному признаку – наличие выступа дистальнее $tb2$ на $M1/$ ($H_{(1, N=134)}=12,28$; $p=0,001$). Разнообразие дополнительных структур жевательной поверхности гораздо выше в выборке из Ильменского заповедника ($\mu=1,58\pm 0,05$), чем у оренбургских мышей ($\mu=1,36\pm 0,06$). Три признака, отмеченные в популяции Челябинской области, не встречены ни у одной особи из популяции Оренбургской области. Таким образом, для малой лесной мыши из Челябинской области характерна более сложная структура жевательной поверхности за счет образования большего количества дополнительных структур.

3.2 Анализ линейных параметров краниального скелета

Показаны значимые различия (MANOVA) по комплексу линейных параметров черепа и зубной системы между исследуемыми возрастными группами у малой лесной мыши ($F_{(20;82)}=4,83$; $p<<0,0001$) и у домового мыши ($F_{(20;40)}=4,93$; $p<<0,0001$).

В серии одномерных тестов ANOVA показано, что наименее подвержены возрастной изменчивости признаки, связанные с размерами зубного ряда и отдельных зубов. У малой лесной и домового мышей по размерам теменной кости различия между возрастными группами были незначимы, либо уровень значимости низок.

На примере малой лесной мыши изучены аллометрические закономерности роста черепа. Показано, что молодые особи характеризуются относительно более крупным мозговым отделом, а общее увеличение размеров черепа с возрастом связано с более интенсивным ростом лицевого отдела, что характерно для грызунов в целом (Шварц, 1980). Показано, что данный показатель можно использовать для определения относительного возраста мышей (Зыков, 2008).

Проведенный дисперсионный анализ (MANOVA) по комплексу линейных параметров показал, что проявление полового диморфизма не выражено или выражено только в виде тенденций в характеристиках отдельных линейных парамет-

ров. Таким образом, различия между самцами и самками в линейных характеристиках краниального скелета могут не учитываться.

В результате двухфакторного дисперсионного анализа (MANOVA) показаны значимые межпопуляционные различия по каждому возрастному классу. Показано, что у малой лесной мыши между ювенильными особями уровень межпопуляционных различий имеет высокий уровень значимости ($F_{(48;24)}=7,7$; $p<0,001$). Вклады отдельных признаков в межпопуляционную дифференциацию невелики, в большей степени наблюдаются различия по промерам теменных костей, нижней и верхней диастем, длине и высоте нижней челюсти. При анализе межпопуляционных различий между взрослыми особями уровень значимости различий снижается ($F_{(72;24)}=4,9$; $p<0,001$). Это может быть связано с более интенсивным ростом на ранних стадиях онтогенеза рассматриваемых видов. Анализ индивидуального вклада каждого признака в межпопуляционные различия показал, что наибольший вклад вносят линейные параметры диастемы нижней челюсти и ширина скуловых дуг. Используя индексы краниального скелета, отражающие трофические адаптации грызунов (Окулова, 2000; Окулова, Антоненц 2002), показана более выраженная «семеноядность» малых лесных мышей из популяций с территории Среднего Урала по сравнению с южноуральскими популяциями.

3.3 Анализ изменчивости формы краниального скелета и жевательной поверхности моляров

По значениям относительных деформаций (RW) как краниального скелета, так и жевательной поверхности, не выявлено полового диморфизма ($t_{st}=-1,87-1,39$; $df=41-67$; $p=0,07-0,64$). В дальнейшем анализе данные по самцам и самкам были объединены (Зыков, Белая, 2007).

По всем значениям относительных деформаций, описывающих форму одонтологических и краниальных структур, методом двухфакторного дисперсионного анализа (MANOVA) выявлены значимые различия по возрасту и принадлежности к популяции (табл. 2).

Таблица 2 - Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (MANOVA) по значениям относительных деформаций черепа и зубной системы

Факторы	F	df	df ошибки	p
возраст	2,54	15	19	0,028
популяция	4,69	15	19	0,001
взаимодействие факторов	0,47	15	19	0,927

Для относительных деформаций черепа и нижней челюсти показано, что по первым трем относительным деформациям верхней проекции осевого черепа не наблюдается значимых различий по обоим факторам. В то время как для второй относительной деформации нижней проекции осевого черепа и первой относительной деформации нижней челюсти значимым оказался фактор «популяция» ($F_{(1;39)}=6,66$ и $F_{(1;49)}=10,12$; в обоих случаях $p<0,05$). В целом, форма краниального скелета в меньшей степени подвержена возрастным изменениям, чем линейные характеристики.

