

УДК 599.363.2:591

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2012 г. А. В. Бобрецов¹, И. Ф. Куприянова¹, А. А. Калинин², А. Н. Петров³,
С. В. Павлова², Н. А. Щипанов²

¹Печоро-Илычский государственный природный заповедник, Якша 169436, Россия
e-mail: avbobr@mail.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия
e-mail: shchpa@mail.ru

³Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар 167982, Россия

Поступила в редакцию 18.05.2011 г.

Проведен анализ морфологической дифференциации обыкновенной бурозубки на северо-востоке европейской части России по комплексу краниометрических признаков с использованием методов многомерной статистики. Показана значительная межпопуляционная изменчивость. Выявлены разнонаправленные тренды изменения признаков в высотном и широтном градиентах. При классификации выборок выделили группы в соответствии с их принадлежностью к той или иной хромосомной расе. Установили, что сопряженность морфологической и хромосомной изменчивости может быть также следствием географического положения ареалов хромосомных рас и их связи с типами ландшафтов.

Ключевые слова: *Sorex araneus*, морфологическая дифференциация, сопряженность морфологической и хромосомной изменчивости, северо-восток европейской части России.

Обыкновенная бурозубка — уникальный вид, который представляет собой удобную модель для изучения эколого-эволюционных процессов (Щипанов и др., 2009). Уникальность этого вида заключается в его сложной многоуровневой структуре, наиболее отчетливо выраженной в разделении на парapatричные кариотипические группировки — хромосомные расы (Hausser et al., 1994). Согласно определению, хромосомные расы характеризуются специфическим набором хромосом и единством кариотипа на непрерывном ареале расы. В настоящее время описана 71 хромосомная раса (Wójcik et al., 2003; Павлова и др., 2006; Pavlova, 2010). Эти расы могут быть объединены в более крупные иерархические группы разного уровня (Орлов и др., 2004) и подразделены до уровня локальных популяций (Щипанов и др., 2009). Наличие дискретно распределенных генетических признаков позволяет говорить об ограниченности миграции генов и ожидать преобладающего действия отбора. Такое действие должно было бы проявляться и на уровне морфологической изменчивости вида.

Данные о морфологической дифференциации хромосомных рас обыкновенной бурозубки противоречивы. Например, было показано, что размеры верхнего зубного ряда обыкновенной буро-

зубки в Скандинавии не связаны с расовой принадлежностью (Sulkova et al., 1985). Анализ размеров нижней челюсти трех хромосомных рас в Англии выявил их тесную связь только с географическим положением (Searle, Thorpe, 1987). Представители хромосомных рас Киев и Нерусса оказались неразличимы по комплексу краниометрических характеристик (Mishta, 2007). Анализируя морфологические различия в наиболее полной по материалу и охвату хромосомных рас статье, Полли (Polly, 2007) приходит к выводу что: "...различия между популяциями внутри расы часто больше, чем различия между популяциями разных рас, а иногда и разных видов" (с. 82). Сходное явление было обнаружено и нами при анализе хромосомных рас северо-востока Европейской части России (Щипанов и др., 2011). В частности, мы обращали внимание на то, что две разные выборки одной расы могут иметь различия по разным группам признаков, и эти различия в большей степени характеризуют неопределенную изменчивость внутри популяций. При объединении выборок с такой неопределенной изменчивостью различия между расами обнаруживались по меньшему числу признаков, чем различия между популяциями. Ограниченность материала с установленной принадлежностью осо-

бей к определенной расе не позволило оценить вклад этих признаков в морфологическое разнообразие вида. Очевидно, что для выявления собственно расовых различий необходимо проведение анализа географически разобренных выборок с установленной принадлежностью к определенной расе.

Последнее обстоятельство до недавнего времени во многом затрудняло проведение подобных исследований, так как количество изученных локалитетов с определенной хромосомной расой было невелико. К сожалению, большинство известных данных по изменчивости обыкновенной бурозубки не имеет привязки к определенным хромосомным расам (Долгов, 1985; Юдин, 1989), а в ряде случаев эта привязка невозможна из-за отсутствия точных данных об обитании представителей определенной расы в локалитете, откуда был взят костный материал. В частности, хорошо известные морфологические различия землероек Северного и Южного Урала (Большаков и др., 1996) могут быть связаны как с различием между расами, так и с физико-географическими особенностями местности. Если на севере Урала в районе Печоро-Илычского заповедника выявлено обитание расы Серов (Щипанов и др., 2005), то в выборке с Южного Урала может с равной вероятностью присутствовать как раса Серов, так и раса Юрюзань. Мы уже отмечали, что, к сожалению, предполагать присутствие определенной расы для данного места априори невозможно (Щипанов и др., 2008). Несоблюдение этих условий приводит к ошибочным суждениям. Например, в работе Порошина (2009), посвященной внутрирасовой краниометрической изменчивости (на примере расы Мантурово), анализировались не только представители расы Мантурово, но и представители расы Сок, так как принадлежность выборок к той или иной расе не была установлена. В результате достоверность суждений о влиянии различных факторов среды на дифференциацию вида оказалась под сомнением.

Известные работы, в которых показана возможность дискриминации хромосомных рас на основе их морфологической изменчивости, могут отражать генетические и экологические закономерности изменчивости этого вида. Так показано, что расы Томск, Новосибирск и их гибриды хорошо дифференцируются морфологически (Polyakov et al., 2002). Как известно, размеры зверьков у горных рас больше (Polly, 2007); к горным расам можно отнести и расу Томск. Поэтому связь фенотипа с кариотипом у рас Томск и Новосибирск может рассматриваться как частный случай и отражать их равнинный (Новосибирск) или горный (Томск) характер. Это тем более вероятно, что и сами авторы проводят границу распространения рас по изоклине 200 м (Polyakov et al., 2003). Морфологическое своеобразие семи хромосомных

рас обыкновенной бурозубки, распространенных в центральных и северных районах Европейской России (Окулова и др., 2004), может отражать генетические особенности рас и их адаптацию к разным экологическим условиям. Так, известно закономерное уменьшение размеров хромосомных рас (Polly, 2007) при продвижении в более высокие широты. В результате северные расы, рассматриваемые предыдущими авторами, могут отличаться от крупной горной расы Серов. Возможность дискриминации рас на основании краниометрических признаков была показана нами для ограниченного числа выборок (Vobretsov et al., 2005; Бобрецов, Куприянова, 2007, Бобрецов и др., 2009). Очевидно, что глубокий анализ этих закономерностей представляет интерес с точки зрения общих представлений об эволюции видов.

В настоящее время такой анализ может быть проведен на территории северо-востока Европейской части России. Благодаря значительной ландшафтной неоднородности и сложной палеогеографической истории этот большой по площади регион является перспективным для изучения эколого-генетических закономерностей внутривидовой дифференциации обыкновенной бурозубки. Изучение хромосомной изменчивости в этом регионе (Щипанов и др., 2005, 2008) выявило области распространения рас Сок, Серов, Мантурово, Печора и Кириллов (Щипанов и др., 2009). Полученные данные позволяют проанализировать морфологию географически удаленных популяций, учитывая их принадлежность к различным расам и географические условия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для проведения анализа морфологической дифференциации данного вида необходимо соблюдение нескольких условий. Во-первых, выборки должны быть однородными по возрастному составу и состоять из животных, отловленных в один и тот же период. Как было показано Сергеевым (2003), сеголетки весенних пометов достоверно отличаются от животных последующих поколений более крупными размерами. Во-вторых, нужно точно установить принадлежность бурозубок к той или иной хромосомной расе. В нашем исследовании обитание представителей определенной расы в месте взятия выборки было подтверждено кариотипированием зверьков. В выборке из окрестностей дер. Кысса, где находится гибридная зона рас Печора и Кириллов, представлены лишь зверьки с установленным кариотипом расы Печора.

Использованы черепа ($n = 615$) молодых бурозубок августовских сборов из 10 пунктов Архангельской области и Республики Коми, относящихся к четырем хромосомным расам обыкновенной бурозубки.

венной бурозубки (рис. 1): 1 – дер. Раменье, Вельский р-н Архангельской обл. (раса Мантурово); 2 – дер. Дань, Корткеросский р-н Республики Коми (раса Мантурово); 3 – дер. Малая Слуда, Сыктывдинский р-н РК (раса Сок); 4 – с. Сторожевск, Усть-Куломский р-н РК (раса Сок); 5 – дер. Верхняя Пузла, Усть-Куломский р-н РК (раса Сок); 6 – дер. Кысса, Лешуконский р-н Архангельской области (раса Печора); 7 – дер. Уляшово, Печорский р-н РК (раса Печора); 8 – пос. Якша, Троицко-Печорский р-н РК (раса Серов); 9 – река Гаревка, Троицко-Печорский р-н РК (раса Серов); 10 – гора Яныпупунер, Троицко-Печорский р-н РК (раса Серов). Большинство точек расположено на Русской равнине: две из них (Кысса, Уляшово) в пределах северной тайги, остальные – в пределах средней тайги. Две выборки взяты с Северного Урала (Гаревка, Яныпупунер). Максимальное расстояние между выборками разных хромосомных рас составило 900 км, между выборками одной расы – 500 км.

