

ИДЕНТИФИКАЦИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ГРЫЗУНОВ РОДА ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ (*Apodemus*) В ЗОНЕ СИМПАТРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2015 Е. П. Кононенко

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова
Кабардино-Балкарского научного центра Российской академии наук, г. Нальчик

Статья поступила в редакцию 28.09.2015

Анализ изменчивости краниологических и одонтологических параметров криптических видов грызунов малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) и кавказской мыши (*Apodemus ponticus* Sviridenko, 1936) выявил трансгрессию по всем абсолютным и относительным признакам. Для определения видовой принадлежности мышей рода *Apodemus* подобраны наиболее удобные дискриминантные ключи по промерам черепа и зубов. Работа выполнена в том числе в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и при финансовой поддержке гранта РФФИ 15-04-03981.

Ключевые слова: Северо-Западный Кавказ, млекопитающие, грызуны, криптические виды, краниологические и одонтологические параметры, видовые дискриминантные ключи

Всестороннее и детальное изучение криптических видов относится к числу приоритетных направлений современной биологии и является научной основой адекватной оценки биологического разнообразия и его сохранения. К числу таких видов на Северном Кавказе относятся мыши подрода *Sylvaemus*. К настоящему времени установлено [1, 2, 3, 4], что генетически малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) и кавказская мышь (*Apodemus ponticus* Sviridenko, 1936) хорошо дифференцируются, в том числе в зоне симпатрии, однако морфологически они по-прежнему являются видами-двойниками.

Целью исследования явилось изучение морфометрической изменчивости черепа и зубов криптических видов рода *Apodemus* в зоне симпатрии на Северо-Западном Кавказе для оценки их диагностической ценности.

Объект исследования – представители грызунов рода *Apodemus* малая лесная мышь и кавказская мышь Северо-Западного Кавказа. В ходе выполнения работы исследовано 117 черепов (48 самцов, 35 самок) взрослых лесных мышей рода *Apodemus* из окр. п. Гузерипль, Хамышки, Даховская, плато Лагонаки. Из этой же местности проанализирована одонтологическая изменчивость 84 животных (44 самца, 40 самок).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа является разделом исследования морфологии генотипически датированных представителей рода в условиях выявленной зоны симпатрии Западного Кавказа (северный макросклон).

Кононенко Екатерина Павловна, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологии и эволюции позвоночных животных. E-mail: iemt@mail.ru

Морфометрический. Измерение параметров скелета черепа проводилось с помощью штангенциркуля. У малой лесной мыши исследованы 14 общепринятых абсолютных параметров: 1. кондилобазальная длина черепа, 2. длина лицевого отдела, 3. длина мозгового отдела, 4. длина верхней диастемы, 5. длина верхнего ряда зубов, 6. предглазничная ширина, 7. межглазничное расстояние, 8. ширина носовых костей в области размаха отростков носовых костей, 9. скуловая ширина, 10. наибольшая ширина мозговой капсулы, 11. высота черепа в области барабанных камер, 12. длина резцового отверстия, 13. длина нижнего ряда зубов, 14. высота нижней челюсти.

Одонтологическую изменчивость видов *Apodemus* изучали с использованием 24 абсолютных: длины зубных рядов и зубов (по жевательной поверхности); площадь жевательной поверхности коренных зубов, а также 40 относительных параметров зубной системы. При исследовании площади использовались оцифрованные изображения жевательной поверхности M^1 , M^2 , M^3 , M_1 , M_2 , M_3 представителей *Apodemus*. Зубные ряды были оцифрованы камерой Nikon Coolpix 4500 при постоянном увеличении (x4,0) под стереомикроскопом «Carl Zeiss» Stemi 2000-C, далее измерения проводились в программе AxioVision. Промеры зубной системы и подходы к их измерению разработаны авторами, рис. 1 со схемой промеров выполнен на основе оригинальной фотографии.