Для первой относительной деформаций формы жевательной поверхности (RW1) верхних и нижних моляров значимыми оказались оба фактора, что может быть обусловлено различным соотношением возрастных классов в изученных популяциях. По третьей относительной деформации (RW3) значимо отличаются конфигурации жевательных поверхностей верхних ($F_{(1;64)}=5,24$; $p<0,05$) и нижних моляров ($F_{(1;65)}=11,56$; $p<0,001$) у животных из разных популяций.

В направлении RW3 у верхних моляров наблюдается изгибание M1/ и M2/ относительно основной оси зубного ряда, а также изменение формы M2/ за счет изменения пропорций и угла наклона задней части зуба (рис. 3).

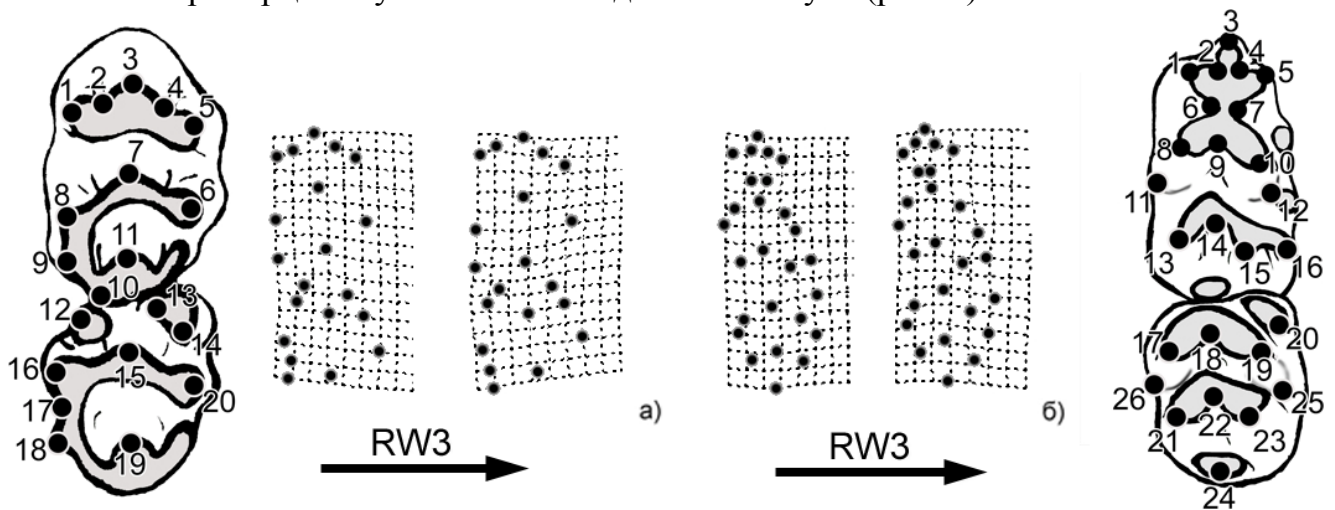


Рисунок 3 - Изменения формы жевательной поверхности верхних а) и нижних б) моляров в направлении третьей относительной деформации (RW3)

У нижних моляров по оси RW3 наблюдается изменение угла наклона передней части /m1 (рис. 3) (Zykov, Vorodin, 2008).

3.4 Анализ флуктуирующей асимметрии краниальных признаков

При проведении сравнительного анализа уровней флуктуирующей асимметрии краниального скелета у различных видов сем. Muridae в качестве внешней

группы были использованы представители сем. Cricetidae. Все исследуемые виды грызунов были представлены двумя популяциями: стрессированной и референтной. Для оценки степени стрессированности использовали данные по силе техногенной нагрузки и уровню хромосомных мутаций в клетках костного мозга грызунов (Флуктуирующая асимметрия..., 2007; Межтаксонные различия..., 2007), предоставленные сотрудниками группы популяционной цитогенетики.

По значениям дистанций Махаланобиса построены дендрограммы, иллюстрирующие соотношения показателей асимметрии между видами и популяциями (рис. 4).

