

УДК 599.363.2.:591

“ПРАВИЛО РЕСУРСОВ” МАКНАБА И АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L., EULIPOTYRHLA, SORICIDAE) ИЗ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2025 В. Н. Орлов^a, *, А. В. Бобрецов^b, **, Д. М. Кривоногов^c, ***, А. В. Щегольков^c, ****

^aИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071

Россия

^bПечоро-Илычский государственный природный заповедник, пос. Якша, 169436 Республика Коми, Россия

^cНижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского (Арзамасский филиал), Арзамас, 607220 Россия

*e-mail: orlovvic@yandex.ru

**e-mail: avbobr@mail.ru

***e-mail: deniskrивоногов@mail.ru

****e-mail: mister.shegolkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.06.2024

После доработки 27.11.2024

Принята к публикации 04.12.2024

Адаптивные особенности черепа сопоставлены с ресурсом почвенной мезофауны в популяциях трех мономорфных хромосомных рас обыкновенной бурозубки из различных экосистем. В суровых климатических условиях кустарниковой тундры района Воркуты ($67^{\circ}29' N$), с крайне низкой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы, относительно низкая высота нижней челюсти. Поэтому следует ожидать мелких размеров височного мускула и уменьшения силы его сокращения (F_{mt}), а при коротком плече его силы (l_1) также малой силы сжимания челюстей (F_{cj}) по сравнению с бурозубками из других локалитетов. В экосистеме тундры подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и нарушается правило Бергмана (оптимизация метаболизма за счет относительного уменьшением поверхности тела). В суровых климатических условиях горного района северной тайги ($62^{\circ}05' N$, 520–650 м над ур. м.), с высокой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны крупные размеры черепа и мозговой капсулы и увеличение относительной высоты нижней челюсти. Поэтому следует ожидать увеличения массы и силы сокращения височного мускула (F_{mt}) при удлиненном плече его силы (l_1) и, как следствие, увеличения силы сжатия челюстей (F_{cj}). В горной тайге подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и правило Бергмана. В оптимальных климатических условиях елово-широколиственных лесов ($55^{\circ}44' N$) с высокой численностью дождевых червей для бурозубок расы Москва характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы. Поэтому следует ожидать уменьшения массы и силы сокращения височного мускула (F_{mt}). Но меньшая сила височного мускула компенсируется удлинением плеча его силы (l_1) (увеличена высота и уменьшена длина челюсти), поэтому сила сжатия челюстей (F_{cj}) не уменьшается. С оптимизацией метаболизма связаны и мелкие размеры бурозубок в более комфортных по температуре местообитаниях – подтверждается правило Бергмана, но нарушается правило ресурсов Макнаба. Результаты исследования показывают, что климатические условия способны прямо влиять на размеры тела бурозубок, подтверждая правило Бергмана, а не только опосредованно через продуктивность среды. Этот вывод следует рассматривать как предварительный, нуждающийся в подтверждении на популяциях других хромосомных рас.

Ключевые слова: *Sorex araneus*, мономорфные хромосомные расы, крааниометрическая дифференциация, сила височного мускула, сила сжатия челюстей

DOI: 10.31857/S0044513425010059, **EDN:** syrcoa

Описание хромосомных рас по всему ареалу обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) стимулировало исследования географической изменчивости этого вида, отражающие как особенности современных местообитаний, так и разную эволюционную историю популяций, реконструировать которую частично удается по кариотипам (Searle et al., 2019; Орлов и др., 2023).

Предыдущие исследования не дали однозначного ответа на вопрос о том, какие факторы влияют на размерные показатели тела и черепа бурозубок. В сложном взаимодействии различных факторов отмечалась ведущая роль обилия и доступности кормовых ресурсов, “правило ресурсов” (McNab, 2010). В соответствии с этим правилом в районах с богатыми и доступными кормовыми ресурсами землеройки должны иметь более крупные размеры, а в районах с бедными ресурсами – более мелкие, но при этом необходимо учитывать влияние климата, широты и высоты местности и другие факторы.

В одинаковых климатических условиях отмечалось увеличение размеров в экосистемах с более высокой продуктивностью. Так, из трех местообитаний бурозубок на северо-востоке Польши – суходольном луге, низинном болоте и пойменном лесу – наиболее крупные особи обнаружены в местообитании с более высокой численностью бурозубок – осоковом болоте (Wójcik et al., 2000). Также отмечалось увеличение размеров бурозубок в более суровых климатических условиях предгорий и гор (Polly, 2007; Щипанов и др., 2011; Shchipanov et al., 2014; Бобрецов и др., 2020). Напротив, в Норвегии мелкие бурозубки обитают во внутренних, более холодных районах страны, не подтверждалось также увеличение размеров бурозубок в северных широтах (Frafjord, 2008).

Для исследования сложных вопросов влияния продуктивности среды и климата на морфометрическую изменчивость обыкновенной бурозубки удобно сравнивать выборки мономорфных хромосомных рас этого вида, все особи которых имеют расово-специфический признак в кариотипе. Можно утверждать, что популяции такой хромосомной расы связанны родством, это монофилетическая группа, независимо от степени их морфологических различий.

В качестве объектов исследования выбраны три хромосомные расы (Москва, Мантурово и Серов) с обширными ареалами в Восточной Европе и разной эволюционной историей (Орлов и др., 2023). В каждой из этих рас все особи имеют по пять пар расово-специфических метацентрических хромосом: Москва – *gm, hi, kr, no, pq*, Мантурово – *go, hi, kq, mn, pr*, Серов – *go, hn, ip, km, qr*.

Целью настоящей работы является анализ адаптивной изменчивости размеров черепа в популяциях монофилетических по происхождению хромосомных рас в экосистемах, отличающихся

обилием кормовых ресурсов этого вида, а также климатом, широтой и высотой местности. В анализе адаптивных преобразований черепа обыкновенной бурозубки мы исходим из известных морфофункциональных особенностей челюстного аппарата Землеройковых, Soricidae (Никольский, 1983, 1990; Dötsch, 1985).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для оценки изменчивости челюстного аппарата проанализированы выборки из восьми локалитетов трех мономорфных хромосомных рас (Москва, Мантурово и Серов) с обширными ареалами в Восточной Европе. В статье использованы выборки черепов из коллекции Зоологического Музея МГУ и материалы статьи Бобрецова А.В. (Бобрецов и др., 2020) из следующих локалитетов (рис. 1):

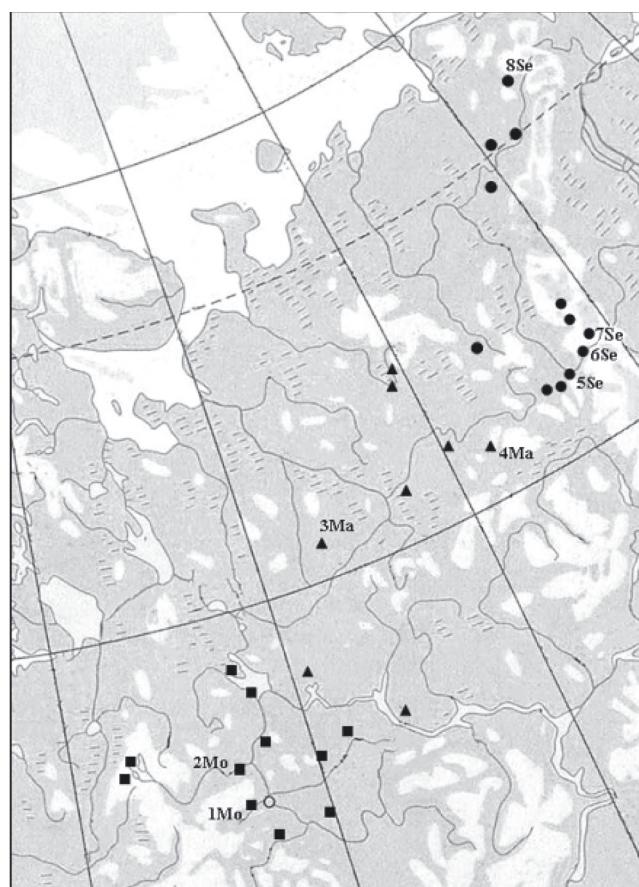


Рис. 1. Места регистрации хромосомных рас обыкновенной бурозубки и сбора материала. Квадраты – раса Москва (Mo), треугольники – раса Мантурово (Ma), кружки – раса Серов (Se). Локалитеты: 1Mo – Звенигород, 2Mo – Конаково, 3Ma – Раменское, 4Ma – Дань, 5Se – Якша, 6Se – Гаревка, 7Se – Яныпупунер, 8Se – Воркута.

