

УДК 575.2:599.323.4(470.64) – *Изменчивость. Млекопитающие. Мышевидные. Семейство Мышиные. Кабардино-Балкария.*

## РЕЗУЛЬТАТЫ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО ФЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ЧЕРЕПА СИНАНТРОПНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS*) ПРЕДГОРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

© 2015 Е.А.Кучинова

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

Статья поступила в редакцию 28.09.2015

Впервые для домового мыши, обитающей в условиях предгорий Центрального Кавказа выделено 37 фенотипических признаков черепа, представляющих собой различного рода отверстия для прохождения кровеносных сосудов и нервов. Также проведено фенетическое сравнение синантропной домовой мыши с малой лесной мышью. Уровень фенетического разнообразия выше у домовой мыши по сравнению с малой лесной.

*Ключевые слова:* домовая мышь, лесная мышь, неметрические признаки черепа, Центральный Кавказ.

Домовая мышь (*M. musculus*) является широкоареальным полиморфным видом и относится к настоящим синантропам-космополитам, распространившимся по миру путем случайных инвазий, попадая в населенные пункты вслед за человеком за счет глубокого проникновения в структуру человеческой цивилизации и максимально используя результаты его средообразующей деятельности [1]. Все это делает ее перспективным модельным объектом для изучения различных аспектов популяционной и эволюционной биологии. Начиная с середины прошлого века [2-7] и по сей день [8-14] для этого широко и вполне успешно используют методы фенетического анализа. Эти методы основаны на использовании фенотипических признаков – устойчивых мелких скелетных аберраций в строении черепа (наличие или отсутствие определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, их расположение, форма, размеры, количество, выпадение отдельных фрагментов кости и некоторые другие признаки), которые являются косвенными маркерами генотипического состава популяции. Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, при преодолении которых он качественно изменяется. Большинство таких морфологически хорошо различимых дискретных устойчивых состояний пороговых признаков на практике рассматриваются как фены [12, с. 143]. Местоположение эпигенетических порогов на единой количественной шкале варьирования признака достаточно жестко сохраняется в единой по происхождению группировке, но различается в

разных популяциях [12, с. 143]. Таким образом, возникновение мелких скелетных аберраций на черепе происходит в пределах генетически детерминированных границ и зависит, в пределах нормы реакции, от множества внешних и внутренних факторов, проявление которых обусловлено «эпигенетическим полиморфизмом» [11, 15]. Выше изложенное убедительно доказывает пригодность фенетического метода для широкого применения в популяционной биологии, в частности, для изучения популяционной структуры и дифференциации популяций различных видов млекопитающих. Перспективной территорией для изучения изменчивости широкоареальных видов является Кавказский регион. Наличие на Кавказе факторов поясности в горах и широтной зональности на смежных равнинах создают условия для того, чтобы оценить проявление внутривидовой изменчивости в градиенте влияния комплекса средовых факторов. Здесь домовая мышь населяет различные биотопы образуя высокую плотность населения на равнине, а с подъемом в горы, проявляет, высокую привязанность к жилищу человека [16].

Учитывая, что домовая мышь на Кавказе не изучалась методами фенетического анализа перед нами в основном стояли следующие задачи: 1) выделение фенотипических признаков на черепе домовой мыши; 2) проведение корреляции с целью выбраковки признаков, связанных с полом, друг другом и т.д.; 3) составления каталога фенотипических признаков для домовой мыши предгорий Центрального Кавказа.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для проведения фенетического анализа была изучена серия черепов домовой мыши коллекционного фонда ИЭГТ из предгорий Централь-

Кучинова Екатерина Александровна, младший научный сотрудник лаборатории экологии и эволюции позвоночных животных. E-mail: ekaterina20122012@mail.ru

ного Кавказа. На данном этапе объем выборки составил 40 экз. черепов взрослых животных. Относительный возраст зверьков определяли по стертости коренных зубов [17]. При проведении фенетического анализа (выделении, описании фенов, обработке результатов) использовали методы фенетики разработанные и предложенные А.Г. Васильевым [12, 18]. Поиск и учет фенов проводили с помощью микроскопа Carl Zeiss (Stemi 2000). Большая часть использованных нами в работе состояний неметрических признаков, и их кодовых сокращений взяты из литературных источников, а те, которые обнаружены впервые, уже были описаны ранее другими авторами для других видов [9-10, 12, 14, 18-20]. Изначально было выявлено порядка 80 билатеральных и медиальных признаков, включая единичные и редкие. Очень редкие фены исключались из дальнейшего анализа, как малоинформативные. Связь проявления фенов с полом и друг с другом оценивали на основе расчета непараметрических коэффициентов корреляции Спирмена. После этого часть признаков, проявивших значимую связь с указанными выше факторами исключили из дальнейшего анализа.