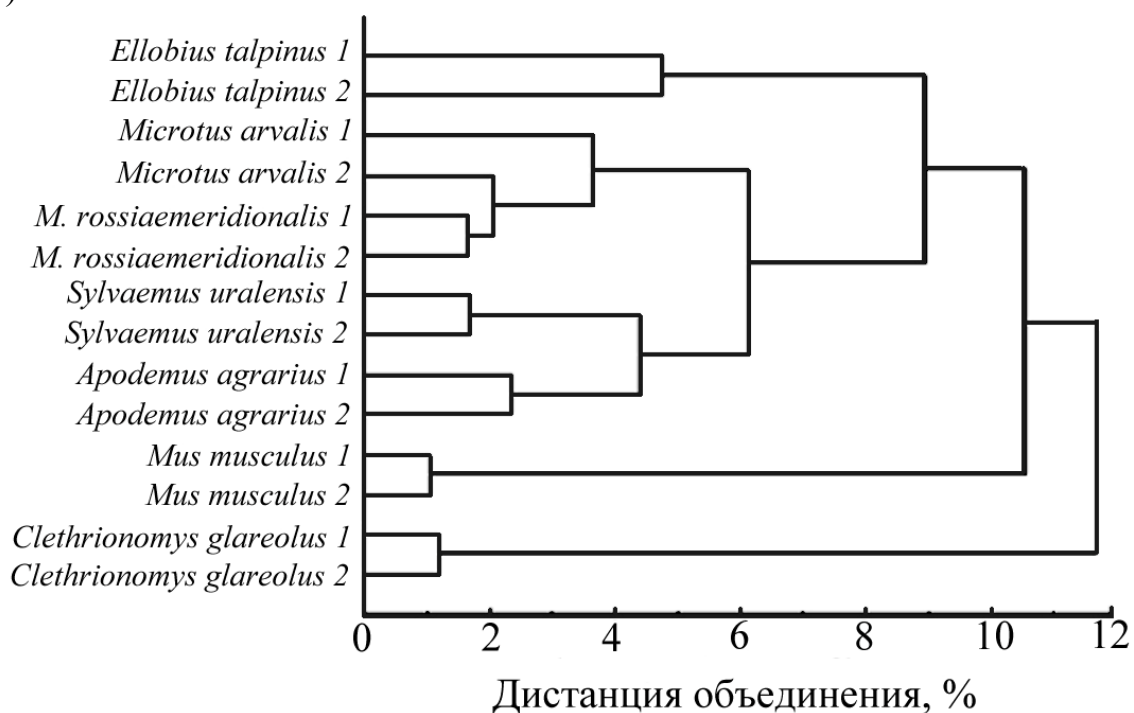


Рисунок 4 - Дендрограммы сходства исследованных популяций семи видов грызунов по индексам асимметрии (\bar{A}) 19 краниометрических признаков (метод UPGMA)

Показано, что на всех дендрограммах, несмотря на различия в стрессированности, конспецифичные популяции образуют отдельные кластеры в соответствии с их видовой принадлежностью. Исключением являются хромосомные виды-двойники *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*, известные своим морфологическим сходством. Полученные результаты свидетельствуют о неоднозначности феномена флуктуирующей асимметрии. Данный показатель может отражать не только степень стрессированности популяций, но и филогенетический сигнал.

Глава 4. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕЙ ИЗУЧАЕМЫХ ТАКСОНОВ ПО КРАНИАЛЬНЫМ И ОДОНТОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

4.1 Межвидовая дифференциация мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона по линейным параметрам краниального скелета

Показано, что наибольшая точность дискриминации (100%) наблюдается при включении в анализ всего комплекса линейных параметров черепа и нижней челюсти, а также только промеров собственно черепа (рис. 5).