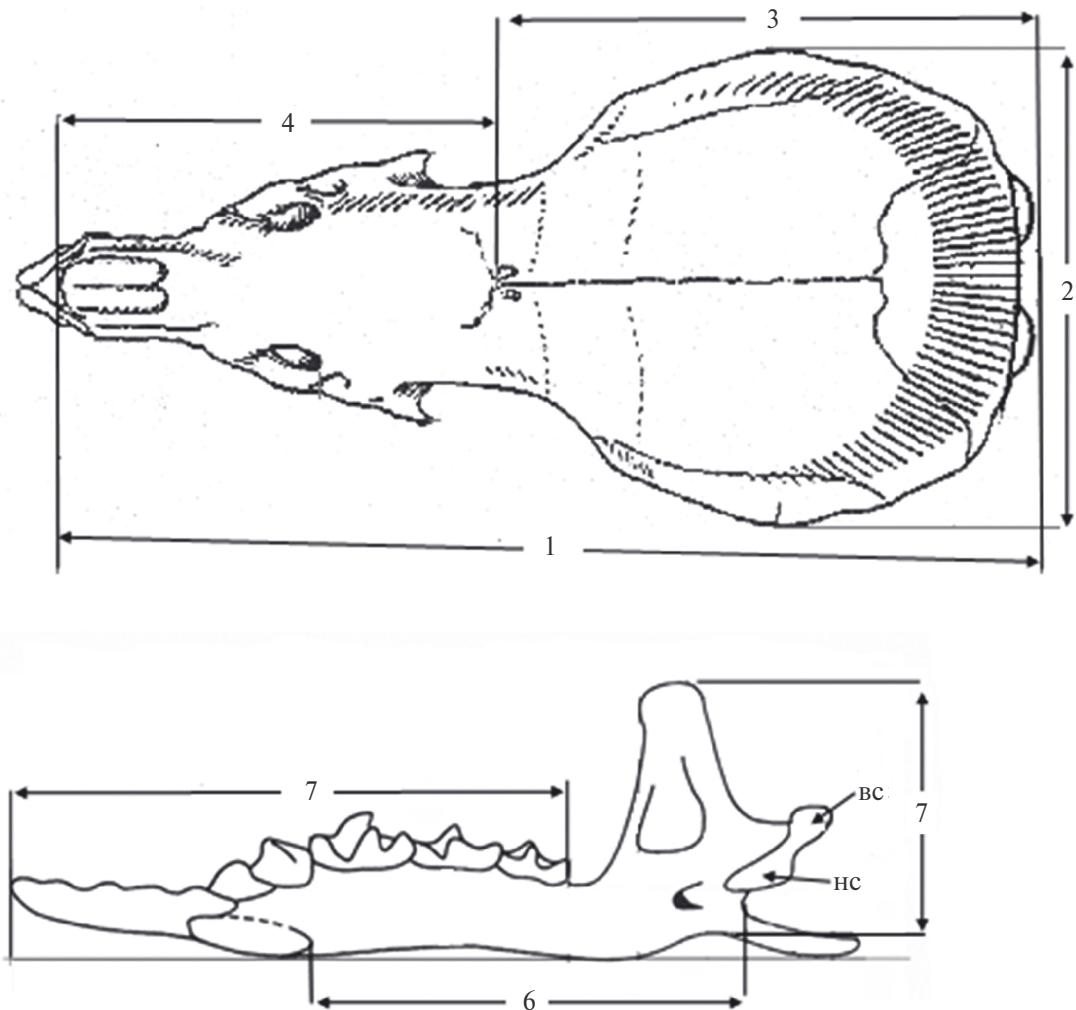


Рис. 2. Схема промеров черепа (1–7) обыкновенной бурозубки. Обозначения признаков приведены в тексте; нс – нижний челюстной сустав, вс – верхний челюстной сустав.

1. Звенигород (1Mo) – 55°44' N, 37°46' E, раса Москва, $n = 50$. Елово-широколиственные подтайные леса с луговыми ассоциациями.
2. Конаково (2Mo) – 56°42' N, 36°47' E, раса Москва, $n = 79$. Сосняки-черничники южнотаежные.
3. Рамене (3Ma) – 61°04' N, 42°06' E, раса Мантурово, $n = 84$. Еловые и сосновые среднетаежные леса с луговыми ассоциациями.
4. Дань (4Ma) – 61°49' N, 51°33' E, раса Мантурово, $n = 83$. Еловые и сосновые среднетаежные леса с луговыми ассоциациями.
5. Якша (5Se) – 61°49' N, 56°50' E, раса Серов, $n = 81$. Ельники зеленомошные и травянистые и сосняки среднетаежного типа. Высота около 150 м над ур. м.
6. Гаревка (6Se) – 62°03' N, 58°28' E, раса Серов, $n = 90$. Ельники зеленомошные и травянистые

среднетаежного типа с луговыми ассоциациями. Предгорья Северного Урала, около 400 м над ур. м.

7. Яныпупунер (7Se) – 62°05' N, 59°05' E, раса Серов, $n = 88$. Пихто-ельники травянистые северо-таежного типа с подгольцовыми лугами и мохово-травяными тундрами. Западный склон горы Яныпупунер, высота 520–650 м над ур. м.

8. Воркута (8Se) – 67°29' N, 64°05' E, раса Серов, $n = 35$. Крупноерниковые (*Betula nana*) тундры с куртинами ивняков (*Salix*).

Промеры черепов хромосомных рас Мантурово и Серов использованы нами из опубликованных ранее работ (Бобрецов и др., 2012, 2020). Промеры хромосомной расы Москва сделаны В.Н. Орловым по черепам из коллекции Зоологического Музея МГУ. Статистическая обработка промеров выполнена А.В. Бобрецовым, Д.М. Кривоноговым и А.В. Щегольковым. Всего использованы

промеры 590 черепов из 8 выборок. Отнесение выборок к определенной расе основывалось на наших и имеющихся в литературе кариологических данных (Orlov et al., 2007; Павлова и др., 2014; Pavlova, Shchipanov, 2018).

Использованы черепа сеголеток (сборы августа – первой половины сентября). Анализ проводили без учета половой принадлежности. Судя по данным в литературе, половые различия по краинометрическим признакам у бурозубок отсутствуют (Долгов, 1985; Mishta, 2007), хотя в некоторых популяциях по ряду признаков они все же возможны (Wójcik et al., 2000; Nováková, Vohralík, 2017). Однако эта изменчивость в общей дисперсии вида невелика, на Урале, например, составляет лишь 2.8%, что в 30 раз меньше размаха географических различий (Васильев, Шарова, 1992).

Краинометрическая изменчивость челюстного аппарата обыкновенной бурозубки оценивалась по семи признакам черепа, по которым сравниваемые выборки различаются в наибольшей степени (Бобрецов и др., 2020) (рис. 2): 1 – кондилобазальная длина черепа (КБД) – расстояние от заднего края затылочных мышцелков до переднего края верхнечелюстной кости, точка gnathion. Затылочное отверстие на черепах землероек сдвинуто назад и мышцелки (как часть затылочной кости, occipitalis) являются задней частью осевого черепа; 2 – расстояние между наиболее выдающимися точками боковых сторон этого отдела черепа (ШЧ); 3 – длина мозговой части черепа (ДМЧ) – расстояние от переднего края надглазничных отверстий до заднего края затылочной. Этот промер получали путем вычитания ДЛЧ из КБД; 4 – длина лицевой части черепа (ДЛЧ) – расстояние от переднего края надглазничных отверстий до переднего края верхнечелюстной кости; 5 – высота нижней челюсти (высота восходящей ветви нижней челюсти) (ВНЧ) – расстояние от вершины венечного отростка до нижнего края челюсти в области отхождения углового отростка, вид с лингвальной стороны челюсти; 6 – основная длина нижней челюсти, длина нисходящей ветви нижней челюсти (ДОНЧ) – расстояние от основания нижнего резца до заднего края челюсти между угловым и сочлененным отростками; 7 – длина нижнего зубного ряда (ДНЗР) – наибольшая длина нижнего зубного ряда вместе с резцом. Промеры взяты с верхней стороны осевого черепа и с лингвальной стороны нижней челюсти.

Рассчитаны следующие индексы промеров: отношение длины промера к кондилобазальной длине черепа; соотношение высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ); произведение длины и ширины мозговой капсулы ($\text{ДМЧ} \times \text{ШЧ}$); показатель размеров мозговой капсулы. Выборки

сравнивали по отдельным признакам, используя аналог однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) – непараметрический критерий Краскела–Уоллиса (Приложение). В статье указываются три градации достоверности различий ($p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$).

Для выявления различий между разными выборками по всем признакам применяли канонический дискриминантный анализ (Тюрин, Щеглов, 2015). При этом использовали пошаговую процедуру отбора признаков. Этот метод позволяет выделить наиболее информативные признаки и их сочетания. Степень различий между выборками (их центроидами) рассчитывалась на основе расстояний Махalanобиса, которые являются в данном случае обобщенными морфологическими дистанциями. Вся статистическая обработка материала выполнена в программе STATISTICA 6.0 для Windows.

Морфо-функциональные особенности челюстного аппарата Землеройковых (Soricidae)

Характерное для бурозубок уплощение головы, а также уменьшение высоты таза и разомкнутость лобкового симфиза, вероятнее всего, оказались следствием адаптаций к вертикальным ограничениям при передвижении в лесной подстилке и верхних слоях почвы с использованием естественных пустот, часто в виде узких щелей. В них бурозубки находят корм, защиту от врагов и устойчивый микроклимат. Уплощение головы достигается уменьшением высоты мозговой капсулы и нижней челюсти и поэтому влияет на особенности челюстного аппарата землероек (Никольский, 1983).

Нижние резцы прижимают добычу к задней вершине верхних резцов и одновершинным зубам (A^1 , A^2) силой сжимания челюстей ($F_{\text{сж}}$) (рис. 3), которая возникает из-за сокращений височного мускула, *m. temporalis*. Пищевой объект измельчается мелкими режущими движениями коренных зубов нижней челюсти силой сокращениями жевательного мускула, *m. masseter* (Никольский, 1983).

Нижняя челюсть представляет собой рычаг первого рода, когда точкой опоры нижней челюсти служит нижний челюстной сустав, а основным аддуктором – височный мускул. Височный мускул начинается на костях мозговой капсулы (лобной, теменной и чешуйчатой) и заканчивается на венечном отростке нижней челюсти. Сокращение височного мускула ($F_{\text{вт}}$) поворачивает восходящую ветвь нижней челюсти вокруг оси в нижнем челюстном суставе (Никольский, 1990). На верхний челюстной сустав действует “сила опоры” при горизонтальных движениях нижних коренных зубов, измельчающих пищевой объект.

В конструкции уплощенного черепа землероек вектор силы сокращения височного мускула