В процессе классификации черепов, согласно методике, предложенной А.Г. Васильевым с соавторами [19], отмечали наличие того или иного признака для каждой особи, а затем в каждой выборке для билатерально проявляющихся признаков подсчитывали число сторон на которых фен (устойчивое состояние порогового признака) проявился, и учитывали общее число изученных сторон.

В конечном итоге анализировали частоты 37 неметрических признаков, которым присвоены порядковые номера и коды на основе латинских наименований (см. рис. 1 и каталог фенов).

### Каталог неметрических дискретных признаков (фенов) черепа домовый мыши предгорной выборки Центрального Кавказа

- 1 – дополнительное лобное отверстие впереди основного FFrascap
- 2 – дополнительное лобное отверстие сзади основного FFrascro
- 3 – отсутствие лобного отверстия FFrascap(-)
- 4 – одинарное переднее отверстие на чешуйчатой кости FTmascap
- 5 – центральное отверстие на чешуйчатой кости FTM
- 6 – заднее дополнительное височное отверстие FTmascro
- 7 – наличие нижнего дополнительного височного отверстия FTmasif
- 8 – наличие одинарного окна на сосцевидной кости FeMs (+)
- 9 – отсутствие окна на сосцевидной кости FeMs (-)
- 10 – наличие одинарного подъязычного отверстия FHgsi
- 11 – наличие удвоенного подъязычного отверстия FHgdu
- 12 – наличие одинарного бокового предчелюстного отверстия FPmla
- 13 – верхнечелюстное отверстие на скуловом отростке FMxzm
- 14 – переднее отверстие на скуловом отростке верхней челюсти FMxzmor
- 15 – наличие одинарного отверстия в крыловидной ямке FRTI
- 16 – наличие одинарного дополнительного круглого отверстия FPD
- 17 – наличие отверстий на перегородке между овальным и круглым отверстиями FLTI
- 18 – наличие одинарного дополнительного

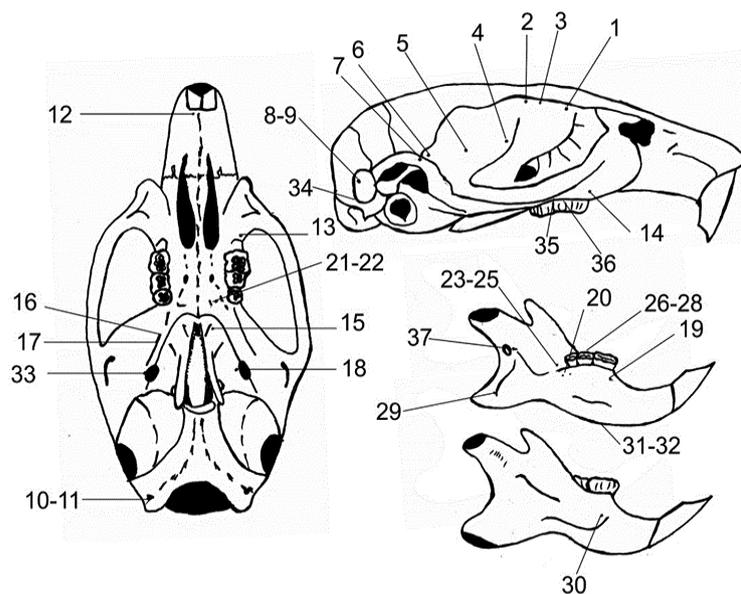


Рис. 1. Расположение фенов неметрических признаков на черепе домовый мыши

отверстия в области овального отверстия с вентральной стороны в крыловидной ямке Fasac

