

УДК 575.832:599.323.4

**ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ  
ХРОМОСОМНЫХ РАС МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ  
(*SYLVAEMUS URALENSIS* PALLAS, 1811): ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ  
И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ**

**Городилова Ю.В., Васильева И.А.**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,  
e-mail: gorodilova@ipae.uran.ru*

В статье оценены морфологическая изменчивость и таксономический статус хромосомных рас малой лесной мыши на основе сравнения формы нижней челюсти методами геометрической морфометрии. Наибольшая дивергенция выявлена между азиатской расой и восточно-европейской формой европейской расы. Представители южно-европейской хромосомной формы несут промежуточные черты, но более близки к восточно-европейской форме. По морфо-экологическим индексам, вычисленным по промерам челюсти мышей, между расами обнаружены различия, указывающие на их трофическую специализацию. Полученные новые данные противоречат гипотезе конспецифичности хромосомных рас.

**Ключевые слова:** морфологическая изменчивость, дивергенция, геометрическая морфометрия, малая лесная мышь, хромосомные расы, спорные таксоны, экологический критерий вида

**GEOMETRIC MORPHOMETRICS OF THE MANDIBLE IN CHROMOSOME RACES  
OF THE PYGMY WOOD MOUSE (*SYLVAEMUS URALENSIS* PALLAS, 1811):  
TAXONOMIC AND ECOLOGICAL ASPECTS**

**Gorodilova J.V., Vasil'eva I.A.**

*Institute of Plant and Animal Ecology Ural branch of RAS, Ekaterinburg,  
e-mail: gorodilova@ipae.uran.ru*

The paper estimates morphological variability and taxonomic status of the pygmy wood mouse chromosome races based on comparison of their mandible shape by methods of geometric morphometrics. The most morphological divergence was revealed between the Asian race and the Eastern European form of European race. The specimens of South-European form of European chromosomal race are found to demonstrate some intermediate features, but more close to the Eastern European form. Inferred from morpho-ecological indices calculated on mice mandible measuring, we detected difference between the chromosome races, indicating their trophic specialization. New data contradicts the hypothesis of chromosomal races conspecificity.

**Keywords:** morphological variability, divergence, geometric morphometrics, pygmy wood mouse, chromosomal races, disputed taxa, environmental criterion species

Интенсивное развитие методов молекулярного и хромосомного анализа в систематике в начале XXI в. вызвало мощную волну таксономических ревизий и описаний новых видов. Таксономические взаимоотношения между изначально внутривидовыми формами малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) также подверглись ревизии. С.В. Межжерин [9, 10] на основе аллозимного анализа и изменчивости морфометрических признаков показал, что выборки малых лесных мышей с Северного Алтая и Памиро-Алая различаются друг от друга и животных из европейской части России и Закавказья, и предложил их считать самостоятельными видами: *S. katschenkoi* и *S. pallipes*, соответственно. Он полагал также приемлемой точку зрения Б.А. Кузнецова [8], что на Южном Тянь-Шане и Памиро-Алае обитает *S. pallipes*, а в районе Алтая, Восточного Казахстана и Северного Тянь-Шаня – *S. tokmak* [10]. Позже были выявлены различия в кариотипах малых лесных мышей по

содержанию прицентромерного гетерохроматина с помощью метода дифференциального С-окрашивания хромосом [1, 7, 11, 15]. А.С. Богдановым были описаны три хромосомные формы *S. uralensis*, названные по географическому принципу восточно-европейской, южно-европейской и азиатской [1]. Позже было показано, что азиатская хромосомная форма отличается от двух других по кариотипическим и молекулярно-генетическим признакам, поэтому было предложено рассматривать ее в качестве отдельной расы. Восточно-европейская и южно-европейская хромосомные формы были объединены в европейскую расу [2, 4]. Данная схема внутривидовой дифференциации *S. uralensis* впоследствии была подтверждена результатами нескольких молекулярно-генетических исследований [3, 5, 6, 14]. На основе строения гена цитохрома *b* мтДНК малой лесной мыши Г.Н. Челомина и Д.М. Атопкин [13] предлагают, однако, рассматривать географические расы малой лесной мыши в качестве самостоятельных

таксонов видовой ранга. С этой точки зрения только особи западной филогенетической клады могут быть причислены к виду *S. uralensis* (Pallas, 1811), населяющие ареал от Чехии до Южного Урала. Представители восточной клады, в том числе формы *pallipes* и *katschenkoi*, авторы предлагают объединить в составе вида под названием *S. tokmak* (Severtzov, 1873). Именно эта форма лесной мыши впервые была описана в азиатской части ареала (северная Киргизия).