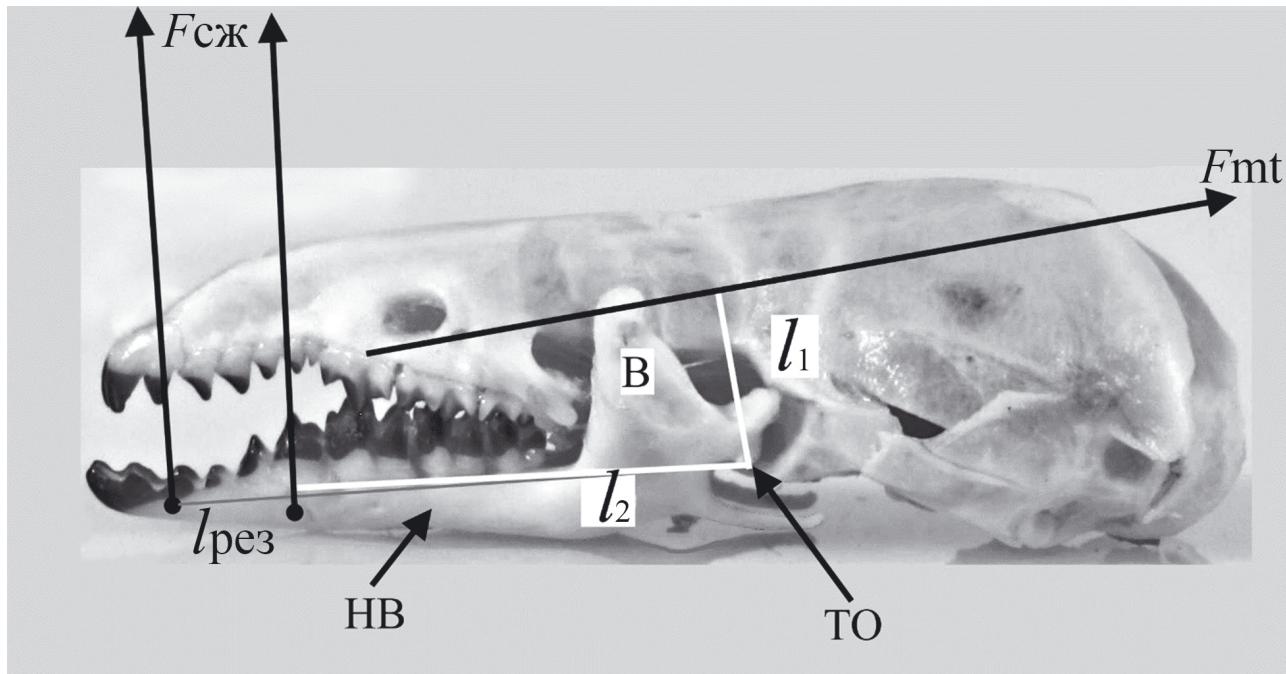


Рис. 3. Схема распределения сил в челюстном аппарате обыкновенной бурозубки (по: Никольский, 1990): F_{mt} – направление вектора силы сокращения височного мускула, $F_{\text{сж}}$ – направление вектора силы сжимания челюстей в области симфиза нижней челюсти, l_1 и l_2 – плечи соответствующих сил – F_{mt} и $F_{\text{сж}}$ соответственно, ТО – точка опоры нижнего челюстного сустава, В – венечный отросток, НВ – нисходящая ветвь нижней челюсти. Фото черепа https://skullbase.info/skulls/mammals/common_shrew_-_male.php

(F_{mt}) проходит очень полого, близко к горизонтали, что уменьшает плечо силы мускула (l_1) (наименьшее расстояние от вектора силы сокращения мускула до нижнего челюстного сустава). Вектор силы сжимания челюстей ($F_{\text{сж}}$) направлен вертикально по отношению к оси зубного ряда и плечо этой силы (l_2) (наименьшее расстояние от вектора до нижнего челюстного сустава) зависит от точки приложения силы.

В рычаге первого рода существует равенство двух моментов сил – $m_1 = F_{\text{mt}} \times l_1$ и $m_2 = F_{\text{сж}} \times l_2$. Поэтому вертикально направленная сила сжимания челюстей ($F_{\text{сж}}$) увеличивается при увеличении плеча l_1 при сохраняющейся длине плеча l_2 либо увеличивается при уменьшении плеча l_2 и сохраняющейся длине плеча l_1 . Чем ближе к суставу, тем больше будет сила сжимания при сохранении постоянства массы аддукторов. Вследствие этого сила сжимания челюстей максимальна на коренных зубах (бурозубки разгрызают хитин жуков коренными зубами) и уменьшается на одновершинных зубах и резцах (Никольский, 1990).

Сила сокращения височного мускула зависит от его массы и структуры. Поскольку у землеройков уплощение мозговой капсулы ведет к ее расширению и удлинению, то для височного мускула существует возможность увеличения массы за счет

увеличения зоны крепления на мозговой капсуле (Никольский, 1990). У бурозубок масса челюстной мускулатуры, до 70% которой приходится на височный мускул, составляет от 10.1 до 14.7% “габаритного объема черепа” (произведения КБД черепа на ширину и высоту мозговой капсулы) (Никольский, 1990). По нашим данным, между КБД и шириной мозговой части черепа (ШЧ) существует строгая корреляция (см. раздел Результаты), поэтому в качестве относительного показателя массы височного мускула мы используем произведение длины и ширины мозговой капсулы (ДМЧ × ШЧ).

В работах по анализу адаптивных трансформаций челюстного аппарата землеройковых отмечалось, что кроме увеличения массы височного мускула силу его сжимания можно усилить за счет увеличения плеча силы. В эволюции землеройковых такая перестройка осуществляется за счет удлинения (увеличения высоты) венечного отростка нижней челюсти (удлинения плеча силы мускула), не выступающего за пределы общих габаритов черепа. Дополнительное приращение момента силы височного мускула возникает вследствие смещения вниз челюстного сустава (Никольский, 1990). Следовательно, при увеличении высоты восходящей ветви нижней челюсти (ВНЧ) сила сжимания височного мускула увеличивается, а при уменьшении

высоты — уменьшается. Но при удлинении нисходящей ветви челюсти (ДОНЧ) сила сжатия уменьшается, а при укорочении — увеличивается. Поэтому о массе (и силе сокращения) височного мускула, в первом приближении, можно судить по промерам, которые часто используются в морфометрических работах по землеройковым (по длине и ширине черепной коробки, высоте и длине нижней челюсти).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ хромосомных рас по отдельным признакам: однофакторный дисперсионный анализ

Раса Серов. Для расы Серов в настоящее время установлено распространение в четырех типах экосистем: кустарниковой тундре (Воркута, 8Se), средней тайге на равнине (Якша, 5Se) и в предгорьях (Гаревка, 6Se), а также в северной горной тайге (Яныпупунер, 7Se) (рис. 1). Бурозубки разных

локалитетов этой расы значительно различаются по размерам черепа. Самыми мелкими оказались бурозубки из тундры Воркуты, а наиболее крупными — в выборках предгорий (Гаревка) и гор (Яныпупунер). Бурозубки из равнинной средней тайги (Якша) по размерам черепа занимают промежуточное положение (рис. 1, табл. 1).

С длиной черепа коррелирует ширина мозговой части черепа (ШЧ), максимальная в выборках горного и предгорного районов. Она достоверно ($p < 0.001$) уменьшается в выборках равнин и тундры (рис. 4). Но ее средняя относительная величина (ШЧ / КБД) удивительно стабильна во всех исследованных четырех выборках расы Серов. Промеры лицевой части черепа (ДЛЧ) и мозговой части (ДМЧ) максимальны в выборке горного района и минимальны в выборке из тундры. Поэтому произведение ширины и длины мозговой капсулы ДМЧ × ШЧ самое большое у горных бурозубок

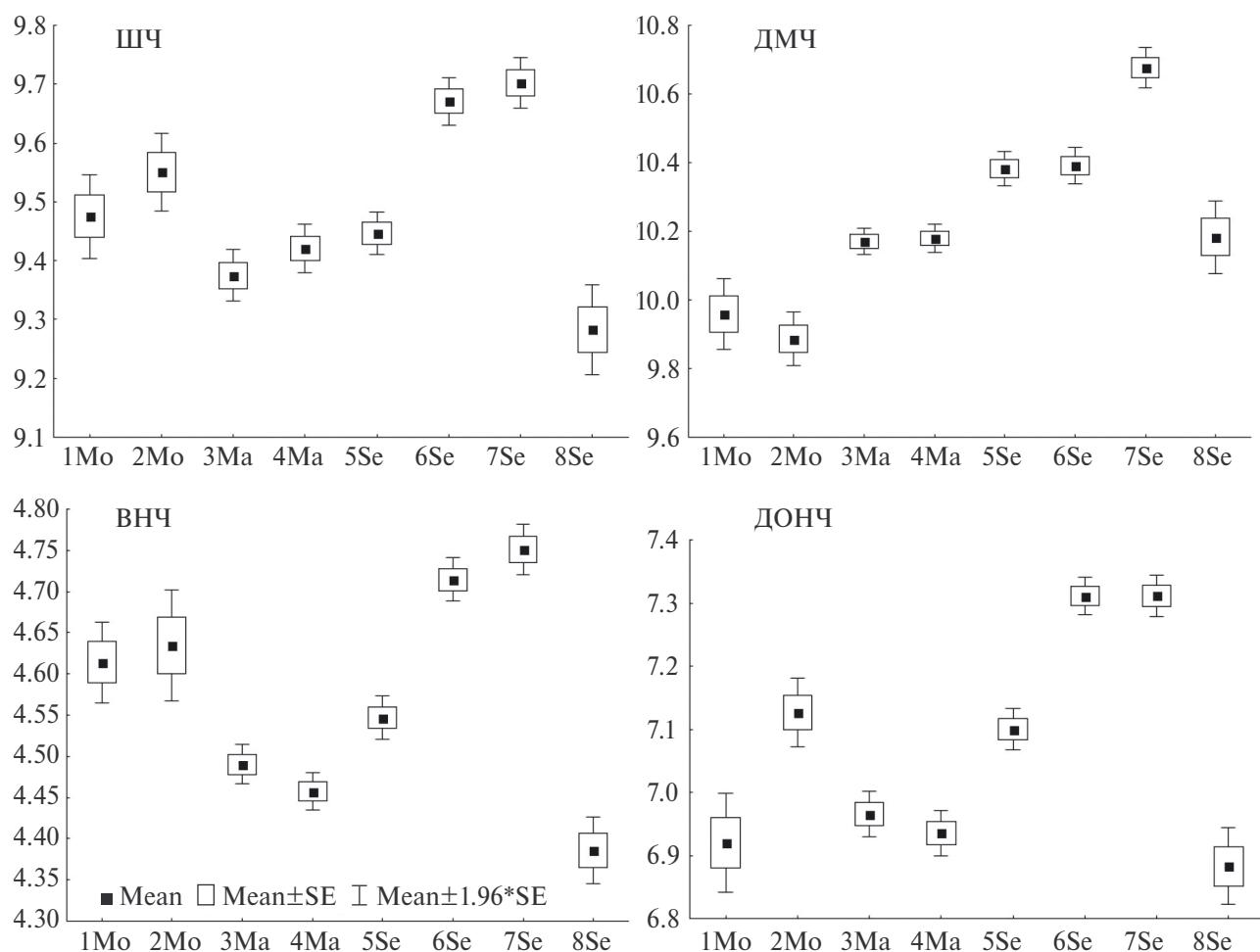


Рис. 4. Изменчивость признаков черепа (мм) обыкновенной бурозубки в разных локалитетах трех хромосомных рас. Обозначения выборок как на рис. 1.