19 – наличие одинарного отверстия с лингвальной стороны альвеолы  $M_1$  FMtlg

20 – наличие двойного отверстия с лингвальной стороны альвеолы  $M_3$  FMBlgpodu

21 – наличие одинарного дополнительного небное отверстие FPl

22 – наличие двойного дополнительного небное отверстие FPldu

23 – наличие одинарного отв. В области  $M_3$  на внутренней поверхности FPC ( $M_3$ )

24 – наличие тройного отв. В области  $M_3$  на внутренней поверхности FPCtr ( $M_3$ )

25 – наличие более 3 отверстий в области  $M_3$  на внутренней поверхности FPCmx ( $M_3$ )

26 – наличие одинарного отверстия в области  $M_2$  на внутренней поверхности FPC ( $M_2$ )

27 – наличие двойного отверстия в области  $M_2$  на внутренней поверхности FPCdu ( $M_2$ )

28 – наличие более 3 отверстий в области  $M_2$  на внутренней поверхности FPCmx ( $M_2$ )

29 – отсутствие отверстия в области сочленовно-угловой вырезки FMBасро (-)

30 – наличие отверстия на массетерной площадке нижней челюсти выше *linea oblique* FMas

31 – наличие тройного отверстия на теле нижнечелюстной кости FOMtr

32 – наличие более 3 отверстий на теле нижнечелюстной кости FOMmx

33 – дополнительное отверстие в области овального с латеральной стороны FOvala

34 – множественное отверстие на затылочной кости в сочленовной ямке FFsOсмх

35 – наличие отверстия на боковой стороне альвеолы  $M^2$  верхней челюсти FPL ( $M^2$ )

36 – наличие отверстия на уровне  $M^1$  верхней челюсти FPL ( $M^1$ )

37 – наличие дополнительных отверстий в области венечного отверстия с внутренней стороны FMan

Фенетические дистанции (MMD) между выборками и их средние стандартные отклонения (MSD) рассчитывали по формулам, предложенным С. Хартманом [21]. Различия статистически значимы на уровне  $p < 0.05$  при  $MMD > 2 MSD$ .

Для оценки фенетического разнообразия использовались общепринятые показатели Л.А. Животовского [22]. Внутрипопуляционное разнообразие оценивали с помощью показателя  $-h$ , а концентрацию редких фенотипов с помощью  $-h'$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Направленная асимметрия (встречаемость на левой и правой сторонах черепа) выявлена по двум признакам (наличие переднебокового и заднего бокового предчелюстного отверстий). С полом оказались связаны 8 признаков (наличие

одинарного отверстия в основании крыловидного отростка, двойное дополнительное круглое отверстие, наличие тройного отверстия с лингвальной стороны альвеолы  $M_3$ , наличие одинарного медиального отверстия и окна на клиновидной кости, наличие одинарного отверстия и более трех отверстий на теле нижнечелюстной кости, отверстия по бокам клиновидной кости). Связь друг с другом проявили около 50% признаков.

При сравнении самцов и самок домового мыши по частоте встречаемости признаков достоверные различия выявлены только по 1 признаку (наличие тройного отверстия на теле нижнечелюстной кости FOMtr) из 37. Причем, данный признак достоверно чаще встречается у самок, чем самцов. Уровень фенетических дистанций между полами, оцененный по всему комплексу признаков оказался статистически недостоверным  $MMD = -0.00686 \pm 0.0115$  (Хи-квадрат= 31,85; d.f.=37).

Учитывая, что домовая мышь в теплые периоды года выселяется из жилищ человека в природу, где она в предгорьях Центрального Кавказа симбиотично встречается с широко распространенным и многочисленным видом – малой лесной мышью (*A. uralensis*), представляло интерес сравнить оба вида, происходящие с одного высотного уровня (предгорья) Центрального Кавказа.

С целью сопоставимости данных при межвидовом сравнении использовали только равное число неметрических признаков, встречающихся у обоих видов. Из 37 признаков выделенных у домового мыши сходство между отмеченными видами установлено только по 13 признакам, по ним и проводили дальнейшее фенетическое сравнение (таб. 1).

Как видно из табл. 1 при внутривидовом сравнении у малой лесной мыши между зверьками разного пола не выявлено достоверных различий по частоте встречаемости какого-либо признака. У домового мыши достоверные различия выявлены только по встречаемости одного признака - FOmx. В целом различия между полами недостоверны как у малой лесной  $MMD = -0.0091 \pm 0.0213$  (Хи-квадрат= 8,308; d.f.=13), так и домового мыши  $MMD = 0.0061 \pm 0.0194$  (Хи-квадрат= 14,61; d.f.=13).

