УДК 575.21:599.323.4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ МАЛОЙ И АЛТАЙСКОЙ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ

А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Ю.В. Городилова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, *г. Екатеринбург, Россия*

Оценить уровень морфологической дивергенции двух полувидов малой лесной мыши – *Sylvaemus* (*uralensis*) *uralensis* Pall., 1811 и *S.* (*u.*) *kastschenkoi* Kuznetzov, 1932 при сравнении с заведомо видовым уровнем различий внешней группы – желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834 на основе методов геометрической морфометрии – цель настоящего сообщения. Алтайская мышь представлена 3 выборками с Алтая и из Казахстана; 3 – Южно-Казахстанская обл., заповедник “Аксу-Джабаглы”. В работу также включены 4 выборки малой лесной мыши: восточно-европейский подвид со Среднего и Южного Урала; 5 – Республика Башкортостан, г. Уфа; 6 – Оренбургская обл., г. Кувандык и южно-европейский подвид (7 – объединенная выборка из Кавказского и Тебердинского заповедников). В качестве внешней группы для сравнения взяли 3 выборки близкого вида – желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834 (8 – Республика Удмуртия, Кизнерский р-н, с. Пыжман (n = 8); 9 – Самарская обл., с. Богатое (n = 12); 10 – Оренбургская обл., г. Кувандык (n = 19). В работе использованы однородные в возрастном отношении выборки зрелых сеголеток. Методами геометрической морфометрии выявлен высокий уровень дивергенции между выборками малой и алтайской лесных мышей, согласующийся с их молекулярной дивергенцией по гену цитохрома *b* мтДНК. Показано, что уральские и кавказские выборки, относящиеся к малой лесной мыши, морфологически существенно уклоняются от алтайских, центрально- и южно-казахстанских, относимых к алтайской лесной мыши. При сравнении мандибулярных индексов, отражающих морфофункциональные особенности формы нижней челюсти, выявлены значимые различия между малой и алтайской лесными мышами, которые оказались больше, чем у каждой из них с желтогорлой мышью, что указывает на существенную экологическую специализацию лесных мышей и видовой уровень их морфологической дивергенции.

Ключевые слова: *Sylvaemus uralensis* Pall., 1811, *S.* (*uralensis*) *kastschenkoi* Kuznetsov, 1932, дивергенция, систематика, изменчивость, геометрическая морфометрия.

MORPHOLOGICAL DIVERGENCE OF SMALL AND ALTAI FOREST MICE

Vasiliev A.G., Vasilyeva I.A., Gorodilov Yu.V.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, *Ekaterinburg, Russia*

Level of morphological divergence of two semi-species of a small forest mouse - *Sylvaemus* (*uralensis*) *uralensis* Pall., 1811 and *S.* (*u.*) *kastschenkoi* Kuznetzov, 1932 when compared with the known specific level of differences in the external group – the yellow-necked mouse *Sylvaemus flavicollis* on the basis of geometric morphometry methods is assessed. The Altai mouse is represented by 3 sample groups from Altai and from Kazakhstan; 3 – South-Kazakhstan region, “Aksu-Jabagly” reserve. The work also includes 4 sample groups of a small forest mouse: the Eastern European subspecies from the Middle and Southern Urals; 5 – Republic of Bashkortostan, Ufa; 6 – Orenburg region, Kuvandyk and the southern European subspecies (7 – a combined sample from the Caucasian and Teberdinsky reserves). As an external group for comparison, 3 samples of a similar species were taken: yellow-throated

mouse *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834 (8 - Republic of Udmurtia, Kizner district, Pyzhman village (n = 8), 9 - Samara region, Bogatoy village (n = 12), 10 - Orenburg region, city of Kuvandyk (n = 19)). Samples of mature young-year-olds that are homogeneous in age are used. The methods of geometric morphometry revealed a high level of divergence between samples of small and Altai forest mice, consistent with their molecular divergence in the gene of cytochrome *b* mtDNA. It is shown that Uralic and Caucasian samples belonging to a small forest mouse morphologically deviate significantly from Altai, Central and South Kazakhstan, referred to the Altai forest mouse. When comparing mandibular indices reflecting the morphofunctional features of the shape of the mandible, significant differences were revealed between small and Altai forest mice, which turned out to be larger than in each of them with a yellow-necked mouse, which indicates a significant ecological specialization of forest mice and a species level of their morphological divergence.