Одонтологические параметры [5]: 1. длины верхнего и нижнего зубного ряда по жевательной поверхности, 2. длины верхних и нижних зубов по жевательной поверхности (M^1 , M^2 , M^3 ; M_1 , M_2 , M_3), 3. ширины верхних и нижних коренных зубов, 4. площадь жевательной поверхности верхних и нижних коренных зубов (SM^1 , SM^2 , SM^3 ; SM_1 , SM_2 ,

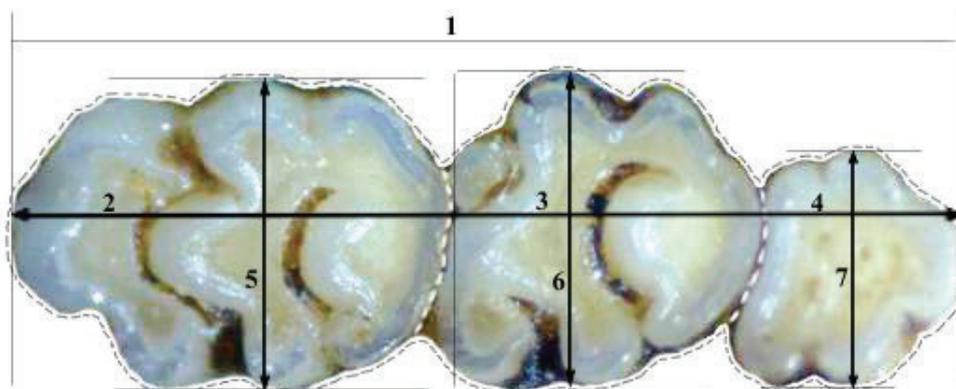


Рис. 1. Промеры жевательной поверхности верхнего ряда коренных зубов вида рода *Apodemus* (для нижнего ряда зубов промеры снимаются аналогично):

1, 2, 3, 4 – общая длина и длины соответствующих зубов, 5, 6, 7 – ширины соответствующих зубов, контуром отмечены измерения площадей – общих для двух, трех и единичных зубов [5]

SM_3), 5. общая площадь двух зубов на обеих челюстях (M^1+M^2 , M_1+M_2), 6. общая площадь трех зубов на обеих челюстях ($M^1+M^2+M^3$, $M_1+M_2+M_3$). При изучении индексов использованы ряд стандартных промеров черепа: кондилобазальная длина, длина верхней диастемы, длина нижней челюсти. Изучены следующие отношения: 1. длин верхнего и нижнего рядов зубов к кондилобазальной и длине нижней челюсти, 2. длин мандибулярных и максиллярных зубов к длинам верхнего и нижнего ряда зубов, 3. диастемы к кондилобазальной длине, 4. ширины мандибулярных и максиллярных зубов к длинам верхнего и нижнего зубного ряда, 5. площадей жевательной поверхности M^1 , M^2 к M^1+M^2 , M^1+M^2 к $M^1+M^2+M^3$; тоже на нижней челюсти, 6. площадей жевательной поверхности M^1 , M^2 , M^3 к площади $M^1+M^2+M^3$; тоже на нижней челюсти, 7. площадей жевательной поверхности M_1 к M^1 , M^2 к M_2 , M^3 к M_3 (индекс окклюзии). Введенное нами понятие – индекс окклюзии дает представление о перекрывающейся площади

двух стыкующихся максиллярных и мандибулярных зубов, вычисляется как отношение меньшей площади жевательной поверхности к большей.

Статистический. Признаки были нормально (или близко к нормальному) распределены, соответственно, использованы параметрические методы статистики при 5% уровне значимости. Оценка изменчивости параметров зубов и черепа проведена с использованием дисперсионного и дискриминантного анализа (с применением пакета программ Statistica 10).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изначально у обоих видов была изучена внутрипопуляционная (половая) изменчивость. Половой диморфизм абсолютных параметров черепа у кавказской мыши выражается в их преобладании у самцов, по 7 признакам из изученных 14 достоверно. У самцов кавказской мыши череп длиннее в роstralной части, у него более широко расставлены скуловые кости, также шире мозговая капсула и межглазничный промежуток, выше череп и нижняя челюсть. У малой лесной мыши животные по полу отличаются слабо, по длинам зубных рядов самки значительно превышают самцов.