Для морфологической характеристики использовали 27 признаков черепа (рис. 2), которые часто применяются для подобных целей (Юдин, 1989; Окулова и др., 2004): 1 – общая длина черепа (ОДЧ) – наибольшая длина черепа с резцами, 2 – кондилобазальная длина черепа (КБД) – расстояние от заднего края затылочной до переднего края верхнечелюстной кости, 3 – наибольшая ширина черепа (ШЧ), 4 – длина лицевой части черепа (ДЛЧ) – расстояние от переднего края надглазничных отверстий до переднего края верхнечелюстной кости, 5 – длина роостра (ДР) – расстояние от заднего края предглазничного отверстия до переднего края верхнечелюстной кости, 6 – ширина роостра (ШР) – расстояние между наружными краями носовых костей в области границы 1 и 2 промежуточных зубов, 7 – предглазничная ширина (ПГШ) – наименьшее расстояние между назоорбитальными отверстиями, 8 – межглазничная ширина (МГШ) – наименьшая ширина лобных костей в глазничной области на границе с верхнечелюстной костью, 9 – скуловая ширина (СШ) – расстояние между наружными краями скуловых отростков верхнечелюстной кости, 10 – высота черепа (ВЧ) – наибольшая высота черепа, 11 – длина верхнего зубного ряда (ДВЗР) – наибольшая длина верхнего зубного ряда, 12 – длина верхнего ряда промежуточных зубов (ДВПЗ) – измерялась у основания зубов, 13 – длина нижней челюсти (ДНЧ) – расстояние от передней части нижнего резца до конца углового отростка, 14 – расстояние от основания резца нижней челюсти до вершины сочленовного отростка (РСО), 15 – расстояние от передней части резца нижней челюсти до вершины венечного отростка (РВО), 16 – длина основания нижней челюсти (ДОНЧ) – расстояние от основания нижнего резца до заднего края челюсти между угло-

вым и сочленовным отростками, 17 – длина нижнего зубного ряда (ДНЗР) – наибольшая длина нижнего зубного ряда вместе с резцом, 18 – длина нижнего резца (ДНР), 19 – длина ряда нижних предкоренных зубов (ДНПЗ), 20 – длина ряда нижних коренных зубов (ДРКЗ), 21 – длина углового отростка нижней челюсти (ДУО), 22 – высота нижней челюсти (ВНЧ) – расстояние от вершины венечного отростка до нижнего края челюсти в области отхождения углового отростка (высота восходящей ветви нижней челюсти), 23 – ширина основания венечного отростка (ШВО), 24 – расстояние между вершинами сочленовного и венечного отростков нижней челюсти (СВНЧ), 25 – расстояние между вершинами сочленовного и углового отростков нижней челюсти (СУНЧ), 26 – высота нижней челюсти в области коренных зубов (ВНЧК) – расстояние от основания второго коренного зуба до нижней части челюсти, 27 – расстояние от основания нижнего резца до заднего края нижнечелюстного отверстия (РНО).

Анализ проводили без учета половой принадлежности. Хотя, по мнению ряда исследователей, половые различия у бурозубок по краниометрическим признакам отсутствуют (Schubarth, 1958; Долгов, 1985; Пучковский, 1974; Охотина, 1991), они были отмечены в некоторых популяциях (Викторов, 1974; Ивантер, 1976; Габитова, Мосвитина, 1992; Балакирев, 2003). По нашим данным из трех выборок расы Серов самцы и самки в предгорьях Северного Урала (Гаревка) достоверно отличались по многим признакам, тогда как в других локалитетах (Якша, Яныпупунер) различались лишь по небольшому числу признаков. Без сомнения, наличие или отсутствие полового диморфизма представляет определенный интерес, но эта изменчивость в общей дисперсии невелика и составляет лишь 2.8%, что в 30 раз меньше размаха географических различий (Васильев, Шарова, 1992).

Выборки сравнивали по отдельным признакам и их комплексу. В первом случае использовали однофакторный дисперсионный анализ. Достоверность различий средних показателей оценивалась при помощи множественного критерия Тьюки. Следует отметить, что обычная попарная оценка при помощи *t*-критерия несколько завышает различия между выборками. Во втором случае применяли методы многомерного анализа (дискриминантный и кластерный). Дискриминантный анализ позволяет на основе квадрата расстояния Махаланобиса оценить обобщенные различия между разными выборками. При этом использовали пошаговую процедуру отбора признаков. При помощи кластерного анализа проводили классификацию выборок. Группировку объектов выполняли по методу Уарда. Вся статистическая обработка материала выполнена в программе STATISTICA 6.0 для Windows.

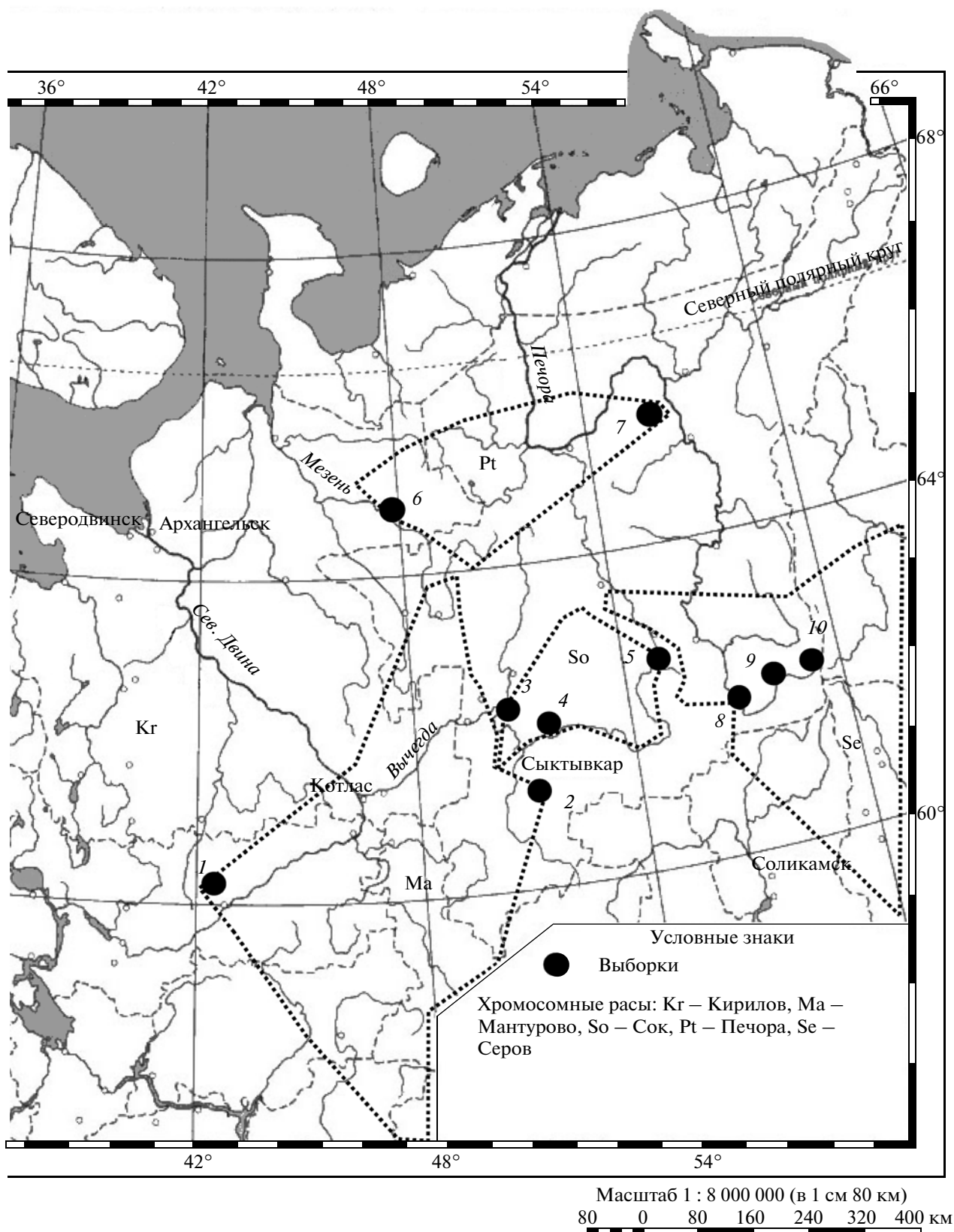


Рис. 1. Распространение хромосомных рас обыкновенной бурозубки на севере Европейской части России (по: Шипанов и др., 2009) и места сбора материала. Выборки: 1 – Раменье, 2 – Дань, 3 – Малая Слуда, 4 – Сторожевск, 5 – Верхняя Пузла, 6 – Кысса, 7 – Уляшово, 8 – Якша, 9 – Гаревка, 10 – Яныпупунер.