Key words: *Sylvaemus uralensis* Pall., 1811, *S.* (*uralensis*) *kastschenkoi* Kuznetsov, 1932, divergence, taxonomy, variability, geometric morphometry.

Развитие методов молекулярного и хромосомного анализа в систематике в начале XXI в. способствовало таксономическим ревизиям и описаниям новых видов. Таксономические взаимоотношения между изначально внутривидовыми формами малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pall., 1811, также подверглись ревизии [1, 2, 3]. Согласно современным представлениям [2], выделяется надвид лесных мышей (*Sylvaemus uralensis*) с двумя полувидами: малая лесная мышь (*S.* (*uralensis*) *uralensis* Pall, 1811) и алтайская лесная мышь (*S.* (*uralensis*) *kastschenkoi* Kuznetsov, 1932). Полувид малая лесная мышь представлен двумя формами: северной – восточно-европейской и южной – кавказской (южно-европейской), которые предлагается рассматривать как подвиды [2]. Хромосомная и молекулярная дивергенция представителей надвида детально изучены [1, 3], тогда как морфологические и морфофункциональные различия полувидов и их форм в настоящее время описаны недостаточно и требуют дополнительного изучения с помощью новых методов морфометрического анализа.

Цель исследований: Оценка уровня морфологической дивергенции двух полувидов малой лесной мыши – *Sylvaemus* (*uralensis*) *uralensis* и *S.* (*u.*) *kastschenkoi* при сравнении с заведомо видовым уровнем различий внешней группы – желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* – на основе методов геометрической морфометрии.

Материал и методы обработки. Алтайская мышь представлена 3 выборками с Алтая и из Казахстана (1 – Алтайский заповедник (n = 7); 2 – Карагандинская обл., г. Каркаралинск (n = 4); 3 – Южно-Казахстанская обл., заповедник “Аксу-Джабаглы” (n = 7)). В работу также включены 4 выборки малой лесной мыши: восточно-европейский подвид со Среднего и Южного Урала (4 – Свердловская обл., Шалинский р-н, д. Шигаево (n = 24); 5 – Республика Башкортостан, г. Уфа (n = 11); 6 – Оренбургская обл., г. Кувандык (n = 28) и южно-европейский подвид (7 – объединенная выборка из Кавказского и Тебердинского заповедников (n = 31). В качестве внешней группы для сравнения взяли 3 выборки близкого вида – желтогорлой мыши

Sylvaemus flavicollis Melchior, 1834 (8 – Республика Удмуртия, Кизнерский р-н, с. Пыжман (n = 8); 9 – Самарская обл., с. Богатое (n = 12); 10 – Оренбургская обл., г. Кувандык (n = 19). В работе использованы однородные в возрастном отношении выборки зрелых сеголеток.

Изменчивость оцифрованных изображений нижнечелюстных ветвей анализировали методами геометрической морфометрии [5]. В качестве объекта исследований взята нижняя челюсть, цифровые фотографии которой получены с разрешением 1200 dpi. Оцифровку выполнили с помощью экранного дигитайзера tpsDig2. При характеристике изменчивости формы лингвальной стороны нижней челюсти использовали 16 меток-ландмарок и серию полуметок (рис. 1), а также выполнили промеры (A, B, C, D) для оценки мандибулярных индексов (см. рис. 1), предложенных Андерсоном с соавт. [4], и позволяющих оценить морфофункциональные особенности, связанные механикой обработки пищи. Вычисляли четыре индекса [4]: темпорально–резцовый – TI = C/A; темпорально-молярный – TM = C/B; массетерно-резцовый – MI = D/A; массетерно-молярный – MM = D/B. Процедуру суперимпозиции выполнили с помощью генерализованного Прокрустова анализа – GPA [5]. При межгрупповом сравнении применили канонический анализ прокрустовых координат, описывающих изменчивость формы. Расчеты проведены в программах MorphoJ 1.6d и PAST 2.17c.

