

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРПОСТНОЙ СЕВЕРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ МАЛОЙ БЕЛОЗУБКИ *CROCIDURA SUAVEOLENS* (PALLAS, 1811) (EULIROTYPHLA: SORICIDAE) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ КАК ИНВАЗИОННОГО СИНАНТРОПНОГО ВИДА

© 2025 Васильев А.Г.*, Черноусова Н.Ф., Чибирик М.В., Дидковский И.П.

Институт экологии растений и животных УрО РАН; Екатеринбург 620144, Россия
e-mail: *vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.07.2025. После доработки 01.10.2025. Принята к публикации 06.11.2025

Методами геометрической морфометрии изучены проявления разных форм изменчивости в форпостной, изолированной от основного ареала северной популяции малой белозубки *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) Южного Урала на примере варьирования центроидных размеров (CS – centroid size) и формы нижней челюсти. Хронографическую изменчивость и половой диморфизм в форпостной челябинской популяции сопоставили с географической изменчивостью при сравнении с двумя удалёнными кабардино-балкарской и краснодарской популяциями из центральной части ареала. Оценку стабильности развития провели методом анализа паттерна ближайших соседних точек внутригруппового морфопространства (MNND). Особенности питания землероек оценили по морфофункциональным мандибулярным индексам. В форпостной популяции малой белозубки в контрастные по погодно-климатическим условиям годы (2005–2006) установлены изменения в возрастной структуре и соотношении полов, нестабильность развития мандибул, а также изменение их формы и функций при механической обработке кормов. Выявлена значимая хронографическая изменчивость нижней челюсти, превышающая размах половых различий в форпостной популяции. Географическая изменчивость между изолированной челябинской и двумя удалёнными популяциями из центра ареала превысила размах хронографической изменчивости в челябинской форпостной популяции. Показатель внутригруппового морфологического разнообразия (MNND) мандибул в выборках самцов и самок (за исключением самок 2005 г.) значимо выше ожидаемых случайных величин, что доказывает проявление дестабилизации морфогенеза обоих полов в форпостной популяции в оба года. В дождливом 2006 г. значения мандибулярных индексов *MI*, *MM* и *AM* у самцов и самок достоверно различаются, указывая на использование ими в эти годы разных компонентов диеты, что может снизить трофическую конкуренцию полов. Выявленная высокая фенотипическая пластичность и синантропные свойства вида позволяют прогнозировать возможность дальнейшей инвазии малой белозубки на север Южного Урала при потеплении климата, что важно учитывать ввиду её способности к переносу опасных для человека трансмиссивных заболеваний.

Ключевые слова: *Crocidura suaveolens*, форпостная популяция, изменчивость, нижняя челюсть, геометрическая морфометрия, Южный Урал.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-09-28

Введение

Проблема формирования быстрых адаптаций инвазионных видов к новым для них экологическим условиям является одной из наиболее актуальных экологических проблем современной экологии [Sakai et al., 2001; Жерихин, 2003; Дгебуадзе, 2014; Saul, Jeschke, 2015]. В последние десятилетия, наряду с глобальными изменениями климата и усилением антропогенного воздействия на биоту, особое значение в возникновении биотических кризисных явлений имеет массовая ин-

вазия чужеродных видов, ведущая к изменению состава и функционирования сообществ [Parmesan, 2006; Zalasiewicz et al., 2010; Steffen et al., 2011]. Многие исследователи полагают, что сочетанное климатическое, антропогенное и инвазионное воздействие на биоту может привести к возникновению региональных и глобального биотических кризисов [Жерихин, 2003; Read, Clark, 2006; Huang et al., 2012; Ceballos et al., 2015]. Актуальность этой проблемы обусловлена в первую очередь необходимостью разработки

новых научных подходов к сохранению биоразнообразия естественных биотических сообществ, изучению адаптивного потенциала инвазионных видов и опережающего прогнозирования биотических кризисных явлений [Sutherland et al., 2013; Alberti, 2015; Saul, Jeschke, 2015; Donelan et al., 2020; Васильев, 2021].

Наиболее адекватными природными моделями для изучения проблемы адаптации инвазионных видов к новым экологическим условиям могут служить форпостные популяции видов, по тем или иным причинам заселившие новые для себя территории, расположенные за пределами границ основного ареала. Такие популяции должны испытывать воздействие как абиотических, так и биотических факторов и могут проявить адаптивные реакции на новые условия в виде изменения морфогенеза и морфофункциональных характеристик [Facon et al., 2008; Donelan et al., 2020; Васильев и др., 2022]. При этом важны многолетние наблюдения за форпостными популяциями, что позволит оценить у них проявление хронографической изменчивости [Яблоков, 1966; Шварц, 1969, 1980]. В данном случае явление хронографической изменчивости позволяет выявить потенциал модификаций развития в разные годы в новой для вида среде [Васильев и др., 2022]. Сопоставление хронографической изменчивости на примере морфофункциональных признаков с размахом их географической изменчивости [Большаков и др., 2013] у популяций из центральной части ареала позволяет также оценить адаптивные возможности форпостных популяций видов при инвазии в новые биотические сообщества, обитающие в других абиотических условиях [Sakai et al., 2001].

В последние годы методы геометрической морфометрии все чаще используются в морфологических исследованиях, результаты которых находят широкое применение в экологии [Klingenberg, 2011; Polly et al., 2016; Maestri et al., 2018; Васильев и др., 2018]. Они позволяют отдельно изучать изменчивость размеров и формы объектов, а также допускают её морфогенетическую трактовку изменений формы [Zelditch et al., 2003, 2008; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018].

Последнее позволяет использовать методы геометрической морфометрии для практического решения проблемы быстрого изменения морфогенеза форпостных популяций в новых условиях среды.

В качестве модельных объектов исследований могут быть использованы виды мелких млекопитающих, которые формируют многочисленные популяции, реализуют по 1–3 генерации в год и позволяют моделировать быстрые адаптивные перестройки морфогенеза при инвазионном освоении видом новых территорий [Васильев, 2021]. К таким модельным объектам можно отнести виды мелких насекомоядных рода белозубок: белобрюхую (*Crocidura leucodon*) и малую (*Crocidura suaveolens*), которые образуют форпостные изолированные популяции, локализованные за пределами северных границ ареалов [Черноусова, Толкачев, 2006; Васильев и др., 2022]. Ранее с применением методов геометрической морфометрии была изучена хронографическая изменчивость белобрюхой белозубки на Южном Урале [Васильев и др., 2022], что позволило выявить морфогенетические преобразования формы нижней челюсти, связанные с направленным изменением погодных-климатических условий за последние 40 лет. Другой вид – малая белозубка, сформировавшая форпостную северную популяцию в Челябинской области, – в этом отношении ещё практически не изучен и может служить адекватной моделью при анализе феномена хронографической изменчивости инвазионного вида на Южном Урале. Для более глубокого понимания механизмов внедрения инвазионных видов в новую среду необходимо расширить такие исследования в погодных условиях разных лет. Сравнение в общем морфопространстве размаха половых, хронографических и географических различий позволяет оценить потенциал возможных быстрых адаптивных изменений морфогенеза форпостной популяции за пределами основного ареала вида и характеризовать его фенотипическую пластичность.

Цель работы – изучить фенотипическую пластичность форпостной, изолированной от основного ареала северной популяции малой белозубки Южного Урала на основе сопоставления

ставления величины полового диморфизма и хронографической изменчивости, а также географической изменчивости двух удалённых популяций из центральной части ареала методами геометрической морфометрии на примере нижней челюсти как органа, связанного с трофической функцией.

Дизайн исследования при этом предполагал, наряду с оценкой соотношения полового диморфизма по размерам и форме нижней челюсти с хронографической изменчивостью в форпостной популяции малой белозубки, сопоставить стабильность развития самцов и самок форпостной популяции в экологически контрастные годы по индексу внутригруппового морфологического разнообразия *MNND*. В то же время предполагалось сравнить значения морфофункциональных мандибулярных индексов у самцов и самок форпостной популяции в эти годы для оценки их вероятных различий в трофических предпочтениях. Особая задача состояла в соотнесении размаха хронографической и географической изменчивости конфигурации нижней челюсти на примере форпостной челябинской популяции и двух удалённых популяций из центральной части ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Краткая история изучения малой белозубки на Южном Урале

Форпостная северная популяция малой белозубки была обнаружена в процессе совместной работы центральной городской санитарно-эпидемиологической службы ЦГСЭН № 71 г. Озёрск и сотрудников ИЭРиЖ УрО РАН в 2003 г. при учётах обилия видов мелких млекопитающих. В дальнейшем летом и в начале осени в 2004–2007 гг. учёты повторно проводили под руководством к.б.н. Н.Ф. Черноусовой в семи биотопах в черте города и в его ближайших окрестностях. В четырёх из них были получены выборки малой белозубки. За городской чертой инвазионный вид не был отловлен ни разу. При этом неоднократно он отлавливался вместе с типичным синантропным видом – домовый мышью (*Mus musculus*) в городских строениях, садах, парке и кустарниковой части лесополосы вдоль дороги.