После описания хромосомной и молекулярной дивергенции названных хромосомных групп необходима ее морфологическая и экологическая верификация. В последние десятилетия разработаны методы геометрической морфометрии [12; 18; 20; 21], позволяющие отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов и эффективно решить эту задачу.

Исходя из вышесказанного, целью данной работы является изучение степени морфологической дивергенции хромосомных рас и форм (восточно-европейской, южно-европейской и азиатской) малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) методами

геометрической морфометрии, используя в качестве объекта анализа форму нижней челюсти. Другой важной задачей было оценить по нескольким морфо-экологическим индексам, полученным по промерам челюсти мышей сравниваемых хромосомных рас, степень их трофической специализации, что можно использовать как дополнительный экологический критерий при оценке возможной видовой самостоятельности.

### Материалы и методы исследования

Изученный материал охватывает все три хромосомные группы и представлен выборками из 7-и географических точек (рис. 1). Представители восточно-европейской формы отловлены на территории Урала в трех точках (Свердловская и Оренбургская области, Республика Башкортостан), а южно-европейской формы в Кавказском заповеднике. Выборки из популяций, принадлежащих азиатской расе, взяты в Алтайском заповеднике и в окрестностях г. Каркаралинск и заповеднике «Аксу-Джабаглы» в Казахстане. Использовали в основном коллекционные материалы лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН и материал, любезно предоставленный к.б.н. Н.Е. Колчевой, а также Зоологическим музеем МГУ. Общий объем материала составил 123 экз. нижнечелюстных ветвей.

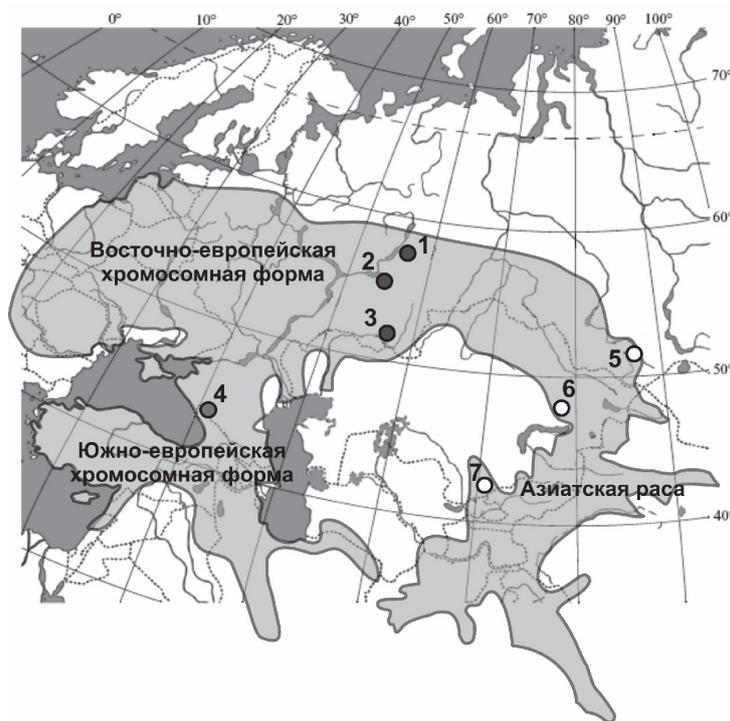


Рис. 1. Карта-схема ареала малой лесной мыши и размещения выборок, относящихся к трем хромосомным группам: восточно-европейской (1–3), южно-европейской (4) форм европейской расы и азиатской расе (5–7).

