

УДК 575:599.32(470.6)

ОЦЕНКА КРАНИОМЕТРИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГРЫЗУНОВ (*MUS*, *APODEMUS*) В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА В ЦЕЛЯХ РАЗРАБОТКИ ОСНОВ МОНИТОРИНГА КАЧЕСТВА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

© 2016 Е. П. Кононенко, Ф.А. Темботова, Е.А. Кучинова

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, г. Нальчик

Статья поступила в редакцию 25.04.2016

Проведен анализ морфологического разнообразия черепа грызунов домового (*Mus musculus*) и малой лесной мышей (*Apodemus uralensis*) Центрального Кавказа (северный макроклон) с использованием энтропии Шеннона. Выявлены отличия в структуре черепа синантропного и обитающего в естественных условиях вида, лесная мышь более приспособлена к сложившимся эколого-географическим факторам среды, что выражается в большей организованности ее черепа.

Ключевые слова: Центральный Кавказ, грызуны, домовая и малая лесная мыши, череп, морфологическая структура, энтропия.

В рамках эпигенетической концепции эволюции среда рассматривается как фактор фенотипической изменчивости (Шишкин, 1988). Среда, через регуляцию распространения биоты, системно рассматривается как фактор изменчивости и эволюции в том числе млекопитающих в горах Кавказа в рамках концепции член-корр. РАН А.К. Темботова о «биологическом эффекте высотно-поясной структуры горной территории» (Темботова, 1997; Кононенко, 2011; Темботова, Кононенко, 2011; Темботова и др., 2011, 2012 а,б; Амшокова и др., 2013; Кононенко, Темботова, 2014; Кононенко, 2015). Многообразие ландшафтов Кавказа, являющееся матрицей изменчивости и разнообразия биоты, обусловлено важнейшей природной особенностью горных территорий – наличием сложной и разнообразной высотно-поясной структуры (Темботова, Кононенко, 2015).

В настоящее время разнообразие рассматривается как характерное свойство биоты. Биологическое разнообразие естественно определять, как переменную живого вещества, трактуемого как термодинамическая открытая неравновесная в общем случае нестационарная система. По смыслу оно тождественно энтропии, интерпретируемой как мера информации (Пузаченко, 2009). Обычно разнообразие рассматривают как «состояние комплекса элементов, который определяется их содержанием относительно наличия элементов, отличающихся от других элементов в данном аспекте» (Kolasa, Biesiadka, 1984, p. 147).

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

Темботова Фатимат Асланбиевна, доктор биологических наук, врио директора. E-mail: iemt@mail.ru

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

Анализ морфологического разнообразия проводят с разными целями, в том числе сопоставляют с таксономическим разнообразием (Shepherd, Kelt, 1999; Latiolaris et al., 2006 и др.) и скоростью морфологической эволюции (Collar et al., 2005). В тоже время морфологическое разнообразие может представлять собой и самостоятельный предмет исследования (Saw et al., 2003; Павлинов, 2008). В этом случае изучают распределение модальностей отдельного признака (или их комплекса) в рамках определенного таксона, которое отражает, в первую очередь, структуру данного таксона и представляет собой пространство его морфологических состояний. Для обозначения этой структуры предложен термин морфопространство (Гродницкий, 2002). Количество используемых признаков задает метрику морфопространства, и если использовано n признаков, то пространство будет n -мерным. Для оценки морфологического разнообразия используют разные характеристики, одной из которых является индекс разнообразия Шеннона (энтропия), характеризующий общее количество компонентов разнообразия и применяемый, в основном, для оценки таксономического разнообразия (Ricotta, 2005, 2007), но его можно использовать также и для измерения фенотипического разнообразия (Поздняков, 1993, 2010). Понятие энтропии имеет независимые основания в разных естественных науках, что предполагает возможность широкого междисциплинарного «заимствования» идей, моделей, гипотез и интерпретаций в рамках мультидисциплинарного подхода к исследованию морфологического разнообразия (Пузаченко А., 2013).

Работа является разделом исследования реакции организма на совокупное воздействие факторов среды в условиях горной территории. Цель исследования – сравнение краниометрического разнообразия синантропного и дикого грызуна

из одних мест происхождения с учетом, с одной стороны, сходности эколого-географических условий, с другой – большей стабильности жизни синантропа, что в дальнейшем позволит более адекватно выбирать тест-объекты исследования для оценки качества среды по их реакции.