Озёрская популяция изолирована от основной части ареала, причём расположена на значительном удалении к северу от северной границы видового ареала [Большаков и др., 2005; Черноусова и др., 2005; Черноусова, Толкачев, 2006]. В определителе млекопитающих Н.А. Бобринского с соавт. [1965] приведена информация о том, что, по словам Л.П. Сабанеева, на Урале отмечали находки вида за пределами основного ареала вблизи городов Екатеринбург, Верхотурье и Красноурьинск, однако эти данные не проверены и в настоящее время не подтверждены. Известны также сведения о вероятной находке малой белозубки в окрестностях г. Троицк Челябинской области [Бобринский и др., 1965]. Форпостная популяция вида из окрестностей г. Озёрск расположена приблизительно на 190–200 км севернее этого локалитета. Длительное слежение за озёрской популяцией (2003–2007 гг.) доказывает, что по существу представлениям [Дгебуадзе, 2014] она является на Южном Урале не просто случайным и временно проникшим на север региона чужеродным видом, но должна рассматриваться в качестве постоянно присутствующего инвазионного вида. Пока неясно, каким образом, откуда и когда вид проник на территорию г. Озёрск.

Сотрудники ЦГСЭН установили, что малая белозубка, в отличие от других мелких млекопитающих, являлась переносчиком вируса ГЛПС – геморрагической лихорадки с почечным синдромом и формировала природный очаг этого трансмиссивного заболевания. Около 30.4% от всех обследованных на территории г. Озёрск белозубок были заражены вирусом ГЛПС. Из литературных сведений [Лисовский и др., 2019] также известно, что малая белозубка во многих других местах является переносчиком других опасных для человека заболеваний – листериоза, туляремии, лептоспироза, эризипелоида. Поэтому данный инвазионный вид на Южном Урале не только обладает свойствами синантропности, но и является носителем природно-очаговых инфекций и, возможно, других опасных для человека трансмиссивных заболеваний [Черноусова и др., 2005].

Район исследований и погодноклиматические условия при сборе материала

Сбор материала ранее проведён в окрестностях г. Озёрск Челябинской области. Район исследований локализован на территории г. Озёрск в разных биотопах: 1 – лесопарковый участок: 55°45'36" с. ш., 60°42'25" в. д.; 2 – яблоневый сад: 55°45'10" с. ш., 60°41'59" в. д.; 3 – лесо-кустарниковая полоса: 55°45'16" с. ш., 60°42'06" в. д.; 4 – лесопарковый участок на окраине города между садами: 55°45'00" с. ш., 60°42'10" в. д.; 5 – кустарниковые заросли в пойме ручья: 55°45'34" с. ш., 60°44'02" в. д.; 6 – сосновый лес с примесью берёзы за городом: 55°42'33" с. ш., 60°41'09" в. д. Малая белозубка встречена [Черноусова, Толкачев, 2006] только в первых четырёх.

В качестве модели использовали материал, собранный в окрестностях г. Озёрск в 2005 и 2006 гг. Погодные условия этих лет могли по-разному воздействовать на малую белозубку прямо или косвенно через изменение численности и состав кормовых объектов. Для сравнения погодноклиматических условий этих лет построили годовые кривые изменения среднемесячной температуры и среднемесячной динамики количества осадков (рис. 1).

Среднемесячная динамика кривых изменения температуры в оба года сравнения (2005–2006) оказалась сходной и не могла быть фактором, различно влияющим на морфологическое развитие малых белозубок. Напротив, среднемесячная динамика количества выпавших осадков оказалась в сравниваемые

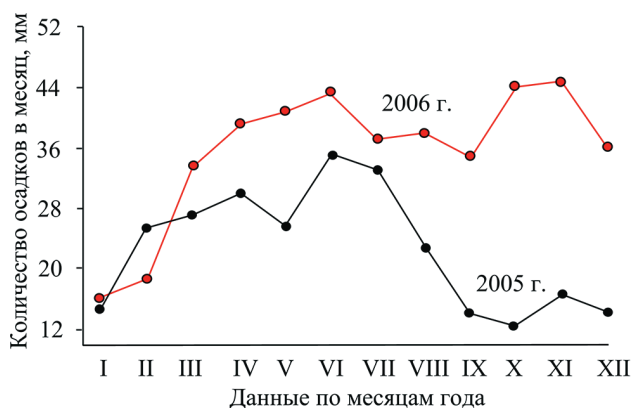


Рис. 1. Сглаженные профили динамики количества осадков по месяцам в 2005 и 2006 гг. на Южном Урале.

годы различной (см. рис. 1). В данном случае мы использовали метод сглаживания последовательных месячных значений. Из рис. 1 следует, что в 2005 г. в большинстве весенних, летних и осенних месяцев наблюдалось меньшее количество осадков, чем в 2006 г. Поэтому, если 2005 г. условно можно определить как относительно «засушливый» год, то 2006 г. следует определить как относительно «дождливый». Необходимо также заметить, что зимой 2005 г. наблюдалось существенно меньшее количество осадков, т.е. она была малоснежной, что могло также повлиять на жизнедеятельность форпостной популяции в холодное время.

В качестве основного материала использовали коллекции Музея ИЭРиЖ УрО РАН по малой белозубке (*Crocidura suaveolens*). Сбор краниологического материала, взятого для данного исследования, проведён во второй половине лета в сходных биотопических условиях в городской среде [Большаков и др., 2005; Черноусова и др., 2005; Черноусова, Толкачев, 2006]. Всего нами в озёрской популяции в 2005 и 2006 гг. изучено 132 экз. Из них в 2005 г. – 58 (самцы – 35, самки – 23), а в 2006 г. – 74 (самцы – 21, самки – 53).

К сожалению, мы не имели возможности соотнести биотопическую изменчивость с хронографической и географической, что исходно предполагалось, поскольку материал был распределён по биотопам и локациям крайне неравномерно: преобладала селитебная территория в лесопарке, где вид был наиболее массово представлен, а в других – выборки были малочисленны. Возможно, в дальнейшем исследовании задача будет реализована.

Дополнительно использовали две выборки цифровых фотографий нижней челюсти малой белозубки из электронного депозитария коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), любезно предоставленные нам для сравнения. Одна выборка ранее была добыта к.б.н. М.В. Зайцевым в окрестностях г. Анапа Краснодарского края: 44°54'52" с. ш., 37°20'48" в. д., n = 15 (самцы – 11; самки – 4), а другая – в горах на территории Республики Кабардино-Балкария в окрестностях г. Прохладный: 43°44'60" с. ш.,

44°05'08" в. д., $n = 9$ (самцы – 5; самки – 4). Популяции населяют контрастные биотопы и ландшафты, однако их выборки получены в центральной части ареала. Обе выборки удалены друг от друга по месту сбора приблизительно на 660 км. Поэтому они позволяют оценить соотношение географической и хронографической форм изменчивости при сравнении с выборками разных лет из челябинской форпостной популяции.

Сравнивали выборки сеголеток и зимовавших малых белозубок обоих полов. Возраст определяли по степени стёртости зубов. Основной материал представлен сеголетками. Возрастную структуру аллохронных микропопуляций оценивали с помощью критерия χ^2 .

В качестве основного модельного объекта исследования для характеристики проявлений разных форм морфологической изменчивости использовали нижнюю челюсть как один из важных органов, непосредственно связанный с кормодобыванием, функцией питания и ценотической ролью вида.

Изменчивость формы нижней челюсти изучали методами геометрической морфометрии [Rohlf, 1999; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Васильев и др., 2018] на сканированных изображениях нижнечелюстных ветвей с лингвальной стороны. Оцифровку фотографий мандибул провели при разрешении 1200 dpi с помощью программ Ф. Дж. Роляфа tpsUtil и tpsDig2 [Rohlf, 2017a, b]. Для характеристики изменчивости формы нижней челюсти использовали конфигурацию 27 гомологичных меток-ландмарок (landmarks), а также двух масштабирующих ландмарков, установленных на делениях измерительной миллиметровой линейки (рис. 2).

Для оценки устойчивости получаемых оценок при расстановке ландмарков оператором провели повторную расстановку меток и выполнили двухфакторный дисперсионный анализ по факторам «пол» (S) и «повторность» (R) на примере объединённой выборки 2005–2006 гг. Расчёты проведены в программе *manovaboard* пакета прикладных программ IMP [Zelditch et al., 2004]. Результаты сравнения показали, что если влияние фактора S статистически высоко значимо

($F = 2.766$; $df1 = 58$; $df2 = 14790$; $p = 0.0020$), то влияние фактора повторной расстановки меток оператором R оказалось недостоверным ($F = 1.485$; $df1 = 58$; $df2 = 14790$; $p = 0.1200$). При этом эффект взаимодействия этих факторов $S \times R$ также был статистически незначим ($F = 0.528$; $df1 = 58$; $df2 = 14790$; $p = 0.9370$). Таким образом, повторная расстановка ландмарков не приводит к значимому смещению оценок и не требует получения усреднённых значений координат меток при их неоднократной расстановке для повышения точности результатов сравнения формы.

Суперимпозицию (наложение) конфигураций ландмарков выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа – GPA [Rohlf, Slice, 1990; Rohlf, 1999], включающего процедуры трансляции (центрирования) изображений, скейлинга (масштабирования) и ротации с использованием наименьших квадратов и вычислением прокрустовых координат (Procrustes coordinates), характеризующих изменчивость формы (shape). Основной анализ данных выполнили в программе MorphoJ [Klingenberg, 2011]. Для данной программы заранее построили для визуализации изменений формы мандибул шаблон её контурной конфигурации – аутлайн (outline). Мандибулярные размеры в выборках землероек косвенно оценили по величине центроидных размеров (CS – centroid size), которые вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из ландмарок [Rohlf, Slice, 1990].