Номера точек – Россия: 1 – Свердловская обл., Шалинский р-н, д. Шигаево ( $n = 27$ ); 2 – Республика Башкортостан, г. Уфа ( $n = 12$ ); 3 – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, г. Кувандык ( $n = 30$ ); 4 – Краснодарский край, Кавказский заповедник, с. Красная Поляна ( $n = 22$ ); 5 – Республика Алтай, Улаганский р-н, Алтайский заповедник, оз. Телецкое ( $n = 8$ ); Казахстан: 6 – Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, п. Каркаралинск ( $n = 4$ ), 7 – Южно-Казахстанская обл., Тoleбийский р-н, заповедник «Аксу-Джабаглы» ( $n = 10$ )

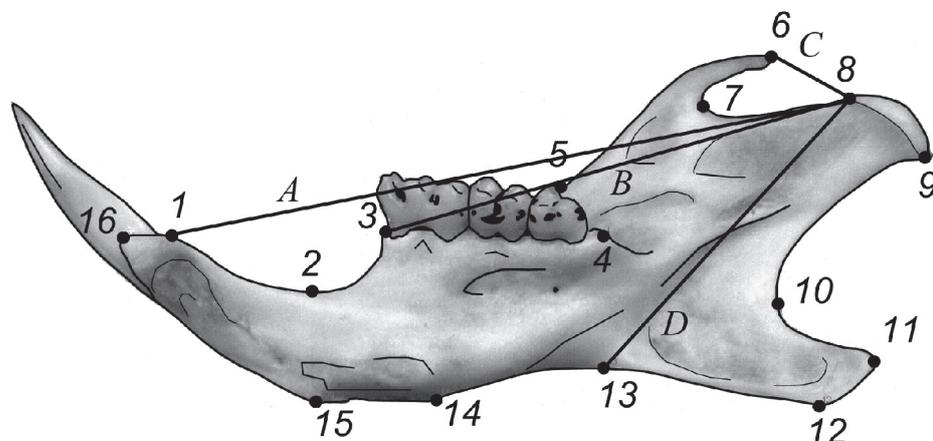


Рис. 2. Размещение меток-ландмарок (1–16), характеризующих изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти малой лесной мыши, и промеров, необходимых для вычисления морфо-экологических индексов:  
*A* – резцовый, *B* – молярный, *C* – темпоральный, *D* – массетерный

Для изучения морфологической изменчивости выбрали нижнюю челюсть, поскольку она имеет непосредственное отношение к процессам добывания и переработки пищи, которые характеризуют экологические особенности вида. С другой стороны, она является плоским объектом, что важно для корректной оцифровки изображений при использовании методов геометрической морфометрии.

Изображения лингвальной стороны нижних челюстей вводили в компьютер через планшетный сканер Epson V200 с разрешением 1200 dpi. Для характеристики формы нижней челюсти использовали 16 меток-ландмарок (рис. 2), которые размещали на изображениях и оцифровывали с помощью экранного дигитайзера tpsDig2 [19].

Предварительный анализ показал, что различия, связанные с повторной расстановкой меток и повторным получением изображений, оказались статистически недостоверны, что позволяет ими пренебречь. Тем не менее, в дальнейшем использованы усредненные индивидуальные координаты меток по четырем повторам. Для проведения канонического анализа прокрустовых координат применили пакет программ MorphoJ 1.06b [18]. В работе использовали методы ресэмплинга: бутстреп (bootstrap) и перестановочный (permutation) тесты при 10000 повторных реплик.

В ряде работ было показано, что морфо-экологические индексы нижней челюсти, полученные на основе четырех характерных промеров (см. Рис. 2), позволяют изучить конфигурации, характеризующие морфо-функциональные особенности, связанные с различиями в механике обработки пищи грызунами [16; 17]. Тем самым появляется возможность количественно оценить трофическую специализацию

внутривидовых форм и видов. Вычисляли четыре индекса [17]: темпорально-резцовый –  $TI = C/A$ ; темпорально-молярный –  $TI = C/B$ ; массетерно-резцовый –  $MI = D/A$ ; массетерно-молярный –  $MI = D/B$ . Данные индексы были применены в качестве косвенного экологического критерия видовой самостоятельности.

### Результаты исследования и их обсуждение

На рис. 3 в общем морфопространстве вдоль первых двух канонических переменных отобразены полигоны изменчивости ординат трех изученных хромосомных групп. Хорошо видно, что азиатская раса существенно отличается от восточно-европейской вдоль первой канонической переменной, но в меньшей степени от южно-европейской формы, полигон изменчивости которой смещен вниз вдоль второй оси. Однако полигон изменчивости последней размещен относительно ближе к восточно-европейской. Полученная картина согласуется с молекулярной филогенией, построенной на основе нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* мтДНК, а также структуры и формы хромосом. При этом заметный морфологический хиатус проявился лишь между восточно-европейской формой и азиатской расой.