Объект исследования – домовая (*Mus musculus*) и малая лесная мыши (*Apodemus uralensis*) Центрального Кавказа (северный макросклон). Изучены взрослые животные из четырех точек (окр. п. Эльбрус, п. Бедык, с. Псынадаха, г. Нальчик), соответственно, выборки №1, №2, №3, №4. Выборки №1, №2 происходят из среднегорий, №3, №4 – предгорьях. Объем материала по малой лесной мыши №1 – 25 (14 ♂♂, 11 ♀♀), №2 – 25 (13 ♂♂, 12 ♀♀), №3 – 20 (10 ♂♂, 10 ♀♀), №4 – 26 (13 ♂♂, 13 ♀♀); по домовой мыши №1 – 40 (18 ♂♂, 22 ♀♀), №2 – 34 (17 ♂♂, 17 ♀♀), №3 – 35 (17 ♂♂, 18 ♀♀), №4 – 42 (24 ♂♂, 18 ♀♀).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Морфологическое разнообразие черепа избранных грызунов оценивали в отношении 14 стандартных признаков: 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. межглазничная ширина, 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. Измерение краниометрических параметров проводилось с помощью штангенциркуля.

Признаки нормально (или близко к нормальному) распределены, соответственно, использованы параметрические методы статистики при 5% уровне значимости.

Энтропия Шеннона рассчитана по формуле:

$$H = - \sum_{i=0}^{N-1} p_i \log_2(p_i) = \sum_{i=0}^{N-1} p_i \log_2\left(\frac{1}{p_i}\right),$$

p_i – доля признака

Оценка изменчивости энтропии черепа проведена с использованием дисперсионного анализа (с применением пакета программ Statistica 10).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.

Прежде всего разнообразие черепа видов было рассмотрено в каждой выборке с учетом пола. Достоверные отличия между самцами и самками, при сравнении внутри каждого вида, отмечены только для малой лесной мыши «эльбрусской» популяции ($p=0,0019$), при этом энтропия больше у самок.

Далее отличия морфоразнообразия черепа рассмотрели в четырех объединенных по полу выборках обоих видов, в табл. 1, 2 приводится оценка выявленных отличий.

Для демонстрации достоверности отличий, прежде всего между видами, приведена таб. 3, результаты которой показывают абсолютные различия между морфоразнообразием черепов малой лесной и домовой мышей.

Таблица 1. Результаты апостериорных сравнений средних значений энтропии параметров черепа малой лесной мыши из четырех точек Центрального Кавказа (по критерию наименьшей значимости разницы LSD-test)

	окр. п. Эльбрус	окр. п. Бедык	окр. с. Псынадаха	окр. г. Нальчика
	M=3,5605	M=3,5588	M=3,5544	M=3,5531
окр. п. Эльбрус		0,367431	0,003101	0,000171
окр. п. Бедык	0,367431		0,031517	0,003427
окр. с. Псынадаха	0,003101	0,031517		0,532332
окр. г. Нальчика	0,000171	0,003427	0,532332	

M – среднее для выборки, достоверные отличия отмечены жирным шрифтом

Таблица 2. Результаты апостериорных сравнений средних значений энтропии параметров черепа домовой мыши из четырех точек Центрального Кавказа (по критерию наименьшей значимости разницы LSD-test)

	окр. п. Эльбрус	окр. п. Бедык	окр. с. Псынадаха	окр. г. Нальчика
	M=3,5605	M=3,5588	M=3,5544	M=3,5531
окр. п. Эльбрус		0,000000	0,000009	0,904686
окр. п. Бедык	0,000000		0,485194	0,000001
окр. с. Псынадаха	0,000009	0,485194		0,000011
окр. г. Нальчика	0,904686	0,000001	0,000011	

Таблица 3. Результаты апостериорных сравнений средних значений энтропии параметров черепа малой лесной и домово́й мышей из четырех точек Центрального Кавказа (по критерию наименьшей значимости разницы LSD-test)