Поскольку при оценке статистической значимости влияния факторов год (Y) и пол (S) на

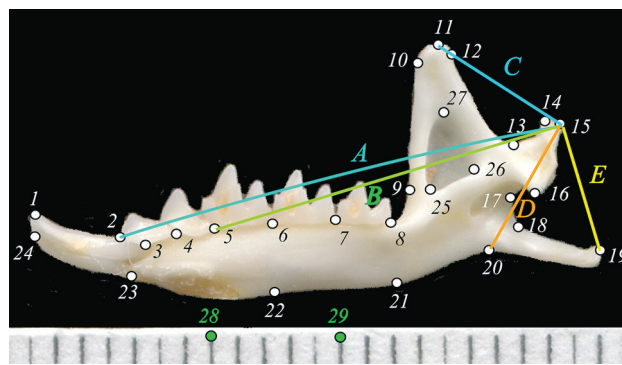


Рис. 2. Расстановка меток-ландмарок (1–27) и двух масштабирующих меток (ruler) на делениях измерительной линейки (28–29) на лингвальной стороне нижней челюсти малой белозубки и промеры (A, B, C, D, E) для вычисления мандибулярных индексов.

изменчивость ряда признаков (центроидный размер, мандибулярные индексы) предполагали возможность проявления взаимодействия факторов ($Y \times S$), мы выбрали для расчётов модель двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) для неортогональных комплексов с фиксированными факторами. Для его проведения заранее оценили соответствие распределения переменных нормальному закону с помощью W-теста Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk's W-test) [Shapiro, Wilk, 1965] и однородность дисперсий на основе теста Левена для медиан. В некоторых случаях оценивали размер эффекта (effect size), используя индекс η^2 Коэна [Cohen, 1992]. При множественном сравнении применяли поправку Бонферрони для корректировки оценки уровня значимости сравнений между тремя или более группами. Оценили линейные регрессионные зависимости для отдельных признаков. Для выявления силы связи между признаками проводили расчёт коэффициентов корреляции Пирсона и непараметрической ранговой корреляции Спирмена. Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценивали с помощью канонического анализа прокрустовых координат. Для оценки значимости межгрупповых различий по факторам год (Y) и пол (S) по совокупности значений всех канонических переменных применили непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way NPMANOVA), основанный на перестановочном (permutation) тестировании для 10 000 повторных реплик [Anderson, 2001]. При оценке иерархии межгрупповых отношений применяли кластерный анализ методом UPGMA – невзвешенного связывания парных групп по средним значениям, используя матрицу неквадратированных обобщённых расстояний Махаланобиса (D).

Оценку внутригруппового морфологического разнообразия выполнили методом анализа паттерна ближайших соседних точек (nearest neighbor point pattern analysis) в пределах полигона изменчивости [Дэвис, 1990; Hammer, 2009]. В соответствии с этим методом оценивали показатель R – отношение значения наблюдаемой средней дистанции между ближайшими соседними ординатами полигона изменчивости ($MNND$ – mean nearest

neighbor distance) к величине теоретически ожидаемой средней дистанции ($ExpNND$) на основе распределения Пуассона. Для проверки нулевой гипотезы о том, что наблюдаемое $MNND$ равно значению $ExpNND$, для случайного рассеивания точек при той же плотности ординат в пределах полигона изменчивости использовали Z-критерий ближайшего соседа [Дэвис, 1990]. Для снятия краевого эффекта рассеивания ординат в пределах ограниченного полигона изменчивости применяли метод Доннелли [Donnelly, 1978]. Показатель R характеризует модель рассеивания ординат. При $R > 1$ проявляется эффект сверхрассеивания (overdispersion). Увеличение значения $MNND$ при анализе изменчивости формы объектов можно интерпретировать как возрастание внутригруппового морфологического разнообразия [Hammer, 2009], увеличение веера траекторий морфогенеза и возрастание неустойчивости развития [Васильев и др., 2018].

Для оценки морфофункциональных особенностей конфигураций нижней челюсти использовали пять промеров: A – сочленовно-резцовый, B – сочленовно-молярный, C – темпорально-сочленовный, D – сочленовно-массетерный и E – сочленовно-угловой (см. рис. 2). По данным промерам вычислили функциональные мандибулярные индексы: TI – темпорально-резцовый, TM – темпорально-молярный, MI – массетерно-резцовый, MM – массетерно-молярный и AM – ангулярно-массетерный. Расчёт морфофункциональных мандибулярных индексов провели по формулам [Anderson et al., 2014; Васильев и др., 2022]: $TI = C/A$; $TM = C/B$; $MI = D/A$; $MM = D/B$ и $AM = E/D$.

Индексы TI и TM характеризуют интенсивность продольных режуще-жевательных движений, а индексы MI и MM – интенсивность движений, связанных с грызением и дроблением пищевых объектов [Anderson et al., 2014; Cornette et al., 2015; Васильев и др., 2022]. Индекс AM косвенно характеризует интенсивность поперечных движений, связанных с дроблением и разрыванием кормового объекта и/или перехватом пойманной добычи. Последний индекс связан с особым явлением – активным покачиванием челюстей при обработке кормового объекта при его удержании, которое В.С. Зажигин и Л.Л. Во-

йта [Zazhigin, Voyta, 2019] определили как *swinging*. Термин “*swinging*” мы применяем вслед за этими авторами, которые описали данное явление на примере специализированных родов *Beremendia* и *Blarina* (Soricidae, Soricinae), но оно справедливо и для других групп землероек, включая *Crocidurinae*.

Для выявления возможной аллометрической зависимости, т.е. изменения формы мандибулы в зависимости от изменения размеров, оценили линейную регрессию значений первой главной компоненты формы – PC1 от величин натуральных логарифмов размера центроида *lnCS* в соответствии с существующими рекомендациями [Zelditch et al., 2004]. На основе регрессионного анализа при этом установлено, что доля предсказанной доли дисперсии объяснённой регрессии для PC1 во всех вариантах сравнения для всех выборок варьировала от 1.98 до 12.24% от общей дисперсии. Данный регрессионный эффект оказался статистически незначимым, поскольку вероятность (*p*) поддержки нулевой гипотезы об отсутствии регрессионной зависимости, оцененная с помощью перестановочного теста (Permutation test), для 10 000 повторных реплик во всех вариантах была велика и колебалась от *p* = 0.1359 до *p* = 0.4144. Таким образом, аллометрия нижней челюсти статистически не подтвердилась и не может повлиять на результаты сравнения хронографической изменчивости формы в форпостной популяции вида в разные годы.

Предварительная оценка на примере выборки 2006 г. выявила значимые возрастные различия между сеголетками и зимовавшими по форме нижней челюсти (обобщённое расстояние Махаланобиса $D = 6.477$; T^2 -Хотеллинга = 331.69; *p* = 0.0263), что требует дальнейшего раздельного анализа возрастных групп. Поскольку зимовавших белозубок в выборках было крайне мало, дальнейшие сравнения провели только на возрастной группе сеголеток.

Основные расчёты и статистический анализ материала выполнены с помощью программ TPS [Rohlf, 2017a, b], PAST 2.17c [Hammer et al., 2001], IMP [Zelditch et al., 2004] и MorphoJ 1.6d [Klingenberg, 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обычно при анализе экологической структуры популяции сравнивают обилие по учётам, распределение особей по биотопам, возрастную структуру, соотношение полов и характеристику репродуктивных процессов в популяции [Шварц, 1969, 1980; Большаков, Васильев, 1976; Большаков и др., 2011]. По данным Н.Ф. Черноусовой и О.В. Толкачева [2006], обилие животных в природных условиях в окрестностях г. Озёрск в 2005 г. было сравнительно невелико и колебалось от 0 до 18 экз. на 100 ловушко-сут. Наибольшее обилие вида здесь наблюдалось в синантропных условиях, а вблизи водоёмов и за пределами городской черты малая белозубка ни разу не была отловлена. В сборах двух лет – 2005 и 2006 гг. соотношение двух возрастных групп – сеголеток и зимовавших животных – различается (рис. 3).

Сравнение, проведённое методом хи-квадрат, выявило статистически значимые различия между выборками 2005 и 2006 гг. по соотношению возрастных групп – сеголеток и зимовавших: $\chi^2 = 4.32$; d.f. = 1; *p* < 0.05. Доля зимовавших в дождливое лето 2006 г. оказалась достоверно выше, чем в засушливый сезон 2005 г. Данный факт указывает на то, что в разные годы в форпостной популяции смертность зимовавших может быть выражена по-разному. Зима 2005–2006 гг. была малоснежной (см. рис. 1), но это не повлияло на долю и численность зимовавших землероек в уловах. Возможно, белозубки в зимний период используют постройки человека. В летнее

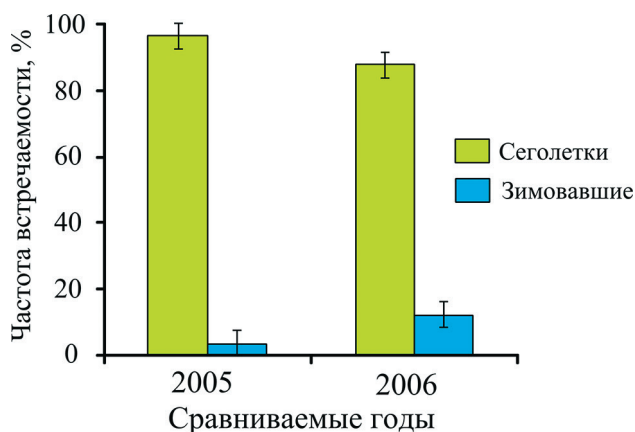


Рис. 3. Возрастная структура челябинской популяции малой белозубки середины лета в экологически контрастные 2005 и 2006 гг.