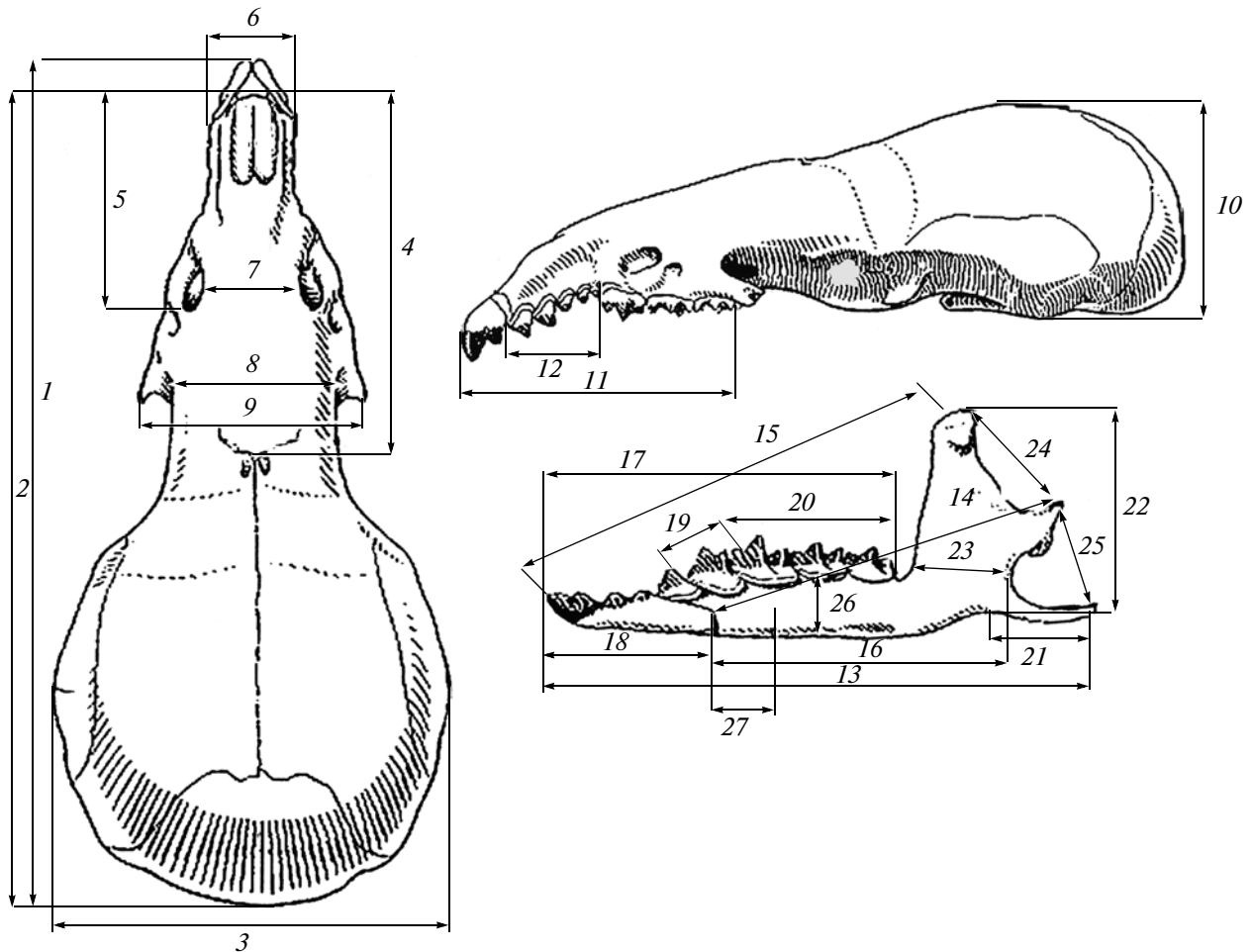


Рис. 2. Схема промеров черепа обыкновенной бурозубки. Обозначения признаков 1–27 приведены в тексте.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средние показатели по отдельным признакам черепа обыкновенной бурозубки из разных локалитетов северо-востока Европейской части России представлены в табл. 1. Их анализ показал, что практически все популяции отличаются друг от друга по тем или иным признакам. Число значимых признаков ($p < 0.05$) во множественных сравнениях изменялось от 2 до 27, максимальное число отмечено при сравнении горных и равнинных локалитетов, а минимальное — при сравнении внутри каждой из этих групп. Например, землеройки с реки Гаревки отличаются от зверьков дер. Дань по 27 признакам, тогда как различия между животными Дани и Сторожевска выражены всего по 2 признакам.

Значения отдельных признаков черепа обыкновенной бурозубки в пределах рассматриваемого региона изменялись по-разному, что осложняет выявление общих закономерностей дифференциации данного вида. В качестве иллюстрации приведем схемы “поведения” признаков на этом

пространстве (рис. 3). 1) Достоверное увеличение значений ряда признаков (ОДЧ, КБД, ДНЧ, ДНПЗ, ДРКЗ, ВНЧ, ШВО) отмечено в горных районах (Гаревка, Яныпупунер) и незначительные различия выявлены у равнинных животных, за исключением бурозубок из пункта Якша. Землеройки из последнего локалитета значительно отличаются от всех других по этим признакам и занимают промежуточное место между горными и равнинными выборками. 2) Крупные размеры признаков (ПГШ, МГШ) свойственны животным, локализованным на востоке региона. По их величине равнинные (Якша) и горные (Гаревка, Яныпупунер) выборки друг от друга не отличаются. 3) По размерам признаков РСО, ДОНЧ популяции землероек распадаются на четыре группы. Самые крупные размеры имеют животные из горных районов, самые мелкие — из северной тайги (Уляшово, Кысса). Все равнинные группировки из средней тайги составляют третью группу, промежуточное положение по величине занимает выборка из Якши. 4) Значения признаков ДР, СШ, ВЧ, ДВПЗ изменяются в пространстве неопреде-

Таблица 1. Краниометрические показатели ($M \pm m$) обыкновенной бурозубки из разных локалитетов северо-востока европейской части России