Результаты и их обсуждение. Отсутствие значимых половых различий в большинстве выборок позволило объединить выборки самцов и самок. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти четырех сравниваемых таксонов, представлены на рисунке 1.

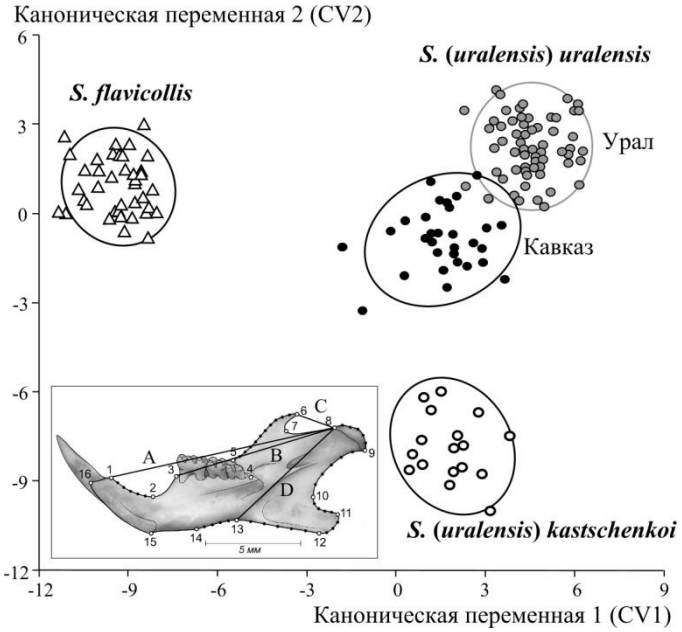

Рисунок 1 – **Канонический анализ прокрустовых координат нижней челюсти четырех таксонов подрода *Sylvaemus*. Слева внизу схема расстановки ландмарок и полуландмарок и четырех промеров (A, B, C, D) для расчета мандибулярных индексов**

Межгрупповые различия вдоль всех трех канонических переменных статистически значимы ($p < 0.001$). Наибольшие различия (67 % дисперсии) проявились вдоль первой канонической оси между желтогорлой мышью и всеми формами надвида *S. uralensis*.

Вдоль второй оси (20.4 % дисперсии) резко уклонилась выборка полувида алтайской мыши. Расстояние Махаланобиса между алтайской и желтогорлой составило D = 14.35, между малой лесной и последней – D = 13.97, а между самими полувидами – D = 10.46. Выборки восточно-европейской и кавказской (южно-европейской) форм *S.* (*u.*) *uralensis* наиболее близки в пространстве CV1 и CV2 (D = 7.39), но их эллипсоиды рассеивания ординат почти не перекрываются. Таким образом, все таксоны четко различаются друг от друга по форме нижней челюсти, а полувиды малой лесной мыши различаются лишь немногим меньше, чем каждый из них от желтогорлой мыши. Морфологическая дивергенция таксонов четко согласуется с их молекулярной дивергенцией по гену цитохрома *b* мтДНК [3].

Существенные межгрупповые различия выявлены для двух мандибулярных индексов – массетерно-резцового (MI) и массетерно-молярного (MM), увеличение которых отражает усиление способности к дроблению пищевых объектов [4]. По индексу MM выборки желтогорлой мыши занимают промежуточное положение между выборками полувидов малой лесной мыши (рисунок 2). Полувид алтайской лесной мыши отличается наименьшими значениями индекса MM, а малой лесной мыши – наибольшими. Между выборками полувидов имеется хиатус, который заполняют выборки желтогорлой мыши. Интересно, что кавказская форма имеет мандибулярные индексы, сближающие ее как с восточно-европейской формой, так и с желтогорлой мышью.