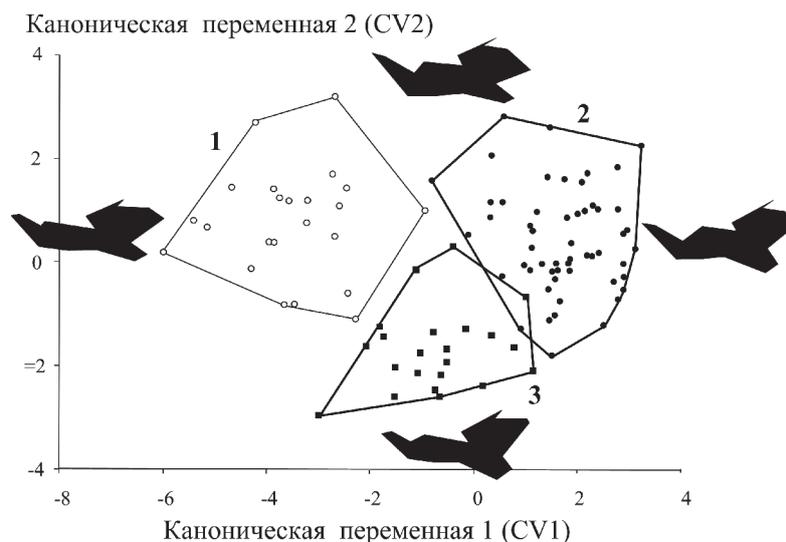


Рис. 3. Канонический анализ изменчивости конфигурации нижней челюсти трех хромосомных групп малой лесной мыши (1 – азиатская раса, 2 – восточно-европейская и 3 – южно-европейская формы) вдоль двух первых осей (CV1, CV2) с учетом теневых моделей челюсти, соответствующих крайним значениям ординат вдоль канонических переменных

На рис. 3 также показаны крайние схематические теневые конфигурации нижней челюсти, характеризующие ее деформации вдоль первых двух канонических осей. Видно, что если у восточно-европейской формы относительно удлинена диастема, вытянут в дорзальном направлении венечный отросток, но укорочен нижний зубной ряд, то у азиатской расы эти черты строения выражены противоположным образом. Конфигурация нижней челюсти у южно-европейской формы из Кавказского заповедника во многом напоминает таковую у восточно-европейской формы, но характеризуется относительно увеличенным угловым отростком и наименьшей шириной мышелка сочленовного отростка.

Надежность дискриминации всех трех форм сравнительно высока и колеблется в разных сочетаниях от 95,6 до 98,9%. Проведение проверочного перекрестного теста

(cross-validation test), как правило, не приводит к значительному снижению этих величин (от 87,1 до 95,6%), т.е. указывает на высокий уровень и устойчивость межгрупповых морфологических различий.

Сравнение средних значений морфо-экологических индексов нижней челюсти в выборках двух хромосомных рас, включая южно-европейскую форму, выявило существенный и статистически значимый ( $p < 0,001$ ) hiatus между европейской и азиатской расами мышей по трем индексам: *TI*, *MI* и *MM* (Табл.). Наибольшие различия проявились по массетерно-резцовому (*MI*) и массетерно-молярному (*MM*) индексам (Рис. 4). На рисунке хорошо видно, что выделились две группы, одна из которых объединяет выборки азиатской расы, а другая – европейской (южно-европейская форма близка по индексам к восточно-европейской).

Показатели средних значений морфо-экологических индексов нижней челюсти ( $\pm$  стандартные ошибки) трех хромосомных групп малой лесной мыши

Морфо-экологический индекс нижней челюсти	Европейская раса		Азиатская раса n = 23
	Восточно-европейская форма, n = 68	Южно-европейская форма, n = 22	
Темпорально-резцовый, <i>TI</i>	0,157 $\pm$ 0,003	0,168 $\pm$ 0,004	0,177 $\pm$ 0,007
Темпорально-молярный, <i>TM</i>	0,219 $\pm$ 0,004	0,229 $\pm$ 0,006	0,238 $\pm$ 0,009
Массетерно-резцовый, <i>MI</i>	0,551 $\pm$ 0,002	0,550 $\pm$ 0,004	0,535 $\pm$ 0,003
Массетерно-молярный, <i>MM</i>	0,771 $\pm$ 0,002	0,751 $\pm$ 0,005	0,721 $\pm$ 0,004