Признак	Хромосомные расы и популяции				
	Мантурово		Сок		
	Раменье ($n = 84$)	Дань ($n = 83$)	М. Слуда ($n = 43$)	Сторожевск ($n = 33$)	В. Пузла ($n = 21$)
ОДЧ	20.01 ± 0.03	20.01 ± 0.03	19.95 ± 0.04	19.94 ± 0.06	20.07 ± 0.06
КБД	19.37 ± 0.03	19.32 ± 0.03	19.34 ± 0.04	19.34 ± 0.06	19.52 ± 0.06
ШЧ	9.38 ± 0.02	9.42 ± 0.02	9.47 ± 0.04	9.47 ± 0.03	9.51 ± 0.03
ДЛЧ	9.20 ± 0.03	9.14 ± 0.03	9.08 ± 0.04	9.02 ± 0.05	9.05 ± 0.04
ДР	5.56 ± 0.02	5.51 ± 0.01	5.61 ± 0.02	5.59 ± 0.03	5.66 ± 0.03
ШР	1.91 ± 0.01	1.93 ± 0.01	1.92 ± 0.01	1.93 ± 0.01	1.94 ± 0.01
ПГШ	2.51 ± 0.01	2.53 ± 0.01	2.49 ± 0.01	2.50 ± 0.01	2.56 ± 0.02
МГШ	3.60 ± 0.01	3.59 ± 0.01	3.54 ± 0.02	3.54 ± 0.02	3.59 ± 0.03
СШ	4.85 ± 0.01	4.89 ± 0.01	4.87 ± 0.02	4.86 ± 0.02	5.01 ± 0.02
ВЧ	6.01 ± 0.02	6.00 ± 0.02	6.25 ± 0.02	6.29 ± 0.02	6.10 ± 0.04
ДВЗР	8.58 ± 0.02	8.56 ± 0.02	8.60 ± 0.02	8.62 ± 0.03	8.74 ± 0.04
ДВПЗ	2.84 ± 0.01	2.82 ± 0.01	2.87 ± 0.02	2.90 ± 0.02	2.95 ± 0.02
ДНЧ	12.85 ± 0.03	12.78 ± 0.02	12.80 ± 0.03	12.82 ± 0.04	12.89 ± 0.05
РСО	8.43 ± 0.02	8.38 ± 0.02	8.39 ± 0.02	8.39 ± 0.04	8.45 ± 0.04
РВО	10.50 ± 0.03	10.46 ± 0.02	10.46 ± 0.03	10.47 ± 0.05	10.61 ± 0.05
ДОНЧ	6.97 ± 0.02	6.94 ± 0.02	6.91 ± 0.02	6.92 ± 0.03	6.97 ± 0.03
ДНЗР	8.07 ± 0.02	8.06 ± 0.02	8.06 ± 0.02	8.08 ± 0.03	8.12 ± 0.04
ДНР	3.97 ± 0.01	3.93 ± 0.01	3.98 ± 0.02	3.98 ± 0.02	3.99 ± 0.03
ДНПЗ	1.76 ± 0.01	1.76 ± 0.01	1.77 ± 0.01	1.78 ± 0.01	1.78 ± 0.01
ДРКЗ	3.78 ± 0.01	3.76 ± 0.01	3.75 ± 0.01	3.76 ± 0.01	3.81 ± 0.02
ДУО	2.47 ± 0.01	2.51 ± 0.01	2.50 ± 0.02	2.50 ± 0.02	2.54 ± 0.01
ВНЧ	4.49 ± 0.01	4.46 ± 0.01	4.49 ± 0.02	4.46 ± 0.01	4.53 ± 0.02
ШВО	2.16 ± 0.01	2.15 ± 0.01	2.15 ± 0.01	2.16 ± 0.01	2.19 ± 0.02
СВНЧ	3.00 ± 0.02	2.98 ± 0.01	3.04 ± 0.02	3.02 ± 0.02	3.05 ± 0.02
СУНЧ	2.68 ± 0.01	2.68 ± 0.01	2.70 ± 0.01	2.72 ± 0.01	2.67 ± 0.02
ВНЧК	1.18 ± 0.01	1.15 ± 0.01	1.15 ± 0.01	1.15 ± 0.01	1.20 ± 0.01
РНО	1.12 ± 0.01	1.13 ± 0.01	1.17 ± 0.02	1.15 ± 0.02	1.19 ± 0.02
Признак	Хромосомные расы и популяции				
	Печора		Серов		
	Кысса ($n = 11$)	Уляшово ($n = 86$)	Якша ($n = 80$)	Гаревка ($n = 87$)	Яныпупунер ($n = 87$)
ОДЧ	19.85 ± 0.07	20.05 ± 0.03	20.18 ± 0.03	20.56 ± 0.03	20.61 ± 0.03
КБД	19.24 ± 0.07	19.36 ± 0.03	19.42 ± 0.04	19.83 ± 0.03	19.91 ± 0.03
ШЧ	9.54 ± 0.07	9.42 ± 0.02	9.45 ± 0.02	9.66 ± 0.03	9.71 ± 0.02
ДЛЧ	8.97 ± 0.06	9.15 ± 0.02	9.04 ± 0.03	9.44 ± 0.02	9.23 ± 0.03
ДР	5.42 ± 0.04	5.51 ± 0.02	5.46 ± 0.02	5.67 ± 0.01	5.60 ± 0.02
ШР	1.93 ± 0.02	1.97 ± 0.01	1.96 ± 0.01	2.00 ± 0.01	2.01 ± 0.01
ПГШ	2.45 ± 0.02	2.48 ± 0.01	2.79 ± 0.01	2.74 ± 0.01	2.79 ± 0.01
МГШ	3.47 ± 0.03	3.53 ± 0.01	3.68 ± 0.01	3.69 ± 0.01	3.75 ± 0.01
СШ	4.98 ± 0.03	4.90 ± 0.01	4.89 ± 0.02	5.03 ± 0.02	5.03 ± 0.02
ВЧ	6.01 ± 0.06	6.01 ± 0.02	6.07 ± 0.02	6.16 ± 0.02	6.18 ± 0.02
ДВЗР	8.54 ± 0.03	8.58 ± 0.02	8.76 ± 0.02	8.97 ± 0.01	8.97 ± 0.02
ДВПЗ	2.86 ± 0.02	2.81 ± 0.01	2.87 ± 0.01	2.96 ± 0.01	2.96 ± 0.01
ДНЧ	12.76 ± 0.06	12.84 ± 0.02	12.99 ± 0.02	13.35 ± 0.02	13.41 ± 0.03
РСО	8.31 ± 0.06	8.26 ± 0.02	8.60 ± 0.02	8.84 ± 0.02	8.86 ± 0.02
РВО	10.55 ± 0.07	10.39 ± 0.03	10.72 ± 0.03	11.04 ± 0.03	11.08 ± 0.03
ДОНЧ	6.78 ± 0.06	6.78 ± 0.02	7.10 ± 0.02	7.31 ± 0.02	7.31 ± 0.02
ДНЗР	7.98 ± 0.03	8.19 ± 0.02	8.21 ± 0.02	8.41 ± 0.02	8.41 ± 0.02
ДНР	3.94 ± 0.04	4.07 ± 0.01	4.04 ± 0.01	4.15 ± 0.01	4.14 ± 0.01
ДНПЗ	1.75 ± 0.02	1.78 ± 0.01	1.80 ± 0.01	1.86 ± 0.01	1.85 ± 0.01
ДРКЗ	3.78 ± 0.02	3.78 ± 0.01	3.82 ± 0.01	3.89 ± 0.01	3.89 ± 0.01
ДУО	2.57 ± 0.03	2.59 ± 0.01	2.44 ± 0.01	2.59 ± 0.01	2.56 ± 0.01
ВНЧ	4.50 ± 0.04	4.46 ± 0.01	4.55 ± 0.01	4.71 ± 0.01	4.76 ± 0.01
ШВО	2.13 ± 0.03	2.13 ± 0.01	2.23 ± 0.01	2.30 ± 0.01	2.31 ± 0.01
СВНЧ	2.94 ± 0.04	3.00 ± 0.01	3.02 ± 0.02	3.13 ± 0.01	3.11 ± 0.01
СУНЧ	2.70 ± 0.04	2.71 ± 0.01	2.71 ± 0.01	2.74 ± 0.01	2.78 ± 0.01
ВНЧК	1.13 ± 0.02	1.13 ± 0.01	1.21 ± 0.01	1.23 ± 0.01	1.25 ± 0.01
РНО	1.13 ± 0.03	1.09 ± 0.01	1.25 ± 0.01	1.24 ± 0.01	1.27 ± 0.02