При межвидовом сравнении достоверные различия между самцами выявлены по частоте встречаемости 5 признаков из 13 – Ftmasan, FeMs (-), FPmla, Fasac и FOmx. Данные признаки за исключением последнего достоверно чаще встречаются у самцов домового мыши по сравнению с таковыми малой лесной мыши (таб. 1). При аналогичном сравнении самок достоверные различия также выявлены по встречаемости 5 неметрических признаков. Причем различия отмечаются практически по тем же признакам, что и у самцов за исключением признака FFрасан. Как и у самцов, данные признаки достоверно чаще встречаются у самок домового по сравнению с самками лесной мыши. Также обращает на себя

**Таб. 1.** Частоты встречаемости фенотипических признаков черепа в популяциях домового и лесной мышей (%) в предгорных экосистемах Центрального Кавказа

Код признака	<i>A. uralensis</i>		<i>M. musculus</i>		Внутривидовое сравнение		Межвидовое сравнение	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	Хи-квадрат		Хи-квадрат	
	n=40	n=34	n=40	n=40	1-2	3-4	1-3	2-4
1. FFracan	0	0	2.5	10				*
2. FFracan (-)	0	0	2.5	5				
3. FTmacan	7.5	12.1	27.5	15			*	
4. FeMs (-)	0	0	20	20			***	**
5. FHgsi	39.5	54.8	52.5	42.5				
6. FPmla	0	0	40	37.5			***	***
7. FPD	27.5	31.3	27.5	22.5				
8. Fasac	18.4	32.3	67,5	70			***	**
9. FMtlg	37.5	26.5	60	55				
10. FFsOcmx	62.5	58.8	30	30				
11. Mblgpodu	25	23.5	25	10				
12. FPCdu	15	20.6	27,5	34				
13. FOMmx	85	67.6	57.5	82.5		*	***	

Примечание: n-число изученных сторон черепа. Уровень значимости межгрупповых различий по отдельным признакам: \* –  $p < 0.5$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$

**Таб. 2.** Характеристика фенетического разнообразия черепа домовых и лесных мышей Центрального Кавказа

Вид	$\mu$	$S_{\mu}$	h	$S_h$
<i>A. uralensis</i> ♂♂	1.570	0.005	0.073	0.041
<i>A. uralensis</i> ♀♀	1.613	0.004	0.047	0.0329
<i>M. musculus</i> ♂♂	1.828	0.007	0.086	0.0426
<i>M. musculus</i> ♀♀	1.806	0.008	0.097	0.052

внимание тот факт, что большинство признаков хотя и недостоверно, но все же чаще встречаются у домового мыши чем у лесной. Отмеченное справедливо для особей обоих полов.

При попарном сравнении двух видов по показателям внутривидового разнообразия –  $\mu$  Л.А. Животовского следует, что уровни фенетического разнообразия выше у домового мыши по сравнению с лесной (табл. 2).

При сравнении зверьков по полу в пределах каждого вида по показателю  $\mu$  различия выявлены у обоих видов, но половые различия сильнее выражены у лесной мыши, причем у самок уровень фенетического разнообразия выше, чем у самцов. У домового мыши напротив фенетически более разнообразными являются самцы. При межвидовом сравнении по показателю  $\mu$  различия выявлены во всех вариантах сравнения. По показателю h (концентрации редких фенотипов) различия оказались недостоверными во всех вариантах сравнения, хотя наибольшая доля редких фенотипов отмечается у зверьков обоих полов домового мыши.