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (Two-Way ANOVA) значений центроидных размеров (CS) нижней челюсти самцов и самок малой белозубки в разные годы (2005–2006 гг.) в северной форпостной популяции Южного Урала (Челябинская область)

Источник изменчивости (факторы)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (<i>p</i>)
Год (Y)	1.050	1	1.050	1.83	0.1790
Пол (S)	0.865	1	0.865	1.50	0.2223
Взаимодействие (Y × S)	0.311	1	0.311	0.54	0.4631
Внутригрупповая	72.450	126	0.575		
Общая	74.676	129			

время во время отловов санитарно-эпидемиологической службы землеройки были встречены в некоторых помещениях и вблизи них в черте г. Озёрск [Черноусова, Толкачев, 2006]. Сравнение соотношения полов в выборках 2005 и 2006 гг. также выявило значимые различия (рис. 4): $\chi^2 = 12.25$; d.f. = 1; $p < 0.001$. Если доля самок в засушливом 2005 г. была меньше, чем самцов, и составляла 41.1%, то в дождливом 2006 г. она достигла 71.6%. Резкое падение доли самцов в 2006 г. может быть объяснено разными причинами – трофическими, погодными, эпизоотическими или их сочетанием. Однако важно отметить, что представители разных полов в форпостной популяции в разные годы могут быть в разной степени уязвимыми, обитая в новых для вида условиях среды. Данный случай показывает, что самцы к условиям лета 2006 г. оказались мало приспособленными, в отличие от самок.

Таким образом, динамика элементов экологической структуры форпостной популяции в контрастные годы отразила противоречивые явления. Если в засушливом 2005 г.

в типичных для вида условиях жаркого лета доля зимовавших была крайне низкой, указывая на высокую смертность этой возрастной группы, но соотношение полов было близко к 1:1, то в дождливом 2006 г., напротив, доля зимовавших была кратно выше, а соотношение полов сместилось в сторону преобладания самок. Все это косвенно указывает на недостаточную адаптацию структурно-функциональных групп – самцов и самок разных возрастов в форпостной относительно недавно возникшей популяции.

У малой белозубки, как показало сравнение, проведённое по центроидным размерам нижней челюсти, её размеры у самцов и самок оказались близки в оба года сравнения. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) центроидных размеров (CS) с учётом факторов «год» (Y) и «пол» (S), а также их взаимодействия (Y × S) представлены в табл. 1.

Из табл. 1 следует, что ни по одному из факторов, а также ни по их взаимодействию не обнаружено значимых различий. Следовательно, по центроидным размерам нижней челюсти не проявились ни половой диморфизм, ни хронографическая изменчивость.

Оценку проявления половых различий по форме нижней челюсти без учёта хронографической изменчивости осуществили на основе линейного дискриминантного анализа прокрустовых координат. Различия по форме мандибул оказались значимыми (T^2 -Хотеллинга = 167.146; $p = 0.006$). Обобщённое расстояние Махаланобиса между полами составило в данном случае $D = 2.401$ ($p = 0.0055$). Оценка корректности дискриминации полов по форме нижней челюсти составила 88.2%. При кросс-валидационной проверке кор-

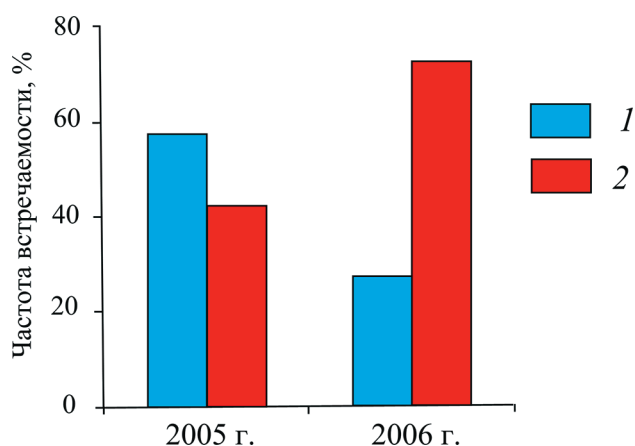


Рис. 4. Соотношение доли самцов (1) и самок (2) в форпостной популяции малой белозубки на Южном Урале в экологически контрастные годы, %.

ректность дискриминации несколько уменьшилась, что указывает на неустойчивость половых различий по форме мандибулы.

Ранее мы уже привели результаты многомерного двухфакторного дисперсионного анализа прокрустовых координат нижней челюсти по факторам «пол» S и «повторная установка меток» R. Напомним, что для фактора S – полового диморфизма различия были статистически высоко значимы ($p = 0.0020$). Последнее хорошо согласуется с результатами дискриминантного анализа и говорит о наличии хорошо выраженного полового диморфизма по форме мандибул у малой белозубки. Таким образом, следует учитывать фактор «пол» в дальнейших сравнениях и иметь в виду возможные смещения оценок за счёт половых различий и половой изменчивости конфигурации мандибул.

Хронографическая изменчивость формы мандибул в форпостной северной популяции малой белозубки

На следующем этапе исследования мы провели канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы мандибул, параллельно сравнивая выборки самцов и самок 2005 и 2006 гг. отлова (табл. 2, рис. 5).

Из табл. 2 и рис. 5 следует, что межгрупповые различия наиболее велики между вы-

борками 2005 и 2006 гг., которые выражены главным образом вдоль первой канонической переменной CV1, на которую пришлось около 63% общей межгрупповой дисперсии. Положительные значения вдоль первой канонической переменной соответствуют центроидам выборок 2005 г., а отрицательные – центроидам выборок 2006 г. (см. табл. 2). Вдоль второй канонической переменной чётко проявились половые различия (около 21% дисперсии): положительные значения центроидов соответствуют выборкам самцов, а отрицательные – самок. Из рис. 5 также следует, что эллипсоиды рассеивания всех выборок разобщены в морфопространстве (morphospace) вдоль первой и второй канонических переменных и почти не перекрываются (напомним, что каждый эллипсоид характеризует 95% дисперсии ординат особей). Хронографические различия, таким образом, проявились вдоль первой канонической оси, а половые – вдоль второй, т.е., судя по соотношению межгрупповых дисперсий переменных, половые различия выражены приблизительно в 3 раза слабее, чем хронографические. Вдоль третьей канонической переменной, судя по значениям и знакам центроидов выборок (см. табл. 2), наблюдается взаимодействие факторов «год» и «пол»: определённые особенности конфигурации мандибул самцов и самок в разные годы проявляются противоположным

Таблица 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в выборках самцов и самок разных лет (2005–2006 гг.) из северной форпостной популяции малой белозубки

Пол, год	Каноническая переменная		
	CV1	CV2	CV3
Центроиды выборок ($\pm SE$)			
Самцы, 2005 г.	2.419 $\pm$ 0.156	1.205 $\pm$ 0.158	0.926 $\pm$ 0.198
Самки, 2005 г.	2.575 $\pm$ 0.241	-1.844 $\pm$ 0.230	-1.141 $\pm$ 0.200
Самцы, 2006 г.	-1.517 $\pm$ 0.241	1.721 $\pm$ 0.176	-1.818 $\pm$ 0.254
Самки, 2006 г.	-1.957 $\pm$ 0.134	-0.611 $\pm$ 0.150	0.600 $\pm$ 0.122
Итоги канонического анализа			
Λ Уилкса (Wilks' Λ)	0.0331	0.1841	0.4632
Собственные числа	4.7332	1.6286	1.1486
Доля дисперсии, %	63.02	21.68	15.29
Критерий χ^2	427.66	212.39	96.59
Число степеней свободы (d.f.)	108	70	34
Уровень значимости, p	<0.0001	<0.0001	<0.0009

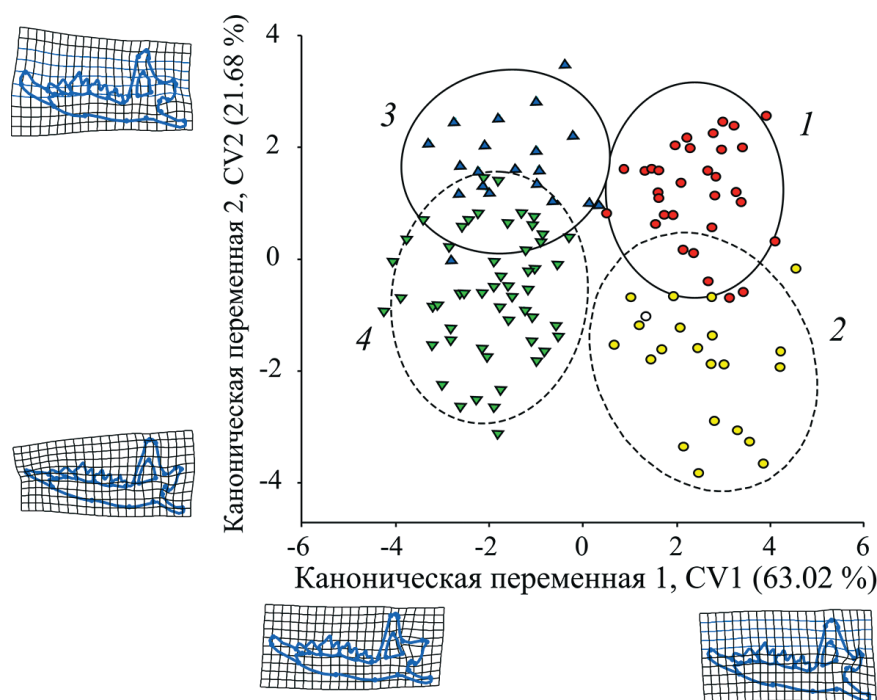


Рис. 5. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов (1, 3) и самок (2, 4) малой белозубки в выборках разных лет из северной форпостной популяции Южного Урала (Челябинская область): 1, 2 – 2005 г.; 3, 4 – 2006 г.