	Малая лесная мышь				Домовая мышь			
	окр. п. Эльбрус (1)	окр. п. Бедык (2)	окр. с. Псынадаха (3)	окр. г. Нальчика (4)	окр. п. Эльбрус (5)	окр. п. Бедык (6)	окр. с. Псынадаха (7)	окр. г. Нальчика (8)
	M=3,56	M=3,56	M=3,55	M=3,55	M=3,59	M=3,58	M=3,58	M=3,59
(1)		0,45039	0,01187	0,00123	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
(2)	0,45039		0,06959	0,01282	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
(3)	0,01187	0,06959		0,60134	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
(4)	0,00123	0,01282	0,60134		0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
(5)	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000		0,00000	0,00001	0,89601
(6)	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000		0,44605	0,00000
(7)	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00001	0,44605		0,00001
(8)	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,89601	0,00000	0,00001	

В обобщенном виде выявленные отличия морфопространства двух изученных видов демонстрирует рис. 1.

Как видно из табл. 1 и рис. 1 у малой лесной мыши достоверно отличаются выборки, происходящие с 2-х высотных уровней. У животных из среднегорий энтропия параметров черепа значительно выше, менее всего череп организо-

ван у животных «эльбрусской» популяции. Для малой лесной мыши характерен тренд – с поднятием в горы увеличивается энтропия черепа, из чего следует, что с усилением экстремальности условий среды обитания структура черепа дикого животного становится менее организована. Для домово́й мыши (табл. 2, рис. 1) характерна противоположная картина – достоверно отли-

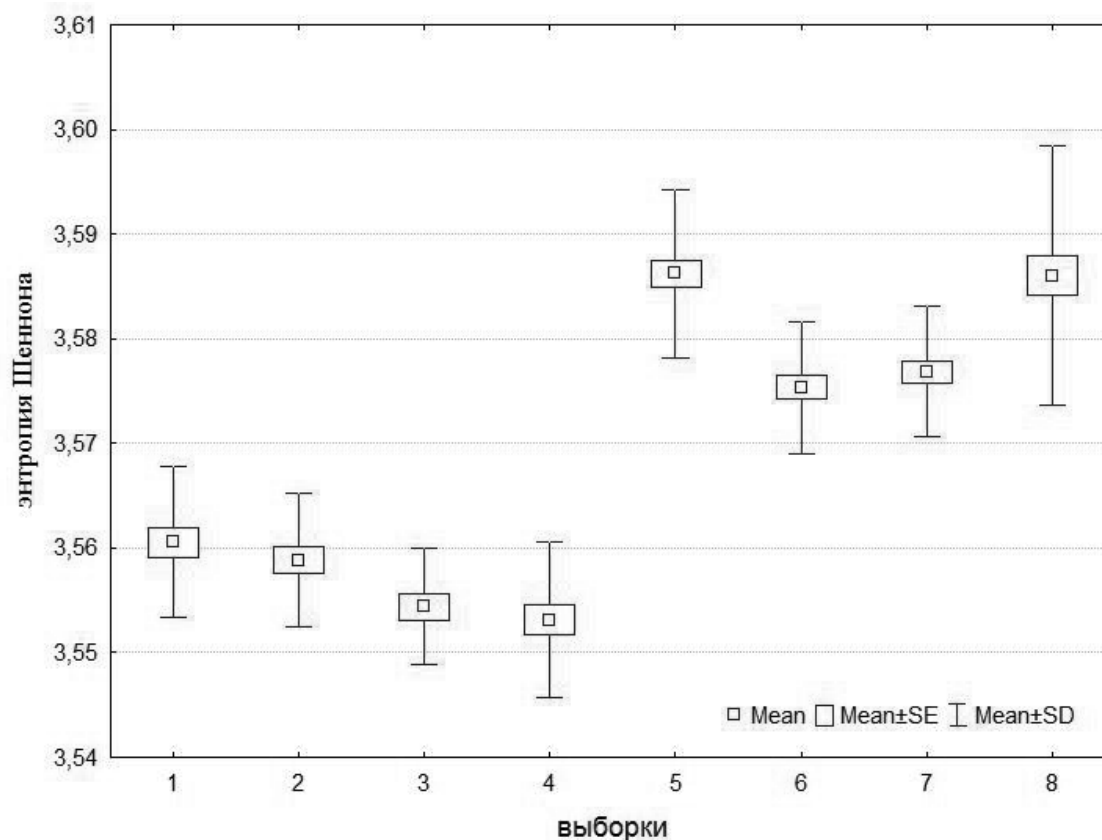


Рис. 1. Различия морфологического разнообразия черепа малой лесной и домово́й мышей в условиях Центрального Кавказа. Выборки малой лесной мыши: 1. окр. п. Эльбрус, 2 – окр. п. Бедык, 3 – окр. с. Псынадаха, 4 – окр. г. Нальчик; домово́й мыши: 5. окр. п. Эльбрус, 6 – окр. п. Бедык, 7 – окр. с. Псынадаха, 8 – окр. г. Нальчик.