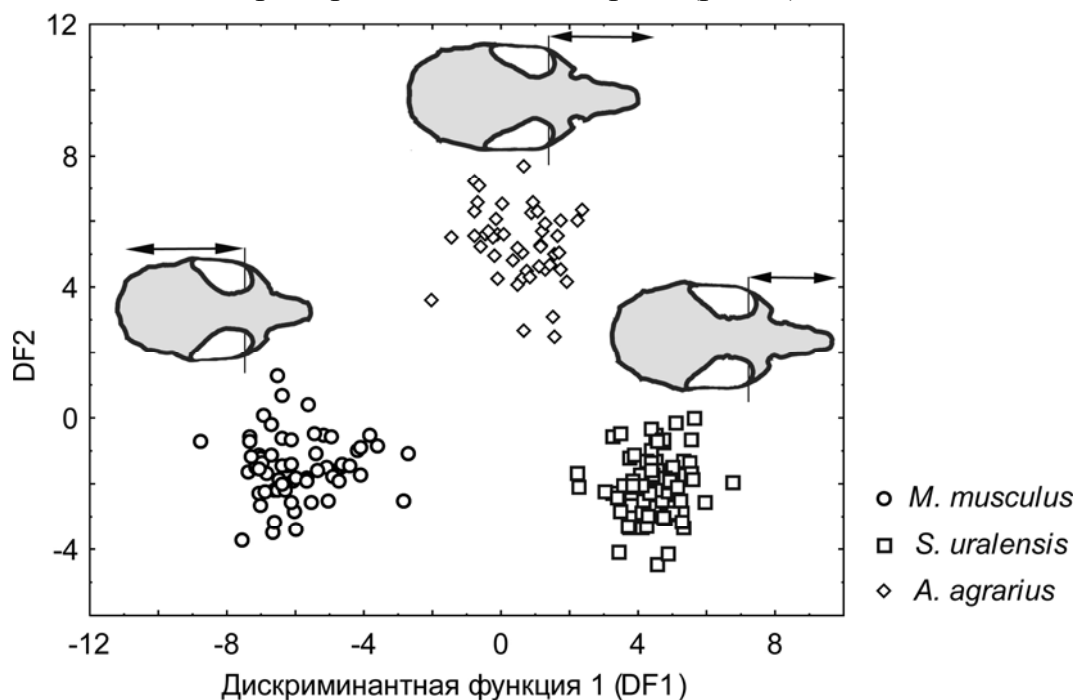


Рисунок 5 - Распределение изучаемых видов в координатах первой и второй дискриминантных осей (DF) по комплексу промеров черепа

Снижение точности дискриминации происходит при использовании в анализе только промеров нижней челюсти. Высокий уровень дискриминации наблюдается только на уровне р. *Mus* и группы *Apodemus-Sylvaemus*. В этом случае точность дискриминации падает до 94% для малой лесной мыши и 89% для полевой мыши. Для домового мыши сохраняется точность дискриминации 100%.

Описаны основные морфологические характеристики, по которым проявляется морфологическая дифференциация изученных видов мышей.

4.2 Функционально-морфологические особенности краниального скелета мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus*

На основании анализа линейных промеров отмечен ряд преобразований в морфологии краниального скелета и элементов зубной системы, которые могут

характеризовать особенности питания грызунов. Увеличение относительной длины M1/ и редукция M3/ у домашней мыши связаны с преобладанием продольных перетирающих жевательных движений, что часто наблюдается у зеленоядных форм (Воронцов, 1982; Окулова, 2000; Окулова, Антонец, 2002). Возможно, данные преобразования в зубной системе и, соответственно, в преобладании продольных жевательных движений у данного вида явились одним из факторов для перехода к всеядению. В пользу более выраженной семеноядности мышей группы *Apodemus-Sylvaemus* говорит более вытянутая форма черепа, а также увеличение относительных размеров диастемы верхней и нижней челюстей (Зыков, 2009).

4.3 Дифференциация мышей по качественным характеристикам краниального скелета и зубной системы

Из анализируемых вариаций качественных признаков краниального скелета (форма швов костей черепа, форма и расположение резцовых отверстий, форма носовых костей) видоспецифичными оказались 9 вариаций. Для желтогорлой мыши выявлен признак, ранее не описанный в литературе (лобный край носовой кости в медиальной части образует 1 остроугольный аборальный зубец, встречен у 7% особей). Наибольшая частота встречаемости отмечена для признаков, которые традиционно используются для диагностики данных видов (Громов и др., 1963; Громов, Ербаева, 1995). Остальные вариации имеют частоту встречаемости не более 40% и подходят только для описания морфологической изменчивости.