образом. Поскольку на CV3 пришлось около 16% межгрупповой дисперсии, можно заключить, что это направление изменчивости в общем морфопространстве канонических осей приближается по величине варьирования к уровню собственно хронографической. Из табл. 2 также следует, что изменчивость вдоль всех канонических переменных высоко статистически значима ($p < 0.0001$). В итоге можно сделать вывод о том, что хронографическая изменчивость в форпостной челябинской популяции по своему уровню существенно превышает половую изменчивость.

Таким образом, межгодовые различия оказались очень велики и указывают на быстрое модификационное переключение процесса морфогенеза на развитие по другой программе, а не на эффект жёсткого отбора. За зимний период в конце 2005 г. отбор не мог привести к проявлению определённой (по Дарвину) изменчивости, тогда как модификация развития, выработанная и запасённая в геноме за время существования вида, вполне могла осуществиться. Поэтому есть все основания полагать, что в данном случае проявилась высокая фенотипическая пластичность вида [Pigliucci, 2001] в новых для него экологических условиях как модифика-

ционное изменение процесса морфогенеза [West-Eberhard, 2005].

Интересно отметить, что форма мандибул, судя по приведённым на рис. 5 контурным конфигурациям мандибул (outlines), вписанным в деформационные решётки, различна. В дождливый 2006 г. реализовались фенотипы особей с относительно зауженным височным отростком, но увеличенным сочленовным отростком. Напротив, в засушливом 2005 г. угловой отросток в большей степени отходит в вентральном направлении от сочленовного, относительно уменьшен сочленовный отросток и расширен венечный. Можно также заключить, что у самцов тело мандибулы несколько выше, чем у самок, венечный отросток смещён в краниальном направлении, а резец и угловой отросток относительно утолщены. У самок мандибула грацильна и относительно более вытянута.

Представляло интерес количественно более точно оценить вклад факторов «год» (Y) и «пол» (S), а также их взаимодействия ($Y \times S$) в канонические переменные, полученные при проведённом выше каноническом анализе прокрустовых координат мандибул самцов и самок выборок 2005 и 2006 гг. Для получения интегральной оценки вкладов указанных

Таблица 3. Непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (PERMANOVA) значений канонических переменных (CV1–CV3) при оценке влияния факторов условий года (Y), пола (S) и их взаимодействия ($Y \times S$) на изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти малой белозубки в форпостной северной популяции на основе 10 000 перестановок

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости, p
Год (Y)	578.050	1	578.050	160.77	<0.0001
Пол (S)	252.590	1	252.590	71.24	<0.0001
Взаимодействие ($Y \times S$)	19.988	1	19.988	5.64	<0.0001
Остаточная	446.770	126	3.546		
Общая	1 289.398	129			

выше факторов и их взаимодействия в общую межгрупповую изменчивость всех трёх канонических переменных в их сочетании мы использовали непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) значений канонических переменных (CV1–CV3), результаты которого представлены в табл. 3.

В итоге расчётов получена обобщённая характеристика значимости вклада факторов «год», «пол» и их взаимодействия в изменчивость формы нижней челюсти малой белозубки. Фактор «год» влияет на изменчивость формы мандибул почти в 2 раза сильнее, чем фактор «пол». При этом на долю дисперсии, обусловленной фактором «год», пришлось 67.7%, а на долю дисперсии, связанной с фактором «пол», – 30.0%. В разные годы также значимо проявляются разные направления изменения формы мандибулы у самцов и самок, о чём свидетельствует значимое взаимодействие факторов «год $\times$ пол» (2.4% дисперсии). Следовательно, в изолированной северной форпостной популяции малой белозубки хронографическая межгрупповая изменчивость выражена в 2 раза сильнее, чем половые различия (половой диморфизм). Проявление значимого взаимодействия фак-

торов «год $\times$ пол», вероятно, отражает эффект недостаточной приспособленности животных разного пола данной форпостной популяции к новым локальным условиям среды обитания за пределами видового ареала.

В результате канонического анализа была получена матрица обобщённых расстояний Махаланобиса (D) между всеми парами сравниваемых выборок, характеризующая их морфологическое своеобразие (табл. 4). В табл. 4 также приведены значения средней уникальности выборок (MMU) как усреднённые суммы дистанций конкретной выборки от всех остальных выборок.

Из табл. 4 следует, что различия между полами по форме (проявления полового диморфизма) в пределах каждого года примерно близки по величине и колеблются от $D = 3.408$ до $D = 3.526$. Обобщённые дистанции Махаланобиса (D) между выборками разных лет стабильно выше по величине и колеблются от 4.724 до 5.108. Все дистанции статистически значимы ($p < 0.001$). Примечательно, что значения MMU для каждой выборки близки по величине, что косвенно указывает на то, что все выборки почти в равной мере удалены друг от друга в общем морфопространстве (morphospace) и морфологические различия

Таблица 4. Матрица обобщённых расстояний Махаланобиса (D) и мера средней уникальности (MMU) между выборками самцов и самок малой белозубки в 2005 и 2006 гг. в форпостной северной популяции Южного Урала (Челябинская область)

Выборка	Самцы, 2005	Самки, 2005	Самцы, 2006	Самки, 2006	MMU*
Самцы, 2005	0.000	3.526	4.827	4.784	4.379
Самки, 2005	3.526	0.000	5.108	4.724	4.453
Самцы, 2006	4.827	5.108	0.000	3.408	4.448
Самки, 2006	4.784	4.724	3.408	0.000	4.305

* Средняя мера уникальности (Mean Measure of Uniqueness – MMU).

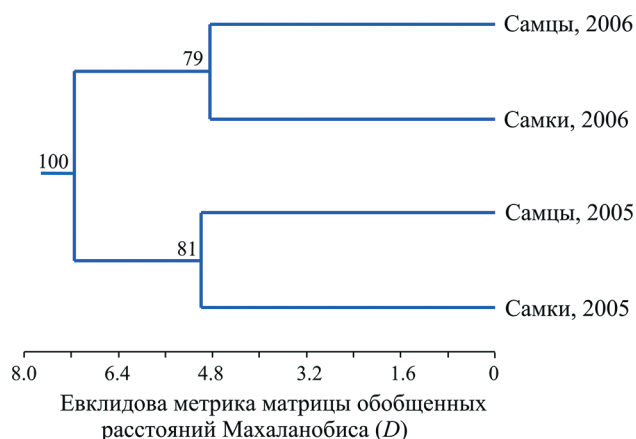


Рис. 6. Результаты кластерного анализа (UPGMA) евклидовой метрики матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D) между выборками самцов и самок малой белозубки разных лет (2005–2006 гг.) из северной форпостной популяции Южного Урала (Челябинская область).

между ними в среднем приблизительно сопоставимы по величине. Мы провели кластерный анализ матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса методом невзвешенного парного среднего связывания UPGMA и выявили иерархическую структуру отношений между выборками в форпостной популяции малой белозубки (рис. 6).

Итоговый кластер представлен двумя субкластерами, каждый из которых объединяет выборки самцов и самок соответствующего года. Такая иерархическая структура прямо подтверждает выявленный факт, что хронографические различия (хронографическая изменчивость) выражены сильнее, чем половые. Обычно половые различия, являясь видовой чертой, превышают кратковременные хронографические, тем более между близкими смежными годами. Лишь при сравнении выборок, удалённых во времени сбора на десятки лет, хронографическая изменчивость, отражая тренд многолетних направленных изменений, связанных с изменениями климата и выработкой морфологических адаптаций к ним, может быть выражена сильнее половых различий [Васильев, 2021, Васильев и др., 2022]. Поскольку в нашем случае хронографические различия больше половых при сравнении выборок смежных лет, это отражает высокую чувствительность морфогенеза особей форпостной популяции к погодным условиям разных лет далеко за пределами ос-

новного ареала вида. В целом можно заключить, что полученные результаты, включая итоги кластерного анализа, отражают резкое переключение процесса морфогенеза, а не последствия отбора. Данный случай следует, по-видимому, отнести к случаю определённой модификационной изменчивости в ответ на резкое изменение погодно-климатических условий. Он показывает высокий уровень фенотипической пластичности форпостной популяции малой белозубки на севере Южного Урала.

Индекс внутригруппового морфологического разнообразия ($MNND$) как косвенная мера дестабилизации развития

Особый интерес представляет получение сведений о величинах внутригруппового морфологического разнообразия, которое косвенно характеризует уровень дестабилизации развития [Васильев и др., 2018]. Хорошо известно, что для этой цели часто используют показатели флуктуирующей асимметрии (FA) билатеральных признаков, которые предложены ранее разными авторами во второй половине XX века [Захаров, 1987; Zakharov, 1992; Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994; Гелашвили и др., 2004]. Поскольку оценка внутригруппового разнообразия отражает то же явление, что и показатели FA, но дополнена соответствующими статистическими методами оценки, позволяющими выявить характеристики рассеивания ординат в пределах группового полигона изменчивости, включая эффект «сверхрассеивания», мы использовали данный подход [Дэвис, 1990; Hammer, 2009; Васильев и др., 2018]. Результаты оценки показателей внутригруппового морфологического разнообразия ($MNND$) по значениям первых двух канонических переменных и теоретически ожидаемой величины ($ExpNND$) приведены в табл. 5.