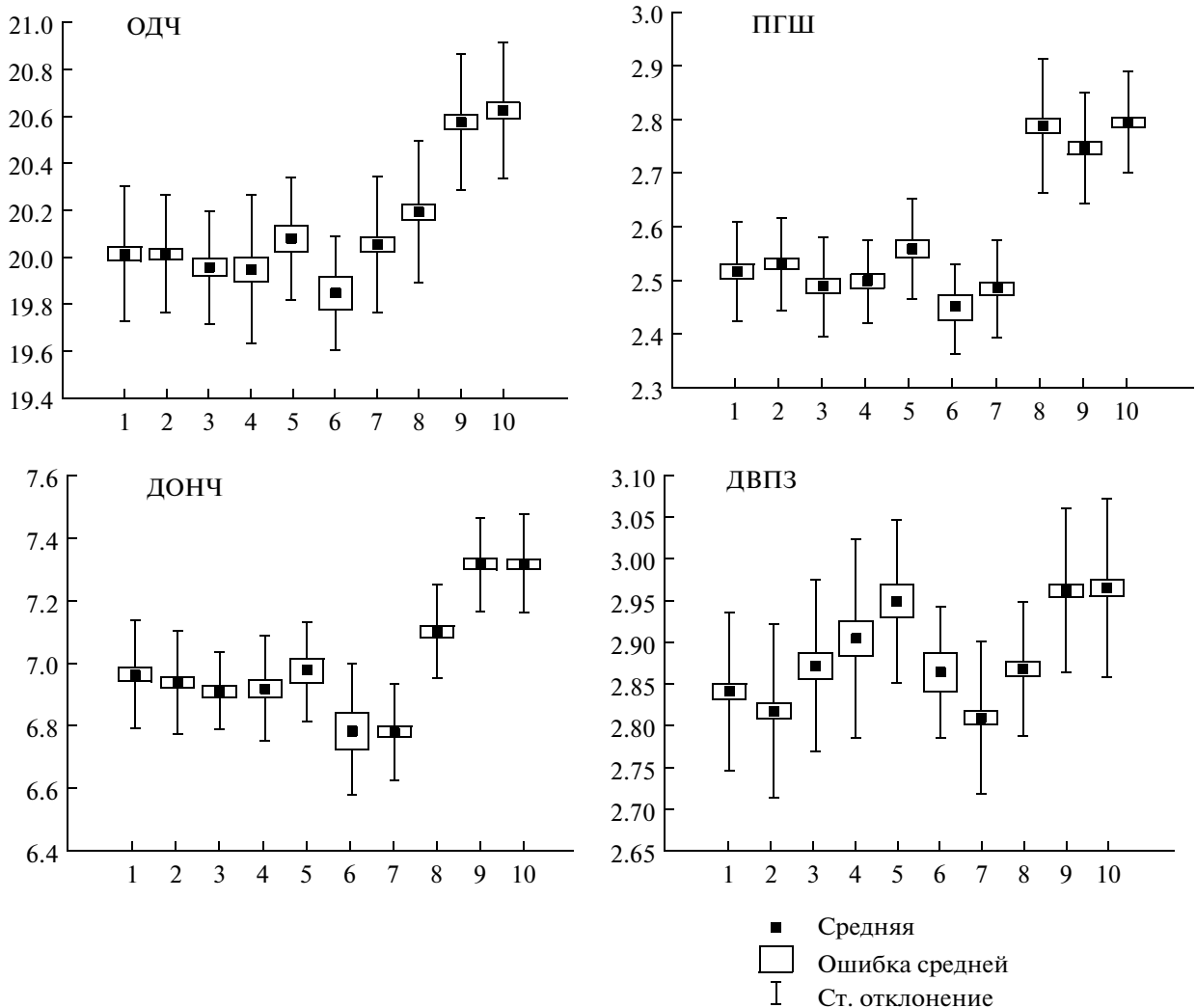


Рис. 3. Изменчивость отдельных признаков черепа (мм) обыкновенной бурозубки на северо-востоке европейской части России. 1–10 – выборки (см. рис. 1).

ленным образом. В этом случае достоверные различия отмечены между различными популяциями вне зависимости от занимаемого ими географического и ландшафтного положения.

В целом черепа горных животных (Яныпупу-нер и Гаревка) характеризуются крупными размерами, и по большинству признаков (17 из 27) они достоверно отличаются от животных равнинных локалитетов. Например, КБД у них составляет 19.83–19.91 мм, тогда как у равнинных выборок только 19.24–19.52 мм. Длина верхнего зубного ряда (ДВЗР) достигает в горных районах максимальных значений (8.97 мм), в равнинных районах она достоверно меньше и варьирует от 8.54 до 8.76 мм. Среди равнинных животных ДВЗР наибольшая у представителей из Верхней Пузлы и Якши. Землеройки из Якши по большинству признаков занимают промежуточное значение между горными и равнинными выборками. Однако по

ряду признаков (ПГШ, МГШ) они не уступают горным животным, а по некоторым другим (ДНЧ, ШЧ) – близки к равнинным особям. Черепа бурозубок из северной тайги (Кысса, Уляшово) характеризуются небольшими размерами ДОНЧ и РСО. Например, длина основания нижней челюсти у животных из средней тайги колеблется от 6.97 до 7.10 мм, в горах она составляет 7.31 мм, а у северных землероек лишь 6.78 мм. При этом она идентична у землероек Кыссы и Уляшова. ДР имеет минимальные значения не только у животных из северной тайги, но и у бурозубок из Якши.

Приведенные выше результаты показывают, что общие закономерности дифференциации вида на основании изменчивости отдельных признаков выявить трудно, хотя они и дают в этом отношении некоторые ориентиры. Поэтому для более детального рассмотрения этого вопроса был использован весь комплекс признаков и прове-

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

Признак	Канонические дискриминантные функции		
	I	II	III
ОДЧ	0.485	-2.936	0.543
КБД	-0.829	2.326	-0.411
ШЧ	0.054	0.169	-0.186
ДЛЧ	-0.245	-0.158	-0.188
ДР	-0.325	0.267	0.016
ШР	-0.150	-0.178	-0.235
ПГШ	0.619	-0.144	0.301
МГШ	-0.080	-0.135	0.209
СШ	-0.174	0.116	-0.211
ВЧ	0.066	0.331	-0.122
ДВЗР	0.468	0.392	0.003
ДВПЗ	-0.164	0.375	0.091
ДНЧ	-0.032	-0.024	0.043
РСО	0.503	-0.157	-0.004
РВО	0.051	0.706	0.213
ДОНЧ	0.381	0.193	-0.029
ДНЗР	-0.117	-0.710	-0.679
ДНР	0.467	-0.155	-0.308
ДНПЗ	0.015	0.055	0.268
ДРКЗ	0.001	0.222	0.279
ДУО	-0.106	-0.071	-0.475
ВНЧ	0.258	-0.077	-0.338
ШВО	-0.101	-0.058	-0.037
СВНЧ	-0.048	0.467	0.096
СУНЧ	0.016	0.105	0.088
ВНЧК	0.118	0.093	0.047
РНО	0.090	0.019	0.055
Изменчивость, %	66.7	13.0	8.4

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения признаков.

ден канонический дискриминантный анализ. Для описания межгрупповых различий были использованы первые три статистически значимые дискриминантные функции, которые объясняют 88% изменчивости исходных данных. Из них 67% дискриминирующей мощности приходится на первую функцию (табл. 2). Наибольший вклад в нее вносят три переменные – КБД, ПГШ и РСО, о чем свидетельствуют высокие значения их коэффициентов. В различении выборок по второй канонической функции важную роль играют

ОДЧ, КБД, ДНЗР и РВО, а по третьей – ДНЗР, ОДЧ и ДУО.

Известно, что морфологическая дифференциация видов мелких млекопитающих часто может быть обусловлена “изоляцией расстоянием” (Васильев, 1982; Дупал, 2000) или иметь мозаичный или “островной” характер. В первом случае наблюдается корреляция фенотипической дистанции с логарифмом расстояния, во втором она отсутствует. В нашем исследовании расстояние Махаланобиса между средними значениями выборок по всему комплексу признаков (центроидами) колебалось от 1.13 (Сторожевск – М. Слуда) и 2.63 (Дань – Рамень) до 42.40 (Яныпупунер – Кысса). При этом первая пара выборок была расположена в 80 км, вторая – в 520 км и третья – в 608 км друг от друга. Значения расстояния Махаланобиса были малы при незначительной и максимальной удаленности выборок друг от друга. Соответственно, показатель коэффициента корреляции между морфологическими и географическими дистанциями оказался статистически незначим ($r = 0.22$, $p = 0.14$). Таким образом, вклад пространственной изоляции (удаленности популяций друг от друга) в морфологические различия обыкновенной бурозубки на северо-востоке Европейской части России оказался незначительным. В то же время исследования Полли (Polly, 2007), проведенные на 25 расах на пространстве от западной Англии до Байкала (7000 км), выявили корреляцию между расстоянием и географическим положением выборок для формы черепа и отсутствие корреляции для формы нижней челюсти.

В результате дискриминации выборки разделились на группы (рис. 4). По первой канонической оси выделились две большие совокупности. Расстояние Махаланобиса между ними по отдельным выборкам варьировало от 20.56 до 42.40 (в среднем 29.45). Первую группу сформировали бурозубки из Уральской горной страны (Яныпупунер, Гаревка) и бурозубки с восточной окраины Русской равнины (Якша), непосредственно граничащей с Уралом. Расстояние Махаланобиса между этими локалитетами изменялось от 3.67 до 9.12 (в среднем 6.77). Землеройки этих трех выборок относятся к хромосомной расе Серов. Вторую группу сформировали животные из равнинных районов. Расстояние Махаланобиса между ними варьировало от 1.13 до 21.68 (9.80). Высокая изменчивость фенотипических дистанций между отдельными выборками этой группы обусловлена тем, что они относятся к разным хромосомным расам и расположены в разных подзонах тайги.