Проведена оценка диагностической значимости основных и дополнительных бугорков жевательной поверхности. Показано, что все категории зубов у домашней мыши характеризуется упрощенной морфологией жевательной поверхности, наблюдается не только редукция дополнительных структур, но ряда основных элементов. По ряду признаков можно также диагностировать представителей родов *Apodemus* и *Sylvaemus*. У малой лесной мыши дополнительный ряд бугорков хорошо развит. В основании tb6 присутствует дополнительный бугорок, в результате основание tb6 не выходит на край моляра. У полевой мыши третий ряд бугорков имеется, но развит не так сильно как у *S. uralensis*. В основании tb6 отсутствует дополнительный бугорок, в результате основание tb6 выходит на край моляра. Для /m1 полевой мыши показано, что крайний аборальный бугорок некрупный, его слияние с tb9 наблюдается на поздних стадиях стирания коронки, в то время как у малой лесной мыши он обычно крупный и уже на ранних стадиях стирания коронки сливается с tb9.

Глава 5. ДИАГНОСТИКА ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ МЫШЕЙ ПО КАЧЕСТВЕННЫМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ КРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА И ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ

На основании изученных параметров и имеющихся литературных данных были составлены определительные таблицы для проведения диагностики ископаемых остатков мышей (Зыков и др., 2010). С использованием описанных признаков проведена диагностика ископаемых остатков мышей из отложений пещеры Мироновская-III (Средний Урал).

Всего было изучено 59 ископаемых остатков мышей, из которых определено до вида 43. Из определенных до вида остатков мышей из голоценовых отложений пещеры Мироновская-III по предложенным нами признакам первого нижнего моляра был диагностирован 31 остаток.

В результате проведенного анализа качественных характеристик моляров показано, что предложенные морфологические характеристики наряду с ранее описанными в литературе, значительно повышают процент определенных до вида ископаемых остатков мышей. Наибольшая точность диагностики ископаемых остатков отмечается при использовании в анализе второго верхнего и первого нижнего моляров.

ВЫВОДЫ

1. В изученных популяциях Уральских представителей родов *Apodemus*, *Mus*, *Sylvaemus* линейные параметры краниального скелета и зубной системы в значительной степени подвержены возрастной изменчивости. При исследовании дифференциации современных форм снизить влияние фактора возраста можно путем проведения анализа в пределах возрастных групп, а знание закономерностей возрастных изменений черепных признаков позволяет использовать их для определения относительного возраста наряду с традиционными зубными характеристиками.

2. Половой диморфизм одонтологических и краниальных признаков мышей Уральского региона выражен незначительно; при исследовании межвидовой и внутривидовой дифференциации различиями между самцами и самками можно пренебречь.

3. Межпопуляционные различия в морфологии краниального скелета у изучаемых видов в пределах Уральского региона выражены слабо и могут быть

прослежены в пределах отдельных возрастных групп по качественным признакам зубной системы и пропорциям краниального скелета. Наиболее четко различия между популяциями проявляются по промерам теменных костей, нижней и верхней диастем, длине и высоте нижней челюсти.

4. Различия изучаемых видов мышей родов *Apodemus*, *Sylvaemus* проявляются в абсолютных размерах и пропорциях черепных признаков, а также в различной выраженности дополнительных элементов зубной системы. Наиболее четко, как по всему комплексу краниальных и одонтологических признаков, так и по признакам отдельных структур, выделяется домовая мышь. Различия родов *Apodemus* и *Sylvaemus* в большей степени проявляются по размерным характеристикам краниального скелета.

5. Морфологические особенности краниального скелета рассматриваемых таксонов обусловлены их экологической дифференциацией. Так, различия в строении нижней челюсти (челюстного аппарата) и зубной системы р. *Mus* и группы *Apodemus-Sylvaemus* в большей степени наблюдаются по признакам, традиционно используемым при анализе трофических адаптаций краниального скелета грызунов. Выявленные различия краниального скелета у изученных представителей сем. Muridae прежде всего отражают адаптации к различным видам кормов.

6. Выявлена видовая специфика в проявлении асимметрии краниальных структур у грызунов. В асимметрии краниального скелета межтаксонные различия превышают различия между популяциями одного вида с разным уровнем техногенного загрязнения. Показано, что при проведении исследований по мониторингу популяций с использованием показателя флуктуирующей асимметрии необходимо учитывать значимость таксономического сигнала и проводить сравнения уровней асимметрии метрических признаков только на внутривидовом уровне.