Таблица 1. Средние значения выборок краинометрических признаков и индексов ($M \pm m$) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) из разных локалитетов трех хромосомных рас

Признак	Раса Серов			
	Воркута (8Se) (n = 35)	Якша (5Se) (n = 81)	Гаревка (6Se) (n = 90)	Яныпупунер (7Se) (n = 88)
КБД	19.04 ± 0.05	19.43 ± 0.03	19.84 ± 0.03	19.94 ± 0.03
ШЧ	9.28 ± 0.03	9.45 ± 0.02	9.67 ± 0.02	9.71 ± 0.02
	48.63 ± 0.17	48.64 ± 0.10	48.76 ± 0.55	48.75 ± 0.11
ДМЧ	10.18 ± 0.05	10.38 ± 0.03	10.43 ± 0.03	10.69 ± 0.03
	53.49 ± 0.25	53.45 ± 0.10	52.49 ± 0.09	53.61 ± 0.12
ДЛЧ	8.85 ± 0.05	9.04 ± 0.03	9.44 ± 0.03	9.25 ± 0.03
	46.38 ± 0.25	46.55 ± 0.10	47.51 ± 0.09	46.39 ± 0.12
ВНЧ	4.38 ± 0.02	4.55 ± 0.01	4.71 ± 0.01	4.76 ± 0.01
	23.04 ± 0.10	23.41 ± 0.06	23.76 ± 0.06	23.87 ± 0.07
ДОНЧ	6.88 ± 0.03	7.10 ± 0.02	7.31 ± 0.02	7.34 ± 0.02
	36.15 ± 0.11	36.55 ± 0.07	36.86 ± 0.07	36.74 ± 0.07
ДНЗР	7.94 ± 0.02	8.20 ± 0.02	8.41 ± 0.02	8.42 ± 0.02
	41.71 ± 0.10	42.25 ± 0.08	42.44 ± 0.07	42.23 ± 0.06
ДМЧ × ШЧ	94.54 ± 0.72	98.09 ± 0.34	100.51 ± 1.18	103.80 ± 1.26
ВНЧ / ДОНЧ	63.75 ± 0.33	64.06 ± 0.19	64.50 ± 0.18	65.00 ± 0.21
Признак	Раса Мантурово		Раса Москва	
	Рамене (3Ma) (n = 84)	Дань (4Ma) (n = 83)	Звенигород (1Mo) (n = 50)	Конаково (2Mo) (n = 79)
КБД	19.37 ± 0.03	19.32 ± 0.03	18.86 ± 0.04	18.86 ± 0.03
ШЧ	9.38 ± 0.02	9.32 ± 0.03	9.48 ± 0.04	9.55 ± 0.03
	48.44 ± 0.09	48.77 ± 0.11	50.25 ± 0.19	50.64 ± 0.16
ДМЧ	10.17 ± 0.02	10.18 ± 0.02	9.96 ± 0.05	9.89 ± 0.04
	52.52 ± 0.09	52.70 ± 0.09	52.80 ± 0.23	52.41 ± 0.18
ДЛЧ	9.20 ± 0.03	9.14 ± 0.03	8.90 ± 0.05	8.96 ± 0.03
	47.48 ± 0.09	47.30 ± 0.09	47.2 ± 0.02	47.6 ± 0.2
ВНЧ	4.49 ± 0.01	4.46 ± 0.01	4.61 ± 0.03	4.64 ± 0.03
	23.19 ± 0.05	23.08 ± 0.06	24.47 ± 0.14	24.57 ± 0.18
ДОНЧ	6.97 ± 0.02	6.94 ± 0.02	6.92 ± 0.04	7.13 ± 0.03
	35.97 ± 0.07	35.90 ± 0.07	36.70 ± 0.22	37.79 ± 0.14
ДНЗР	8.07 ± 0.02	8.06 ± 0.02	7.91 ± 0.03	8.03 ± 0.03
	41.69 ± 0.06	41.71 ± 0.08	41.94 ± 0.10	42.59 ± 0.13
ДМЧ × ШЧ	95.42 ± 0.34	95.90 ± 0.31	94.36 ± 0.61	94.45 ± 0.57
ВНЧ / ДОНЧ	64.49 ± 0.20	64.30 ± 0.21	66.80 ± 0.55	65.12 ± 0.55

Примечания. Верхняя строка – абсолютные значения (мм), нижняя – доля от кондилобазальной длины (%).

Яныпупунер и уменьшается ($p < 0.001$) в других выборках этой расы (рис. 5).

Для бурозубок предгорий характерна самая большая длина лицевой части черепа ($p < 0.001$) по сравнению с выборками из горного (Яныпупунер) и равнинного (Якша) районов. Поскольку при этом длина рострума у предгорных землероек (Гаревка) достоверно не увеличивается (Бобрецов и др., 2020), следовательно, удлиняется область черепа между предглазничными и надглазничными отверстиями, в том числе и область крепления

жевательного мускула, т. masseter, на скуловой кости. Для более детальных исследований формы и размеров скуловой кости нужна другая система промеров черепа.

Высота нижней челюсти (ВНЧ) и ее длина (ДОНЧ) максимальны у бурозубок горного и предгорного районов и уменьшаются у бурозубок равнины. Значения этих признаков минимальны ($p < 0.001$) у бурозубок тундры. Соотношение высоты нижней челюсти и ее длины (ВНЧ / ДОНЧ) максимально в выборке на склоне горы

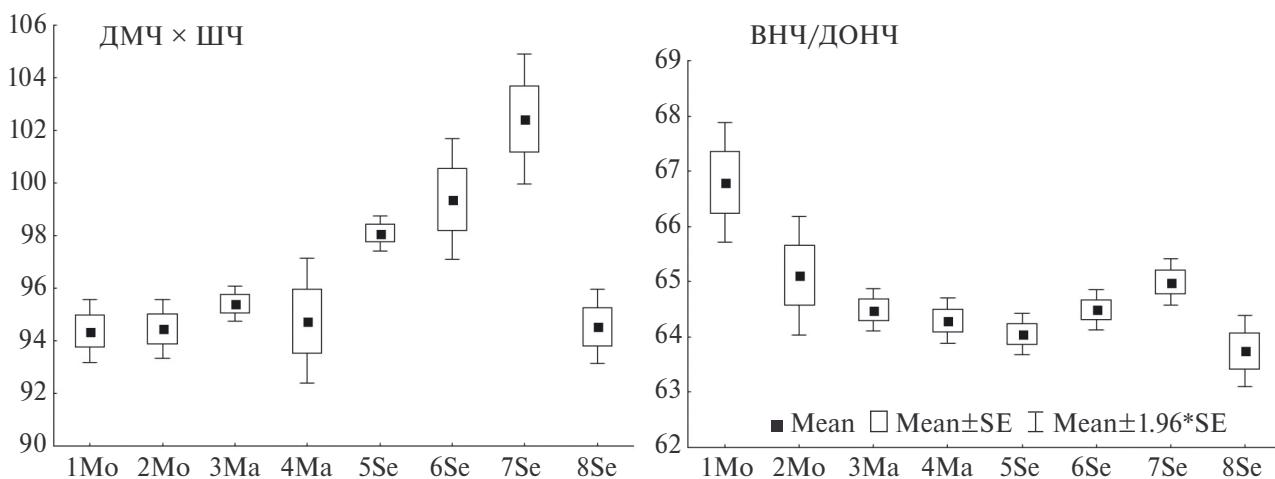


Рис. 5. Изменчивость проекции мозговой капсулы ($\text{ШЧ} \times \text{ДМЧ}$) и соотношения высоты нижней челюсти к длине ее нисходящей ветви ($\text{ВНЧ} / \text{ДОНЧ}$) у землероек разных локалитетов трех хромосомных рас. Обозначения выборок как на рис. 1.

Яныпупунер и уменьшается ($p < 0.05$) в выборке из предгорий. Минимальные значения этого индекса имеют землеройки равнинных и тундровых популяций ($p < 0.001$). Длина нижней челюсти (ДОНЧ) и длина нижнего зубного ряда (ДНЗР) изменяются сходным образом (коррелятивно связанны).

Раса Мантурово широко распространена от верховий Вычегды до Верхней Волги в зоне средней тайги (рис. 1). Несмотря на значительную удаленность выборок Раменье (3Ма) и Дань (4Ма), достоверных различий по всем промерам между ними не обнаружено. По промерам длины и ширины черепа бурозубки расы Мантурово сходны с выборкой расы Серов (Якша) на равнине и крупнее бурозубок из тундры Воркуты ($p < 0.001$). По площади проекции мозговой капсулы ($\text{ШЧ} \times \text{ДМЧ}$) выборки расы Мантурово сходны с выборками расы Серов из тундры Воркуты и достоверно меньше бурозубок расы Серов из зоны тайги (табл. 1, рис. 4, 5).

Средние значения высоты нижней челюсти (ВНЧ) в выборках расы Мантурово оказались самыми низкими по сравнению с другими расами, за исключением расы Серов в тундре. Размеры длины нижней челюсти (ДОНЧ) и длины нижнего зубного ряда (ДНЗР) бурозубок расы Мантурово также значительно меньше, чем у бурозубок расы Серов на равнине ($p < 0.001$) и не отличаются от бурозубок этой расы из тундры. При этом по соотношению высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ) выборки расы Мантурово сходны с выборками расы Серов на равнине и в предгорьях, но достоверно меньше, чем в горах ($p < 0.01$)

и превосходят бурозубок расы Серов из тундры ($p < 0.05$).

Раса Москва. Ареал расы Москва ограничен междуречьем Верхней Волги и Оки на запад до верховий Днепра и Западной Двины (рис. 1). По длине черепа (КБД) обе выборки бурозубок этой расы сходны с самыми мелкими бурозубками расы Серов из тундры Воркуты и достоверно отличаются от других выборок расы Серов и Мантурово ($p < 0.05$). Однако по ширине мозговой капсулы бурозубки расы Москва превышают мелких бурозубок расы Серов из тундры ($p < 0.05$) и сходны с бурозубками расы Мантурово и расы Серов средней тайги на равнине. В то же время мозговая капсула (ДМЧ) бурозубок расы Москва оказывается достоверно укороченной по сравнению с бурозубками расы Мантурово и даже бурозубками расы Серов из тундры Воркуты ($p < 0.001$). Индекс величины мозговой капсулы ($\text{ШЧ} \times \text{ДМЧ}$) в расе Москва такой же, как в расах Мантурово и Серов из тундры и значительно меньше, чем в расе Серов из горной тайги ($p < 0.001$) (табл. 1, рис. 5).

Внутри расы Москва землеройки обоих локалитетов по высоте нижней челюсти (ВНЧ) не различаются. Однако по длине основания нижней челюсти (ДОНЧ) отмечены достоверные различия ($p < 0.001$). Нисходящая ветвь нижней челюсти укорочена у зверьков из Звенигорода. Значения индекса ВНЧ / ДОНЧ у бурозубок из еловово-широколиственных лесов выше, чем у землероек из южно-сосновых лесов ($p < 0.05$) (табл. 1, рис. 5).