Таким образом, результаты фенетического анализа показали, что между двумя видами (*A. uralensis* и *M. musculus*) существуют значительные различия, как по частоте встречаемости

отдельных признаков, так и по показателям разнообразия. При этом наибольшим фенетическим разнообразием характеризуются домовые мыши.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лапинов, В.А. Человек и популяционная экология синантропных грызунов / В.А. Лапинов, В.В. Кучерук // Синантропия грызунов. Характер поведения. Особенности обитания в постройках человека. Методы учета. Пути ограничения численности / Ин-т эволюц. морфолог. и эколог. жив-х им. А.Н. Северцова РАН; [под ред. акад. В.Е. Соколова и д.б.н. Е.В. Карасевой]. – Москва, 1994. – С. 4-14.
2. Grunberg, H. Genetical studies on the skeleton of the house mouse / H. Grunberg // IV. Quasicontinuous variations. J. Genet. 1952. Vol. 51. – P. 95-114.
3. Berry, R.J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* / R.J. Berry // Genetic Reserch, Cambr. 1963. Vol. 4. – P. 193-220.
4. Berry, R.J. The evolution of island population of the house mouse / R.J. Berry // Evolution. 1964. – Vol. 18. – №3. – P. 468-483.
5. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. – М.: Наука, 1973. – 278 с.
6. Яблоков, А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1980. – 135 с.
7. Яблоков, А.В. Введение в фенетику популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М.: Высш. Школа, 1985. – 160 с.

8. Васильев, А.Г. Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье. Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих / А.Г. Васильев, Н.Г. Евдокимов, В.П. Позмогова // Екатеринбург: Наука. Уральское отделение. 1992. – С. 37-51.
9. Песков, В.Н. Фенетика и феногеография водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) / В.Н. Песков, И.Г. Емельянов // Вест. зоологии. - 2000. - №3. - С. 39-44.
10. Песков, В.Н. Фенетический анализ популяционной структуры водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) Центральной и Восточной Палеарктики / В.Н. Песков, И.Г. Емельянов // Вест. Зоологии. - 2000. - №6. – С. 65-70.
11. Васильев, А.Г. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход) / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков. - Екатеринбург, 2000. - 132 с.
12. Васильев, А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / Алексей Геннадьевич Васильев. - Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.
13. Васильев, А.Г. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии / А.Г. Васильев, И.А. Васильева. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. - 511 с.
14. Амшокова, А.Х. Изменчивость неметрических признаков черепа малой лесной мыши (*Rodentia*, *Muridae*) на Центральном Кавказе. Сообщение 1. Внутривидовая изменчивость в связи с градиентом высоты / А.Х. Амшокова, Ф.А. Темботова // Животный мир горных территорий. Позвоночные. Нальчик. - 2009. – С.168 – 180.
15. Уоддингтон, К.Х. Основные биологические концепции. На пути к теоретической биологии / Уоддингтон Конрад Хэл. - М.: Мир, 1970. – С.108 – 115.
16. Темботов, А.К. Млекопитающие Кабардино-Балкарской АССР / Темботов Асланби Казиевич. - Нальчик, 1960. – С.92-93.
17. Клевезаль, Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих / Клевезаль Галина Александровна. - М: Т-во научных изданий КМК, 2007. – 283 с.
18. Васильев, А.Г. Пакет прикладных программ PHEN 3.0. [Электронный ресурс] / А.Г. Васильев // 1995. – URL.: <http://ecoinf.uran.ru> (дата обращения 12.08.2015).
19. Васильев, А.Г. Сравнение мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки по комплексу неметрических признаков / А.Г. Васильев, И.Г. Васильева, В.Н. Большаков // Экология. 1996. Т.27, - №5. - С. 371-377.
20. Васильева, И.А. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа / И.Г. Васильева, А.Г. Васильев, Н.М. Любашевский // Экология. - 2003. - №6. – С.325 – 332.
21. Hartman, S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using non – metric cranial traits / S. E. Hartman // J. Mammal. - 1980. - V.61, №3. - P.436 – 448.
22. Животовский, Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. Фенетика популяций / Л.А. Животовский // М.: Наука. - 1982. – С. 38-44.

## PHENETIC PREANALYSIS RESULTS OF SYNANTHROPIC HOUSE MICE (*MUS MUSCULUS*) CRANIUM FROM THE PIEDMONT POPULATION IN THE CENTRAL CAUCASUS

© 2015 E.A. Kuchinova

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

37 phenes of the cranium nonmetric parameters representing different openings for blood vessels and nerves are first distinguished for the house mouse occupying the foothills of the Central Caucasus. Phenetic comparison between the synanthropic house mouse and lesser common field mouse is also made. Phenetic diversity level is higher in the house mouse than in the lesser common field mouse.

**Key words:** house mouse, the wood mouse, nonmetric character of the cranium, the Central Caucasus.