чаются животные одного высотного уровня и не отличаются – разных. То есть для синантропного грызуна не выявлена связь суровости эколого-географических факторов среды с энтропией черепа, что возможно объясняется более сглаженными условиями обитания рядом с человеком. Менее всего организована структура черепа домовых мышей из окр. п. Эльбрус и г. Нальчика.

В целом виды значительно отличаются, у домовой мыши череп менее организован, чем у малой лесной ($p=0,0000$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Энтропийный подход к оценке морфологического разнообразия черепа грызунов позволил оценить степень его организации в сходных эколого-географических (влажность, температура, давление), но смягченных для синантропа, условиях среды.

Для обитающего в естественных биотопах грызуна выявлен тренд – с поднятием в горы увеличивается энтропия черепа, из чего следует, что с усилением экстремальности условий среды обитания структура черепа дикого животного становится менее организована.

И тем не менее у синантропного вида энтропия черепа значительно выше, чем у малой лесной мыши из естественных биотопов. Мы это связываем с длительностью существования видов на данной территории. Домовая мышь – вселенец, освоивший Центральный Кавказ значительно позже малой лесной мыши. Соответственно лесная мышь более приспособлена к сложившимся эколого-географическим факторам среды, что и выражается, в том числе, в большей организованности ее черепа.

Из изложенного следует, что для мониторинга окружающей среды с применением биологических объектов, в частности характеристик черепа грызунов, надо учитывать, что регулирование фенотипа окружающей средой в большей мере происходит у животных из естественных мест обитания, синантропы менее структурно организованы, влияние физических факторов среды сглажено более благоприятными условиями жилищ человека.

Однако рассматривать как окончательные полученные данные не следует, так как необходимо продолжить исследование морфологического разнообразия черепа двух видов в других районах Кавказа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н. Пшегусову Р.Х. за помощь в статистической обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 142–169.
2. Темботова Ф.А. Ежи Кавказа // Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН, 1997. 80 с.
3. Кононенко Е.П. Эколого-морфологические особенности популяций некоторых видов Собачьих (CANIDAE, CARNIVORA) Кавказа (на примере осевого скелета): автореф. дис. ...канд. биол. наук. Тольятти, 2011. 18 с.
4. Темботова Ф.А., Кононенко Е.П. Географическая изменчивость полового диморфизма черепа псовых (Canidae, Carnivora) Кавказа // Горные экосистемы и их компоненты. Матер. IV междунар. конф., посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета. Нальчик: Изд-во Котляровых, 2012. С. 79.
5. Темботова Ф.А., Кононенко Е.П. Пространственная структура шакала, одного из ресурсных видов хищных, в связи с высотной неоднородностью ландшафтов Кавказа // Горные экосистемы и их компоненты. Матер. IV междунар. конф., посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета. Нальчик: Изд-во Котляровых, 2012. С. 80.
6. Изменчивость краниометрических признаков домовой мыши (Rodentia, Muridae) на Центральном Кавказе в связи с высотным градиентом / Ф.А. Темботова, А.Х. Амшокова, Е.А. Кучинова // Известия Самарского научного центра РАН, 2011. Т. 13. №1(5). С.1158-1163.
7. Изучение генетической структуры и генетического разнообразия лесных мышей рода *Sylvaemus* Центрального и Западного Кавказа: анализ полиморфизма гена цитохрома 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.
8. Популяционно-географическая изменчивость черепа малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) Северного Кавказа / Ф.А. Темботова, А.Х. Амшокова, Е.П. Кононенко, 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.78.
8. Перспективность применения молекулярно-генетических методов для оценки разнообразия таксономически сложных групп (на примере лесных мышей рода *Sylvaemus* Северного Кавказа) / А.Х. Амшокова, Е.А. Кучинова, Ф.А. Темботова // Материалы междунар. симпозиума «Устойчивое развитие: проблемы, концепции, модели». Нальчик, 2013. Т. II. С. 225-227.
9. Кононенко Е.П., Темботова Ф.А. Использование одонтологических характеристик для оценки расхождения экологических ниш близкородственных грызунов в зоне симпатрии // Вестник АГУ. Сер. Естественно-математические науки, 2014. Вып. 4 (147). С. 55-62.