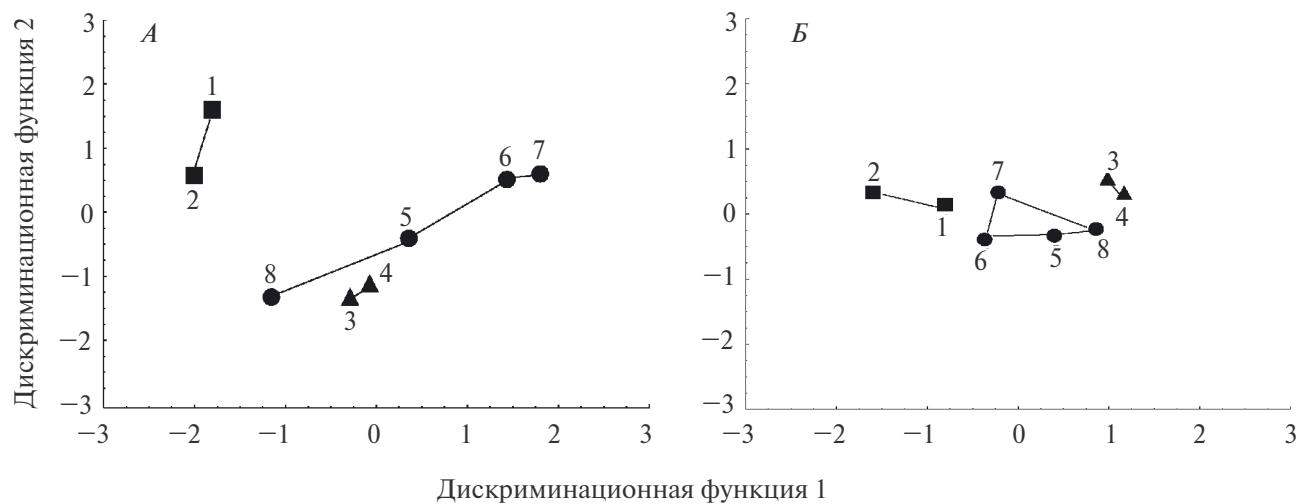


Рис. 6. Положение центроидов выборок обыкновенной бурозубки в пространстве первых двух дискриминантных функций. Обозначения выборок на рис. 1. Квадраты – раса Москва, кружки – раса Серов, треугольники – раса Мантурово. Положение центроидов выборок: *А* – по морфометрическим признакам, *Б* – по индексам морфометрических признаков.

Анализ хромосомных рас по совокупности признаков: дискриминантный анализ

Размерные признаки. Дискриминантный анализ по комплексу промеров черепа показал, что большую часть различий описывают первые две дискриминантные функции (комбинации переменных),

которые объясняют 91.2% изменчивости исходных данных (табл. 2). Из них 58.9% дискриминирующей мощности приходится на первую функцию. Наибольший вклад в нее вносит один признак – кондилобазальная длина, на что указывает высокое значение его коэффициента (0.944). В различии выборок по второй канонической функции (32.3%

Таблица 2. Вклад признаков черепа в морфологическую дифференциацию обыкновенной бурозубки (стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций)

Промеры	Канонические дискриминантные функции		
	I	II	III
КБД	+0.944	-0.910	-0.078
ШЧ	-0.131	+0.432	+0.138
ДЛЧ	-0.243	+0.045	+0.892
ДМЧ	-0.032	+0.092	-0.318
ВНЧ	-0.041	+0.606	-0.024
ДОНЧ	-0.036	+0.669	-0.085
ДНЗР	+0.423	+0.201	-0.116
Изменчивость, %	58.9	32.3	6.1
Индексы	Канонические дискриминантные функции		
	I	II	III
ШЧ/КБД	-0.190	-0.054	0.108
ДЛЧ/КБД	0.077	0.666	-0.261
ДМЧ/КБД	0.064	-0.334	-0.069
ВНЧ/КБД	-0.653	0.116	0.612
ДОНЧ/КБД	-0.680	-0.020	-0.225
ДНЗР/КБД	-0.116	-0.327	-0.690
Изменчивость, %	73.2	17.3	6.6

в общей изменчивости) важная роль принадлежит также кондилобазальной длине (0.910) и размерам нижней челюсти – высоте (0.606) и длине (0.669), несколько меньшая роль – ширине черепа (ШЧ). По третьей канонической функции высокие значения имеет длина лицевой и мозговой части черепа (ДЛЧ и ДМЧ) (табл. 2). Таким образом, основные рассматриваемые в статье параметры можно считать ключевыми признаками, дифференциирующими сравниваемые группы.

Вдоль первой канонической оси происходит уменьшение длины черепа (КБД) от наиболее крупных выборок расы Серов до выборок расы Москва и мелких бурзубок расы Серов из тундры (рис. 6A). В пространстве двух дискриминантных функций две близкие по расстоянию Махаланобиса выборки расы Москва (1.99) оказались наиболее удалены от выборок рас Серов и Мантурово. Минимальная дистанция центроидов выборок расы Москва от наиболее близкой выборки расы Серов из тундры (8Se) составляет 9.38, а от выборок расы Мантурово 6.05–10.73. Также обособились близко расположенные выборки расы Серов 6Se и 7Se (1.44) из предгорных и горных экосистем даже от географически ближайшей выборки (5Se) на дистанцию 3.76. Две выборки расы Мантурово из экосистемы средней тайги оказались близко расположенными к выборкам расы Серов из этой же экосистемы (5Se) и тундры (8Se) (рис. 6A, табл. 3). Самые большие расстояния Махаланобиса отмечены в выборках расы Серов из разных экосистем и минимальны в расе Мантурово из одной экосистемы.

Индексы

Анализ совокупности индексов промеров по отношению к размерам черепа (КБД) показал в целом значительно меньшие расстояния Махаланобиса между выборками, по сравнению с расстояниями по совокупности промеров, как и следовало ожидать (рис. 6Б, табл. 3). Большую часть морфологической

изменчивости (90.5%) в этом случае объясняют две статистически значимые дискриминантные функции. Из них 73.2% дискриминирующей мощности приходится на первую функцию. Наибольший вклад в нее вносят индексы высоты нижней челюсти, ВНЧ / КБД, (0.653) и ее длины, ДОНЧ / КБД, (0.680). В различие выборок по второй канонической функции (17.3% в общей изменчивости) заметная роль принадлежит только индексу длины лицевой части черепа, ДЛЧ / КБД, (0.666).

Можно отметить как сходство, так и различия выборок при сравнении совокупности абсолютных значений промеров и индексов (рис. 6A и 6Б). По первой канонической оси расходятся все три расы, хотя обособление хромосомных рас по размерным группам выражено слабо, что объясняется и небольшими расстояниями Махаланобиса между выборками каждой расы. Так, расстояние Махаланобиса между выборками расы Москва составляет 1.87 единиц, между выборками расы Серов – от 0.71 до 1.76, между выборками расы Мантурово – 0.21. Максимальной оказалась дистанция между выборками расы Москва (Звенигород и Конаково), что может объясняться различием индексов нижней челюсти (ДОНЧ / КБД) ($p < 0.05$) из-за укороченной нижней челюсти в выборке Звенигорода.

По первой дискриминантной оси наиболее удалены центроиды рас Москва и Мантурово, а центроиды выборок расы Серов занимают промежуточное положение. Следует отметить, что расстояние Махаланобиса между выборками расы Мантурово, как по промерам, так и по индексам, остается минимальным по сравнению с другими расами (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

При обсуждении вопросов адаптивных морфологических изменений популяций следует оценить время накопления морфометрических различий

Таблица 3. Расстояние Махаланобиса между выборками

	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.99	6.63	6.05	7.17	13.76	15.39	4.91
2Mo	1.87		10.73	10.29	8.94	12.97	15.47	9.38
3Ma	3.83	8.22		0.19	2.05	6.49	8.44	2.08
4Ma	3.95	8.47	0.21		2.11	7.25	8.95	1.59
5Se	2.53	4.90	1.98	1.60		3.76	3.69	3.26
6Se	1.46	2.41	2.10	2.25	1.18		1.44	12.69
7Se	1.52	3.42	3.13	2.99	0.44	1.32		13.23
8Se	3.84	7.98	1.13	0.63	0.71	2.57	1.76	

Примечание. Над диагональю – по абсолютным значениям промеров, под диагональю – по индексам.

хромосомных рас, популяций из разных экосистем и степень изолированности современных хромосомных рас. Накопление хромосомных перестроек в популяциях обыкновенной бурозубки продолжалось на протяжении всего плейстоцена, последних 2 млн лет. Обыкновенная бурозубка имеет 14% общих хромосомных перестроек с другими близкими криптическими видами (*S. coronatus* Millet, *S. satunini* Ogn. и *S. antinorii* Bon.), которые отделились от обыкновенной бурозубки в середине или во второй половине плейстоцена, 0.99 (1.46–0.58) млн лет назад (Mackiewicz et al., 2017). Следовательно, современные хромосомные расы формировались, вероятнее всего, на протяжении второй половины плейстоцена – в неоплейстоцене (последние 700–800 тыс. лет).

В кариотипической и морфологической эволюции популяций важную роль играли периодические изменения климата Земли в неоплейстоцене, оледенения и теплые межледниковые, повторявшиеся в среднем каждые 100 тыс. лет (Petit et al., 1999). Периодические значительные изменения ареалов популяций и изоляция малых популяций приводили к формированию мономорфных по кариотипу хромосомных рас при прохождении популяций через “бутылочные горлышки”. Поэтому достаточно уверенно можно утверждать о монофилетическом происхождении, от одной малой изолированной популяции, всех современных популяций мономорфной по кариотипу хромосомной расы, независимо от их генных или морфологических различий, поскольку поток генов не влияет на хромосомные перестройки (Орлов и др., 2017).

Узкие гибридные зоны между хромосомными расами не препятствуют распространению генетических мутаций (Horn et al., 2012). В гибридных зонах между мономорфными хромосомными расами индекс ассортативности (R), доля скрещиваний между особями одной хромосомной расы, достигает 0.85–0.96. Такая доля скрещиваний оказывается достаточной для поддержания стабильности узкой гибридной зоны, но недостаточной для полной изоляции хромосомных рас. Только увеличение индекса ассортативности до 0.995 прерывает поток генов в гибридной зоне криптических видов *Sorex araneus* L. и *S. antinorii* Bon. (Орлов и др., 2019). Неполная изоляция хромосомных рас приводит к выравниванию частот митохондриальных генов по ареалу обыкновенной бурозубки (Ratkiewicz et al., 2002; Распопова, Щипанов, 2011; Григорьева и др., 2015). Тем не менее в исследованиях межрасовой морфологической изменчивости постоянно отмечается определенная согласованность между морфологической и кариотипической изменчивостью (Chętnicki et al., 1996; Polyakov et al., 2002; Okulova et al., 2007; Орлов и др., 2013; Shchipanov et

al., 2014), и в настоящем исследовании. Сохраняющиеся морфологические различия между частично изолированными хромосомными расами с мономорфными кариотипами можно объяснить естественным отбором, который поддерживает исходный морфотип хромосомной расы. Этот морфотип формировался в малой изолированной популяции параллельно с фиксацией хромосомных перестроек. В то же время отбор способен корректировать морфотип популяции в изменяющихся экосистемах на ареале хромосомной расы.