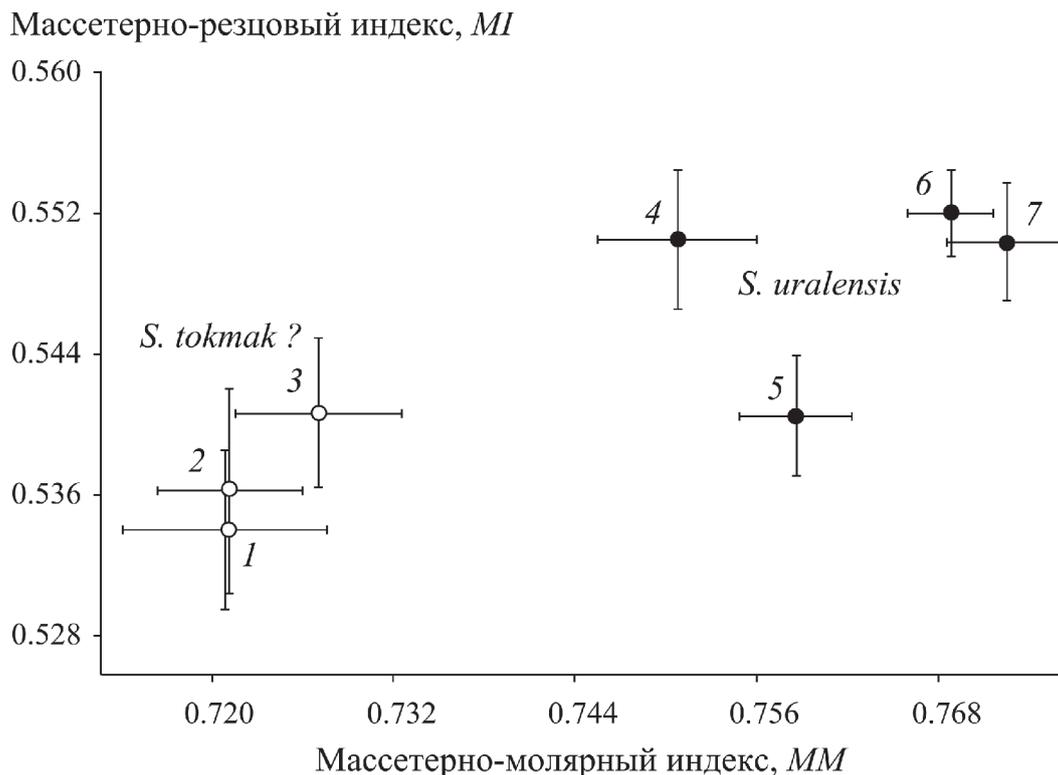


Рис. 4. Сравнение средних значений массетерно-резцового (MI) и массетерно-молярного (MM) индексов нижней челюсти (с учетом величин их стандартных ошибок) в выборках восточно-европейской (1-3) и южно-европейской (4) форм и азиатской (5-7) хромосомной расы малой лесной мыши

Интерпретируя эти различия можно заключить, что если у азиатской расы при обработке пищи в большей степени выражены горизонтальные усилия, связанные с ее перетиранием (индекс *TI*), то у восточно-европейской, напротив, типичны вертикальные усилия, обеспечивающие дробление и разгрызание объектов питания. Косвенно это указывает на существенную трофическую специализацию обеих рас, а также на их эволюционно-экологическую специфику, включая выполнение ими разных биоэкологических функций.

#### Заключение

Проведенный методами геометрической морфометрии анализ показал, что межрасовые морфологические различия формы нижней челюсти хорошо согласуются с молекулярной и хромосомной гипотезами об относительной филетической близости южно- и восточно-европейских хромосомных форм, но относительно больше генетическом своеобразии представителей европейской и азиатской рас. Морфологическая дивергенция между европейской и азиатской хромосомных расами хорошо выражена. Однако представители южно-ев-

ропейской хромосомной формы имеют промежуточные черты строения нижней челюсти, хотя и морфологически более близки с восточно-европейской формой. Поэтому нельзя заключить, что между европейской и азиатской расами проявился достаточный hiatus по форме нижней челюсти, позволяющий на индивидуальном уровне безупречно разделить их представителей. Однако следует заметить, что у криптических видов-двойников морфологические различия могут быть выражены даже в меньшей степени. Таким образом, вопрос о видовой самостоятельности азиатской и европейской хромосомных рас эти данные пока решить не позволяют.