Показатель внутригруппового разнообразия ($MNND$) мандибул во всех выборках самцов и самок (за исключением самок 2005 г.) значимо выше соответствующих величин ожидаемых при случайном пуассоновском распределении средних ближайших дистанций ($ExpNND$) между соседними ординатами.

Таблица 5. Сравнение показателей внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) по значениям первых двух канонических переменных и их теоретически ожидаемой величины (*ExpMNND*) с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$) между выборками самцов и самок разных лет (2005–2006 гг.), взятых из форпостной северной популяции малой белозубки в Челябинской области

Выборки: пол, год	<i>MNND</i> $\pm SE$	<i>ExpMNND</i> $\pm SE$	<i>R</i> (N экз.)	<i>Z</i>	Уровень значимости, <i>p</i>
Самцы, 2005 г.	0.352 $\pm$ 0.042	0.267 $\pm$ 0.004	1.321 (33)	3.52	0.00043
Самки, 2005 г.	0.412 $\pm$ 0.075	0.311 $\pm$ 0.007	1.325 (24)	3.05	0.00233
Самцы, 2006 г.	0.505 $\pm$ 0.060	0.305 $\pm$ 0.008	1.653 (20)	5.58	< 0.00001
Самки, 2006 г.	0.293 $\pm$ 0.020	0.241 $\pm$ 0.002	1.216 (53)	3.01	0.00262

Последнее косвенно указывает на значимое усиление дестабилизации морфогенеза нижней челюсти у самцов и самок в данной форпостной популяции в оба года сравнения. В то же время значения показателя *R* (отношение *MNND/ExpMNND*) во всех случаях превысили 1.0, причём по критерию *Z* все эти отклонения статистически достоверны. Это означает, что у всех выборок этой популяции наблюдаются статистически значимые эффекты сверхрассеивания (*overdispersion*) ординат.

Если в засушливом 2005 г. различия между полами по показателю внутригруппового морфологического разнообразия (*MNND*) не проявились ($t = 0.697$; $p > 0.05$), то в дождливом 2006 г. они были статистически высоко значимы ($t = 3.363$; $p < 0.001$). Наибольшее значение *MNND* у самцов проявилось в 2006 г., но одновременно в этом году наблюдается и минимальное значение показателя у самок (см. табл. 5). Поскольку показатель косвенно отражает уровень дестабилизации морфогенеза [Васильев и др., 2018], можно с известной осторожностью полагать, что условия дождливого 2006 г. были неблагоприятны для самцов данной популяции (их относительная численность и доля в улове была низкой), но, напротив, благоприятны для самок (их численность и доля в улове были кратно выше). Судя по показателю *MNND*, более засушливый 2005 г. в целом оказался более благоприятным для обоих полов, хотя у самок проявилась некоторая (хотя и незначимая: $t = 1.539$; $p > 0.05$) тенденция к его увеличению по сравнению с самцами.

В итоге можно заключить, что, поскольку у самцов и самок в оба года проявилось сверхрассеивание и доказано его значимое проявление (см. табл. 5), данные косвенно

указывают на общую дестабилизацию морфогенеза в форпостной северной популяции малой белозубки. При этом в экологически контрастные годы у самцов и самок проявилась противоположная морфогенетическая реакция на условия дождливого 2006 г.: для самцов они были неблагоприятны, а для самок – относительно благоприятны. В то же время в засушливом 2005 г. условия были примерно одинаково благоприятными для обоих полов, что, возможно, отражает большую приспособленность вида к обитанию в более тёплых и местах засушливых южных регионах в пределах основного ареала. Вероятно, 2005 г. по условиям развития мало отличался от характерных для вида условий.

Мандибулярные индексы и анализ трофических предпочтений малой белозубки в разных погодноклиматических условиях

Сравнение средних значений пяти морфофункциональных мандибулярных индексов потенциально позволяет оценить особенности трофических предпочтений у самцов и самок в форпостной популяции малой белозубки в различающиеся по погодноклиматическим характеристикам годы – 2005 и 2006 (табл. 6).

Из средних значений индексов, приведённых в табл. 6, следует, что по таким из них, как *TI* и *TM*, связанным с режуще-пилящими движениями нижней челюсти, различий между выборками не обнаружено ($p > 0.05$). Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что три других индекса проявили значимые различия, связанные с фактором «год» и взаимодействием «год $\times$ пол» (табл. 7).

Эффект взаимодействия факторов «год $\times$ пол» на примере массетерно-резцового ин-

Таблица 6. Значения мандибулярных индексов с учётом их стандартных ошибок ($\pm SE$) в выборках самцов и самок разных лет из форпостной популяции малой белозубки в Челябинской области

Пол, год (экз.)	Морфофункциональные мандибулярные индексы				
	$TI \pm SE$	$TM \pm SE$	$MI \pm SE$	$MM \pm SE$	$AM \pm SE$
Самцы, 2005 (33)	0.285 $\pm$ 0.002	0.498 $\pm$ 0.003	0.280 $\pm$ 0.002	0.490 $\pm$ 0.003	0.858 $\pm$ 0.005
Самки, 2005 (24)	0.285 $\pm$ 0.003	0.497 $\pm$ 0.004	0.284 $\pm$ 0.002	0.495 $\pm$ 0.004	0.859 $\pm$ 0.004
Самцы, 2006 (20)	0.282 $\pm$ 0.003	0.492 $\pm$ 0.005	0.289 $\pm$ 0.003	0.502 $\pm$ 0.004	0.839 $\pm$ 0.005
Самки, 2006 (53)	0.281 $\pm$ 0.002	0.490 $\pm$ 0.003	0.280 $\pm$ 0.001	0.489 $\pm$ 0.002	0.847 $\pm$ 0.004

Таблица 7. Двухфакторный дисперсионный анализ значений морфофункциональных мандибулярных индексов (MI , MM , AM) нижней челюсти малой белозубки при оценке влияния факторов условий года (Y), пола (S) и их взаимодействия ($Y \times S$) в форпостной северной популяции (2005–2006 гг.)

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости, p	Размер эффекта, η^2
<i>MI</i> – массетерно-резцовый индекс						
Год (Y)	0.000155	1	0.000155	1.498	0.2232	0.0118
Пол (S)	0.000205	1	0.000205	1.985	0.1613	0.0155
($Y \times S$)	0.001162	1	0.001162	11.249	0.0011	0.0820
Остаточная	0.013014	126	0.000103			
Общая	0.014536	129				
<i>MM</i> – массетерно-молярный индекс						
Год (Y)	0.000015	1	0.000015	0.048	0.8265	0.0073
Пол (S)	0.000491	1	0.000491	1.589	0.2098	0.0121
($Y \times S$)	0.002725	1	0.002725	8.821	0.0036	0.0641
Остаточная	0.038930	126	0.000309			
Общая	0.042216	129				
<i>AM</i> – ангулярно-массетерный индекс						
Год (Y)	0.006277	1	0.006277	6.421	0.0125	0.0485
Пол (S)	0.000590	1	0.000590	0.604	0.4386	0.0048
($Y \times S$)	0.000505	1	0.000505	0.517	0.4734	0.0041
Остаточная	0.123162	126	0.000977			
Общая	0.130534	129				

декса MI чётко проявился у самцов: в 2006 г. данный индекс значимо больше, чем в 2005 г., а у самок проявляется противоположная тенденция. В 2006 г. индекс у них имеет тенденцию быть меньше по величине, чем в 2005 г.

Половые различия по данному индексу в 2006 г. высоко значимы. Все это указывает на то, что сила грызения в области резца у самцов в 2006 г. выше, чем у самок, а также достоверно больше, чем у самцов в 2005 г. Аналогично ведёт себя и индекс MM (массетерно-молярный), который отражает те же тенденции усиления грызения и дробления кормовых объектов самцами в 2006 г. за счёт первого моляра нижней челюсти. По индексу AM (ангулярно-массетерному) проявляются

общие различия между годами без учёта пола (см. табл. 6, 7).

В 2005 г. у самцов и самок белозубки значение данного индекса в среднем достоверно выше, чем в 2006 г. Последнее означает, что в 2005 г. в данной популяции белозубки активно использовали при поимке добычи свойство горизонтального покачивания ветвей нижней челюсти (swinging по [Zazhigin, Voyta, 2019]). При горизонтальных параллельных сдвигах ветвей нижней челюсти осуществляется горизонтальное дробление и разрезание тканей добычи. Полученные результаты косвенно указывают на то, что диета у самцов и самок, а также у обоих полов в целом в разные годы была различной, что

привело к изменению конфигурации мандибул. Особый интерес вызывает факт косвенного обнаружения различий в диете у самцов и самок в нетипичном дождливом 2006 г. Самцы чаще питались более твёрдыми кормовыми объектами, а самки – относительно более мягкими. Возможно, такое трофическое поведение самцов было в этом году вынужденным, так как численность самцов была в 3 раза ниже, чем самок (самки могли при этом конкурировать за добычу). В то же время эффект дестабилизации развития самцов в 2006 г., судя по величине индекса *MNND*, был в этой группе наибольшим, указывая на стресс особей в процессе развития.