Самцы кавказской мыши достоверно крупнее особей малой лесной мыши за исключением длины мозговой капсулы. Самки кавказской мыши также крупнее, по 64% признаков значительно. В целом при сравнении видов достоверно преобладает кавказская мышь, кроме длины мозговой капсулы. При этом все изученные признаки имеют налегание и не могут быть использованы в качестве диагностических. Отмечено некоторое расхождение с данными Воронцова и др. [6], где в диагнозе длина верхнего зубного ряда малой лесной мыши не превышает 3,7 мм, в наших данных этот параметр имеет максимальное значение – 4,0 мм.

У кавказской лесной мыши отсутствуют половые отличия жевательной поверхности коренных

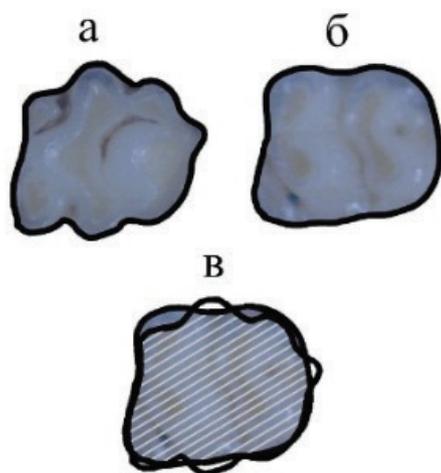


Рис. 2. Индекс окклюзии:

а - площадь жевательной поверхности M^2
б - площадь жевательной поверхности M_2
в - индекс окклюзии (закрашено косой линией)

зубов (24 абсолютный параметр и 40 индексов). У малой лесной мыши половой диморфизм выражен незначительно, достоверно преобладают 5 из 24 изученных абсолютных признаков, индексы не отличаются.

По абсолютным параметрам значения достоверно преобладают у кавказской мыши по всем изученным. По одонтометрическим показателям, которые используются в диагностике рассматриваемых видов-двойников, выявлены отличия с нашими данными. В диагнозе [6] для малой лесной мыши ширина M^1 - до 1,15 мм, по нашим данным лимиты составляют 1,07 – 1,33 мм. В определителе [7] указано, что у малой лесной мыши M^3 по длине составляет половину M^2 , по нашим данным третий коренной составляет 72% от второго. В северной части ареала это отношение доходит до 76% [8].

По изученным абсолютным и относительным параметрам черепа и зубов видов-двойников в зоне симпатрии нами отмечена трансгрессия, что делает невозможным использовать их в качестве диагностических.

Соответственно нами для определения видовой принадлежности мышей рода *Apodemus* подобраны наиболее удобные дискриминантные ключи по промерам черепа и зубов. Используются 10 алгоритмов определения видовой принадлежности с включением разных групп признаков, что отражено в таблице. Индексы окклюзии выделены особо, так как нами [5] ранее была показана возможность их использования в

качестве индикаторов типа питания для всеядных мышевидных грызунов и, соответственно, поставлена задача оценить их диагностическое значение.

По параметрам черепа кавказскую и малую лесную мышь можно различить с применением следующих классификационных функций:

A. uralensis = 26,616*длина мозговой капсулы + 117,749*носовая ширина + 52,571* ширина мозговой капсулы + 26,335*длина резцового отверстия - 695,411

A. ponticus = 20,313*длина мозговой капсулы + 134,526*носовая ширина + 60,415* ширина мозговой капсулы + 33,296*длина резцового отверстия - 800,629

Среди остальных моделей, включающих различные сочетания параметров зубов, наиболее качественно виды разделяют №10, №6, №2 и №3.

Как видно из таблицы 1 наиболее отчетливо виды разделяются, когда в анализ включены все признаки (модель 10).