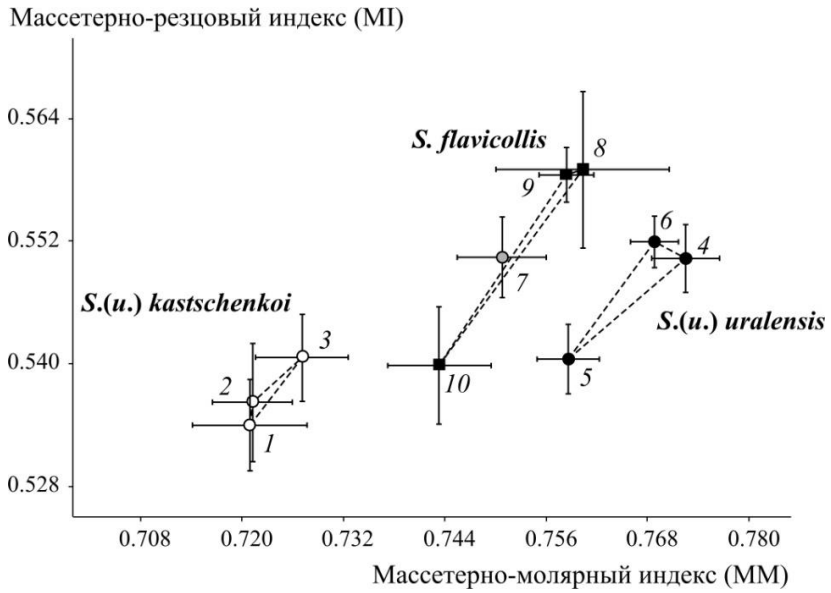

Рисунок 2 – **Средние значения (с учетом стандартных ошибок) мандибулярных индексов (MI, MM) в изученных выборках мышей: алтайская лесная (1 – 3), малая лесная (4 – 6 – уральская и *7* – кавказская формы), желтогорлая (8 – 10)**

По морфофункциональным особенностям нижней челюсти оба полувида резко различаются друг от друга, что отражает их разную экологическую специализацию, причем различия в этом случае больше, чем между ними и желтогорлой мышью. Поэтому можно полагать, что алтайская и малая лесные мыши достигли видовой самостоятельности. Дискриминантный ключ: y = 122.94 – 372.97*MI + 436.72*MM позволяет с вероятностью 98.8 % определить принадлежность особей к алтайской лесной мыши (при $y < 243$) и к малой лесной (при $y > 243$).

Выводы. 1. Методами геометрической морфометрии установлен высокий уровень морфологической дивергенции между выборками малой и алтайской лесных мышей, который согласуется с их молекулярной дивергенцией по гену цитохрома *b* мтДНК.

2. По мандибулярным индексам, отражающим морфофункциональные особенности формы нижней челюсти, выявлены значимые различия между малой и алтайской лесными мышами, которые оказались больше, чем у каждой из них с желтогорлой мышью, отражая высокую экологическую специализацию лесных мышей и, вероятно, не полувидовой, а видовой уровень их морфологической дивергенции.

Работа выполнена при поддержке Программы комплексных исследований Уральского отделения РАН (проект № 15-12-4-25) и гранта РФФИ № 16-04-01831а.

Список литературы / References

1. *Богданов А.С.* Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода Sylvaemus по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы / *А.С. Богданов, В.В. Стахеев, А.Е. Зыков, В.В. Якименко, М.Г. Малькова* // Генетика. – 2012. – Т. 48. - № 2. – С. 211 – 224 / Bogdanov A.S. et all. *Analiz geneticheskoj izmenchivosti i differenciacii lesnyh myshej roda Sylvaemus po rezul'tatam sekvenirovanija fragmenta gena pervoj sub#edinicy citohromoksidazy* [Genetic variation and differentiation of Wood Mice from the genus Sylvaemus inferred from sequencing of the cytochrome oxidase subunit 1 gene fragment]. Russian J. of Genetics, 2012, vol. 48, no. 2, pp. 186 – 198.

2. Млекопитающие России: систематико-географический справочник / *И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский* (ред.). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 604 с. / *Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskiy spravochnik* [Mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference]. Moscow, 2012, 694 p.