По второй дискриминантной оси произошло обособление равнинной группировки в первой группе землероек от собственно горных, а во второй группе – разделение животных средней тайги на локалитеты, соответствующие определенной хромосомной расе. Расстояние Махаланобиса

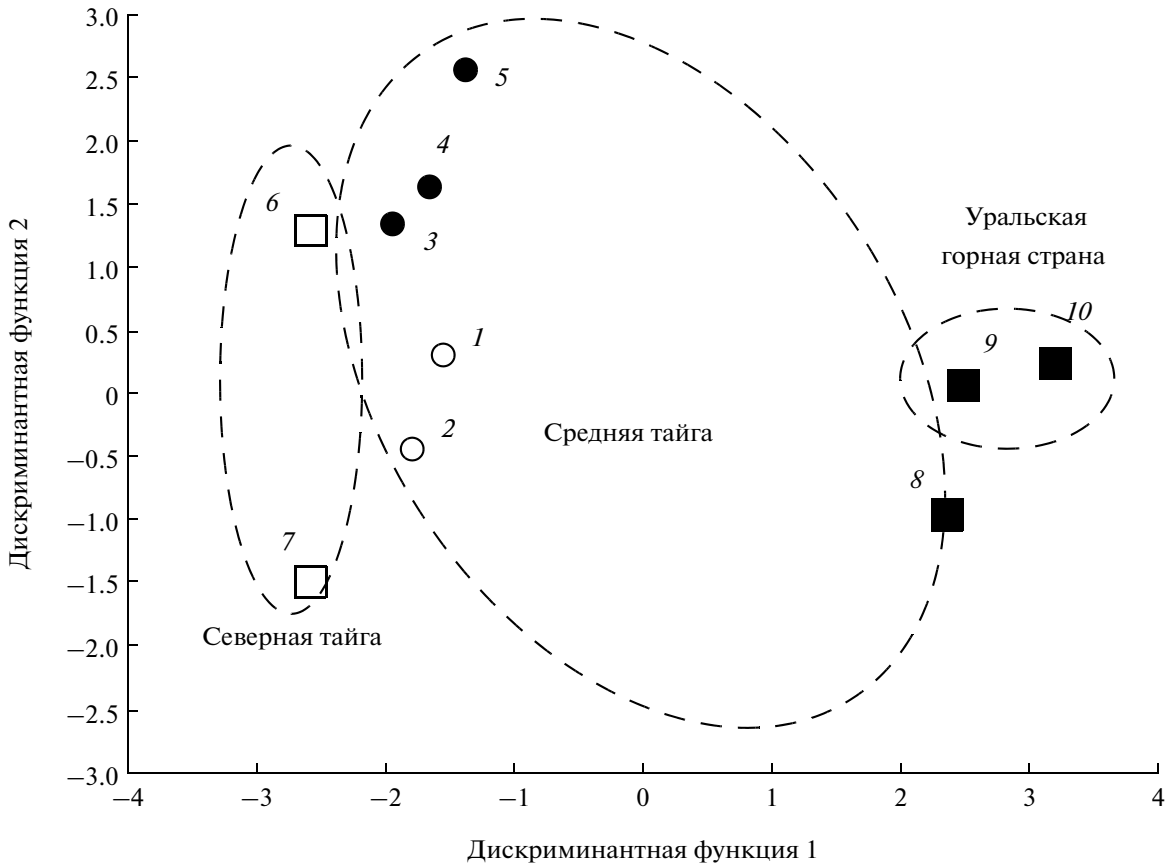


Рис. 4. Положение центроидов выборок обыкновенной бурозубки в пространстве первых двух канонических функций. Обозначения выборок на рис. 1.

между выборками было незначительным. Так, в пределах расы Сок оно изменялось от 1.13 до 7.06, а между выборками расы Мантурово составило 2.63. Лишь между центроидами выборок расы Печора оно достигало 15.93, но в этом случае расстояние между ними превышало 460 км.

Резкие отклонения от соответствия географических и морфометрических дистанций нередко связывают со сменой ландшафтов (Россолимо, 1979), хотя установление степени конгруэнтности между внутривидовой изменчивостью комплекса признаков с ландшафтными особенностями территории остается весьма проблематичным (Thorpe, 1987). В случае сопряженности градиент фенотипического расстояния (ГФР), измеряемый как отношение расстояния Махаланобиса к расстоянию (в км) на местности (Санников, Петрова, 2003), должен существенно возрастать между выборками землероек из разных ландшафтов. В пределах ареалов хромосомных рас (Мантурово, Сок, Печора), приуроченных к Русской равнине, его значения изменялись от 0.005 до 0.048, тогда как между выборками животных расы Серов, занимающих равнинные и горные ландшафты, этот показатель варьировал от 0.068 до 0.120. Это сви-

детельствует об определенной роли ландшафтной неоднородности территории в формировании морфооблика животных. Выше уже было отмечено, что горные землеройки (Гаревка, Яныпупунер) достоверно крупнее равнинных животных по ряду признаков, включая животных из Якши. Однако следует подчеркнуть, что градиент фенотипического расстояния значительно увеличился и при переходе к межрасовым сравнениям, даже если выборки были взяты из соседних локалитетов. Например, фенотипические различия между представителями расы Мантурово (Раменье и Дать) на большом пространстве средней тайги Русской равнины накапливаются медленно (ГФР = 0.005), но между выборками из Дани (раса Мантурово) с одной стороны и Малой Слуды, Сторожевска и Верхней Пузлы (раса Сок) с другой стороны увеличиваются на порядок (0.070–0.140). Следует отметить, что географическая дистанция между дер. Дать и с. Сторожевск составляет всего лишь чуть более 60 км.

Размеры черепа у бурозубок уменьшаются в направлении высоких широт (Polly, 2007). Это явление, хорошо известное у представителей этой группы, обсуждается как исключение из правила

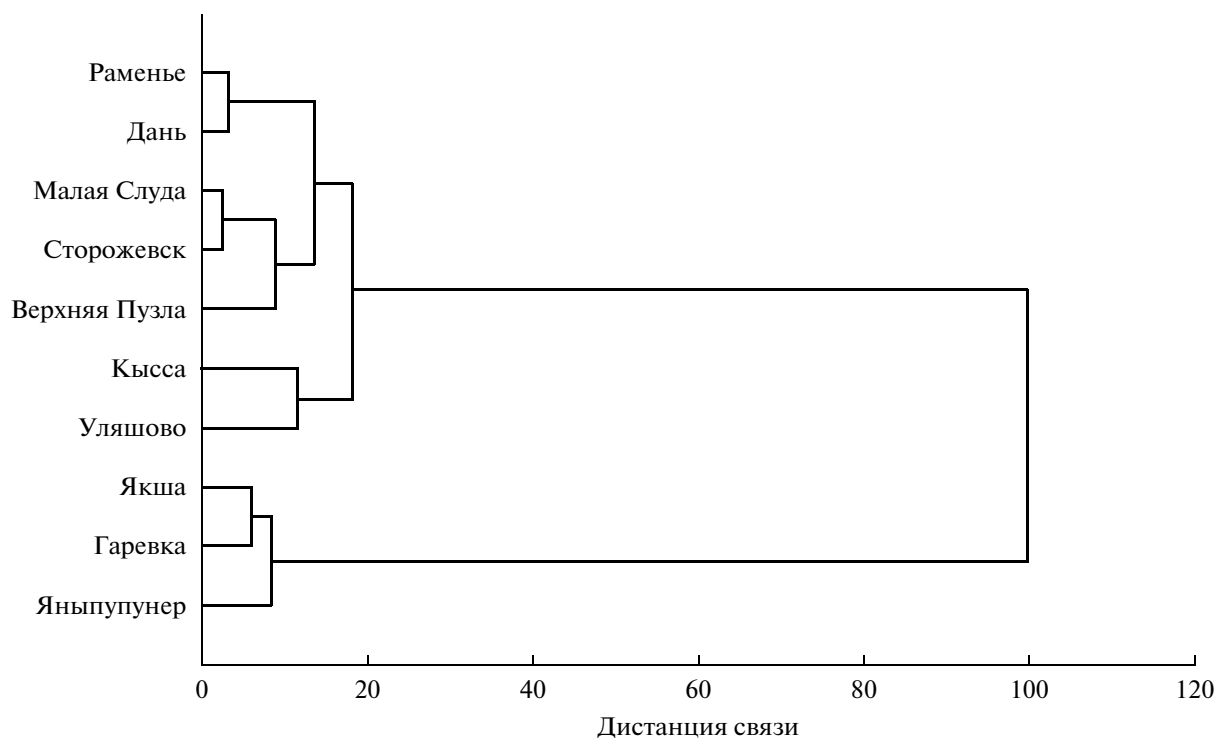


Рис. 5. Дендрограмма различий между популяционными группировками обыкновенной бурозубки на северо-востоке Европейской части России. Шкала связи стандартизирована (расстояние связи/макс. расстояние $\times 100$).

Бергмана (Ochocińska, Taylor, 2003). Нами оно отмечено у обыкновенной бурозубки на Европейском севере (Щипанов и др., 2011). Землеройки расы Печора, локализованные в северной тайге, оказались мельче животных из средней тайги. Уменьшение их размеров в более высоких широтах было показано нами на примере тундряной бурозубки Европейской части России (Бобрецов и др., 2008), у которой животные тундровых популяций оказались существенно мельче лесных.

Связь между размерами черепа обыкновенной бурозубки и суровостью климата в направлении с запада на восток не выявлена (Polly, 2007), но в нашем случае она оказалась положительной и статистически достоверной ($r = 0.79$, $p = 0.02$). Однако положительная корреляция определяется лишь высотным градиентом различий расы Серов (Щипанов и др., 2011). При исключении из анализа горных популяций она отсутствует.