A. uralensis = -39,313* площадь жевательной поверхности M^1 + 331,836* длина нижнего ряда зубов + 0,563* ширина M^3/M_3 - 603,851

A. ponticus = -17,337* площадь жевательной поверхности M^1 + 367,988* длина нижнего ряда зубов + 0,305* ширина M^3/M_3 - 603,851

Следующая модель 6, включающая 39 абсолютных и относительных линейных признаков.

A. uralensis = 59653* длина нижнего ряда зубов + 2399* длина верхнего ряда зубов /длина ниж-

Таб. 1. Некоторые характеристики моделей дискриминации видов-двойников лесных мышей рода *Apodemus* в зоне симпатрии Северо-Западного Кавказа

Набор признаков	% корректной детерминации	Дистанция Махаланобиса	Лямбда Уилкса	Коэффициент канонической корреляции
1. 14 абсолютных признаков черепа	96	16,4	0,200	0,894
2. 14 абсолютных линейных промеров зубов	98	24,7	0,134	0,930
3. 10 абсолютных промеров площади жевательной поверхности коренных зубов	98	19,6	0,164	0,915
4. 24 абсолютных промеров зубов	98	30,4	0,112	0,942
5. 25 линейных индексов	74	1,8	0,684	0,562
6. 39 абсолютных и относительных линейных признаков	98	26,8	0,126	0,935
7. 15 индексов площади жевательной поверхности коренных зубов	78	3,4	0,527	0,688
8. 25 абсолютных и относительных промеров площади жевательной поверхности коренных зубов	98	19,5	0,164	0,914
9. 40 относительных промеров линейных признаков и площади жевательной поверхности коренных зубов	96	15,7	0,197	0,896
10. все 64 абсолютных и относительных признака зубов	100	25,9	0,129	0,933
11. индексы окклюзии	74	1,14	0,771	0,770

него ряда зубов -8* ширина M^3/M_3 -61406* длина верхнего ряда зубов - 115943

A. ponticus = 59908* длина нижнего ряда зубов + 2408* длина верхнего ряда зубов /длина нижнего ряда зубов - 9* ширина M^3/M_3 -61617* длина верхнего ряда зубов - 116958

Также на 98% различает виды модель 2, в которую включены 14 абсолютных линейных промеров зубов.

A. uralensis = 266,082* длина нижнего ряда зубов + 125,233* длина верхнего ряда зубов -300,326* ширина M^3 + 162,740* длина M^3 + 291,158* ширина M^2 - 810,071

A. ponticus = 303,95* длина нижнего ряда зубов + 136,13* длина верхнего ряда зубов -335,73* ширина M^3 + 189,33* длина M^3 + 317,23* ширина M^2 - 1020,59

В модель 3 входят 10 абсолютных промеров площади жевательной поверхности коренных зубов.

A. uralensis = 31,396* общая площадь (S) жевательной поверхности трех нижних зубов + 93,152* SM^1 + 230,728* SM_3 -27,590* общая площадь жевательной поверхности трех верхних зубов + 51,146* SM_1 -40,023* SM_2 -52,436* SM^3 - 149,781

A. ponticus = 6,723* общая площадь (S) жевательной поверхности трех нижних зубов + 145,871* SM^1 + 292,171* SM_3 -54,391* общая площадь жевательной поверхности трех верхних зубов + 90,808* SM_1 -0,387* SM_2 -28,275* SM^3 - 229,692

Экземпляр лесной мыши из зоны симпатрии, который необходимо диагностировать, будет относиться к классу с максимальным классификационным значением.

Индексы окклюзии, как видно из характеристик дискриминации, разделяют всего 74% животных и использовать их в диагностике видов нецелесообразно.