На максимуме последнего ледниковья (LGM, 24–17 тыс. лет назад) остатки обыкновенной бурозубки обнаружены на большей части внеледниковой области Восточной Европы в экосистемах тундр и тундро-лесостепи и, с повышенной частотой, в тундро-лесостепи Среднего и Южного Урала (Маркова, Пузаченко, 2008). На морфологическую эволюцию популяций обыкновенной бурозубки в Восточной Европе наибольшее влияние могла оказать замена в ее ареале плейстоценовых экосистем лесными экосистемами голоцен (10 тыс. лет – современность). В лесных почвах изменился спектр кормов обыкновенной бурозубки, увеличилась доля крупных и подвижных почвенных беспозвоночных. По усредненным данным, в экосистемах Голарктики сухая масса крупных олигохет (преимущественно, дождевых червей) увеличивается в зоне хвойных лесов, по сравнению с зоной тундр, с 330 до 450 мг на 1 м². Но особенно значительно, на порядок, сухая масса крупных олигохет увеличивается в луговых местообитаниях (производных от лесных) до 3100 мг на 1 м² и в хвойно-широколиственных до 5300 мг на 1 м² (Petersen, Luxton, 1982).

Обыкновенная бурозубка использует широкий спектр кормов, а ее “рацион соответствует составу беспозвоночных данного региона и биотопа” (Долгов, 1985 с. 54). Например, частота встречаемости многоножек (Mugilapoda) в питании обыкновенной бурозубки в разных частях ареала варьирует от 1.8 до 3.6%, но в Печоро-Ильчском заповеднике она достигает 12% (Бобрецов, 2004), что обусловлено высокой численностью этой группы почвенных беспозвоночных в этом регионе (Колесникова, Конакова, 2019). Поэтому в зависимости от состава почвенных беспозвоночных в данном районе можно оценить обилие и доступность кормовых ресурсов в рационе обыкновенной бурозубки и оценить применимость “правила ресурсов” (McNab, 2010).

Появление в рационе бурозубок крупных и подвижных беспозвоночных (например, жуков и дождевых червей) требует значительно больших усилий сжатия челюстей (F_{cJ}) (Зайцев, 2005). С новым типом питания могут быть связаны адаптивные изменения как размеров тела, так

и челюстного аппарата. В литературе отмечалась общая тенденция увеличения размеров тела с увеличением размеров черепа (Васильев и др., 2004). Поэтому увеличение размеров черепа может служить показателем увеличения размеров тела и относительного уменьшения поверхности тела, как и предполагалось ранее (Щипанов и др., 2011). В более суровых климатических условиях включение в рацион крупных беспозвоночных позволяет увеличить массу тела и теплопродукцию, а относительное уменьшение поверхности тела снижает теплоотдачу и оптимизирует метаболизм согласно правилу Бергмана.

Раса Серов. В расе Серов дискриминантный анализ по совокупности промеров черепа показал самые большие расстояния Махаланобиса между исследованными выборками (табл. 2). Столь значительные различия выборок расы Серов объясняются значительными различиями местообитаний популяций этой расы.

Бурозубки расы Серов из зональной кустарниковой тундры достоверно отличаются мелкими размерами от других исследованных популяций этой расы. Судя по небольшой мозговой капсуле (промеры ДМЧ и ШЧ), у них уменьшена масса височного мускула (*Fmt*). Столь же мелкие размеры мозговой капсулы характерны для выборки бурозубок из кустарниковой тундры близ побережья Печорской губы (хромосомная раса не определена) (Бobreцов и др., 2020). Кроме того, землеройки из тундры отличаются минимальным соотношением высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ). Следовательно, малая масса височного мускула не компенсируется увеличением плеча силы височного мускула (l_1).

Для кустарниковой тундры окрестностей Воркуты отмечалось полное отсутствие дождевых червей (Козловская, 1955). Их крайне низкая численность характерна для всей Большеземельской тундры Северо-Востока Европы (Колесникова и др., 2023). Напротив, в кустарниковых тундрах увеличена численность личинок двукрылых и крупных энхитреид. Эта особенность экосистемы вполне согласуется с мелкими размерами и относительно слабым челюстным аппаратом обыкновенной бурозубки из тундры Воркуты.

По сравнению с бурозубками тундры в выборках расы Серов из северной тайги склона горы Яныпупунер отмечено не только увеличение мозговой капсулы (площади крепления височного мускула) и, вероятно, его массы, но и плеча силы височного мускула (l_1), поскольку увеличена высота нижней челюсти по отношению к ее длине (ВНЧ / ДОНЧ). В горных лесах Северного Урала численность дождевых червей значительна, 25–39 экз. на 1 м² (Гераськина, 2016). Максимальное число

дождевых червей показано в высокотравных лесах горно-таежного пояса горы Яныпупунер (83 экз. на 1 м²) (Шашков, Камаев, 2010).

Высокая численность дождевых червей характерна только для горных лесов западного макросклона Северного Урала, задерживающих атлантические осадки. В предгорьях численность дождевых червей уменьшается до 4–9 экз. на 1 м². В питании бурозубок сокращается доля дождевых червей (с 49.5 до 36.6%) и имаго насекомых (с 30.2 до 22.7%), объектов питания, требующих увеличенной силы сжатия челюстей. Одновременно, по сравнению с горными популяциями, в питании бурозубок увеличивается доля пауков (с 4.8 до 18.0%) и личинок насекомых (с 10.7 до 25.6%) (Бobreцов, 2004). С изменением рациона питания в популяциях бурозубок предгорий уменьшается мозговая капсула по сравнению с горными популяциями.

Численность дождевых червей в таежных лесах европейской части России низкая, и видовой состав беден (Перель, 1979). В равнинной тайге Республики Коми численность дождевых червей меньше, чем в предгорной, и колеблется от 1.6 до 6.4 экз. на 1 м² (Акулова и др., 2017). Соответственно, в выборке расы Серов на равнине отмечено уменьшение мозговой капсулы, уменьшена также высота нижней челюсти по отношению к ее длине, следовательно, уменьшаются масса височного мускула и сила сжатия челюстей.

Представленные данные показывают, что в экосистемах с высокой численностью видов почвенной мезофауны – дождевых червей и насекомых – преимущество будут иметь бурозубки с увеличенной силой сжатия челюстей (*Fсж*). Показателем увеличения силы сжатия челюстей *Fсж* может служить увеличение мозговой капсулы, а также увеличением высоты нижней челюсти (ВНЧ) по отношению к ее длине (ДОНЧ) (соотношения плеч челюстного рычага, l_1 / l_2).

“Правило ресурсов” Макнаба (McNab, 2010) соблюдается во всех популяциях расы Серов, в районах с более богатыми кормовыми ресурсами размеры бурозубок увеличиваются. Оптимизация теплопродукции и теплоотдачи за счет относительного уменьшения поверхности тела в более суровых климатических условиях (правило Бергмана) реализуется только в районах с богатыми кормовыми ресурсами. Размеры бурозубок увеличиваются в предгорных и горных популяциях. В тундровых популяциях, расположенных значительно севернее (67° N), размеры бурозубок, напротив, уменьшаются, следовательно, нарушаются оптимизация теплопродукции и теплоотдачи. Такое отклонение от правила Бергмана объясняется особенностями кормовых ресурсов в зоне тундры.

Раса Мантурово. В расе Мантурово показаны самые близкие расстояния Махаланобиса как по совокупности промеров, так и совокупности индексов промеров (табл. 2). По размерам мозговой капсулы бурозубки в выборках расы Мантурово сходны с самыми мелкими землеройками расы Серов из тундры, а по соотношению высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ) – с расой Серов на равнине и предгорьях. Поэтому уменьшение массы височного мускула в расе Мантурово может несколько компенсироваться увеличением плеча силы височного мускула (I_1). Отдельно следует отметить удивительное сходство краниометрических показателей двух географически удаленных выборок расы Мантурово из зоны средней тайги Республики Коми и Архангельской области, связанное, вероятнее всего, со сходством местообитаний, характеризующихся низкой численностью дождевых червей в экосистемах средней тайги Европейского Севера (Перель, 1979, табл. 34).

Раса Москва. В расе Москва две исследованные выборки характеризуются небольшим расстоянием Махаланобиса по совокупности промеров и одним из самых больших расстояний по индексам промеров. По индексам промеров раса Москва значительно дистанцируется от соседней и близкой по размерам черепа расе Мантурово (рис. 6Б). Местообитания двух исследованных популяций расы Москва различаются почвенной мезофауной. В елово-широколиственных лесах численность дождевых червей высокая (более 100 экз. на 1 м²), а в южно-таежных сосновых-черничниках численность дождевых червей ниже (Перель, 1979).

По размерам мозговой капсулы бурозубки расы Москва не отличаются достоверно от бурозубок расы Серов кустарниковой тундры, поэтому, можно предположить, что эти расы не различаются и по массе височного мускула. Но сила сжимания челюстей зависит не только от массы и структуры височного мускула, но и от соотношения плеч его рычага. В выборке бурозубок расы Москва из хвойно-широколиственных лесов (Звенигород) увеличение силы сжимания челюстей может быть достигнуто увеличением плеча I_1 (коррелирует с высотой нижней челюсти) и уменьшением плеча I_2 (коррелирует с длиной нижней челюсти), поэтому сила сжимания челюстей расы Москва достаточно для того, чтобы прокусить кожу человека.

Часто полагают, что размеры тела землероек определяются продуктивностью среды обитания, а климатические факторы (температура, осадки) влияют на размеры землероек опосредованно (Ochocinska, Taylor, 2003; Yom-Tov, Yom-Tov, 2005; Frafjord, 2008; McNab, 2010; Prost et al., 2013; Щипанов и др., 2016). В популяциях расы Москва “правило ресурсов” заметно нарушается.