Таким образом, дискриминантный анализ выявил наличие определенной морфологической дифференциации обыкновенной бурозубки на северо-востоке Европейской части России. Для более точной классификации выборок (принадлежности к той или иной совокупности) и анализа факторов был использован кластерный анализ, результаты которого представлены на рис. 5. Все выборки, как и в случае их дискриминации, разделились на два кластера. Один из них сформировали две горные (Гаревка и Яныпупунер) и одна

равнинная (Якша) группировки, принадлежащие к хромосомной расе Серов. В другой кластер вошли все остальные группировки, которые, в свою очередь, составили две подгруппы. В одну из них вошли представители расы Печора, во вторую — представители расы Мантурово и расы Сок. В последней подгруппе на незначительном уровне различий произошло обособление выборок по их принадлежности к определенной хромосомной расе.

Все это свидетельствует о том, что морфологическая дифференциация обыкновенной бурозубки в данном регионе сопряжена с хромосомной изменчивостью. Морфологическое своеобразие семи хромосомных рас, распространенных в центральных и северных районах Европейской России, обнаружено также Окуловой с соавторами (2004). Однако это не исключает роли ландшафтных условий в формировании популяционной дифференциации вида. Например, близость по морфологии землероек расы Мантурово и Сок, несмотря на то, что они относятся к разным кариотипическим подгруппам (Орлов и др., 2004), можно объяснить тем, что они занимают однотипные равнинные ландшафты средней тайги. При этом представители расы Печора, ареал которой локализован в северной тайге, отличаются в большей степени.

Хотя практически все выборки животных из разных локалитетов достоверно отличаются друг

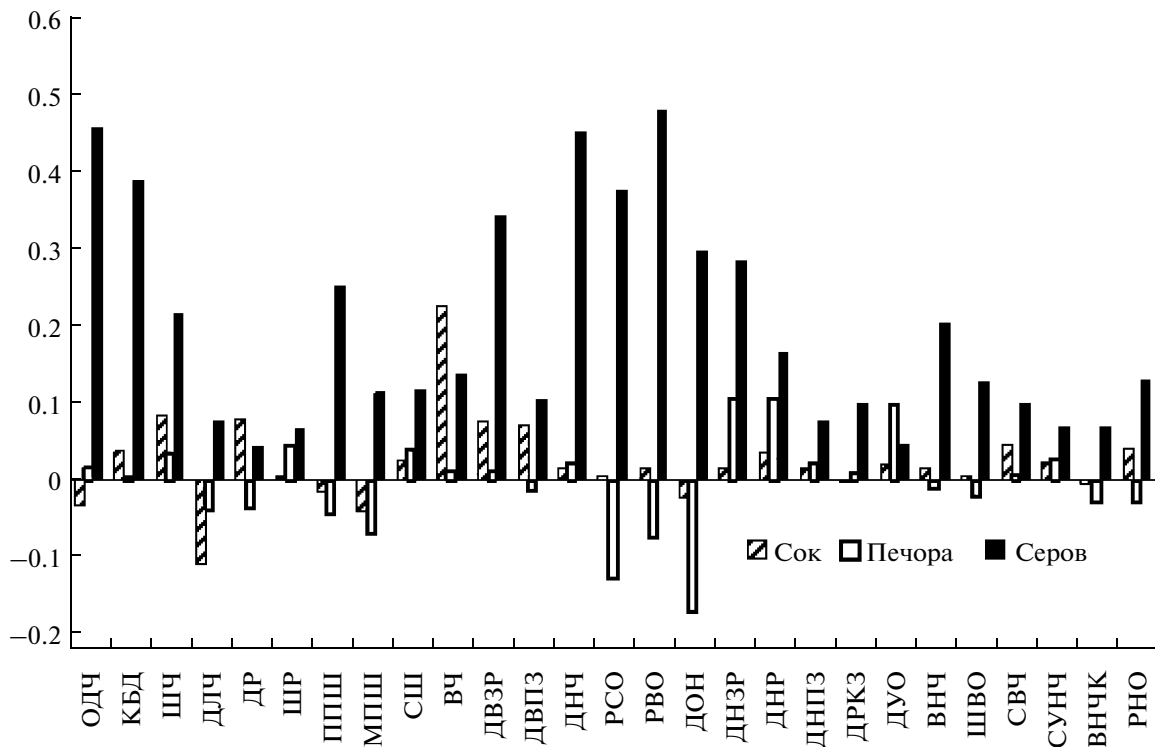


Рис. 6. Своеобразие разных хромосомных рас обыкновенной бурозубки по отдельным признакам черепа. Отклонения рассчитаны от средних значений расы Мантурово.

от друга по комплексу признаков, выбрать какие-то общие признаки, которые бы дискриминировали землероек разных хромосомных рас, довольно сложно. Часто землеройки одной расы отличаются одними признаками, а животные другой расы — иными. Окулова с соавторами (2004) описала физиономические характеристики некоторых рас, в том числе и тех, которые представлены на северо-востоке Европейской части России (Мантурово, Печора, Серов). Морфологическое своеобразие разных хромосомных рас хорошо иллюстрируют отклонения средних значений признаков от какого-либо стандарта. В данном случае за стандарт принята раса Мантурово (рис. 6). Представители этой расы характеризуются черепом большой длины, умеренной ширины и высоты (Окулова и др., 2004).

В целом характеристика черепа расы Серов Окуловой с соавторами (2004) совпадает с нашими данными. Для расы Серов характерен самый длинный (ОДЧ, КБД) и широкий (ППШ, МПШ, ШЧ) череп среди рассматриваемых хромосомных рас. Соответственно и признаки верхней и нижней челюстей также отличаются самыми крупными размерами. Особенно длинная — нижняя челюсть (ДНЧ). В связи с этим у представителей расы Серов самые длинные РВО и РСО. Однако по нашим данным, ДЛЧ хотя и больше, чем у других изученных рас, но не является максимально

длинной. По длине углового отростка (ДУО) горные популяции расы Серов не отличаются от землероек расы Печора. Однако самая короткая ДУО у равнинных животных расы Серов приводит к тому, что по этому признаку они уступают землеройкам расы Печора и не отличаются достоверно от животных расы Сок.

По ряду признаков черепа раса Печора практически не отличается от принятого стандарта (расы Мантурово). У них близкие средние значения длины, ширины и высоты черепа. Мало отличаются длина верхнего зубного ряда (ДВЗР) и длина нижней челюсти (ДНЧ). Они имеют самое короткое основание нижней челюсти, в связи с чем РВО и РСО характеризуются самыми малыми размерами. Специфической чертой расы Печора является длинный угловой отросток.

Череп расы Сок по многим признакам имеет умеренные размеры и мало отличается от представителей расы Мантурово и Печора. Однако у нее самые большие значения высоты черепа и самая короткая длина лицевой части среди остальных рас. По длине верхних зубов (ДВРЗ, ДВПЗ) землеройки расы Сок крупнее животных равнинных рас, но уступают по размерам расе Серов.

Приведенная выше характеристика черепов животных разных хромосомных рас (хотя и носит общий характер) указывает на то, что некоторые расы различаются не только по хромосомным пе-

Таблица 3. Оценка принадлежности особей (число экз.) обыкновенной землеройки к определенной хромосомной расе по результатам дискриминантного анализа

Раса	Доля правильных определений, %	Мантурово	Сок	Печора	Серов
Мантурово	83.1	118	7	16	1
Сок	81.3	12	74	5	0
Печора	80.6	12	6	75	0
Серов	98.8	3	0	0	242
Все расы	89.1	145	87	96	243

рестройкам, но и по морфологии черепа. Несмотря на значительную межпопуляционную изменчивость, точность классификации (принадлежности особей к той или иной расе) по комплексу признаков оказалась довольно высокой (табл. 3). Правильно было классифицировано 89.1% всех особей, из них наиболее точно были определены представители расы Серов, своеобразие которой было показано выше. Число особей, корректно отнесенных особей к той или иной расе (в табл. 3 оно указано по диагонали), оказалось следующим: к расе Мантурово правильно отнесено только 118 особей, к расе Сок – 74, к расе Печора – 75, к расе Серов – 242. В последнем случае только три черепа имели признаки других рас.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Межпопуляционная изменчивость морфологических признаков обыкновенной бурозубки на северо-востоке Европейской части России довольно значительна. Практически все изученные популяционные группировки данного вида статистически отличаются друг от друга по разным комплексам признаков. Однако в этой изменчивости обнаруживаются определенные закономерности, обусловленные как внешними, так и внутренними факторами. Выявлены разнонаправленные тренды в изменениях морфологических признаков в высотном и широтном градиентах. В первом случае размеры признаков увеличиваются, во втором – уменьшаются. Проведенная при помощи кластерного анализа классификация выборок показала определенную их структурированность – выборки образовали группы в соответствии с их принадлежностью к той или иной хромосомной расе. Выявленная сопряженность морфологической и хромосомной изменчивости может быть следствием географического положения ареалов хромосомных рас, их связи с некоторыми типами ландшафтов и размерами признаков. Так, землеройки расы Печора обитают в северной тайге и поэтому имеют несколько более мелкие размеры. Представители расы Серов занимают горные ландшафты вследствие чего, как и многие горные расы, характеризуются крупны-

ми размерами. Это соответствует трендам, выявленным и в исследовании Полли (Polly, 2007).