Анализ изменчивости краниологических и одонтологических параметров криптических видов грызунов малой лесной мыши и кавказской мыши выявил трансгрессию у всех абсолютных и относительных признаков. Для определения видовой принадлежности мышей рода *Apodemus* подобраны наиболее удобные дискриминантные ключи по промерам черепа и зубов. Среди линейных параметров черепа наибольший вклад в диагностику вносят длина и ширина мозговой капсулы, носовая ширина и длина резцового отверстия. Из одонтологических - длина верхнего и нижнего ряда зубов, ширина M^2 , M^3 и M_3 , длина M^3 , площадь жевательной поверхности M^1 M^3 M_2 M_3 , общая площадь жевательной поверхности трех верхних и нижних зубов. Индексы окклюзии целесообразно использовать в качестве индикаторов типа питания для всеядных мышевидных грызунов, диагностической ценности они не представляют.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность коллегам за совместную работу, Темботовой Ф.А. за ценные рекомендации и участие в обсуждении, Амшоковой А.Х. и Кучиновой Е.А. за предоставление материала по генетически датированным животным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баскевич, М.И. Генетические подходы к изучению родентофауны (Rodentia, Mammalia) Кавказа. Итоги и перспективы применения / М.И. Баскевич // Биологическое разнообразие Кавказа. Труды II региональной конференции. - Сухум, 2002. - С.73–88.
2. Баскевич, М.И. Сравнительный анализ сперматозоидов шести видов мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) из Восточной Европы и Закавказья / М.И. Баскевич, С.Г. Потапов, Н.М. Окулова, А.Е. Балакирев, Т.П. Крапивко, С.Ф. Сапельников // Зоол. журн., 2004. - Т. 83, № 6. - С. 725–732.
3. Балакирев, А.Е. К вопросу о таксономическом статусе формы *ciscaucasicus* и ее родственных отношениях с малой лесной мышью *Sylvaemus uralensis* по данным секвенирования гена цитохрома b мт ДНК / А.Е. Балакирев, Баскевич М.И., А.П. Гмыль, Н.М. Окулова, Т.А. Андреева, О.В. Соколенко, В.М. Малыгин, Л.А. Хляп, М.Л. Опарин, В.Н. Орлов // Генетика, 2007. - Т. 43, №12. - С. 1651-1666.
4. Темботова, Ф.А. Изучение генетической структуры и генетического разнообразия лесных мышей рода *Sylvaemus* Центрального и Западного Кавказа: анализ полиморфизма гена цитохроина b мтДНК/ Ф.А. Темботова, М.В. Холодова, А.Х. Амшокова, Е.А. Кучинова // Горные системы и их компоненты. Матер. IV междунар. конф., посвященной 80-летию А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета. - Нальчик, 2012. - С.82.
5. Кононенко, Е.П. Использование одонтологических характеристик для оценки расхождения экологических ниш близкородственных грызунов в зоне симпатрии / Е.П. Кононенко, Ф.А. Темботова // Вестник АГУ. Майкоп: Изд-во АГУ, 2014. - С. 55-61.
6. Воронцов, Н.Н. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) / Н.Н. Воронцов, Г.Г. Боескорев, С.В. Межжерин, Е.А. Ляпунова, А.С. Кандауров // Зоол. журн., 1992. - Т. 71, вып. 3. - С. 119–131.
7. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева – СПб., 1995. - 522 с.
8. Лашкова, Е.И. Одонтометрическая изменчивость

и идентификация видов лесных мышей, *Sylvaemus*
(Muridae, Rodentia), фауны Украины / Е.И. Лашкова,

И.И. Дзеврин // Вестник зоологии, 2002. – Т.36,
вып. 3. – С. 25-33.

THE IDENTIFICATION OF CLOSELY-RELATED RODENTS FROM APODEMUS GENUS WITHIN THE SYMPATRY ZONE OF THE NORTH-WESTERN CAUCASUS

© 2015 E.P. Kononenko

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories
of Kabardino-Balkarian Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Nalchik

The variation analysis of cranial and odontological parameters of cryptic species *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811) and *Apodemus ponticus* (Sviridenko, 1936) has revealed transgression in all absolute and relative characters. To identify the species attachment of *Apodemus* most suitable discriminant keys to cranium and teeth measurements are chosen.

Keywords: north-western Caucasus, mammals, rodents, cryptic species, odontological and cranial parameters, species discriminant keys.