7. Предложены морфологические критерии диагностики первого нижнего моляра полевой и малой лесной мыши. У данных видов различия наблюдаются не только в количестве дополнительных бугорков, но и в их морфологии и положении относительно основных элементов жевательной поверхности. Использование предложенных диагностических признаков первого нижнего моляра значительно повышают долю определенных до вида остатков Muridae при работе с ископаемым материалом.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из перечня ВАК:

1. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения / Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., **Зыков С.В.**, Кшнясев И.А. // Жур. общ. биологии. - 2007. - Т. 68, № 3. - С. 221-230.

2. Межтаксонные различия уровня флуктуирующей асимметрии краниальных структур у грызунов / Кшнясев И.А., Гилева Э.А., Бородин А.В., Ялковская Л.Э., **Зыков С.В.** // Док. АН. - 2007. - Т. 415, № 1. - С. 135-138.

Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:

3. **Зыков С. В.** Использование метода геометрической морфометрии для анализа краниального скелета млекопитающих // Проблемы глобальной и региональной: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. - Екатеринбург: Академкнига, 2003.-С. 57-61.

4. **Зыков С. В.** Анализ размерных характеристик и формы черепа *Microtus arvalis* Pallass и *M. rossiaemeridionalis* Ognev // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. - Екатеринбург: Академкнига, 2004.-С. 79-82.

5. **Зыков С. В.**, Ялковская Л. Э. Краниальные характеристики видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* из зоны симпатрии // Экология: от генов до экосистем: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. - Екатеринбург: Академкнига, 2005.-С. 101-109.

6. **Зыков С. В.** Анализ краниальных характеристик полевок группы *Microtus arvalis* на разных стадиях дивергенции // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. - Екатеринбург: Академкнига, 2006. - С. 73-77.

7. **Зыков С.В.**, Струкова Т.В. Представители сем. Muridae в четвертичных фаунах Уральского региона // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: материалы Четвертой Всероссийской школы молодых ученых-палеонтологов / ПИН РАН. – М., 2007. - С. 21.

8. **Зыков С.В.**, Белая А.А. Анализ краниальных и одонтологических характеристик малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) Южного Урала // Экология от Арктики до Антарктики: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. - Екатеринбург, 2007. - С. 102-106.

9. **Зыков С.В.** Внутривидовая изменчивость краниальных и одонтологических характеристик малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 на Урале // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2008. - С. 80-84.

10. **Зыков С.В.** Межвидовая дифференциация мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона по линейным параметрам краниального скелета // Эволюционная и популяционная экология: назад в будущее: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2009. - С. 66-73.

11. **Зыков С.В.** Струкова Т.В., Рупышева Т.А. Диагностика представителей семейства Muridae из голоценовых фаун Среднего Урала // Динамика современных экосистем в голоцене : материалы Всерос. науч. конф. – Екатеринбург; Челябинск: Рифей, 2010. – С.77-81

12. Dental characters in recent and late Pleistocene muroid rodents from Urals and West-Siberian plain / Borodin A.V., Markova E.A., Belaya A.A., Elkina M.A., **Zykov S.V.** // Stratigraphy, paleontology and paleoenvironment of Pliocene-Pleistocene of Transbaikalia and interregional correlations: Intern. Symp., Aug. 28th-Sept. 3d 2006, Ulan-Ude: Vol. of Abstr. Ulan-Ude, 2006. P. 25.

13. **Zykov S.V.** Borodin A.V. Analysis of cranial and dental characters in *Apodemus* (*Sylvaemus*) *uralensis* of the Ural region // 11th International Conference on Rodent Biology Rodens et Spatium, Myshkin, Russia: Abstr. of oral and poster papers.- Myshkin, 2008. - P. 152

14. Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: connection between Europe and Asia / Borodin A., Markova E., Zinov'ev E., Strukova T., Fominykh M., **Zykov S.**// Quaternary stratigraphy and paleontology of the Southern Russia: connection between Europe, Africa and Asia: Abstr. Vol. 2010 annual meeting INQUA- SEQS, Rostov-on-Don, Russia, June 21-26, 2010. Rostov-on-Don , 2010. P. 31-32.

Подписано в печать 01.04.2011 г. Формат 60x84 1/16
Усл. печ. л. 1,0 Тираж 120 экз. Заказ №

Отпечатано в типографии Института экономики УрО РАН
620014 г. Екатеринбург, ул. Московская, 29. тел. (343) 371-16-12