Однако нельзя не заметить, что наша работа выполнена на сравнительно небольшом участке ареала обыкновенной бурозубки. Дальнейший прогресс в этих исследованиях возможен в случае вовлечения в анализ большего числа выборок из разных локалитетов, ландшафтных районов и хромосомных рас.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (08-04-00553 и 11-04-00681), программ “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 гг. (госконтракт 02.740.11.0282) и “Биологическое разнообразие” (п. 3), а также грантами Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-1155.2009.4 и МК-2500.2011.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балакирев А.Е., 2003. О проявлении полового диморфизма краниометрических характеристик обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) разных хромосомных рас // Териол. исследования. СПб. Вып. 2. С. 3–11.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., 2007. Краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Европейском Севере России // Биология насекомыхядных млекопитающих. Материалы III Всерос. конф. по биологии насекомыхядных млекопитающих. Новосибирск: ЦЭРИС. С. 19–21.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Петров А.Н., Демидова Т.Б., Щипанов Н.А., 2008. Европейская лесная форма тундрной бурозубки (*Sorex tundrensis*) // Зоол. журн. Т. 87. № 7. С. 841–849.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Щипанов Н.А., 2009. Морфологическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Северо-Востоке Европейской части России в связи с кариотипом и географическими факторами // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Материалы докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Сыктывкар. С. 123–125.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П., 1996. Фауна и популяционная экология землероек Урала

- (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: Екатеринбург. 268 с.
- Васильев А.Г., 1982. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 15–24.
- 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.
- Викторов Л.В., 1974. Сезонно-возрастные краниометрических признаков в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) из Калининской области // Эколого-фаунистические исследования позвоночных животных центральной зоны. Рязань. С. 3–25.
- Габитова А.Т., Москвитина Н.С., 1992. Внутри- и межпопуляционная изменчивость краниометрических признаков обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в хромосомно моно- и полиморфных популяциях // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. С. 11–36.
- Долгов В.А., 1985. Бурозубки Старого Света. М.: МГУ. 221 с.
- Дупал Т.А., 2000. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus (Stenocranius) gregalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 79. № 7. С. 851–858.
- Ивантер Т.В., 1976. Краниометрия и одонтология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 50–59.
- Окулова Н.М., Балакирев А.Е., Орлов В.Н., 2004. Краниометрические особенности некоторых хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. Т. 83. № 12. С. 1476–1487.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Балакирев А.Е., 2004. Иерархия внутривидовых таксонов обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora), и таксономическая структура вида млекопитающих // Зоол. журн. Т. 83. № 2. С. 199–212.
- Охотина М.В., 1991. Подвидовая таксономическая ревизия дальневосточных бурозубок (Insectivora, Sorex) с описанием новых подвидов // Вопросы систематики, фаунистики и палеонтологии мелких млекопитающих. Труды ЗИН АН СССР. Т. 243. СПб. С. 58–70.
- Павлова С.В., Быстракова Н.В., Булатова Н.Ш. и др., 2006. Материалы к кадастру хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (в пределах России) // Биогеография. Вып. 13. С. 42–59.
- Порошин Е.А., 2009. Внутривидовая краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки и ее связь с климатом // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Сыктывкар. С. 135–137.
- Пучковский С.В., 1974. Материалы по морфологии бурозубок (Soricidae, Mammalia) // Териология. Новосибирск: Наука. Т. 2. С. 42–47.
- Россолимо О.Л., 1979. Географическая изменчивость, градиент среды и адаптивная организация млекопитающих // Млекопитающие (исследования по фауне Советского Союза). Труды Зоол. музея МГУ. Т. 18. М.: Изд-во МГУ. С. 44–75.
- Санников С.Н., Петрова И.В., 2003. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН. 247 с.
- Сергеев В.Е., 2003. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок (Insectivora, Soricidae, Sorex) Северной Азии. Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 469 с.
- Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Булатова Н.Ш., Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2005. Уральская хромосомная раса Серов обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.: Insectivora, Mammalia) в полидоминантной темнохвойной тайге на севере Европейской части России // Докл. РАН. Т. 404. С. 281–285.
- Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Павлова С.В., 2011. Межрасовая и межпопуляционная изменчивость фенотипических (краниальных) признаков обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L., 1758) // Генетика. Т. 47. № 1. С. 66–77.
- Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Павлова С.В., Демидова Т.Б., 2009. Ареалы хромосомных рас и новые гибридные зоны обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на европейском Северо-Востоке России // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Бобрецов А.В., Демидова Т.Б., 2008. Хромосомные расы обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на Европейском северо-востоке. Ограничивают ли физические преграды их распространение? // Докл. РАН. Т. 422. № 5. С. 714–717.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Щипанов А.Н., 2009. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. Т. 88. № 8. С. 975–989. Материалы докл. Всерос. науч. конф. Сыктывкар. С. 142–144.
- Юдин Б.С., 1989. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука. 547 с.
- Bobretsov A.V., Poroshin E.A., Kupriyanova I.F., 2005. Craniological characteristics of *Sorex araneus* of two chromosomal races in Northeastern European Russia // Evolution in the *Sorex araneus* group: cytogenetic and molecular aspects. 7th Meeting of the ISACC. S.-Petersburg. P. 18.
- Hausser J., Fedyk S., Fredga K., Searle J.B., Volobouev V., Wójcik J., Zima J., 1994. Definition and nomenclature of chromosome races of *Sorex araneus* // Folia Zoologica. V. 43. № 1. P. 1–9.
- Mishta A., 2007. Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Ukraine, in relation to geoclimatic factors and karyotype // Rus. J. Theriol. V. 6. № 1. P. 51–62.
- Ochocińska D., Taylor J.R.E., 2003. Bergmann's rule in shrews: geographic variation of body size in Palearctic

- Sorex species* // Biol. J. of the Linnaean Society. V. 78. P. 356–381.
- Pavlova S.V., 2010. A distinct chromosome race of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) within the Arctic Circle in European Russia // Comparative Cytogenetics. V. 4. № 1. P. 73–78.
- Polly P.D., 2007. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype // Rus. J. Theriol. V. 6. № 1. P. 73–81.
- Polyakov A.V., Onishchenko 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 zone of parapatry // Acta Theriol. V. 47. P. 381–387.
- Polyakov A.V., Volobuev V.T., Aniskin V.M., Zima J., Searle J.B., Borodin P.M., 2003. Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in West Siberia // Mammalia V. 67. № 2. P. 201–208.
- Schubarth H., 1958. Zur Variabilität von *Sorex araneus* L. // Acta Theriol. V. 2. № 9. P. 175.
- Searle J.B., Thorpe R.S., 1987. Morphometric variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in Britain, in relation to karyotype and geography // J. Zool. V. 212. № 2. P. 373–377.
- Sulkova S., Vahtola M., Fredga K., 1985. Structure of the upper tooth-row of *Sorex araneus* in Scandinavia // Acta Zool. Fenn. V. 173. P. 237–239.
- Thorpe R.S., 1987. Geographic variation: a synthesis of cause date, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis // Bul. Zool. V. 54. № 1. P. 3–11.
- Wójcik J.M., Borodin P.M., Fedyk S., Fredga J., Hausser J., et al., 2003. The list of chromosome races of common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // Mammalia. V. 67. P. 169–178.

MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION OF THE COMMON SHREW (*SOLEX ARANEUS*) IN THE NORTHEASTERN EUROPEAN PART

A. V. Bobretsov¹, I. F. Kupriyanova¹, A. A. Kalinin², A. N. Petrov³, S. V. Pavlova², N. A. Shchipanov²

¹ Pechoro-Ilychski Nature Reserve, Yaksha 169436, Russia

e-mail: avbobr@mail.ru

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

e-mail: shchpa@mail.ru

³ Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar 167982, Russia

Common shrews of four chromosomal races (Manturovo, Sok, Serov, Pechora) from 10 localities of the European North of Russia were studied. 612 skulls were analyzed; 27 measurements for each were made. Morphological differences were estimated using a complex of skull characters; the data were processed using the discriminant and cluster analyses. Mahalanobis distance was used as a measure of difference. Almost all the samples were statistically different. In the northern regions, a significant increase of sizes in members of the mountain population and their decrease in the plain population were found. The samples formed groups with respect to their racial specifics. Such a distribution in clusters can result from the relationships of chromosomal races with definite types of landscapes.