В то же время по морфо-экологическим индексам нижней челюсти мышей между азиатской и европейской расами обнаружены резкие различия, указывающие на их трофическую специализацию и, соответственно, экологическую специфику. В данном случае можно говорить о проявлении морфо-функционального hiatus.

Итак, учитывая аллопатрию рас с очень узкой зоной гибридизации [6], четкое разделение форм по молекулярным и хромосомным характеристикам, а также существен-

ные морфологические различия по форме нижней челюсти и резкий морфологический hiatus по морфо-экологическим индексам, отражающий экологическую специфику форм, есть основания полагать, что представители азиатской расы могут рассматриваться как самостоятельный вид – *S. tokmak*. Поэтому, не претендуя на окончательный вывод, можно заключить, что полученные новые данные противоречат гипотезе конспецифичности хромосомных рас [5; 6] и скорее подтверждают точку зрения Г.Н. Челоминой и Д.М. Атопкина [13] о видовом статусе *S. tokmak*.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта Президента РФ (НШ-2840.2014.4), гранта РФФИ (14-04-31952) и программы Президиума РАН «Живая природа» (12-П-4-1048). Авторы благодарят Зоологический музей МГУ и к.б.н. Н. Е. Колчеву за предоставленный коллекционный материал.*

#### Список литературы

1. Богданов А.С. Хромосомная дифференциация популяций малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* в восточной части ареала вида // Зоологический журнал. 2001. Т. 80. № 3. С. 331–342.
2. Богданов А.С. Аллозимная изменчивость малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) и оценка уровня дивергенции хромосомных форм этого вида // Генетика. 2004. Т. 40. № 8. С. 1099–1112.
3. Богданов А.С., Атопкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 3. С. 276–292.
4. Богданов А.С., Розанов Ю.М. Изменчивость размера ядерного генома у малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 2005. Т. 41. № 10. С. 1369–1376.
5. Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавцева И.В. и др. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных блоков прицентромерных районов хромосом малых лесных мышей *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 2010. Т. 46. № 6. С. 805–816.
6. Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавцева И.В., Рубцов Н.Б. Сравнительный FISH-анализ ДНК прицентромерных районов и прицентромерного гетерохроматина хромосом лесных мышей родов *Sylvaemus* и *Apodemus* // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы международного совещания, 1–4 февраля 2011 г. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. – С. 198.
7. Картавцева И.В. Карносистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). – Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с.
8. Кузнецов Б.А. Млекопитающие Казахстана. – М.: МОИП, 1948. 226 с.
9. Межжерин С.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev) // Генетика. 1990. Т. 26. № 6. С. 1046–1054.
10. Межжерин С.В. Генетические связи и видовая принадлежность лесной мыши (Rodentia, Muridae, *Sylvaemus*) Памиро-Алая // Известия РАН. Сер. биол.. 1996. Т. 30, № 1. С. 30–38.
11. Орлов В.Н., Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. № 1. С. 88–102.
12. Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. Р. 473–493.
13. Челомина Г.Н., Атопкин Д.М. Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома b мтДНК // Молекулярная биология. 2010. Т. 44. № 5. С. 792–803.
14. Челомина Г.Н., Атопкин Д.М., Богданов А.С. Филогенетические связи видов и внутривидовых форм лесных мышей рода *Sylvaemus* по данным частичного секвенирования гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Доклады РАН. 2007. Т. 416. № 2. С. 282–285.
15. Челомина Г.Н., Павленко М.В., Картавцева И.В. и др. Генетическая дифференциация лесных мышей Кавказа: сравнение изозимной, хромосомной и молекулярной (ДНК) дивергенции // Генетика, 1998. Т. 34. № 2. С. 213–225.
16. Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary Biology. 2014. V. 14. P. 85–93.
17. Hiiemae K.M. The structure and function of the jaw muscles in the rat (*Rattus norvegicus* L.) III. The mechanics of the muscles // Zoological Journal of Linnean Society. 1971. V. 50. P. 111–132.
18. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. 2011. Vol. 11. P. 353–357.
19. Rohlf F.J. TpsDig2 version 2.17: SUNY at Stony Brook, 2013. (program).
20. Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of land-marks // Systematic Zoology. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
21. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press. 2004. 443 p.