В оптимальных по кормовым ресурсам местообитаниях в хвойно-широколиственных лесах (55° N) размеры черепа бурозубок меньше, чем размеры черепа в расе Мантурово в средней тайге и значительно меньше, чем в горных популяциях расы Серов. Нарушение “правила ресурсов”, вероятно, связано с оптимизацией метаболизма в этих самых южных из исследованных выборок, что соответствует правилу Бергмана. В более комфортных по температуре и кормовым ресурсам местообитаниях хвойно-широколиственных лесов размеры бурозубок не увеличиваются в отличие от размеров бурозубок, обитающих в условиях более холодного климата, также с высокой численностью дождевых червей на западных склонах Уральских гор. Наши данные показывают, что климатические условия способны прямо влиять на размеры тела бурозубок, а не только опосредованно через продуктивность среды, подтверждая правило Бергмана.

Мелкие размеры черепа и предположительное увеличение плеча силы височного мускула (I_1) по отношению к плечу силы сокращения челюстей (I_2) характерны для бурозубок всех хромосомных рас зоны хвойно-широколиственных лесов, от Прибалтики до междуречья Верхней Волги и Оки. В этой зоне средние значения кондилобазальной длины черепа варьируют от 17.95 до 18.40 мм, а отношения высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ) в пределах 65–68% в расах Санкт-Петербург, Западная Двина и Селигер (Орлов и др., 2013).

Замена тундровых местообитаний обыкновенной бурозубки – лесными, при переходе от плейстоцена к голоцену (10–8 тыс. лет назад), не привела к увеличению размеров черепа бурозубок в лесной зоне, в том числе в елово-широколиственных лесах с высокой численностью жуков и дождевых червей. Увеличение размеров черепа обыкновенной бурозубки отмечено только в отдельных горных регионах лесной зоны с высокой численностью дождевых червей и повышенной влажностью при низких температурах. Современная горная экоморфа расы Серов эволюционировала в формировавшейся с начала голоцена северной темнохвойной тайге в условиях большого количества осадков на западном массиве Уральских гор.

Популяции с крупными размерами черепа (кондилобазальная длина, 18.7–19.8, M = 19.4 мм) известны на северо-западных склонах Алтая и Западных Саян, также задерживающих атлантические осадки. Предлагалось выделить такие популяции в отдельный подвид (Юдин, 1989). На Алтае горные почвы обильно населены дождевыми червями с численностью 100 и более на 1 м² в пределах высот от 700 до 1800 м над ур. м. (Соколов, 1956).

Крупная экоморфа обыкновенной бурозубки из последнего ледникового Центральной Европы, видовая принадлежность которой была установлена по особенностям древней ДНК (Prost et al., 2013), возникла, вероятнее всего, в условиях близких к местообитаниям горных бурозубок расы Серов. На сходство климатических условий плеистоценовой экоморфы и современной расы Серов указывает совместное обитание с тундровой бурозубкой (*S. tundrensis* Merr., выделена из неарктического вида *S. arcticus* Kerr (Долгов, 1985)), широко распространенной в настоящее время от Западного Предуралья в восточной части Палеарктики.

Дискриминантный анализ по совокупности функционально важных промеров черепа (их абсолютных величин) показал, что различия выборок связаны как с условиями местообитаний популяций в различных экосистемах, так и с общим происхождением, принадлежностью к одной хромосомной расе. Значительная дифференциация четырех популяций расы Серов (рис. 6A, табл. 2), несомненно, связана с формированием в голоцене на ареале этой расы различных экосистем средней и северной тайги при сохранении экосистем кустарниковой тундры, а дифференциация двух выборок расы Москва — с формированием в ее ареале сосновых лесов южной тайги и елово-широколиственных. Сходство двух географически удаленных выборок расы Мантурово вероятнее всего можно объяснить длительным сохранением экосистем равнинной средней тайги на значительной части ареала этой расы. Только выборки расы Москва показывают удаление от общей области центроидов рас Серов и Мантурово на максимальные расстояния Махаланобиса (рис. 6A; табл. 2).

Напротив, дискриминантный анализ по совокупности индексов промеров по отношению к кондилобазальной длине черепа показал различия выборок, связанные с общим происхождением популяций, их принадлежностью к одной хромосомной расе. Хотя расстояния по Махаланобису между центроидами трех рас невелики, но также малы и расстояния между центроидами каждой расы. Поэтому добавление новых выборок вряд ли изменит общий вывод о сохраняющихся морфотипах каждой из этих трех рас. Филогенетически эти расы максимально удалены, потому что относятся к трем разным кариотипическим группам (KG) хромосомных рас: WEKG — раса Москва, NEKG — раса Серов и EEKG — раса Мантурово (Wójcik et al., 2002). Дальнейшие исследования покажут, насколько различаются морфометрические особенности хромосомных рас в пределах каждой кариотипической группы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере монофилетических по происхождению популяций хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Серов, Мантурово и Москва) показаны адаптивные изменения челюстного аппарата и размеров черепа землероек в различных экосистемах. Адаптивные особенности черепа сопоставлены с ресурсом почвенной мезофауны в популяциях из различных экосистем, различающихся климатическими условиями.

В суровых климатических условиях кустарниковой тундры района Воркуты ($67^{\circ}29' N$), с крайне низкой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы, относительно низкая высота нижней челюсти. Поэтому следует ожидать мелких размеров височного мускула и силы его сокращения (*F_{mt}*), а при коротком плече его силы (*I₁*), также малой силы сжимания челюстей (*F_{cj}*) по сравнению с бурозубками из других локалитетов. В экосистеме тундры подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и нарушается правило Бергмана (оптимизация метаболизма за счет относительного уменьшением поверхности тела).

В суровых климатических условиях горного района северной тайги ($62^{\circ}05' N$, 520–650 м над ур. м.), с высокой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны крупные размеры черепа и мозговой капсулы, а также увеличение относительной высоты нижней челюсти. Поэтому следует ожидать увеличение массы и силы сокращения височного мускула (*F_{mt}*) при удлиненном плече его силы (*I₁*) и, как следствие, увеличения силы сжатия челюстей (*F_{cj}*). В горной тайге подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и правило Бергмана.

В суровых климатических условиях бурозубки с крупными размерами тела будут иметь преимущество, связанное с оптимизацией метаболизма за счет увеличения массы тела и относительного уменьшения его поверхности (подтверждается правило Бергмана), но при условии высокой численности крупных видов почвенной фауны (подтверждается правило ресурсов Макнаба).

В оптимальных климатических условиях елово-широколиственных лесов ($55^{\circ}44' N$) с высокой численностью дождевых червей для бурозубок расы Москва характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы. Поэтому следует ожидать уменьшения массы и силы сокращения височного мускула (*F_{mt}*). Но меньшая сила височного мускула компенсируется удлинением плеча его силы (*I₁*) (увеличенна высота и уменьшена длина челюсти), поэтому сила сжатия челюстей (*F_{cj}*) не уменьшается. С оптимизацией метаболизма связаны и мелкие размеры бурозубок в более комфортных по температуре

местообитаниях – подтверждается правило Бергмана, но нарушается правило ресурсов Макнаба.

Результаты исследования показывают, что климатические условия способны прямо влиять на размеры тела бурозубок, подтверждая правило Бергмана, а не только опосредованно через продуктивность среды. Этот вывод следует рассматривать как предварительный, нуждающийся в подтверждении на популяциях других хромосомных рас.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Печоро-Ильчского государственного природного заповедника и Нижегородского государственного университета имени Н. И. Лобачевского (Арзамасский филиал). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В статье использованы выборки черепов из коллекции Зоологического музея МГУ и данные из статьи Бобрецова А. В. (Бобрецов и др., 2020). В работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулова Л. И., Долгин М. М., Колесникова А. А., 2017. Распространение и численность дождевых червей (Lumbricidae) в подзоне средней тайги Республики Коми // Вестник Института биологии КН УРО РАН. № 1. С. 4–16.*
- Бобрецов А. В., 2004. Обыкновенная бурозубка // Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. С. 46–64.*
- Бобрецов А. В., Куприянова И. Ф., Калинин А. А., Петров А. Н., Павлова С. В., Щипанов Н. А., 2012. Морфологическая дифференциация обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на северо-востоке Европейской части России // Зоологический журнал. Т. 91. № 5. С. 605–618.*
- Бобрецов А. В., Петров А. Н., Быховец Н. М., Щипанов Н. А., 2020. Краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) на Северо-Востоке Европейской части России: оценка влияния разных факторов // Зоологический журнал. Т. 99. № 6. С. 670–683.*

Васильев А. Г., Фалеев В. И., Галактионов Ю. К. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд. испр. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.

Васильев А. Г., Шарова Л. П., 1992. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. С. 94–108.

Гераськина А. П., 2016. Население дождевых червей (Lumbricidae) в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника // Зоологический журнал. Т. 95. № 4. С. 394–405.

*Григорьева О. О., Борисов Ю. М., Стажеев В. В., Балакирев А. Е., Кривоногов Д. М., Орлов В. Н., 2015. Генетическая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. Т. 51. № 6. С. 711–723.*

Долгов В. А., 1985. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во Моск. ун-та. 221 с.

Зайцев М. В., 2005. Эколо-морфологические особенности функционирования жевательного аппарата землероек // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 135–145.

Козловская Л. С., 1955. К характеристике почвенной фауны Большеземельской тундры // Доклады АН СССР. Нов. сер. Т. 104. № 3. С. 485–486.

Колесникова А. А., Конакова Т. Н., 2019. Почвенная мезофауна boreальных лесов европейского северо-востока России // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 18. № 5. С. 312–319.

Колесникова А. А., Долгин М. М., Акулова Л. И., 2023. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) Республики Коми // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. С. 19–36.

Маркова А. К., Пузаченко А. Ю., 2008. Комплексы млекопитающих максимальной стадии последнего оледенения (Last Glacial Maximum – LGM) (<=24 – >=17 тыс. лет назад) // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 91–116.

Никольский В. С., 1983. Строение жевательного аппарата землероек (Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 62. № 7. С. 1077–1086.

Никольский В. С., 1990. Адаптивные преобразования костно-мышечной системы в эволюции Soricomorpha // Зоологический журнал. Т. 69. № 3. С. 81–90.