10. Кононенко Е.П. Идентификация близкородственных грызунов рода лесных мышей (*Apodemus*) в зоне симпатрии Северо-Западного Кавказа // Изв. Сам. НИЦ РАН, 2015. №4 (2). Т. 17. С. 345-350.
11. Темботова, Ф.А., Кононенко Е.П. Основные результаты деятельности фундаментальных исследований института экологии горных территорий им. А.К. Темботова Кабардино-Балкарского научного центра РАН в 2015 году // Изв. Сам. НИЦ РАН, 2015. №4(2). Т. 17. С. 299-304.
12. Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера, 2009. Т. 1. №1. С. 25-38
13. Kolasa J. Diversity concept in ecology / J. Kolasa, E. Biesiadka // Acta Biotheor., 1984. V. 33. - P. 145-162.
14. Shepherd, U.L., Kelt D.A. Mammalian species richness and morphological complexity along an elevational gradient in the arid south-west // J. Biogeogr., 1999. V. 26. P. 843-855.
15. A molecular phylogenetic analysis of strombid gastropod morphological diversity / J.M. Latiolaris, M.S. Taylor, K. Roy // Mol. Phyl. Evol., 2006. V. 41. P. 436-444.
16. Comparative analysis of morphological diversity: does disparity accumulate at the same rate in two lineages of centrarchid fishes? / D.C. Collar, Th.J. Near, P.C. Wainwright // Evolution, 2005. -V. 59. - № 8. - P. 1783-1794.
17. Morphological diversity of the genus *Licuala* (Palmae) / Saw L.G., Dransfield J., Keith-Lucas D.M. // Telopea, 2003. -V. 10. - № 1. - P. 187-206.
18. Павлинов, И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования [под ред. И.Я. Павлинова и М.В. Калякина]. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ, 2008. Т. 49. М.: Изд-во МГУ. С. 343-388.
19. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. Саратов: Научная книга, 2002. 160 с.
20. Ricotta C. Through the jungle of biological diversity/ C. Ricotta // Acta Biotheor., 2005. V. 53. P. 29-38.
21. Поздняков, А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*maximoviczi*» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн., 1993. Т. 72. Вып. 11. С. 114-125.
22. Поздняков А.А. Морфологическая изменчивость животных (методы, результаты изучения на примере разных таксонов) // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ / Ответ. ред. Большаков В.Н. Новосибирск-Москва: Изд-во КМК, 2010. С. 133-157.
23. Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих). Автореф. дис. ...док. биол. наук. Москва, 2013. 48 с.

**THE ESTIMATION OF THE CRANIAL VARIETY OF THE RODENTS
IN CONDITIONS OF THE CENTRAL CAUCASUS IN ORDER TO DEVELOPMENT
THE BASE OF THE QUALITY ENVIRONMENT MONITORING**

© 2016 E.P. Kononenko, F.A. Tembotova, E.A. Kuthinova

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories RAS, Nalchik

The analysis of morphological cranium variety in the rodents (*Mus musculus* and *Apodemus uralensis*) of the Central Caucasus (the northern macroslope) using Shannon entropy is made. The differences in the skull structure of the synanthropic and wild rodents are revealed, *A. uralensis* is more adapted to the current ecological and geographic environmental factors, thus representing to a large extent in the skull organization. **Key words:** Central Caucasus, rodents, *Mus musculus* and *Apodemus uralensis*, cranium, morphological structure, entropy.

Ekaterina Kononenko, Candidate of Biology, Head of the Laboratory for Ecology and Evolution of Vertebrates.

E-mail: iemt@mail.ru

Fatimat Tembotova, Corresponding Member of Russian Academy of Sciences, Doctor of Biology, Chief Research Fellow.

E-mail: iemt@mail.ru

Ekaterina Kuthinova, Associate Research Fellow of the Laboratory for Ecology and Evolution of Vertebrates.

E-mail: ekaterina20122012@mail.ru