Соотношение географической, хронографической и половой изменчивости формы нижней челюсти малой белозубки

В финальной части работы мы провели оценку соотношения трёх форм изменчивости (по [Яблоков, 1966]): географической, хронографической и половой на основе канониче-

ского анализа прокрустовых координат. Для этого, наряду с выборками самцов и самок двух экологически контрастных лет (2005 и 2006) из озёрской форпостной популяции, в сравнение включили выборки обоих полов из двух удалённых и изолированных ландшафтной преградой популяций из центральной части ареала вида – горной кабардино-балкарской и равнинной краснодарской. Для большей количественной сопоставимости выборки самцов и самок двух экологически контрастных лет в форпостной популяции были случайно выровнены по объёму наблюдений по 20 особей в каждой.

Наибольшие различия, как и следовало ожидать, проявились вдоль CV1 (75.20% дисперсии) и были связаны с проявлением географической изменчивости между форпостной челябинской популяцией, с одной стороны, и выборками из центральной части ареала – с другой. Вдоль второй канонической переменной CV2 (11.93%) проявились различия между двумя последними выборками – как ландшафтно-географическая изменчивость меньшего уровня, чем вдоль CV1,

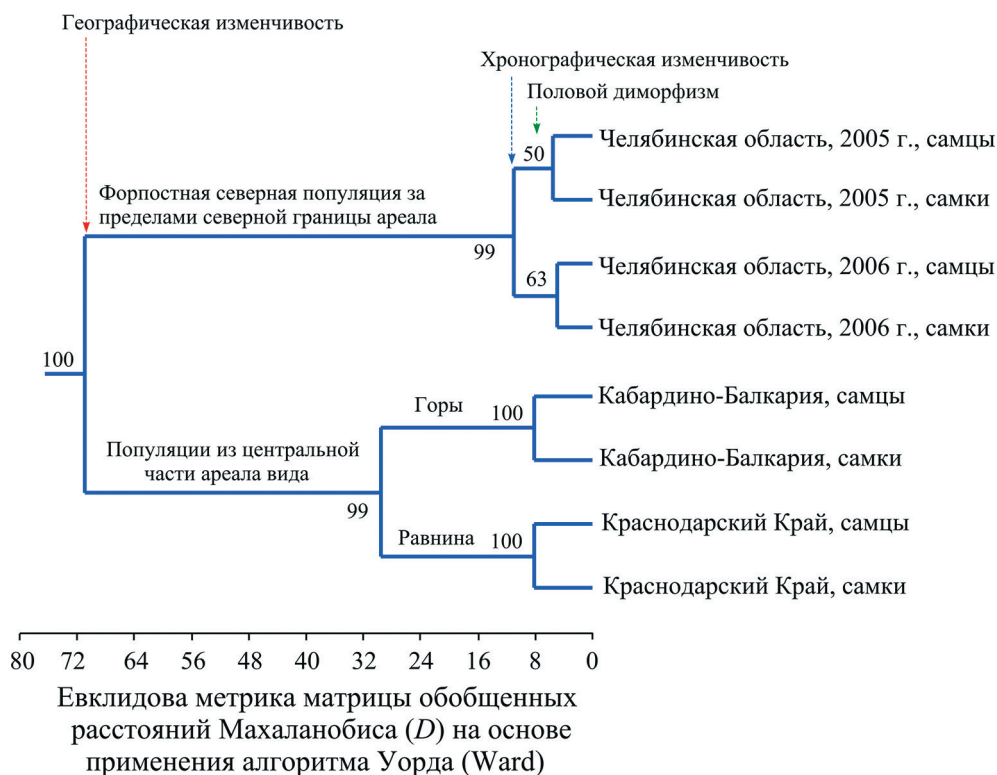


Рис. 7. Кластерный анализ (Ward) матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (*D*) между выборками самцов и самок кабардино-балкарской, краснодарской и экологически контрастных лет (2005–2006 гг.) из форпостной челябинской популяций малой белозубки. В узлах ветвей указаны величины бутстреп-поддержек, %. Коэффициент кофенетической корреляции $CCC = 0.991$. Географические координаты локализации всех выборок см. в разделе «Материалы и методы».

так и сочетание хронографической изменчивости и проявлений полового диморфизма в форпостной челябинской группировке.

Проявление «ландшафтно-географической» изменчивости между кабардино-балкарской и краснодарской популяциями и хронографической изменчивости в челябинской форпостной популяции в значительной степени совпало вдоль второй канонической оси, однако было выражено в разной степени. Первая форма изменчивости проявилась в большей степени. Вдоль третьей канонической переменной CV3 (5.48% дисперсии) тоже проявилась ландшафтно-географическая изменчивость, а также половые различия и эффект взаимодействия между факторами «год» и «пол» ($Y \times S$) в форпостной популяции. По матрице обобщённых расстояний Махаланобиса (D) провели итоговый кластерный анализ методом Уорда (Ward), который позволил оценить взаимную иерархию и соотношение трёх форм изменчивости (рис. 7).

Из рис. 7 следует, что наименьший и приблизительно равный по величине длин ветвей кластера уровень различий проявился при сравнении выборок разного пола – уровень полового диморфизма. Следующий по величине удаления выборок иерархический уровень различий – хронографическая изменчивость в форпостной популяции. «Ландшафтно-географическая» изменчивость при сравнении равнинной краснодарской и горной кабардино-балкарской популяций соответствует ещё более высокому иерархическому уровню. Максимальный уровень иерархии морфологических различий соответствует проявлению географической изменчивости форпостной челябинской популяции по сравнению с двумя южными из центральной части ареала вида – кабардино-балкарской и краснодарской.

Таким образом, в итоге можно подтвердить, что хронографическая изменчивость в форпостной популяции выражена сильнее половых различий, а морфологическое своеобразие этой популяции, локализованной далеко за северной границей ареала, существенно превышает уровень «ландшафтно-географической» изменчивости между географически изолированными популяциями из центральной части ареала.

Заключение

Проведённый с помощью методов геометрической морфометрии анализ изменчивости форпостной челябинской популяции в сравнении с двумя удалёнными популяциями из центральной части ареала позволил оценить и характеризовать уровень фенотипической пластичности инвазионной группировки малой белозубки. Поскольку оценивали изменчивость конфигурации нижней челюсти – органа, участвующего в поимке добычи и первичной обработке кормовых объектов, изменчивость формы мандибул отражает не только их функциональные особенности, но и различия в составе диеты землероек и их ценотическую роль в разные годы.

Первоначальная оценка экологических условий и элементов экологической структуры форпостной популяции в 2005 и 2006 гг. позволила установить ряд важных сопутствующих обстоятельств. Показано, что погодные условия в эти годы различаются по динамике среднемесячного количества осадков. Если 2005 г. был засушливым, то 2006 г. оказался дождливым. В возрастной структуре форпостной популяции белозубок за пределами северной границы ареала в разные годы полностью доминируют сеголетки: в засушливом 2005 г. доля зимовавших составила 3.5%, а в избыточно влажном 2006 г. – достигала 12.2%.

Возрастные различия по форме нижней челюсти значимы. С возрастом укорачивается длина резца и частично стираются вершины премоляров и моляров. Поэтому в сравнительном анализе использовали только сеголеток.

Соотношение полов в форпостной популяции в оба года значительно отклоняется от 1:1, причём в засушливом 2005 г. доля самок составила около 40%, а в избыточно влажном 2006 г. – 81%. Половые различия по форме мандибул высоко значимы, причём в экологически разные годы они проявляются неодинаково. Однако по центроидным размерам нижней челюсти все выборки самцов и самок в 2005 и 2006 гг. не различаются друг от друга. Другими словами, в оба года сравнения не выражен половой диморфизм по размерам мандибул, но проявляется существенный

половой диморфизм по их форме. Выявлена значимая хронографическая изменчивость формы нижней челюсти, которая кратно превышает размах половых различий по конфигурации мандибул.

В экологически контрастные годы значения функционального массетерно-резцового, массетерно-молярного и ангулярно-массетерного мандибулярных индексов у самцов и самок достоверно различаются, указывая на питание их в эти годы разными трофическими объектами, что может в неблагоприятные годы снизить потенциальную трофическую конкуренцию между полами.

Показатель внутригруппового морфо-разнообразия (*MNND*) мандибул в выборках самцов и самок (за исключением самок 2005 г.) оказался значимо выше ожидаемых случайных величин, и во всех выборках наблюдается эффект свехрассеивания ординат особей, что указывает на значимое усиление дестабилизации морфогенеза нижней челюсти белозубок обоих полов в данной форпостной популяции в оба года сравнения.

Таким образом, в итоге проведённого исследования в экологически контрастные годы установлены: нарушение возрастной структуры и соотношения полов в форпостной популяции малой белозубки, нестабильность развития мандибул в годы сравнения, изменение их формы и функций при механической обработке кормов в контрастных условиях. У самцов и самок проявилась противоположная морфогенетическая реакция на условия дождливого 2006 г.: для самцов они были неблагоприятны, а для самок – относительно благоприятны. По комплексу использованных показателей условия засушливого 2005 г. более благоприятны для форпостной изолированной популяции, что соответствует типичным условиям обитания вида на юге в пределах основного ареала.

Географическая изменчивость между форпостной челябинской и двумя кабардино-балкарской и краснодарской популяциями из центра ареала на порядок (в 3.5 раза) превышает размах хронографической изменчивости между выборками экологически контрастных лет (2005–2006 гг.) в форпостной челябинской популяции. Полученные результаты, по

оценке соотношения разных форм изменчивости, прямо доказывают высокий уровень фенотипической пластичности малой белозубки, что позволяет объяснить устойчивость существования инвазионной форпостной популяции вида далеко за северной границей ареала вида в Челябинской области. Высокая фенотипическая пластичность и синантропность малой белозубки позволяют прогнозировать возможность дальнейшей инвазии вида на север Южного Урала при потеплении климата, что важно учитывать ввиду способности малой белозубки к переносу опасных для человека трансмиссивных заболеваний.

Благодарности

Авторы благодарят Музей Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) за любезно предоставленные краниологические коллекции, а также к.б.н. Л.Л. Войта, куратора коллекций насекомых Зоологического института РАН, за возможность использования цифровых фотографий нижних челюстей из депозитария териологических коллекций ЗИН РАН. Особо благодарим к.б.н. О.В. Толкачева за неоценимую помощь при полевом сборе коллекционного материала. Авторы благодарны рецензентам за высказанные ими конструктивные замечания и полезные рекомендации, которые способствовали улучшению статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

Литература

- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР: пособие для студентов педагогических институтов и учителей. М.: Просвещение, 1965. 382 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.; возможная роль «принципа основателя» // Журнал общей биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 378–385.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В. Эволюционно-экологический анализ сопряжённой географической изменчивости двух симпатрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. 2013. № 6. С. 446–453.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Любашевский Н.М., Чибиряк М.В.

- Морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvemus uralensis*) на Южном Урале: техногенный аспект // Вестник Оренбургского государственного университета. 2011. № 12 (131). С. 37–39.
- Большаков В.Н., Черноусова Н.Ф., Гальчина И.И. Малая белозубка (*Crocidura suaveolens*) – находка на Урале за пределами ареала // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 5. С. 636–638.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 471 с.
- Васильев А.Г. Концепция морфониши в эволюционной экологии // Экология. 2021. № 3. С. 163–178. [Vasil'ev A.G. The concept of morphoniche in evolutionary ecology // Russian J. of Ecology. 2021. Vol. 52, no. 3. P. 173–187.]
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Коурова Т.П., Чибиряк М.В. Форпостная популяция белобрюхой белозубки на северной границе ареала в Оренбургской области // Фауна Урала и Сибири. 2022. № 2. С. 87–108.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: сб. науч. трудов. Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45–59.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2003. 542 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П. [и др.] Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 56. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2019. 191 с.
- Черноусова Н.Ф., Спирина С.С., Толкачев О.В. Малая белозубка – новый синантропный вид на Урале // Экология фундаментальная и прикладная. Екатеринбург, 2005. С. 89–98.
- Черноусова Н.Ф., Толкачев О.В. Новая синантропная популяция *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) на Урале и её роль в природно-очаговой инфекции геморрагической лихорадки с почечным синдромом // Известия Челябинского научного центра. 2006. Вып. 3, № 33. С. 95–100.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969. 198 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
- Alberti M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // Trends in Ecology and Evolution. 2015. Vol. 30, no. 2. P. 114–126.
- Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Australian Ecology. 2001. Vol. 26. P. 32–46.
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary Biology. 2014. Vol. 14, no. 85. P. 2–9.
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D. [et al.] Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction // Science Advance. 2015. Vol. 1, no. 5. e1400253. DOI:10.1126/sciadv.1400253
- Cohen J. A power primer // Psychological Bulletin. 1992. Vol. 112, no. 1. P. 155–159.
- Cornette R., Tresset A., Herrel A. The shrew tamed by Wolff's Law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? // Journal of Morphology. 2015. Vol. 276. P. 301–309.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. [et al.] Transgenerational plasticity in human-altered environments // Trends in Ecology and Evolution. 2020. Vol. 35, no. 2. P. 115–124.
- Donnelly K.P. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance // Simulation studies to archeology / ed. by Hodder I. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1978. P. 91–95.
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J. et al. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions // Trends in Ecology and Evolution. 2008. Vol. 21, no. 3. P. 130–135.
- Hammer Q. New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers and Geosciences. 2009. Vol. 35. P. 659–666.
- Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia. Electronica. 2001. Vol. 4, no. 1. P. 1–9 (program). http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html
- Huang S., Davies T.J., Gittleman J.L. How global extinctions impact regional biodiversity in mammals // Biol. Letters. 2012. Vol. 8. P. 222–225.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. 2011. Vol. 11. P. 353–357.
- Maestri R., Monteiro L.R., Fornel R. et al. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape // Ecography. 2018. Vol. 41. P. 90–100.
- Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. Vol. 17. P. 291–321.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2006. Vol. 37. P. 637–669.

- Pigliucci M. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore, London: The John's Hopkins University Press, 2001. 328 p.
- Polly P.D., Lawing A.M., Eronen J.T., Schnitzler J. Processes of ecometric patterning: modelling functional traits, environments, and clade dynamics in deep time // *Biol. J. of the Linn. Soc.* 2016. Vol. 118. P. 39–63.
- Read A.F., Clark J.S. The next 20 years of ecology and evolution // *Trends in Ecology and Evolution*. 2006. Vol. 21, no. 7. P. 354–355.
- Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *Journal of Classification*. 1999. Vol. 16. P. 197–223.
- Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program). 2017a.
- Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program). 2017b.
- Rohlf F.J., Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. Vol. 39, no. 1. P. 40–59.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S. et al. The population biology of invasive species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 32. P. 305–332.
- Saul W.-C., Jeschke J.M. Eco-evolutionary experience in novel species interactions // *Ecol. Letters*. 2015. Vol. 18. P. 236–245.
- Shapiro S.S., Wilk M.B. An analysis of variance test for normality (complete samples) // *Biometrika*. 1965. Vol. 52. P. 591–611.
- Sheets H.D., Zelditch M.L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. Vol. 24, no. 1. P. 67–73.
- Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., McNeil J. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives // *Philosophical Transactions of the R. Soc. A*. 2011. Vol. 369. P. 842–867.
- Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H. Ch. J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101. P. 58–67.
- West-Eberhard M.J. Phenotypic accommodation: Adaptive innovation due to developmental plasticity // *Journal of Experimental Zool (Mol. Dev. Evol.)*. 2005. Vol. 304. P. 610–618.
- Zakharov V.M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fennici*. 1992. Vol. 191. P. 7–30.
- Zalasiewicz J., Williams M., Steffen W., Crutzen P. The new world of the Anthropocene // *Environ. Sci. Technol.* 2010. Vol. 44. P. 2228–2231.
- Zazhigin V.S., Voyta L.L. Northern Asian Pliocene–Pleistocene *beremendiin* shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of *Beremendia* // *Journal of Paleontology*. 2019. Vol. 93, no. 6. P. 1234–1257.
- Zelditch M.L., Sheets H.D., Fink W.L. The ontogenetic dynamics of shape disparity // *Paleobiology*. 2003. Vol. 29. P. 139–156.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. New York: Elsevier Acad. Press, 2004. 437 p.
- Zelditch M.L., Wood A.R., Bonett R.M., Swiderski D.L. Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth / M.L. Zelditch // *Evolution and Development*. 2008. Vol. 10. P. 756–768.

VARIABILITY OF NORTHERN ISOLATED OUTPOST POPULATION OF LESSER WHITE-TOOTHED SHREW *CROCIDURA SUAVEOLENS* (PALLAS, 1811) (EULIPOTYPHLA: SORICIDAE) IN THE SOUTHERN URALS AS AN INVASIVE SYNANTHROPIC SPECIES

© 2025 Vasil'ev A.G.*, Chernousova N.F., Chibiryak M.V., Didkovsky I.P.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the RAS; Yekaterinburg, 620144, Russia
e-mail: *vag@ipae.uran.ru

Geometric morphometrics methods were used to study the manifestations of various forms of variation in the outpost, isolated from the main range of the northern population of the lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) of the Southern Urals using the example of variation in centroid size (CS – centroid size) and the shape of the mandible. Chronographic variability and sexual dimorphism in the Chelyabinsk outpost population were compared with geographical variability in comparison with two remote Kabardino-Balkarian and Krasnodar populations from the central part of the range. The assessment of developmental stability was carried out by analyzing the pattern of the nearest neighboring points of the withingroup morphospace (*MNND* – mean nearest neighbour distance). The nutritional features of shrews were assessed by morphofunctional mandibular indices. In the outpost population of the lesser white-toothed shrew, in the years contrasting in climatic conditions (2005–2006), changes in the age structure and sex ratio, instability in the development of mandibles, as well as changes in their shape and functions during mechanical processing of feed were detected. Significant chronographic variation of the mandible was revealed, which was greater than the range of sex differences in the outpost population. The geographical variation between the isolated Chelyabinsk and two remote populations from the center of the range exceeded the scope of chronographic variation in the Chelyabinsk outpost population. The index of withingroup morphological disparity (*MNND*) of mandibles in males and females samples (with the exception of females of 2005) is significantly higher than the expected random values, which proves the manifestation of destabilization of morphogenesis of both sexes in the outpost population in both years. In the rainy 2006 year, the values of the *MI*, *MM* and *AM* mandibular indexes in males and females differ significantly, indicating that they use different components of the diet during this year, which can reduce trophic competition between the sexes. The revealed high phenotypic plasticity and synanthropic properties of the species make it possible to predict the possibility of further invasion of the lesser white-toothed shrew to the north of the Southern Urals with climate warming, which is important to consider due to its ability to transmit vector-borne diseases dangerous to humans.

Keywords: *Crocidura suaveolens*, outpost population, variability, mandible, geometric morphometrics, the Southern Urals.