3. *Челомина Г.Н.* Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК / *Г.Н.Челомина, Д.М. Атопкин* // Молекулярная биология. – 2010. – Т. 44. - № 5. – С. 792 – 803 / Chelomina G.N., Atopkin D.M. *Molekuljarno-geneticheskie svidetel'stva glubokogo filogeneticheskogo razryva mezhdu evropejskoj i aziatskoj rasami maloj lesnoj myshi po dannym izmenchivosti gena citohroma b mtDNK* [Molecular genetic evidence of a deep phylogenetic discontinuity between the Asian and European races of Pygmy Wood mouse based on the mitochondrial cytochrome b gene variation]. Molecular Biology, 2010, vol. 44, no. 5, pp. 699 - 708.

4. *Anderson Ph.S.L.* Adaptive plasticity in the mouse mandible / *Ph.S.L. Anderson, S. Renaud, E.J. Rayfield* // BMC Evolutionary Biology. – 2014. – Vol. 14. – P. 85 - 93.

5. *Zelditch M. L.* Geometric morphometrics for biologists: a primer / *M.L. Zelditch, D.L. Swiderski, H.D. Sheets, W.L. Fink*. – Elsevier: Acad. Press, 2004. – 443 p.

Сведения об авторах:
Васильев Алексей Геннадьевич – доктор биологических наук, профессор. Институт экологии растений и животных УрО РАН (620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, тел. 8(343)2102954, e-mail: vag@ipae.uran.ru).
Васильева Ирина Антоновна - доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник. Институт экологии растений и животных УрО РАН (620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, тел. 8(343)2103854, e-mail: via@ipae.uran.ru).
Городилова Юлия Владимировна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник. Институт экологии растений и животных УрО РАН (620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, тел. (343)2103858, e-mail: gorodilova@ipae.uran.ru).

Information about authors:
Vasiliev Alexey G. – Doctor of Biological Sciences, Professor. Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (202, 8 Marta, Ekaterinburg, Russia, 620144, tel. (343)2102954, e-mail: vag@ipae.uran.ru).
Vasileva Irina A. – Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher. Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (202, 8 Marta, Ekaterinburg, Russia, 620144, tel. (343)2103854, e-mail: via@ipae.uran.ru).
Gorodilova Julia V. – Candidate of Biological Sciences, Junior Researcher. Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (202, 8 Marta, Ekaterinburg, Russia, 620144, tel. (343)2103858, e-mail: gorodilova@ipae.uran.ru).

УДК 599.324

НАСЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ АНАБАР-ОЛЕНЕКСГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

Я.Л. Вольперт, В.А. Данилов

Научно-исследовательский институт прикладной экологии севера Северо-Восточный Федеральный Университет им М.К. Аммосова, *г. Якутск, Россия*

В течение 2013-2016 гг. проводился отлов мелких млекопитающих на междуречье рр. Анабар и Оленек, в верховьях р. Удя (71°02′ северной широты, 116°33′ восточной долготы), на месте планируемых разработок крупнейшего в мире месторождения редкоземельных металлов. По результатам отлова ловчими канавками установлено, что насекомоядные и мышевидные грызуны представлена всего 8 видами. К *открытым местообитаниям* отнесены: ерниково-моховой ерниково-злаковый и багульниково-моховой луга. В указанных биотопах по данным за три года устойчиво доминирует лесной лемминг, остальные виды значительно уступают ему по численности, в том числе и типичный обитатель открытых травянистых местообитаний – полевка-экономка. Близкий последней уровень обилия зарегистрирован у красно-серой полевки, остальные виды - сибирский лемминг и полевка Миддендорфа - малочисленны. К *лесным местообитаниям* отнесены: ерник с ивами злаково-пушицевый, ерниково-багульниково лиственичный лес, ерниково-моховой лиственичный лес, кустарничково-лиственичный лес и кустарничково-лишайниковый лиственичный лес. Как и в предыдущем выделе доминантом является лесной лемминг, но доля его в сообществе несколько ниже, чем в открытых местообитаниях. За период наблюдений суммарная численность мелких млекопитающих изменялась незначительно. В первую очередь численность сообщества определялась обилием лесного лемминга, которое, как и в предыдущем выделе, возросла