*Орлов В. Н., Кривоногов Д. М., Черепанова Е. В., Щегольков А. В., Григорьева О. О., 2019. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах между хромосомными расами обыкновенной бурозубки, *Sorex**

- araneus* L. (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 139. С. 315–325.
- Орлов В.Н., Сычева В.Б., Черепанова Е.В., Борисов Ю.М., 2013. Краинометрические различия контактирующих хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) как следствие их ограниченной гибридизации // Генетика. Т. 49. № 4. С. 479–490.
- Орлов В.Н., Черепанова Е.В., Кривоногов Д.М., Щегольков А.В., Борисов Ю.М., 2017. Зональные и рефугиальные этапы в эволюции видов: пример обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 137. № 2. С. 119–134.
- Орлов В.Н., Крищук И.А., Черепанова Е.В., Борисов Ю.М., 2023. Направленная эволюция кариотипа обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Успехи современной биологии. Т. 143. № 1. С. 52–67.
- Павлова С.В., Тумасьян Ф.А., Щипанов Н.А., 2014. Разнообразие хромосомных вариантов у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) на Европейской территории России // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 555–563.
- Перель Т.С., 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука. 272 с.
- Распопова А.А., Щипанов Н.А., 2011. Изменчивость участка цитохрома b в разных хромосомных расах и популяциях обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758 // Генетика. Т. 47. № 4. С. 527–536.
- Соколов А.А., 1956. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР. 262 с.
- Тюрин В.В., Щеглов С.Н., 2015. Дискриминантный анализ в биологии: монография. Краснодар: Кубанский государственный университет. 126 с.
- Шашков М.П., Камаев И.О., 2010. Население дождевых червей темнохвойных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожная (приток р. Печора) // Труды Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар. Вып. 16. С. 204–207.
- Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Павлова С.В., 2011. Межрасовая и межпопуляционная изменчивость фенотипических (краинальных) признаков обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L., 1758) // Генетика. Т. 47. № 1. С. 76–86.
- Щипанов Н.А., Сычёва В.Б., Тумасьян Ф.А., 2016. Морфометрические дистанции и структурирование населения обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Lipotyphla: Soricidae) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 5. С. 511–524.
- Юдин Б.С., 1989. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука. 547 с.
- Chętnicki W., Fedyk S., Banaszek A., Szalaj K.A., Ratkiewicz M., 1996. Morphometrical characteristics of the common shrew (*Sorex araneus* L.) from interracing hybrid zones // Hereditas. V. 125. P. 201–207.
- Dötsch C., 1985. Masticatory function in schrews (Soricidae) // Acta Zoologica Fennica. V. 173. P. 231–235.
- Frafjord K., 2008. Can environmental factors explain size variation in the common shrew (*Sorex araneus*)? // Mammalian Biology. V. 73. № 6. P. 415–422.
- Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P.M., Bulatova N. Sh. et al., 2012. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Evolution. V. 66. P. 882–889.
- Mackiewicz P., Moska M., Wierzbicki H. et al., 2017. Evolutionary history and phylogeographic relationships of shrews from *Sorex araneus* group // PLoS One. V. 12. e0179760.
- McNab B.K., 2010. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule // Oecologia. V. 164. № 1. P. 13–23.
- Mishta A., 2007. Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Ukraine, in relation to geoclimatic factors and karyotype // Russian Journal Theriology. V. 6. № 1. P. 51–62.
- Nováková L., Vohralík V., 2017. Age and sex skull variation in a model population of the common shrew (*Sorex araneus*) // Folia Zoologica. V. 66. № 4. P. 254–261.
- Ochońńska D., Taylor J.R.E., 2003. Bergmann's rule in shrews: geographical variation of body size in Palearctic *Sorex* species // Biological Journal of the Linnean Society. V. 78. № 3. P. 365–381.
- Okulova N.M., Balakirev A.E., Orlov V.N., 2007. Cranio-metrical characteristics of some *Sorex araneus* chromosomal races // Russian Journal of Theriology. V. 6. № 1. P. 63–71.
- Orlov V.N., Kozlovsky A.I., Okulova N.M., Balakirev A.E., 2007. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // Russian Journal of Theriology. V. 6 (1). P. 97–104.
- Pavlova S.V., Shchipanov N.A., 2018. New karyotypes of the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) at the northern periphery of the species range in European Russia // Mammal Research. V. 63. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0409-6> (дата обновления: 25.02.2019).
- Petersen H., Luxton M., 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // Oikos. V. 39. № 3. P. 287–388.
- Petit J.R., Jouzel J., Raouaud D. et al., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // Nature. V. 399. P. 429–436.
- Polly P.D., 2007. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype // Russian Journal of Theriology. V. 6. № 1. P. 73–81.

- Polyakov A. V., Onischenko S. S., Ilyashenko V. B., Searle J. B., Borodin P. M., 2002. Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of *Sorex araneus* in a zone of parapatry // Acta Theriologica. V. 47. № 4. P. 381–387.
- Prost S., Klietman J., van Kolfschoten T., Guralnick R. P., Waltari E. et al., 2013. Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews // Global Change Biol. V. 19. P. 1865–1874.
- Ratkiewicz M., Fedyk S., Banaszek A., Chętnicki K. A. W., Szałaj K. A. et al., 2002. The evolutionary history of the two karyotypic groups of the common shrew *Sorex araneus*, in Poland // Heredity. V. 88. P. 235–242.
- Shchipanov N. A., Voyta L. L., Bobretsov A. V., Kuprianova I. F., 2014. Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration // Russian Journal of Theriology. V. 13. № 2. P. 119–140.
- Searle J. B., Polly P. D., Zima J. (Eds), 2019. Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Cambridge: Cambridge University Press. 475 p.
- Wójcik J. M., Bogdanowicz W., Pucek Z., Wójcik A. M., Zalewska H., 2000. Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Poland, in relation to karyotype // Acta Theriologica. V. 45. Suppl. 1. P. 161–172.
- Wójcik J. M., Ratkiewicz M., Searle J. B., 2002. Evolution of the common shrew *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects // Acta Theriol. V. 47. Suppl. 1. P. 139–167.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov J., 2005. Global warming, Bergmann's rule and body size in the masked shrew *Sorex cinereus* Kerr in Alaska // Journal of Animal Ecology. V. 74. № 5. P. 803–808.

MCNAB'S “RESOURCE RULE” AND ADAPTIVE CHANGES IN THE SKULL OF THE COMMON SHREW (*SOREX ARANEUS* L., EULIPOTYPHLA, SORICIDAE) FROM DIFFERENT ECOSYSTEMS

V. N. Orlov^{1,*}, A. V. Bobretsov^{2,**}, D. M. Krivonogov^{3,***}, A. V. Shchegol'kov^{3,****}

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^b Pechoro-Ilych State Nature Reserve, Yaksha, Komi Republic, 169436 Russia

^c Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Arzamas Branch), Arzamas, 607220 Russia

* e-mail: orlovvic@yandex.ru

** e-mail: avbibr@mail.ru

*** e-mail: deniskrivonagov@mail.ru

**** e-mail: mister.shegolkov@yandex.ru

Adaptive features of the skull were compared with the resource of soil macrofauna in populations of three monomorphic chromosomal races of the common shrew from different ecosystems. In the severe climatic conditions of the shrubby tundra of the Vorkuta area (67°29' N), with extremely low abundance of large oligochaetes (earthworms), the population of the Serov race is characterized by small sizes of the skull and brain capsule, a relatively short arm of the temporal muscle strength, a weak jaw compression force therefore being likely. In the tundra ecosystem, McNab's “resource rule” is confirmed while Bergman's rule (optimization of metabolism by a relative reduction of the body surface area) is violated. In the severe climatic conditions of the mountainous areas of the northern taiga in the northern Urals (62°05' N, 520–650 m above sea level), with high numbers of earthworms, the Serov race is characterized by large sizes of both skull and brain capsule, a lengthened temporal muscle force arm, therefore, increased temporal muscle mass and jaw compression force thus being likely and corresponding to McNab's “resource rule” and Bergman's rule. In spruce-broadleaved forests between the Upper Volga River area and Oka River (55°44' N) with high abundance of earthworms, small sizes of the skull and brain capsule are characteristic of the Moscow race, the force of jaw compression being increased by an increase in the arm of temporal muscle strength. Under the best climatic conditions, a decreased size of the Moscow race is consistent with Bergman's rule and violates McNabb's “resource rule”. The results of the study show that climatic conditions are capable of directly affecting the body size of shrews, not only indirectly through the productivity of the environment, thus confirming Bergman's rule.

Keywords: *Sorex araneus*, monomorphic chromosomal races, morphometric differentiation, temporal muscle force, jaw compression force

Приложение. Достоверность различий средних значений отдельных признаков для разных групп

Локалитет	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
2Mo	1.0000		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
3Ma	0.3337	0.0000		1.0000	1.0000	0.0000	0.0000	0.0046
4Ma	1.0000	0.0018	1.0000		1.0000	0.0000	0.0000	0.0430
5Se	1.0000	0.0237	1.0000	1.0000		0.0000	0.0000	0.0002
6Se	0.0005	0.2499	0.0000	0.0000	0.0000		1.0000	0.0000
7Se	0.0000	0.0215	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000		0.0000
8Se	0.0247	0.0000	1.0000	0.7481	0.1757	0.0000	0.0000	

Локалитет	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.0000	0.0001	0.0054	1.0000	0.0000	0.0000	1.0000
2Mo	1.0000		0.0001	0.0129	1.0000	0.0000	0.0000	1.0000
3Ma	0.3746	0.0012		1.0000	0.0197	0.0000	1.0000	0.0000
4Ma	0.2330	0.0006	1.0000		0.7005	0.0000	1.0000	0.0015
5Se	0.0000	0.0000	0.0001	0.0003		0.0000	0.0020	0.5958
6Se	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	1.0000		0.0000	0.0000
7Se	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0001		0.0000
8Se	0.6622	0.0162	1.0000	1.0000	0.0280	0.0197	0.0000	

Локалитет	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.0000	0.0029	0.0000	1.0000	0.0240	0.0008	0.0000
2Mo	0.0018		0.0000	0.0000	0.0119	0.4066	0.0179	0.0000
3Ma	1.0000	0.0010		1.0000	0.7997	0.0000	0.0000	0.2209
4Ma	1.0000	0.0000	1.0000		0.0132	0.0000	0.0000	1.0000
5Se	0.0091	1.0000	0.0068	0.0002		0.0000	0.0000	0.0004
6Se	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		1.0000	0.0000
7Se	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000		0.0000
8Se	1.0000	0.0001	1.0000	1.0000	0.0003	0.0000	0.0000	

Примечания. В верхней таблице над диагональю – КБД, под диагональю – ШЧ; в средней таблице над диагональю – ДЛЧ, под диагональю – ДМЧ; в нижней таблице над диагональю – ВНЧ, под диагональю – ДОНЧ. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия.