



УДК 599.363.2

АНАЛИЗ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ КРОШЕЧНОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX MINUTISSIMUS* ZIMMERMANN, 1780 (LIPOTYPHILA: SORICIDAE) НА ТЕРИТОРИИ РОССИИ

Л.Л. Войта^{1, 2*}, В.Е. Омелько³ и Е.А. Петрова¹

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: mammut2003@mail.ru

²Институт природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Бутина 26, 672090 Чита, Россия; e-mail: desmana.zin@gmail.com

³Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, пр. 100-летия Владивостока 159, 690022 Владивосток, Россия; e-mail: valry@inbox.ru

РЕЗЮМЕ

Исследованы 20 географических выборок крошечной бурозубки *Sorex minutissimus* из российской части ареала вида с применением методов геометрической морфометрии и линейных промеров черепа и нижней челюсти. Изучение показало наличие достоверных различий между молодыми (сеголетки) и старыми (перезимовавшие) животными, а также отсутствие различий между молодыми самцами и самками. В работе предложен способ объединения выборок с малым числом особей и алгоритмы проверки адекватности такого объединения. Выявлены две географические группы крошечной бурозубки по форме нижней челюсти – «Западная» и «Восточная», которые объединяют выборки из европейской (*S. m. minutissimus*) и, соответственно, из восточной (*S. m. barabensis*, *S. m. abnormis*, *S. m. caudata*, *S. m. tschuktschorum*, *S. m. ussurensis*) частей ареала. Согласованность наших результатов с филогеографическими позволяет выделить два подхода к определению количества внутривидовых единиц – «филогеографический» и «экологический». На основе «экологического» подхода для российской части ареала предлагается рассматривать 7 подвидов: *S. m. minutissimus*, *S. m. barabensis*, *S. m. stroganovi*, *S. m. caudata*, *S. m. tschuktschorum*, *S. m. ussurensis*, *S. m. tscherskii*.

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, линейные промеры, морфометрическая изменчивость, фауна России, *Lipotypyla*, *Sorex minutissimus*, *Soricidae*

ANALYSIS OF THE MORPHOMETRICS VARIABILITY AND INTRASPECIFIC STRUCTURE OF *SOREX MINUTISSIMUS* ZIMMERMANN, 1780 (LIPOTYPHILA: SORICIDAE) IN RUSSIA

L.L. Voyta^{1, 2*}, V.E. Omelko³ and E.A. Petrova¹

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: mammut2003@mail.ru

²Institute of Natural Resources, Ecology and Criology of the Siberian Division of the Russian Academy of Sciences. Butina St. 26, 672090 Chita, Russia; e-mail: desmana.zin@gmail.com

³Institute of Biology and Soil Sciences of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 100-letiya Vladivostoka St. 159, 690022 Vladivostok, Russia; e-mail: valry@inbox.ru

ABSTRACT

The morphometric relationships among 20 geographical samples of *Sorex minutissimus* from the Russian part of species range were examined using geometric morphometrics and linear measurements of skull and mandible. Previous studies showed significant differences between immature and mature shrews, and no significant differences be-

*Автор-корреспондент / Corresponding author

tween immature males and females. In this paper we propose a method for combining small-sized samples and algorithms for checking the adequacy of such an association. We have identified two main geographical groups of shrews, “Western” and “Eastern”, distinguished by the shape of the mandible; these groups combine samples from the European (*S. m. minutissimus*) and East-Eurasian (*S. m. barabensis*, *S. m. abnormis*, *S. m. caudata*, *S. m. tschuktschorum*, and *S. m. ussurensis*) parts of the range. The agreement of our results with phylogeographic data allows us to distinguish two approaches to determining the amount of intraspecific units – “phylogeographic” and “environmental”. On the basis of “environmental” approach within the Russian range we propose to consider seven subspecies: *S. m. minutissimus*, *S. m. barabensis*, *S. m. stroganovi*, *S. m. caudata*, *S. m. tschuktschorum*, *S. m. ussurensis*, and *S. m. tscherskii*.

Key words: geometric morphometrics, linear measurements, Lipotyphla, morphometric variability, Russian fauna, *Sorex minutissimus*, Soricidae

ВВЕДЕНИЕ

Крошечная бурозубка *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 широко распространена в северной части Палеарктики. Ареал вида охватывает в основном территорию России, где встречается в пределах лесной, лесостепной и лесотундровой зон, от Карелии и Новгородской области на западе, до Чукотского п-ова, Камчатки, Сахалина и Южного Приморья на востоке. К югу до среднего течения рек Волги и Урала. Также крошечная бурозубка отмечена в Норвегии, Швеции, Финляндии, Эстонии в западной части ареала. На востоке, за пределами России, обитает в Японии (о. Хоккайдо), Монголии, Китае и на Корейском полуострове (Hutterer 2005; Ohdachi et al. 2012; Банникова и Лебедев 2012).

Видовой особенностью крошечной бурозубки является повсеместная низкая численность и высокая внутривидовая неоднородность, природа которой не выяснена (Строганов 1957; Попов 1960; Громов и др. 1963; Реймерс и Воронов 1963; Докучаев 1990; Большаков и др. 1996; Нестеренко 1999). Это долгое время определяло неустойчивость внутривидовой системы (Огнев 1928; Строганов 1957; Юдин 1989). Некоторым географическим формам даже придавался видовой статус (*S. tscherskii* Огнев, 1913; *S. ussurensis* Огнев, 1921), что впоследствии не было подтверждено (Строганов 1957). В настоящий момент для территории России выделяют до 9 подвидов (Юдин 1989), из которых достаточно устойчивыми внешними признаками характеризуются 7: *S. m. minutissimus* Zimmermann, 1780, *S. m. barabensis* Stroganov, 1956, *S. m. stroganovi* Yudin, 1964, *S. m. caudata* Yudin, 1964, *S. m. tschuktschorum* Stroganov, 1949, *S. m. ussurensis* Огнев, 1921, *S. m. tscherskii* Огнев,

1913. Обитание подвидов в различных биомах и определяет, по-видимому, их окрасочные и габитуальные различия. В частности, *S. m. barabensis* и *S. m. stroganovi* предпочитают лесостепные и степные местообитания в противоположность типично таежным и горно-таежным формам – *S. m. minutissimus*, *S. m. ussurensis*, или северной форме – *S. m. tschuktschorum*, обитающей в тундровых и лесотундровых биотопах (Юдин 1989; Докучаев 1990). Исследования морфологической изменчивости выборок крошечной бурозубки из Западной Сибири, Прибайкалья и Забайкалья показали (Ильяшенко и Онищенко 2003), что подвидовые признаки перекрываются и не позволяют в ряде случаев очертить область распространения той или иной формы. Эти же авторы, проанализировав широкий спектр признаков, показали наличие в Западной Сибири двух групп: длинно- и короткохвостой, каждая из которых имеет краниометрические особенности, приурочена к некоторому набору биотопов и включает определенные комбинации известных подвидов.

Исходя из этого, необходимо уточнить внутривидовую структуру вида в пределах большей части ареала, определить количество валидных подвидов и связи между ними с привлечением методов многомерной статистики и геометрической морфометрии (ГМ) формы черепа и нижней челюсти.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Был изучен 131 череп из коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ, Москва), которые принадлежат 20 географическим выборкам из разных частей ареала вида в пределах России и прилегающих территорий Казахстана и Монголии (Рис. 1) (см. Приложение 1).

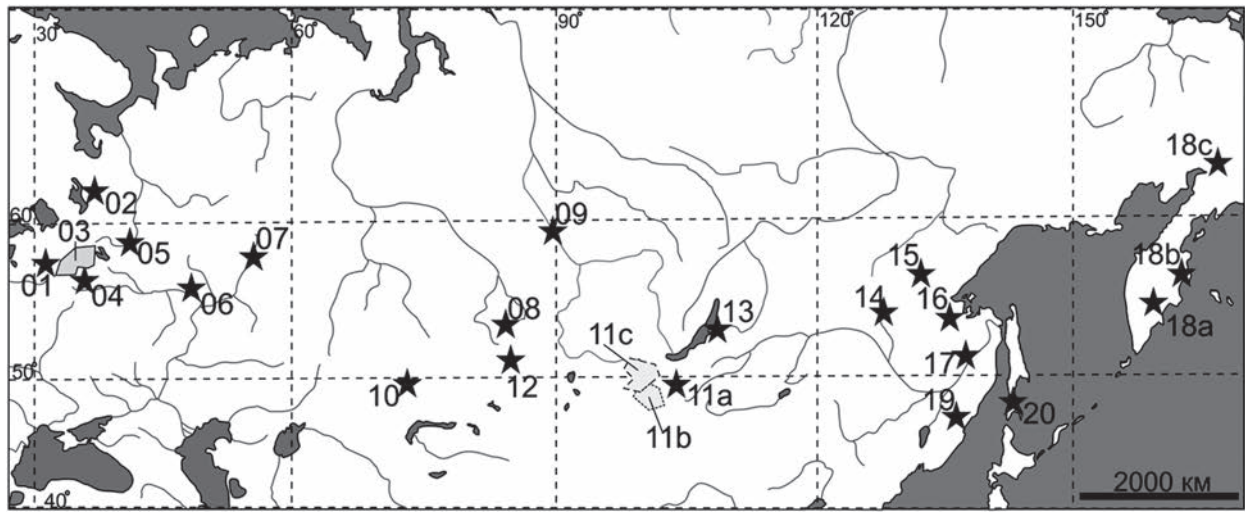


Рис. 1. Карта местоположений выборок, использованных в исследовании. Данные по каждой выборке см. в Приложении 1.

Fig. 1. Map showing the location of samples used in this study. See Appendix 1 for the data on each sample.

Объединение выборок с малым числом особей и оценка однородности. Ввиду повсеместной малочисленности вида некоторые выборки состояли из 1–2 экз. Для их использования в анализе они были скомбинированы на основании географического положения: Comb1 – 01_Великие Луки+02_Карелия ($n = 4$); Comb2 – 05_Кострома+06_Мордовия ($n = 7$); Comb3 – 10_Казахстан+11_Монголия ($n = 12$); Comb4 – 14_Зея+15_Якутия ($n = 2$); Comb5 – 16_Уда+17_Пивань ($n = 3$) (см. Приложение 1).

Для проверки объективности такого комбинирования выборки, содержащие более 4 экземпляров (Comb2, Comb3), были протестированы на соответствие модели нормального распределения методом Шапиро-Уилка (W) по размеру центроида (Centroid Size, CS). Однородность оставшихся комбинированных выборок с малым числом особей была визуально оценена по результатам канонического вариационного анализа, в котором эти выборки анализировались как отдельные экземпляры. По относительному положению экземпляров и определялась однородность.

Остальные самостоятельные географические выборки тестировали методом Шапиро-Уилка. Кроме того, при однофакторном дисперсионном анализе CS и переменных формы (RW) также была оценена гомогенность внутригрупповой дисперсии каждой выборки методом Левине (Hammer et al. 2001).

Оценка влияния возрастной изменчивости. Учитывая степень стертости зубов и принимая во внимание данные по времени (месяцу) отлова, каждая особь была определена по относительному возрасту. Выделены две условные возрастные группы: «сеголетки» (весенней, летней или раннеосенней генерации, с нестертыми или слабостертыми зубами); «перезимовавшие» (взрослые, перезимовавшие животные, со стертыми зубами). Для оценки влияния возрастных изменений на результаты анализа исследованы две выборки – 03_Тверь и 07_Пермь (см. Приложение 2), с использованием непараметрического теста Краскела-Уоллиса (по CS) и многофакторного дисперсионного анализа (по переменным формы черепа и нижней челюсти).

Половой диморфизм. Пол животных определен только для части изученных коллекций. В связи с этим необходимо было оценить влияние различий между полами на результаты межпопуляционных сравнений. Для этой цели были изучены две выборки – 09_Красноярск и 19_Приморье. Данные выборки содержали более 4 экз. одного пола (см. Приложение 3). Был применен однофакторный (по CS) и многофакторный дисперсионный анализ (по переменным формы черепа и нижней челюсти).

Переменные. В качестве переменных использовали центроидный размер (CS), прокрустовы координаты (PrC), прокрустовы дистанции (PrD)

и переменные формы (Relative Warps, RW). Каждую переменную рассчитывали стандартными методами (Bookstein 1991; Павлинов и Микешина 2002; Павлинов 2004; Zelditch et al. 2004) с использованием программы MorphoJ (Klingenberg 2011). Выравнивание объектов относительно усредненной (консенсусной) конфигурации выполняли прокрустовым анализом (General Procrustes Analysis, GPA). В результате для каждого объекта были получены стандартизованные размеры, т.е. CS, которые представляют собой дистанции (D^2) между каждой меткой (Landmark, LM) объекта и соответствующей меткой усредненной конфигурации, являющейся «средним» значением выборки (Rohlf and Slice 1990; Павлинов и Микешина 2002; Klingenberg 2011). Кроме того, после процедуры прокрустова анализа для работы могут быть использованы PrC, которые являются декартовыми координатами, причем каждый объект выровнен относительно усредненной конфигурации, что позволяет сравнивать объекты по относительно-му положению меток. Евклидовы дистанции PrC являются прокрустовыми дистанциями между объектами. Последующий анализ PrC дает возможность получить через ряд преобразований «относительные деформации» (RW). RW являются «главными компонентами» формы объектов, т.е. все различия между объектами по относительно-му положению каждой метки распределяются по определенному количеству осей, обозначающих направление изменчивости. Каждая ось RW включает в себя набор совокупных изменений меток, характеризующих, например, различия между двумя географическими выборками. Определение «содержания» каждой RW проводится визуально в программах tpsRelw и MorphoJ.

Выбор линейных промеров основывался на результатах анализа формы нижней челюсти. Были использованы 4 промера: высота тела нижнечелюстной кости (LM7–15), высота восходящей ветви (LM9–14), расстояние от вершины сочленовного отростка до вершины венечного отростка (LM9–11) и расстояние от задней кромки двувершинного предкоренного зуба нижней челюсти до вершины венечного отростка (LM4–9) (Рис. 2). Два последних промера использовали для расчета индекса наклона восходящей ветви (LM9–11/LM4–9).

Техника подготовки изображений, описание формы и промеры. Весь анализ проводился на

оцифрованных изображениях вентральной стороны черепа и латеральной стороны нижней челюсти. Материал оцифровывался на планшетном сканере Epson Perfection V300 с разрешением 2400 dpi. Форма каждого объекта была описана двумерными декартовыми координатами с использованием 16 меток для черепа и 14 меток для нижней челюсти (Рис. 2). Для исключения влияния ошибки расстановки меток на объектах процедуру описания формы проводили 3 раза с перерывом между повторами в 2–3 дня. Анализ выполняли по среднему значению трех повторов. Для расстановки меток использовали программу tpsDig (v. 1.40, J. Rohlf). Линейные промеры снимали по меткам (Рис. 2) в программе IMP6 (Sheets 2001).

Статистическая обработка. Пакет PAST (Hammer et al. 2001) применяли для проведения однофакторного и многофакторного дисперсионного анализа, непараметрического теста Краскела-Уоллиса, теста соответствия модели нормального распределения (тест Шапиро-Уилка), кластерного анализа (UPGMA), канонического вариационного анализа. При использовании кластерного анализа соответствие между матрицей PrD и дендрограммой определяли по коэффициенту кофенетической корреляции (Baryshnikov and Puzachenko 2009). Парный тест Тьюки получен при анализе CS в однофакторном дисперсионном анализе. Парный тест Хотеллинга – при многофакторном анализе RW. Дискриминантный анализ с перестановочным тестом проводили в программе MorphoJ (Klingenberg 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная изменчивость. Непараметрический тест Краскела-Уоллиса по CS выявил значимые различия по размеру между двумя возрастными группами для выборки 03_Тверь ($H_{skull} = 5.0$, $p = 0.025$; $H_{mandible} = 8.265$, $p = 0.004$) и отсутствие различий для 07_Пермь ($H_{skull} = 0.004$, $p = 0.949$; $H_{mandible} = 0.918$, $p = 0.337$). Взрослые животные крошечной бурозубки несколько крупнее молодых (Юдин 1989). В связи с этим отсутствие значимых различий между возрастными группами можно объяснить малочисленностью выборки.

Многофакторный дисперсионный анализ RW показал значимые различия между возрастными группами по черепу для выборки 07_Пермь ($\lambda Wilks = 0.095$, $F = 15.88$, $p = 0.005$) и по нижней

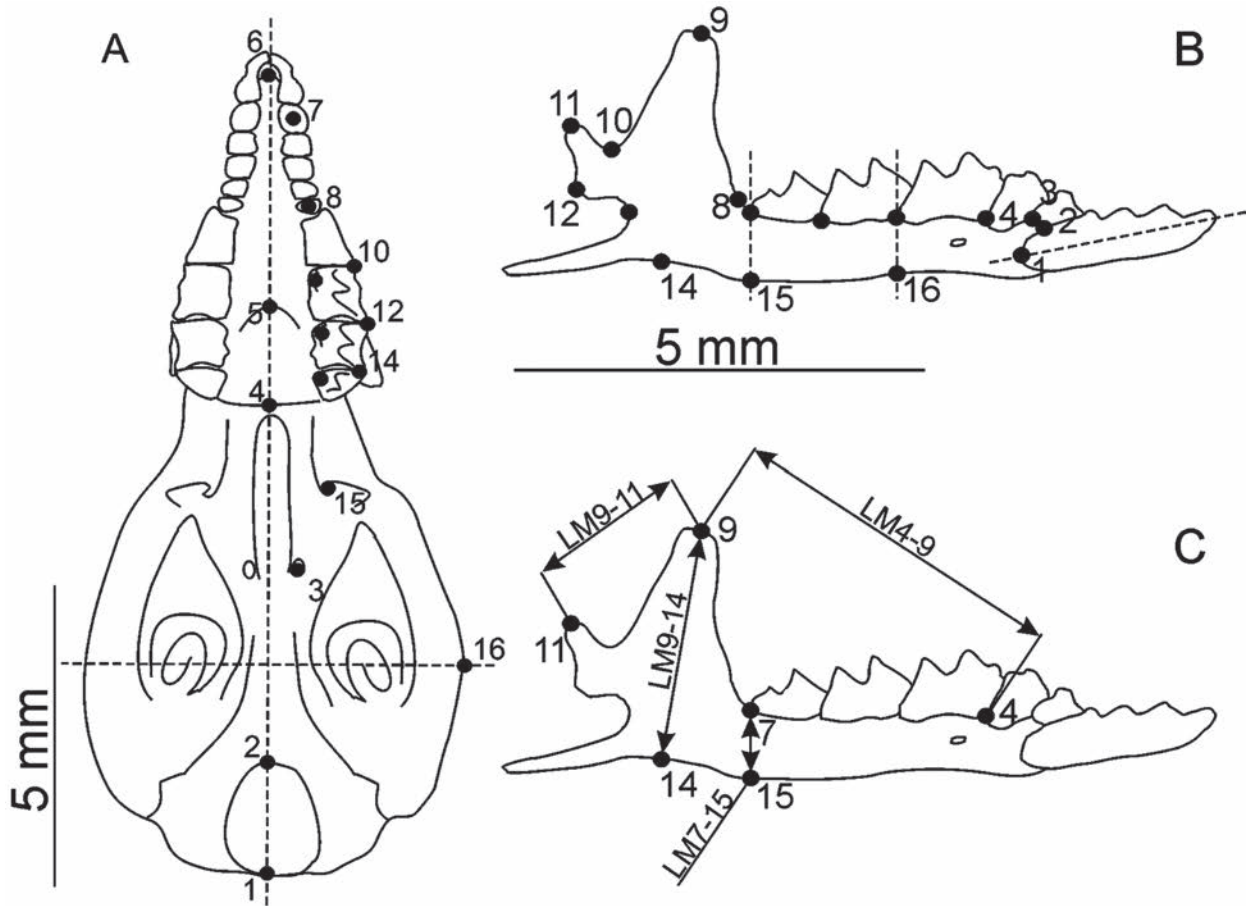


Рис. 2. Метки, используемые в исследовании: метки на вентральной стороне черепа (А); метки на латеральной стороне нижней челюсти (В); линейные промеры нижней челюсти (С).

Fig. 2. Geometric landmarks used in this study: landmarks of the skull in ventral view (А); landmarks of the mandible in lateral view (В); linear measurements of the mandible (С).

челюсти для 03_Тверь ($\lambda Wilks = 0.286$, $F = 6.639$, $p = 0.014$).

В соответствии с этими результатами в дальнейшем анализе были использованы только молодые животные возрастной группы «сеголетки».

Половой диморфизм. В нашей работе мы использовали две выборки – 09_Красноярск и 19_Приморье – для выявления различий между самцами и самками в группе молодых животных. Определение различий в группе «перезимовавшие» не проводили в связи с отсутствием взрослых землероек, определенных по полу.

Результаты сравнения полов по размеру (CS) выявили отсутствие значимых различий для обеих выборок: 09_Красноярск ($F_{skull} = 1.967$, $p = 0.198$; $F_{mandible} = 1.497$, $p = 0.255$), 19_Приморье ($F_{skull} =$

0.864 , $p = 0.379$; $F_{mandible} = 0.193$, $p = 0.671$). Также отсутствовали значимые различия и по форме (RW): 09_Красноярск ($\lambda Wilks_{skull} = 0.828$, $F = 0.413$, $p = 0.794$; $\lambda Wilks_{mandible} = 0.634$, $F = 1.154$, $p = 0.398$), 19_Приморье ($\lambda Wilks_{skull} = 0.457$, $F = 1.185$, $p = 0.414$; $\lambda Wilks_{mandible} = 0.241$, $F = 3.140$, $p = 0.076$).

Однородность выборок. В связи с тем, что выборки крошечной бурозубки могли быть неоднородны по составу, т.е. содержать животных, отловленных в разные годы, в нескольких смежных биотопах или локалитетах, мы протестировали каждую выборку на соответствие распределения значений CS модели нормального распределения. В случае неоднородности выборки варьирование значений не будет соответствовать модели нормального распределения, и такая выборка

должна быть разделена в соответствии с составом на субвыборки. Тест Шапиро-Уилка выявил для всех выборок, содержащих более 4 экз., нормальное распределение по черепу и нижней челюсти ($W_{\text{skull}} = 0.852-0.970$, $p > 0.05$; $W_{\text{mandible}} = 0.861-0.985$, $p > 0.05$): 03_Тверь, 04_Москва, 07_Пермь, 08_Кемерово, 09_Красноярск, 18_Камчатка, 19_Приморье, 20_Сахалин, включая Comb2 и Comb3.

Тест Левине по размеру (CS) и форме (RW), проведенный для всех выборок, показал их однородность (значимость теста $p > 0.05$). Таким образом, дальнейший анализ проводился по 15 выборкам.

Различия по размеру. Однофакторный дисперсионный анализ показал значимые различия между выборками по размеру черепа ($F = 10.17$, $p < 0.001$) и нижней челюсти ($F = 5.52$, $p < 0.001$). Результаты парного теста Тьюки (Табл. 1) выявили две размерные группы крошечной бурозубки (Рис. 3): «крупные бурозубки», включающие выборки из западной части ареала (Comb1, 03_Тверь, 04_Москва, Comb2, 07_Пермь), три сибирские (08_Кемерово, 09_Красноярск, 13_Баргузин), выборку с Горного Алтая и из Приморья; «мелкие бурозубки» – выборки из Восточной Сибири (Comb4, Comb5), с Камчатки и Сахалина. Наибольший размах показала комбинированная выборка из Казахстана и Монголии (Comb3). Несмотря на значительное варьирование размеров, она оказалась однородна, экземпляр из Казахстана (89244) занял крайнее положение как наиболее крупный.

Различия по форме. Многофакторный дисперсионный анализ RW определил значимые различия между выборками по форме черепа (λ Wilks = 0.086, $F = 4.600$, $p < 0.001$) и нижней челюсти (λ Wilks = 0.066, $F = 5.585$, $p < 0.001$). Парный тест Хотеллинга показал достоверные различия между большинством выборок (Табл. 2), исключая выборки с малым числом особей (12_Горный Алтай, 13_Баргузин, Comb4, Comb5). Однако все выборки, включая и последние, были проанализированы каноническим вариационным анализом (Рис. 4).

Канонический вариационный анализ разделил исследуемый материал таким образом, что вдоль первой канонической оси (69.34% и 78.05%, соответственно для черепа и челюсти) хорошо отделяется по форме черепа и челюсти приморская выборка; это подтверждается и парным тестом Хотеллинга. Другая часть первой канонической

оси занята в основном выборками западного участка ареала, которые группируются более четко и дифференцировано от остальных по форме челюсти (Comb1, Comb2, 03_Тверь, 04_Москва). Остальные выборки вдоль первой оси занимают промежуточное положение, но материал из восточной части ареала группируется ближе к приморской по форме нижней челюсти. Вдоль второй канонической оси (13.5% и 7.53%) обнаруживаются несоответствия между результатами по форме черепа и челюсти. По черепу более отличается сахалинская выборка, по форме нижней челюсти – пермская.

Выборки с малым числом особей были включены в канонический анализ в виде отдельных экземпляров, что позволило оценить их относительное положение. Баргузинские экземпляры (85349, 85350, 85615) относительно плотно сгруппировались по форме нижней челюсти, заняв положение рядом с приморской выборкой. Два горноалтайских образца (73655, 74067) в обоих случаях расположились рядом, но заняли неодинаковое положение относительно других выборок. Экземпляры 91638 (14_Зея) и 183438 (15_Якутия), объединенные в составе Comb4, легли близко друг к другу по форме нижней челюсти. По черепу якутский экземпляр оказался значительно отличающимся от остальных выборок и зейского экземпляра. Относительное положение образцов Comb5 (16_Уда – 177605, 177606; 17_Пивань – 131742) неопределенно, так как различия по черепу и челюсти, но в обоих случаях экз. 177606 несколько удален вдоль второй канонической оси от остальных выборок.

Для выяснения различий по форме между крайними выборками в плоскости первых двух канонических осей мы построили трансформационные ряды, которые позволяют определить направления изменения формы черепа и нижней челюсти (Рис. 5). Более узкий и вытянутый в мозговой части череп имеют землеройки из восточной части ареала, что отражено в варьировании формы вдоль первой оси. Сахалинская выборка имеет более узкий череп с укороченным мозговым отделом в противоположность другим выборкам (09_Красноярск, Comb4), лежащим дифференцированно вдоль второй канонической оси.

По форме нижней челюсти землеройки с востока ареала имеют более грацильное тело нижней челюсти и более низкий венечный отросток в

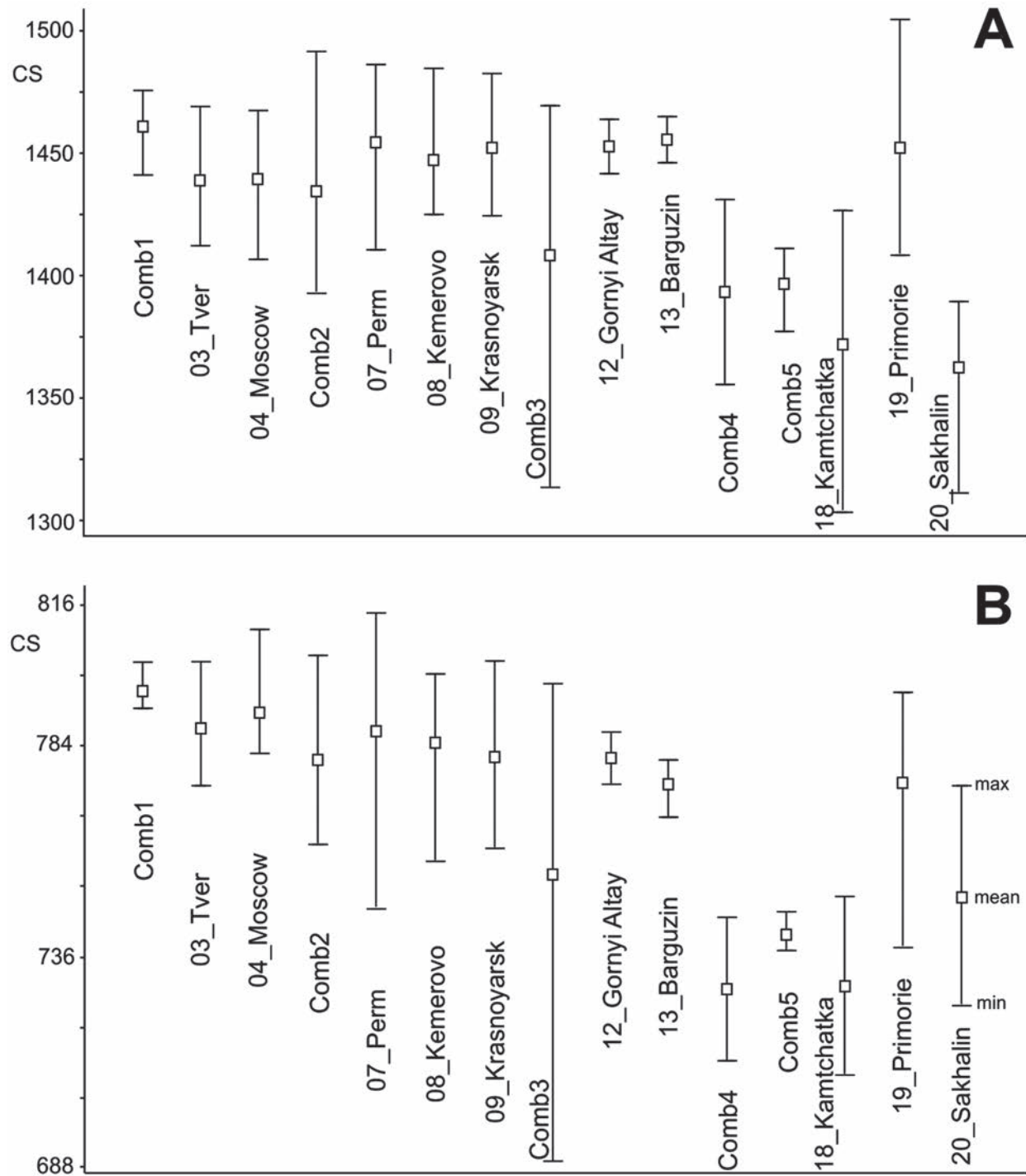


Рис. 3. Различия выборок *S. minutissimus* по размерной компоненте CS черепа (A) и нижней челюсти (B).

Fig. 3. Box plot showing differences in the CS for skull (A) and mandible (B) among *S. minutissimus* samples.

Таблица 1. Результат парного теста Тьюки 15 выборок по центроидному размеру черепа (нижняя диагональ) и нижней челюсти (верхняя диагональ) (серым выделены значимые показатели).

Table 1. Results of Tukey pair-wise comparisons on CS of skull (lower diagonal) and mandible (upper diagonal) for 15 samples (significant values are filled with grey).

1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
1	–	0.876	0.232	1.51	1.461	1.672	1.580	5.075	1.604	2.308	6.965	5.649	6.881	2.766	4.826
2	1.704	–	0.644	0.584	0.795	0.703	4.19	0.727	1.43	6.089	4.773	6.005	1.890	3.950	
3	1.915	0.211	–	1.286	1.228	1.440	1.347	4.843	1.372	2.076	6.733	5.417	6.649	2.533	4.594
4	1.754	0.0508	0.160	–	0.058	0.153	0.060	3.557	0.0853	0.789	5.446	4.130	5.363	1.247	3.308
5	0.765	0.938	1.150	0.989	–	0.211	0.119	3.615	0.143	0.847	5.504	4.188	5.421	1.305	3.366
6	0.610	1.093	1.304	1.144	0.154	–	0.092	3.404	0.067	0.636	5.293	3.977	5.209	1.094	3.155
7	0.543	1.160	1.371	1.211	0.221	0.066	–	3.496	0.024	0.728	5.385	4.069	5.302	1.186	3.247
8	5.588	3.884	3.673	3.834	4.823	4.977	5.044	–	3.471	2.767	1.890	0.573	1.806	2.310	0.2489
9	0.585	1.118	1.330	1.169	0.179	0.025	0.041	5.003	–	0.704	5.361	4.045	5.277	1.162	3.223
10	0.326	1.377	1.588	1.428	0.438	0.283	0.217	5.261	0.258	–	4.657	3.341	4.573	0.457	2.518
11	5.918	4.214	4.003	4.164	5.153	5.307	5.374	0.330	5.333	5.591	–	1.316	0.083	4.199	2.138
12	5.780	4.077	3.866	4.026	5.016	5.170	5.237	0.192	5.195	5.454	0.137	–	1.232	2.883	0.822
13	8.276	6.572	6.361	6.521	7.511	7.665	7.732	2.688	7.691	7.949	2.358	2.495	–	4.116	2.055
14	0.375	1.329	1.540	1.379	0.39	0.235	0.168	5.213	0.210	0.048	5.543	5.405	7.901	–	2.061
15	9.463	7.760	7.548	7.709	8.698	8.853	8.919	3.875	8.878	9.136	3.545	3.683	1.187	9.088	–

Примечание. * – Номера выборок с запада на восток: 1 – Comb1; 2 – 03_Тверь; 3 – 04_Москва; 4 – Comb2; 5 – 07_Пермь; 6 – 08_Кемерово; 7 – 09_Красноярск; 8 – Comb3; 9 – 12_Горный Алтай; 10 – 13_Барузин; 11 – Comb4; 12 – Comb5; 13 – 18_Камчатка; 14 – 19_Приморье; 15 – 20_Сахалин.

Note. * – Numbers of samples: 1 – Comb1; 2 – 03_Tver; 3 – 04_Moscow; 4 – Comb2; 5 – 07_Perm; 6 – 08_Kemerovo; 7 – 09_Krasnoyarsk; 8 – Comb3; 9 – 12_Gornyi Altay; 10 – 13_Barguzin; 11 – Comb4; 12 – Comb5; 13 – 18_Kamchatka; 14 – 19_Primorie; 15 – 20_Sachalin.

Таблица 2. Парный тест Хотеллинга (значимые показатели) 15 выборок по черепу (*нижняя диагональ*) и нижней челюсти (*верхняя диагональ*) (* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$).

Table 2. Hotelling's pair-wise comparisons (p-values) for skull (lover diagonal) and mandible (upper diagonal) for 15 samples (* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	–	*	n.s.	***	n.s.	n.s.	***	**	Fail	n.s.	Fail	n.s.	***	***	*
2	*	–	*	*	**	***	***	***	*	**	n.s.	*	***	***	***
3	n.s.	**	–	**	**	***	***	***	*	**	n.s.	*	***	***	***
4	n.s.	**	n.s.	–	n.s.	**	***	***	n.s.	*	*	n.s.	***	***	***
5	*	***	n.s.	*	–	n.s.	***	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	***	n.s.
6	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	–	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	***	n.s.
7	***	***	***	***	n.s.	*	–	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	**	***	n.s.
8	*	***	n.s.	**	n.s.	n.s.	*	–	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.
9	Fail	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	–	Fail	Fail	Fail	n.s.	n.s.	n.s.
10	Fail	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Fail	–	Fail	Fail	n.s.	n.s.	n.s.
11	Fail	*	*	*	*	n.s.	n.s.	*	Fail	Fail	–	Fail	*	**	n.s.
12	*	***	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	Fail	Fail	Fail	–	n.s.	*	n.s.
13	**	***	***	***	*	*	*	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	–	***	n.s.
14	***	***	***	***	***	***	***	***	**	*	***	**	***	–	***
15		***	**	***	**	n.s.	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	*	**	**	–

Примечание. Номера выборок см. в Табл. 1. «Fail» – выборки с малым числом особей вне теста, «n.s.» – «не достоверно».

Note. See Table 1 for the numbers of samples. «Fail» – small samples without Hotelling's comparisons, «n.s.» – «not significant».

отличие от западных (04_Москва, Comb1) вдоль первой оси. Вдоль второй оси по форме челюсти проявились различия по относительному положению вершины венечного отростка.

Для выяснения отношений между выборками по форме черепа и нижней челюсти был проведен кластерный анализ (UPGMA) на основании PгD (Рис. 6). Значения коэффициента кофенетической корреляции для матрицы дистанций по черепу ($r = 0.78$) и челюсти ($r = 0.80$) были удовлетворительны. Дендрограмма по форме нижней челюсти показывает большее соответствие географическому положению выборок, чем форма черепа. По нижней челюсти выделяются два кластера, вмещающие выборки из западной («Западная» группа) и восточной («Восточная» группа) частей ареала. Два экземпляра [Comb4 – 91638 (14_Зея) и 183438 (15_Якутия)] обособились на обоих дендрограммах.

Для проверки устойчивости отношений между «Западной» и «Восточной» группами мы провели кластерный анализ по PгD между экземплярами без подразделения на выборки. Использовали только форму нижней челюсти. Результаты кластерного анализа также выявили две географические группы. Ошибка классификации для

«Западной» группы составила 5%, для «Восточной» – 14% (Рис. 7).

Дискриминантный анализ. Соответственно результатам кластерного анализа был проведен поиск признаков, дискриминирующих выявленные группы. Дискриминантный анализ «Западной» и «Восточной» групп по форме нижней челюсти (PгC) выявил между ними значимые различия ($p < 0.001$). Процент корректной классификации составил 85.71% для «Западной» и 91.11% – для «Восточной» групп.

В соответствии с результатами дискриминантного анализа и выявленными различиями мы использовали линейные промеры для поиска возможного упрощения процедуры диагностики той или иной формы в коллекционных или палеонтологических материалах по нижней челюсти. Повторная дискриминация двух групп с использованием линейных промеров (LM9–14 и LM7–15) и одного индекса наклона восходящей ветви (LM9–11/LM4–9) также обнаружила значимые различия ($p < 0.001$) и процент корректной классификации – 88.57% и 93.33% соответственно.

Варьирование высоты тела нижнечелюстной кости (LM7–15) составило 0.73–0.93 мм для «Западной» и 0.56–0.85 мм – для «Восточной» групп.

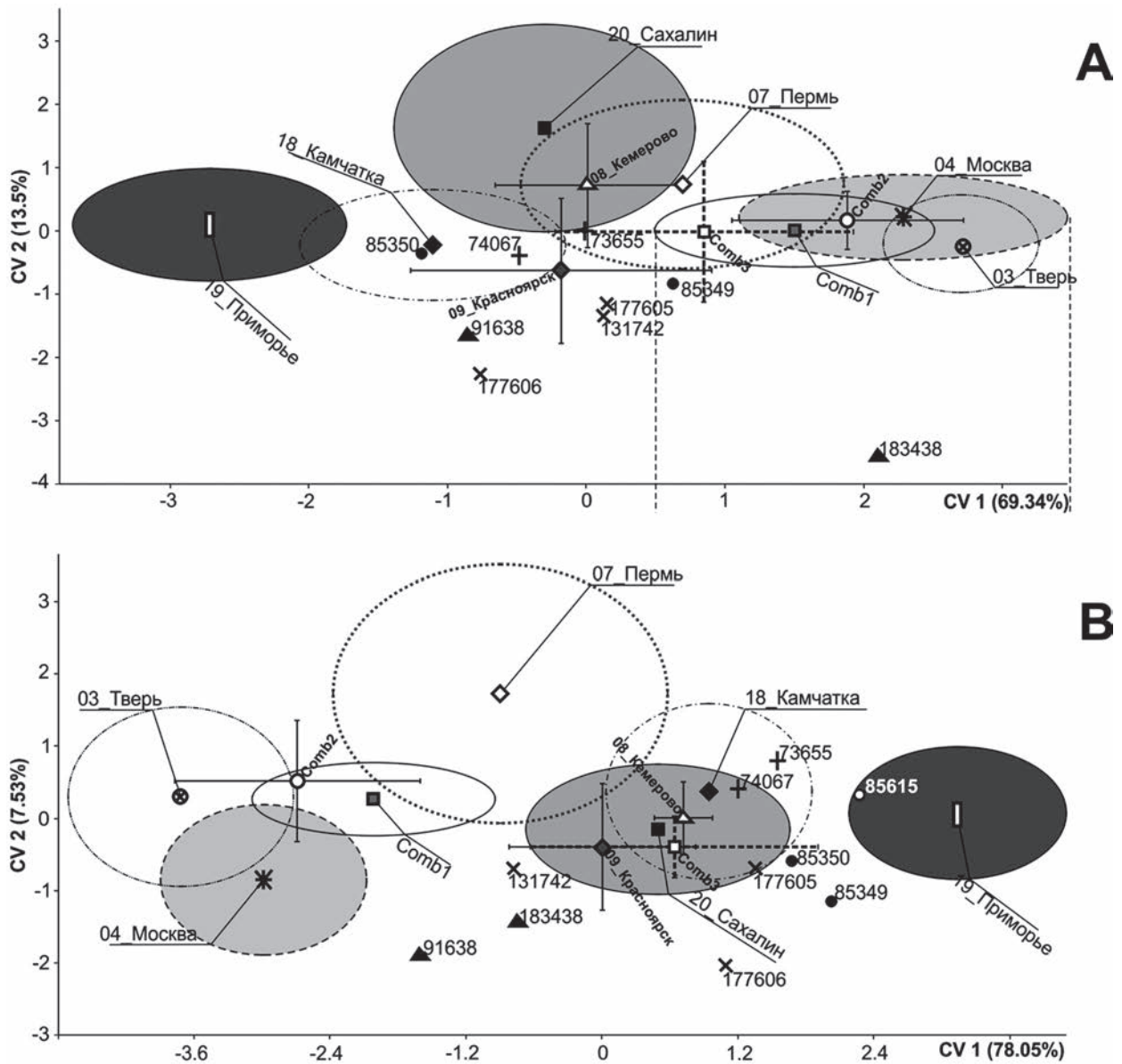


Рис. 4. Фрагмент пространства канонических вариационных осей (CV1, CV2) формы черепа (А) и нижней челюсти (В), который показывает центроиды выборок с доверительными интервалами (стандартное отклонение). Для выборок с малым числом особей показаны экземпляры: №№ 85349, 85350, 85615 (13_Баргузин); №№ 73655, 74067 (12_Горный Алтай); №№ 91638, 183438 (Comb4); №№ 131742, 177605, 177606 (Comb5).

Fig. 4. Scatterplot of canonical variates (CV1, CV2) of the skull (A) and mandible (B), which shows means of samples with confidence intervals (standard deviation). Specimens are shown for small samples: nos. 85349, 85350, 85615 (13_Barguzin); nos. 73655, 74067 (12_Gornyi Altai); nos. 91638, 183438 (Comb4); nos. 131742, 177605, 177606 (Comb5).

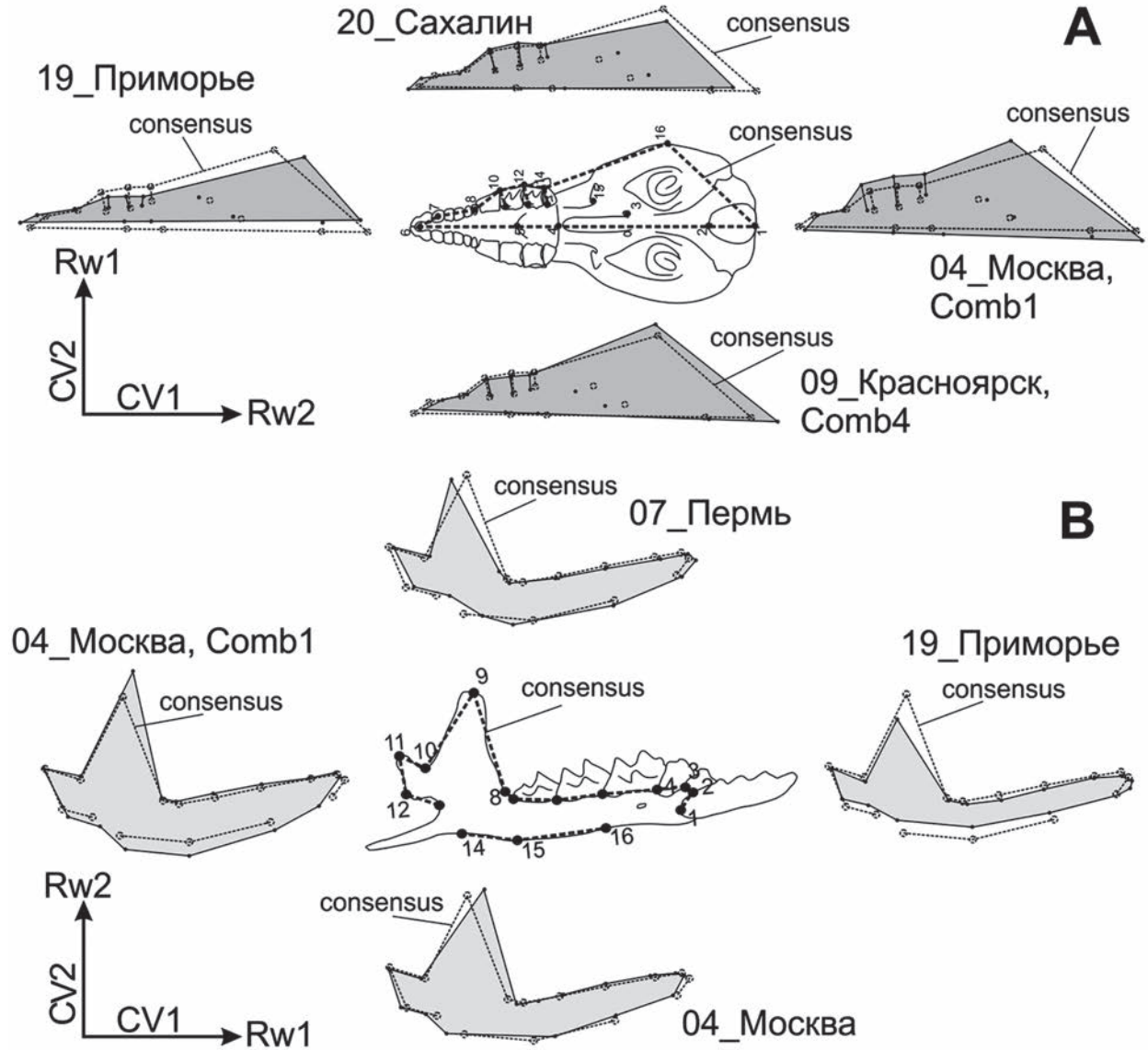


Рис. 5. Варьирование формы черепа (А) и нижней челюсти (В) вдоль первых двух канонических переменных. Серым закрашено варьирование формы между выборками.

Fig. 5. Shape variation of the skull (A) and the mandible (B) along first two axes of the Canonical variate analysis. Grey polygons showing variability between samples.

Высота восходящей ветви (LM9–14) варьировала: 2.70–3.09 мм и 2.32–3.81 мм соответственно. Индекс наклона восходящей ветви для «Западной» группы – 0.48–0.61, что показывает для этой группы больший наклон восходящей ветви вперед. Для «Восточной» группы индекс варьирует 0.45–0.56 и соответственно демонстрирует более тупой угол между телом кости и ветвью. Тест

Стьюдента выявил достоверные отличия между группами по каждому промеру (Табл. 3).

Опираясь на результаты проведенных сравнений, мы составили дискриминантную функцию, которая может быть использована на практике:

$$Z = -76.312 - 15.502(A) + 17.935(B) + 38.124(C),$$

где А – высота восходящей ветви, В – высота тела нижнечелюстной кости, С – индекс наклона

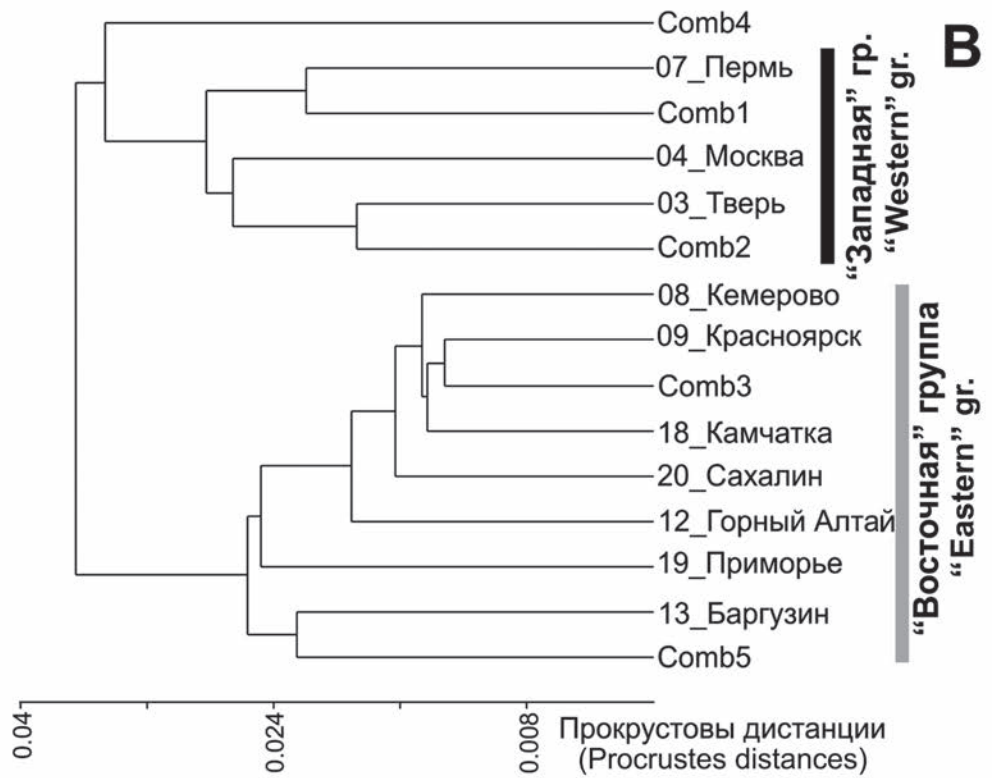
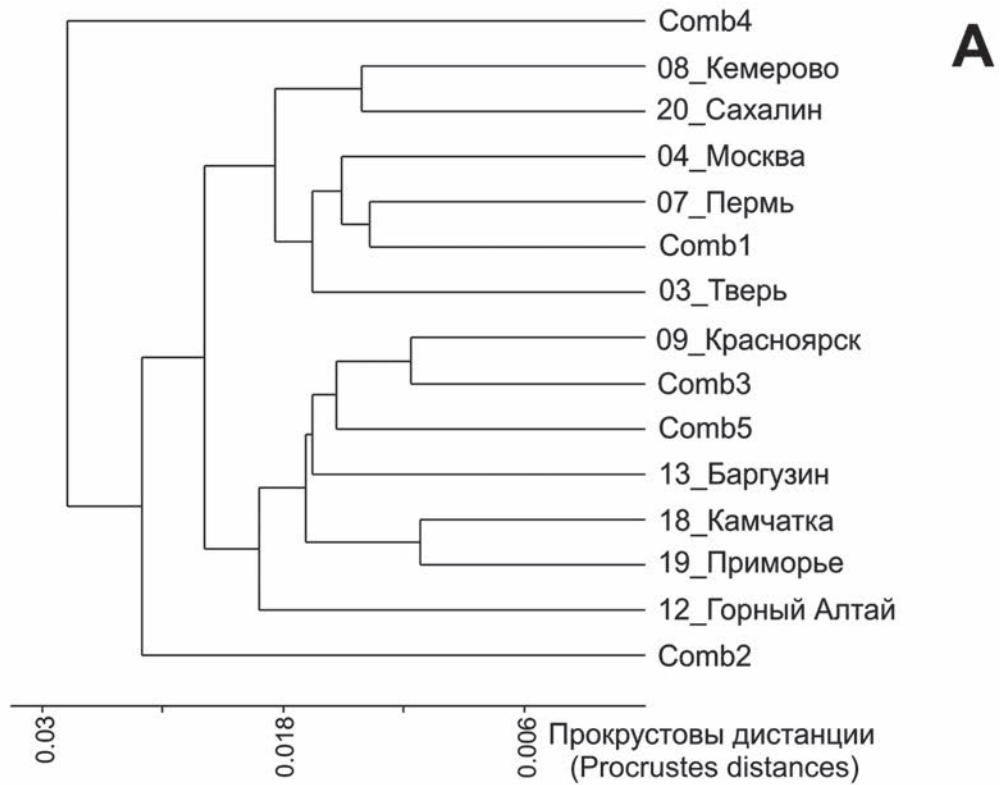


Рис. 6. Результаты кластерного анализа (UPGMA) по форме черепа (А) и нижней челюсти (В) на основе матрицы прокрустовых дистанций (средневыборочные значения).

Fig. 6. Cluster analysis result (UPGMA) based on the procrustes distances matrix (mean values of each sample) of skull shape (A) and on the mandibular shape (B).

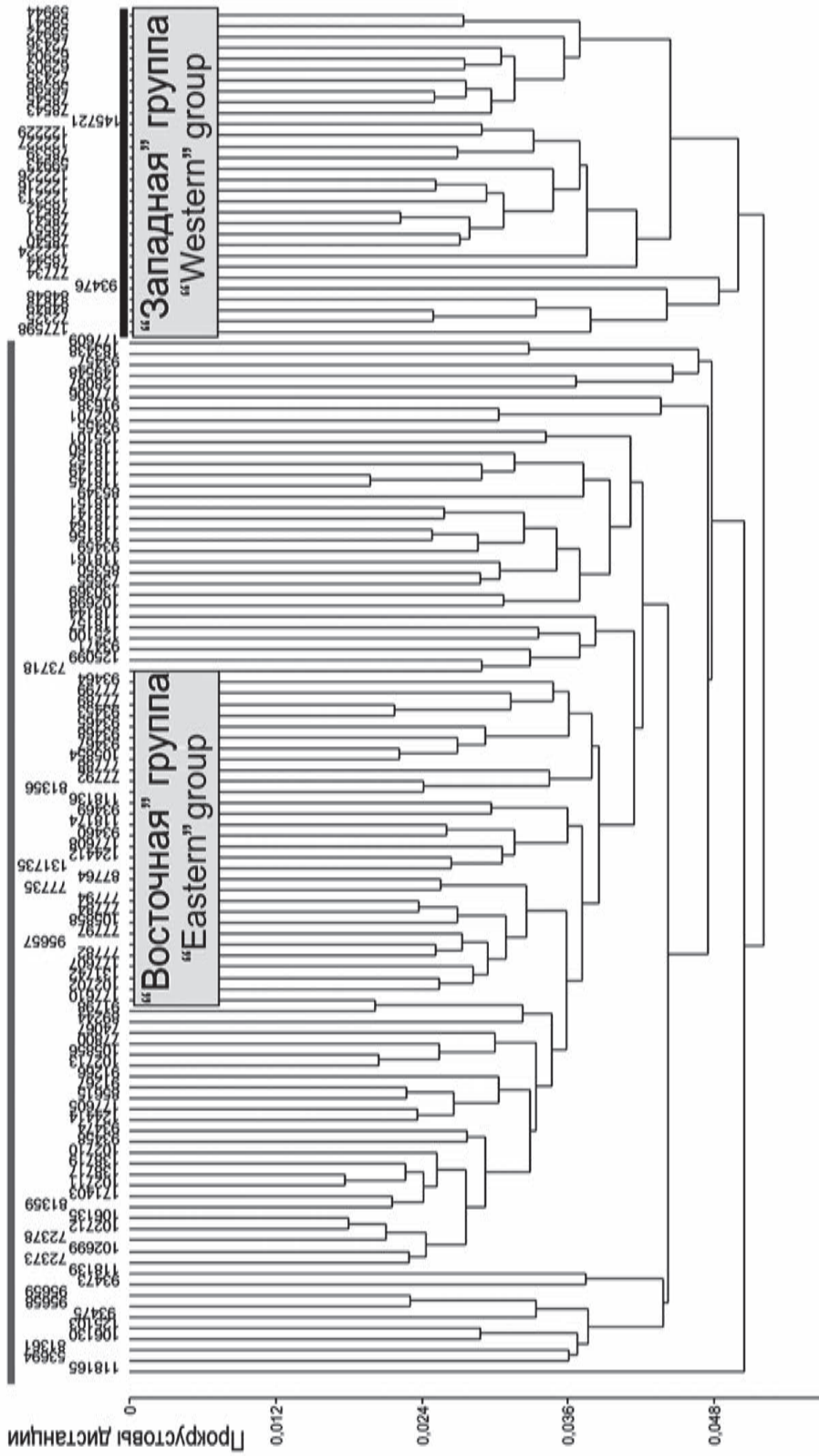


Рис. 7. Результат кластерного анализа (UPGMA) по форме нижней челюсти на основе матрицы прокустовых дистанций. На дендрограмме выявлены две группы: «Западная» и «Восточная».

Fig. 7. Cluster analysis result (UPGMA) based on the procrustes distances matrix of mandibular shape. There are two groups on the dendrogram: "Western" group and "Eastern" group.

Таблица 3. Линейные характеристики нижней челюсти (Means±1SE, лимиты) и результаты *t*-теста Стьюдента двух географических групп *Sorex minutissimus*.**Table 3.** Means±1SE, ranges (in parentheses) and results of *t*-test of linear characters in two geographical groups of *Sorex minutissimus*.

Промеры (Measurements)	«Западная» группа (n = 35) ("Western" group (n = 35))	«Восточная» группа (n = 90) ("Eastern" group (n = 90))	<i>t</i> -test	p-level
Высота восходящей ветви (mandibular ramus height)	2.87±0.02 (2.52–3.09)	2.55±0.01 (2.32–2.83)	<i>t</i> = 15.79	p < 0.001
Высота тела нижнечелюстной кости (mandibular body height)	0.84±0.009 (0.69–0.93)	0.71±0.006 (0.56–0.85)	<i>t</i> = 16.10	p < 0.001
Индекс наклона восходящей ветви (inclination index of ramus)	0.55±0.005 (0.48–0.61)	0.50±0.002 (0.46–0.58)	<i>t</i> = 10.97	p < 0.001

восходящей ветви. Критические величины, относительно которых идет отнесение особи к той или иной группе, равны +4.985 для «Западной» и –4.985 для «Восточной» групп. Общая точность классификации составляет 92%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в ходе изучения данные по морфометрической изменчивости крошечной бурозубки выявили ряд особенностей вида. В первую очередь нужно отметить результаты исследования возрастной изменчивости и полового диморфизма. Анализ двух выборок, в которых присутствовали оба возрастных класса (см. Приложение 2), показал достоверное отличие между молодыми и взрослыми животными по размерам (CS) и по форме черепа и нижней челюсти. Отличия в размерах были показаны и для других видов бурозубок (Строганов 1957; Юдин 1964, 1989). Различия по форме черепа и нижней челюсти, установленные нами для крошечной бурозубки, должны учитываться при исследовании изменчивости, в том числе и при изучении ископаемого материала, хотя некоторые исследователи используют для анализа только молодых животных (Polly 2003, 2007; Mishta 2007).

Вполне ожидаемым оказалось отсутствие различий по размерам и форме между самцами и самками первой возрастной группы (сеголетки). В литературе существуют два мнения относительно полового диморфизма у бурозубок. Полли (Polly 2007) считает, что различиями между самцами и самками (*Sorex araneus* L.) можно пренебречь. Специальных исследований этого вопроса автор

не проводил. С другой стороны, Уайт и Сиэл (White and Searle 2009) исследовали «механический потенциал» самцов и самок *S. araneus* островных и континентальных популяций. Они выявили различия между полами по нижней челюсти. В качестве объяснения этого они приводят в том числе особенности полового поведения. Наши результаты совпали с предположением Полли об отсутствии диморфизма, что значительно облегчает работу, так как даже на музейном материале не всегда указан пол животного.

Географическая изменчивость являлась одним из основных предметов нашей работы и была проанализирована по двум основным пунктам – размеру (CS) и форме. Размерная компонента (Рис. 3) показала слабое соответствие результатам сравнений Юдина (1964, 1989). Если распределить наши выборки по подвидам, то Comb1, 03_Тверь, 04_Москва, Comb2, 07_Пермь, 09_Красноярск должны быть отнесены к подвиду *S. m. minutissimus*; 08_Кемерово – *S. m. barabensis*; Comb3 – *S. m. abnormis*; 12_Горный Алтай – *S. m. caudata*; 13_Баргузин, Comb4, 18_Камчатка – *S. m. tschuktschorum*; Comb5, 19_Приморье, 20_Сахалин – *S. m. ussuriensis*. Согласно данным Юдина (1989) из представленных здесь подвигов наиболее крупным нужно считать *S. m. caudata* ($M_{\text{кондило-базальной дл.}} = 13.8$ мм), чуть мельче – *S. m. minutissimus* и *S. m. ussuriensis* ($M_{\text{кондило-базальной дл.}} = 13.5$ мм), далее – *S. m. tschuktschorum* ($M_{\text{кондило-базальной дл.}} = 13.1$ мм). Два наиболее мелких подвида – *S. m. barabensis* и *S. m. abnormis* (12.8 и 12.7 мм соответственно). Мы показали, что подвида *S. m. minutissimus*, несмотря на варьирование его выборок относительно друг друга, все-таки представля-

ется как один из наиболее крупных по размерам. *S. m. caudata*, представленная выборкой с малым числом особей, тем не менее отвечает данным Юдина. Другие выборки по размерам черепа не совпадают с его данными. Так, *S. m. tschuktschorum* и *S. m. ussuriensis* неоднородны относительно друг друга и значительно мельче остальных (исключая 13_Баргузин и 19_Приморье).

Несовпадение линейных размеров (в частности кондио-базальной длины) и CS, скорее всего, связано с особенностями последней переменной, которая представляет собой размер объекта в целом, а не отдельные показатели. Эти вопросы обсуждаются, например у Зельдич (Zelditch et al. 2004). С другой стороны, часть выборок в нашем анализе содержит малое число особей, что не позволяет говорить о размерах того или иного подвида, которые они представляют. Таким образом, наиболее однородным оказался номинативный подвид. Остальные показали значительный разброс CS, что не позволяет сделать даже предварительных выводов о закономерностях географической изменчивости размеров в нашем анализе.

Изменчивость формы черепа и нижней челюсти исследовали с использованием нескольких методов многомерной статистики. Наиболее интересным результатом оказалось разделение всего набора выборок на две группы – «Западную» и «Восточную» – по форме нижней челюсти. Форма нижней челюсти, как и в некоторых других исследованиях (Cardini 2003; Cardini and Tongiorgi 2003; Polly 2007), показала лучшие результаты (совпадение с представлениями об отношениях между анализируемыми таксонами), чем форма черепа, хотя не во всех случаях нижняя челюсть предпочтительна для анализа географической изменчивости (Caumul and Polly 2005).

Подразделение материала на две географические группы по результатам кластерного анализа (Рис. 6 и 7) совпадает с данными молекулярных исследований (Hore et al. 2010; Ohdachi et al. 2012). Кроме того, канонический вариационный анализ также выявил своеобразие приморской выборки (19_Приморье) по форме черепа и нижней челюсти, которая оказалась наиболее дифференцированной из числа выборок восточной части ареала (Рис. 4 и 5). Это также согласуется с филогеографическими исследованиями (Hore et al. 2010).

Примеров такого четкого подразделения вида на крупные географические группы немного, и в

подобных случаях сходные результаты используются, например, для исследований смещения ареалов видов и форм в позднем плейстоцене–голоцене (Гасилин 2009) или решения таксономических вопросов о валидности ископаемых форм (Косинцев, 2008; Панасенко и Холин 2011; Барышников и Пузаченко 2012). Исходя из этого, крошечная бурозубка, наряду с другими насекомоядными, может служить удобным объектом для исследования аспектов динамики ареала в позднечетвертичное время, а также для разработки вопросов становления комплексов трансберингийских видов бурозубок. Для возможной реализации подобных задач мы провели дискриминатный анализ. «Западная» и «Восточная» группы были с удовлетворительной точностью дискриминированы по форме нижней челюсти (переменные – PrC). Для упрощения процедуры диагностики названных групп мы на основе изучения варьирования формы предложили линейные промеры, которые показали точность классификации до 92%. На их базе составлена дискриминантная функция, которая дает возможность анализировать отдельные экземпляры без громоздких алгоритмов и пробоподготовок, требуемых ГМ, а также использовать наши результаты для анализа исторической изменчивости.

Более частные, но вместе с тем наиболее важные результаты касаются вопросов неоднородности внутривидовой структуры крошечной бурозубки и количества подвидов на исследованном участке ареала. В ходе исследования изменчивости и анализа литературных данных было выявлено несколько уровней подразделенности внутривидовой структуры (Огнев 1928; Строганов 1957; Юдин 1989). Так, например, карельский подвид крошечной бурозубки (*S. m. karelicus* Stroganov, 1949) четко дифференцируется от номинативной формы (*S. m. minutissimus*) по окраске меха и очень слабо – по краниометрии (Строганов 1957, с. 182). С другой стороны, существуют две хорошо дифференцированные по разным морфологическим параметрам дальневосточные формы – уссурийская (*S. m. ussuriensis*) и бурозубка Черского (*S. m. tscherkii*). Указанные комбинации внешних и краниометрических признаков отражают разные уровни внутривидовой дифференциации. Следующим уровнем такой дифференциации нужно рассматривать длительно изолированные островные популяции вида и близкие виды. Близким видом (или внутривидовой формой – см. Ohdachi

et al. 2012) считается юконская бурозубка (*Sorex yukonicus* Dokuchaev, 1997), обитающая на Аляске и имеющая уже не только метрические, но и качественные морфологические отличия от крошечной бурозубки (Dokuchaev 1997). Другой близкий вид – азумийская бурозубка (*Sorex hosonoi* Imaizumi, 1954), обитающая на японском о. Хонсю, имеет отличительные пропорции черепа, нижней челюсти и зубов (Dokuchaev et al. 2010). Таким образом, уровень морфологических различий отражает степень дивергенции и, вероятно, историю формирования ареала. Что в этом случае считать подвидом?

С другой стороны, молекулярные исследования внутривидового разнообразия крошечной бурозубки (Норе et al. 2010; Ohdachi et al. 2001, 2012) позволяют определить взаимоотношения географических группировок между собой и относительно близких видов, выявить пути формирования ареала и выстроить иерархию внутривидовых групп. Так, по данным этих исследователей крошечная бурозубка формирует «восточноевразийскую» и «западноевразийскую» крупные клады (Ohdachi et al. 2012), с границей по р. Енисей (Норе et al. 2010). Как уже отмечалось, наши результаты совпадают с молекулярными в части подразделения ареала на две крупные клады. Если сопоставить эти клады с географическим положением валидных подвидов крошечной бурозубки, то «Западная» группа включает номинативный, а «Восточная» – остальные сибирские подвиды. Разделение групп по Енисею совпадает с границей *S. m. minutissimus* (Строганов 1957; Юдин 1989), а также подтверждается некоторыми геологическими (Mangerud et al. 2004) и зоогеографическими работами (Boyeskov 1999; Пузаченко и Маркова 2008; Никольский 2010). Для крошечной бурозубки предполагается (Норе et al. 2010; Ohdachi et al. 2012) существование двух монофилетических групп, сформированных в позднплейстоценовых рефугиумах (предположительно – «карпатском» и «кавказском») с барьером на территории Западно-Сибирской низменности, сохранявшимся в течение позднего плейстоцена (Mangerud et al. 2004). Отсюда отдельным вопросом встает разнообразие подвидов и их отношения внутри «Восточной» группы. Наличие, по меньшей мере, пяти хорошо внешнеморфологически и экологически очерченных подвидов не позволяет нам обозначить всю эту группу в качестве единой

внутривидовой единицы. Это было бы сложно сделать и с таксономических позиций. Каких-либо осмысленных объединений выборок по результатам кластерного анализа (Рис. 6) мы не выявили. Следовательно, основой для объяснения неоднородности «Восточной» группы мы предполагаем меньшее время формирования сибирских подвидов и, соответственно, малую степень их дивергенции относительно «Западной» группы. Это позволяет говорить о вполне закономерном несоответствии внешней морфологии и краниометрии (в нашем случае – формы челюсти) и тем более молекулярным данным. Здесь как раз проявляются все уровни морфологических различий внутривидовых единиц, обсуждаемые выше.

Таким образом, отвечая на вопрос «Что такое подвид?», можно сказать следующее.

1. С точки зрения филогеографии, результаты которой поддерживаются и нашими данными, а также целым рядом косвенных (геологические, зоогеографические), все внутривидовое разнообразие *S. minutissimus* подразделяется на две группы. Их, по-видимому, можно считать двумя подвидами – «западный подвид» и «восточный подвид». Первый соответствует номинативному – *S. m. minutissimus*. Второй включает, по меньшей мере, до шести традиционно выделяемых для Сибири. Так как каждый «традиционный» подвид имеет целый ряд дифференцирующих признаков (внешняя морфология, биотопическая приуроченность), то логично объединить все это разнообразие в виде «единого восточного подвида» невозможно.

2. С другой позиции, которая отражена в работах отечественных исследователей, подвидом считается совокупность популяций, имеющих достаточно четкие внешние морфологические и краниометрические отличия, а также определенную биотопическую приуроченность (Строганов 1959; Юдин 1964, 1989). Данная точка зрения в определенной мере подходит под представление «географической популяции» (Наумов, 1963) и не предполагает обязательную генетическую обособленность. В контексте этого представления о подвиде вполне логично заключить, что в пределах восточной части ареала существует ряд подвидов с разной степенью дивергенции по молекулярным данным, но вполне очерченных и морфологически, и ареалогически.

Исходя из этого, мы предлагаем рассматривать в качестве валидных подвидов крошечной бурозубки

зубки следующие 7: *S. m. minutissimus* Zimmermann, 1780; *S. m. barabensis* Stroganov, 1956; *S. m. stroganovi* Yudin, 1964; *S. m. caudata* Yudin, 1964; *S. m. tschuktschorum* Stroganov, 1949; *S. m. ussurensis* Ognev, 1921; *S. m. tscherskii* Ognev, 1913. Указанные подвиды согласуются с «экологическим» взглядом на природу подвида, а также позволяют избежать неопределенности в рассмотрении подвидовой структуры внутри ряда других видов, где соотношение генетических и морфологических уровней еще менее однозначно, чем показано для крошечной бурозубки. Ярким примером может служить внутривидовая подразделенность обыкновенной бурозубки *S. araneus*.

Результаты присутствия в пределах вида двух хорошо дифференцированных групп – «Западной» и «Восточной» – мы предлагаем рассматривать как хороший пример наличия согласованности между молекулярными и морфологическими данными, а также использовать в дальнейшем при изучении взаимоотношений с близкими видами – *S. hosonoi* и *S. yukonicus*. Морфологическое маркирование географических групп позволит включать в анализ палеонтологический материал, который не используется при филогеографических исследованиях, что уже было реализовано в некоторых работах (Polly 2001, 2003; Dokuchaev et al. 2010).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за помощь в подготовке рукописи и обсуждении результатов А.О. Аверьянова, Г.И. Баранову, Н.А. Щипанова, А.А. Лисовского, Е.В. Оболенскую, А.Ю. Пузаченко, В.С. Лебедева, Р.Д. Polly. Также отдельно благодарим Н.Е. Докучаева за ценные замечания, которые позволили значительно улучшить рукопись статьи. Работа выполнена при частичной поддержке по программе Министерства образования и науки Российской Федерации, программе Президиума РАН «Биоразнообразие», по проекту Фундаментальных исследований Сибирского отделения РАН № VIII.76.3.5, по проектам РФФИ № 11-04-90722-моб_ст, № 12-04-00937-а, № 12-04-31540, № 13-04-00525-а, № 13-04-10182-к.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова А.А. и Лебедев В.С. 2012. Отряд Eulipotyphla. В кн.: И.Я. Павлинов и А.А. Лисовский (Ред.) Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52. КМК, Москва: 25–72.

Барышников Г.Ф. и Пузаченко А.Ю. 2012. Краниометрическая изменчивость речной выдры (*Lutra lutra*: Carnivora: Mustelidae) в Северной Евразии. *Труды Зоологического института РАН*, 316(3): 203–222.

Большаков В.Н., Васильев А.Г. и Шарова Л.П. 1996. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург, Екатеринбург, 268 с.

Гасилин В.В. 2009. Фауна крупных млекопитающих Урало-Поволжья в голоцене. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Институт растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 16 с.

Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П. и Чапский К.К. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Часть 1. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 83). Наука, Москва–Ленинград, 640 с.

Докучаев Н.Е. 1990. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. Наука, Москва, 160 с.

Ильшенко В.Б. и Онищенко С.С. 2003. Морфологическая неоднородность крошечной бурозубки (*Sorex minutissimus*) в Западной Сибири. *Зоологический журнал*, 82(12): 1487–1497.

Косинцев А.П. 2008. Проблемы систематики млекопитающих. Таксономические замечания. В кн.: А.К. Маркова и Т. ван Кольфсхотен (Ред.) Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). КМК, Москва: 40–47.

Наумов Н.П. 1963. Экология животных. Советская наука, Москва, 617 с.

Нестеренко В.А. 1999. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Дальнаука, Владивосток, 173 с.

Никольский П.А. 2010. Систематика и стратиграфическое значение лосей (Alcini, Cervidae, Mammalia) в позднем кайнозое Евразии и Северной Америки. Автореферат диссертации кандидата геолого-минералогических наук. Геологический институт РАН, Москва, 28 с.

Огнев С.И. 1928. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии), 1. Академия наук СССР, Москва, 631 с.

Павлинов И.Я. 2004. Анализ изменчивости верхних промежуточных зубов у землероек-бурозубок (*Sorex*) методами геометрической морфометрии. *Зоологический журнал*, 83(7): 869–875.

Павлинов И.Я. и Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии. *Журнал общей биологии*, 63(6): 473–493.

Панасенко В.Е. и Холин С.К. 2011. Исторический аспект изменчивости нижней челюсти *Crocidura shantungensis* Miller, 1901 (Eulipotyphla: Soricidae). *Амурский зоологический журнал*, 3(4): 391–396.

- Попов В.А. 1960.** Млекопитающие Волжско-Камского края (Насекомоядные, рукокрылые, грызуны). Казанский филиал АН СССР, Казань, 467 с.
- Пузаченко А.Ю. и Маркова А.К. 2008.** Пространственно-временная динамика разнообразия млекопитающих Европы (поздний плейстоцен–ранний голоцен). В кн.: А.К. Маркова и Т. ван Кольфсхотен (Ред.) Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). КМК, Москва: 275–298.
- Реймерс Н.В. и Воронов Г.А. 1963.** Насекомоядные и грызуны Верхней Лены. Иркутское книжное издательство, Иркутск, 191 с.
- Строганов С.У. 1957.** Звери Сибири. Насекомоядные. Академия наук СССР, Москва, 268 с.
- Юдин Б.С. 1962.** Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири. *Труды биологического института СО АН СССР*, 8: 33–134.
- Юдин Б.С. 1964.** Географическое распределение и внутривидовая таксономия крошечной бурозубки в Западной Сибири. *Acta Theriologica*, 8(10): 167–179.
- Юдин Б.С. 1989.** Насекомоядные млекопитающие Сибири. Наука, Новосибирск, 360 с.
- Baryshnikov G.F. and Puzachenko A.Yu. 2009.** Cranio-metrical variability in insular populations of brown bear (*Ursus arctos*, Carnivora) from Hokkaido, Sakhalin and South Kurils. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 313(2): 119–142.
- Bookstein F.L. 1991.** Morphometric Tools for Landmark Data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- Boyeskorov G. 1999.** New data on moose (*Alces*, Artiodactyla) systematics. *Saugetierkundliche Mitteilungen*, 44: 3–13.
- Cardini A. 2003.** The geometry of the marmot (Rodentia: Sciuridae) mandible: phylogeny and patterns of morphological evolution. *Systematic Biology*, 52: 186–205.
- Cardini A. and Tongiorgi P. 2003.** Yellow-bellied marmots 'in the shape space': sexual dimorphism, growth and allometry of the mandible. *Zoomorphology*, 122: 11–23.
- Caumul R. and Polly P.D. 2005.** Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59: 2460–2472.
- Dokuchaev N.E. 1997.** A new species of shrew (Soricidae, Insectivora) from Alaska. *Journal of Mammalogy*, 78: 811–817.
- Dokuchaev N.E., Kohno N. and Ohdachi S.D. 2010.** Reexamination of fossil shrews (*Sorex* spp.) from the Middle Pleistocene of Honshu Island, Japan. *Mammal Study*, 35: 157–168.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001.** Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaentologia Electronica*, 4: 1–9.
- Hope A.G., Waltari E., Dokuchaev N.E., Abramov S., Dupal T., Tsvetkova A., Henttonen H., MacDonald S.O. and Cook J.A. 2010.** High-latitude diversification within Eurasian least shrews and Alaska tiny shrews (Soricidae). *Journal of Mammalogy*, 91: 1041–1057.
- Hutterer R. 2005.** Order Soricomorpha. In: D.E. Wilson & D.A. Reeder (Eds.). *Mammal Species of the world: a taxonomical reference*. Third edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 220–311.
- Klingenberg C.P. 2011.** MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11: 353–357.
- Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G.K.C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lukka J.-P., Moller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M. and Svendsen J.I. 2004.** Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation. *Quaternary Science Review*, 23: 1313–1332.
- Mishta A.V. 2007.** Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Ukraine, in relation to geoclimatic factors and karyotype. *Russian Journal of Theriology*, 6: 51–62.
- Ohdachi S.D., Dokuchaev N.E., Hasegawa M., Masuda R. 2001.** Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome b sequences. *Molecular Ecology*, 10: 2199–2213.
- Ohdachi S.D., Yoshizawa K., Hanski I., Kawai K., Dokuchaev N. E., Sheftel B.I., Abramov A.V., Moroldov I. and Kawahara A. 2012.** Intraspecific phylogeny and nucleotide diversity of the least shrew, the *Sorex minutissimus*–*S. yukonicus* complex, based on nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene and the control region. *Mammal Study*, 37: 281–297.
- Polly P.D. 2001.** On morphological clocks and paleophylogeography: Towards a timescale for *Sorex* hybrid zones. *Genetica*, 112–113: 339–357.
- Polly P.D. 2003.** Paleophylogeography of *Sorex araneus*: molar shape as a morphological marker for fossil shrews. *Mammalia*, 67: 233–242.
- Polly P.D. 2007.** Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype. *Russian Journal of Theriology*, 6: 3–84.
- Rohlf F.G. and Slice D.E. 1990.** Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39: 40–59.
- Sheets H.D. 2001.** IMP software series. Canisius College, Buffalo, New York.
- White T.A. and Searle J.B. 2009.** Ecomorphometric variation and sexual dimorphism in the common shrew (*Sorex araneus*). *Journal of Evolution Biology*, 22: 1163–1171.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004.** Geometric morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier Academic Press. 437 p.

Приложение 1

Список экземпляров *Sorex minutissimus*, использованных при морфометрическом анализе. Порядок представления информации: название выборки (*полужирным*), номер выборки в скобках (для Рис. 1), локалитет, географические координаты в скобках, номер экземпляра (музейный или полевой номер), размер выборки в скобках (черепа/нижняя челюсть). Все материалы хранятся в Зоомузее МГУ.

Appendix 1

The list of specimens of *Sorex minutissimus* used in the morphometric analysis. Information is in the following order: sample name (bold), specific locality number in parentheses (for Fig. 1), specific locality, geographical coordinates in parentheses, specimen number (museum catalog number or field number), size of sample in parentheses (skull/mandible). All materials are deposited at the Zoological Museum of Moscow University.

01_ Великие Луки:

(01) Россия, Псковская обл., окр. г. Великие Луки (около 56.33N, 30.53E) – 56598 (n = 1/1).

02_ Карелия:

(02) Россия, Республика Карелия, Пудожский р-н, точное местонахождение неизвестно (около 61.80N, 36.49E) – 95657–59 (n = 3/3).

03_ Тверь:

(03) Россия, Тверская обл., точное местонахождение неизвестно (на Рис. 1 см. полигон «03») – 77735, 78539–45, 78551 (n = 9/9).

04_ Москва:

(04) Россия, Московская обл., Шаховский р-н, п. Середа (55.89N, 35.49E) – 53694, 59941–44, 62903, 62904, 72435, 72436 (n = 8/9).

05_ Кострома:

(05) Россия, Костромская обл., Мантуровский р-н, точное местонахождение неизвестно (около 58.32N, 44.76E) – 177598 (n = 1/1).

06_ Мордовия:

(06) Россия, Республика Мордовия, Темниковский р-н, с. Пушта, Мордовский заповедник (54.71N, 43.22E) – 122213, 122216, 122224, 122226, 122227, 122229 (n = 6/6).

07_ Пермь:

(07) Россия, Пермский кр., точное местонахождение неизвестно – 72325, 72373, 72378 (n = 3/3); (07) Россия, Пермский кр., Лысьвенский р-н, г. Лысьва (58.10N, 57.79E) – 77734 (n = 1/1); (07) Россия, Пермский кр., Лысьвенский р-н, п. Олени (58.05N, 57.58E) – 84848, 84849 (n = 2/2).

08_ Кемерово:

(08) Россия, Кемеровская обл., Прокопьевский р-н, г. Прокопьевск (53.87N, 86.75E) – 73718, 81356, 81359, 81361, 131735 (n = 5/5).

09_ Красноярск:

(09) Россия, Красноярский кр., п. Мирное (58.10N, 92.31E) – 102698, 102699, 102701, 102702, 102710–13, 105854, 105856, 105858, 106130, 106135, 145721, 171403 (n = 15/15).

10_ Казахстан:

(10) Казахстан, Акмолинская обл., Кургульдзинский заповедник, 160 км к СВ от г. Астана (50.38N, 69.11E) – 89244 (n = 1/1).

11_ Монголия:

(11a) Монголия, Селенгинский аймак, с. Шанар, левый берег оз. Орхон (49.12N, 104.17E) – 149548 (n = 1/1); (11b) Монголия, Ара-Хангайский аймак, точное местонахождение неизвестно (на рис. 1 см. полигон «11b») – 124412, 124414, 125099, 125100, 125101, 125103, 128087, 130369 (n = 6/8); (11c) Монголия, Хубсугульский аймак, точное местонахождение неизвестно (на рис. 1 см. полигон «11c») – 138717, 138719 (n = 2/2).

12_ Горный Алтай:

(12) Россия, Республика Алтай, Турочакский р-н, с. Кебезень (51.91N, 87.101E) – 73655, 74067 (n = 2/2).

13_ Баргузин:

(13) Россия, Республика Бурятия, Баргузинская котловина, точное местонахождение неизвестно (около 53.73N, 109.93E) – 85349, 85350, 85615 (n = 2/3).

14_ Зeya:

(14) Россия, Амурская обл., г. Зeya (53.72N, 127.28E) – 91638 (n = 1/1).

15_ Якутия:

(15) Россия, Республика Саха (Якутия), устья р. Чабда, приток р. Мая (59.77N, 134.814E) – 183438 (n = 1/1).

16_ Уда:

(16) Россия, Хабаровский кр., р. Уда, 25 км выше по течению от п. Чумикан (54.06N, 135.01E) – 177605, 177606 (n = 2/2).

17_ Пивань:

(17) Россия, Хабаровский кр., п. Пивань (50.48N, 137.08E) – 131742 (n = 1/1).

18_ Камчатка:

(18а) Россия, Камчатский кр., Мильковский р-н, с. Мильково (54.68N, 158.62E) – 93453, 93455, 93457–60, 93464, 93465, 93467–69, 93471, 93473–76 (n = 13/16); (18б) Россия, Камчатский кр., Усть-Камчатский р-н, оз. Ажабачье (56.08N, 161.48E) – 91266, 91267, 91798 (n = 3/3); (18с) Россия, Камчатский кр., верховье р. Пенжины, р-н р. Б. Мургалъ (63.83N, 167.51E) – 177607–09 (n = 3/3); (18с) Россия, Камчатский кр., р. Пенжина, р-н р. Оклан (62.52N, 166.55E) – 177610 (n = 1/1).

19_ Приморье:

(19) Россия, Приморский кр., Кавалеровский р-н, п. Хрустальный (44.33N, 135.08E) – 118136, 118139, 118141, 118142, 118144, 118145, 118149, 118151, 118152, 118156, 118157, 118160, 118161, 118164, 118165, 118174, 168778 (n = 17/15).

20_ Сахалин:

(20) Россия, о. Сахалин, г. Новоалександровск (47.07N, 142.75E) – 77782, 77784, 77788, 77789, 77792, 77794, 77797, 77799, 77800, 87764 (n = 9/10).

Приложение 2

Список экземпляров *Sorex minutissimus*, использованных для анализа возрастной изменчивости. Порядок представления информации: название выборки (*полужирным*), номер выборки как в Приложении 1, возрастная стадия, номер экземпляра (музейный или полевой номер), размер выборки в скобках. Сокращение для возрастных стадий: IM = «immature» (молодые животные), MA = «mature» (взрослые животные).

Appendix 2

The list of specimens of *Sorex minutissimus* used in age variability analysis. Information is in the following order: sample name (**bold**), specific locality

number by Appendix 1, age stage, specimen number (museum catalog number or field number), size of sample in parentheses. Acronyms for age stages: IM = “immature” (immature animals); MA = “mature” (mature animals).

03_ Тверь:

(03) IM – 77735, 78540–45, 78551 (n = 9/9); MA – 78546, 78550, 78552 (n = 3/3).

07_ Пермь:

(07) Россия, Пермский кр., точное местонахождение неизвестно: IM – 72325, 72373, 72378 (n = 3/3); MA – 72371, 72372, 72377 (n = 3/3).

(07) Россия, Пермский кр., Лысьвенский р-н, г. Лысьва: IM – 77734 (n = 1/1).

(07) Россия, Пермский кр., Лысьвенский р-н, п. Олени: IM – 84848, 84849 (n = 2/2).

Приложение 3

Список экземпляров *Sorex minutissimus*, использованных для анализа полового диморфизма. Порядок представления информации: название выборки (*полужирным*), номер выборки как в Приложении 1, пол, номер экземпляра (музейный или полевой номер), размер выборки в скобках. Сокращения: M = «male» (самец); F = «female» (самка), только молодые животные (IM).

Appendix 3

The list of specimens of *Sorex minutissimus* used in sexual dimorphism analysis. Information is in the following order: sample name (**bold**), specific locality number by Appendix 1, sex, specimen number (museum catalog number or field number), size of sample in parentheses. Acronyms for sex: M = “male”; F = “female”. Immature animals only (IM).

09_ Красноярск:

(09) M – 102701, 102702, 102710–12, 105856, 105858, 106130, 145721 (n = 9/9); F – 102698, 102699, 102713, 106135 (n = 4/4).

19_ Приморье:

(19) M – 118141, 118144, 118145, 118151, 118152, 118156, 118160, 118165 (n = 8/8); F – 118136, 118139, 118142, 118157, 118161, 118164, 118174, 168778 (n = 8/7).

Представлена 12 мая 2013; принята 30 августа 2013.