

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/366296081>

An isolated population of Bicolored White-toothed Shrew on the northern border of its distribution range in the Orenburg region

Article in *Fauna of the Urals and Siberia* · January 2022

DOI: 10.56268/24110051_2022_2_87

CITATION

1

READS

16

4 authors, including:



Alexei G. Vasil'ev

Russian Academy of Sciences

48 PUBLICATIONS 222 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Mikhail Vladimirovich Chibiryak

Russian Academy of Sciences

12 PUBLICATIONS 104 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

УДК 574.3:599.363:575.825(470.56)

DOI 10.56268/24110051_2022_2_87

Форпостная популяция белобрюхой белозубки на северной границе ареала в Оренбургской области

А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Т. П. Коурова, М. В. Чибиряк



Васильев Алексей Геннадьевич, Васильева Ирина Антоновна, Коурова Татьяна Петровна, Чибиряк Михаил Владимирович, Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144; vag@ipae.uran.ru; via@ipae.uran.ru; kourova@ipae.uran.ru; chibiryak@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 10 августа 2022 г.

Изучена изолированная краевая популяция редкого ксерофильного вида белобрюхой белозубки в междуречье Урала и Сакмары и степных колках на склонах Губерлинского мелкосопочника на Южном Урале, которая оторвана в северо-восточном направлении от основного европейского ареала. Относительная численность вида в 2014 г. составила в июле–августе 1.3 экз/100 конусо-сут. За период наблюдений с 1976–1977 гг. по 2014 г. в регионе на 2.5°C повысилась среднегодовая температура, усилилась ксерофитизация пойменной растительности за счет проникновения степных видов в пойменный лес и произошло выпадение перестойного древостоя (ива белая, тополя черный и серебристый), что привело к локальному улучшению условий обитания для белозубки. Вид, в 1970-е гг. приуроченный к лесным колкам и кустарникам на степных склонах Губерлинского мелкосопочника, в XXI в. (2014 г.) стал чаще встречаться в пойменном лесу р. Сакмары вплоть до ее песчаного берега. Возник отчасти фаунистический, отчасти эволюционно-экологический вопрос: что позволило белозубке на Южном Урале из редкого стенотопного вида перейти в категорию редкого эвритопного? В рамках подходов функциональной признаковой экологии (trait-based ecology) методами геометрической морфометрии у белозубки через 38 лет выявлены направленные изменения морфогенеза мандибул в ценопопуляциях контрастных биотопов (колки и пойма р. Сакмары), причем хронографические различия почти вдвое превысили биотопические. Резкие изменения конфигурации нижней челюсти в пойменном биотопе и мандибулярные индексы указывают на смену диеты белозубок, вызванную частичной трансформацией видового состава почвенных беспозвоночных на фоне проникновения в пойму степной растительности. Климатическое потепление в регионе, по-видимому, оказалось благоприятным для редкого ксерофильного вида, фенотипическая пластичность которого позволила изолированной форпостной популяции адаптироваться к климатогенным изменениям и сохраниться в условиях экологического эксклава на северо-восточном краю ареала.

Ключевые слова: редкий вид, *Crocidura leucodon*, изоляция, край ареала, Губерлинский мелкосопочник, Южный Урал.

В конце XX в. и начале XXI в. в период Антропоцена (Zalasiewicz et al., 2010; Steffen et al., 2011; McGill et al., 2015), когда технические возможности человечества стали сопоставимы с возможностями Биосферы, возникла высокая вероятность проявления региональных биоценологических кризисов при усилении антропогенного и климатогенного воздействия на биоту (Жерихин, 2003; Huang et al., 2012; Ceballos et al., 2015). Многие исследователи прогнозируют рост числа инвазионных видов, изменение структуры сообществ, исчезновение уязвимых автохтонных видов, замещение нативных видов сообществ видами-ценофобами, а также массовое вымирание редких и специализированных видов (Parmesan, 2006; Palkovacs, Hendry, 2010; Naeem et al., 2012). В XXI в. ожидается ускорение микроэволюционных процессов (Pelletier et al., 2009; Alberti, 2015). В итоге теоретически возможна быстрая лавинообразная трансформация биотических сообществ (Жерихин, 2003; Ceballos et al., 2015; Donelan et al., 2020). Все это указывает на высокую актуальность междисциплинарных параллельных фаунистических и эволюционно-экологических исследований модельных редких видов.

Изучение популяций редких видов крайне затруднено из-за их малочисленности и / или недоступности. Поэтому возникает практическая задача, как оценить состояние популяции редкого вида, используя минимум данных, имеющихся для анализа. Для преодоления сложностей, связанных с малочисленной и не всегда достаточной информацией о редких видах сообществ, ряд авторов предложили новые теоретические подходы в русле признаковой экологии (trait-based ecology), которые при анализе таких видов определили как оценку их функциональной редкости (functional rarity) (Jain

et al., 2014; Violle et al., 2017). Функциональная редкость (или = признаковая редкость — trait rarity) рассматривается ими как свойство вида, которое интегрировано с функциональным своеобразием (functional distinctiveness) и таксономической недостаточностью (taxonomic scarcity) в случае анализа локального масштаба условий, или с функциональной уникальностью (functional uniqueness) и таксономической ограниченностью (taxonomic restrictedness) для регионального масштаба (Violle et al., 2017). Данный подход опирается на сочетание метрики функциональных признаков (functional traits) в русле функциональной экологии (McGill et al., 2006; Ricotta, Moretti, 2011; Jiang et al., 2018) и обилия видов (species abundances) в сообществе при локальных и региональных масштабах вариации данных (Dapporto, Dennis, 2008; Farré et al., 2015). По мнению К. Виолле с соавт. (Violle et al., 2017), функционально редкие виды являются экологическими отклонениями (ecological outliers), поэтому их изучение особенно важно как для понимания истории становления фауны, так и для эволюционной экологии видов и сообществ.

Цель работы — параллельный фаунистический и эволюционно-экологический анализ форпостной, изолированной от основного ареала популяции **белобрюхой бурозубки** *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780), которая является редким видом в сообществе насекомоядных млекопитающих Оренбургской обл. (Большаков и др., 1996; Чибилев и др., 1993; Васильев и др., 2017). При этом наряду с решением основной фаунистической задачи мы попытались оценить популяционно-морфологические и эволюционно-экологические причины устойчивого существования локальной группировки вида, обитающего за пределами

северной границы ареала в форме изолированного эксклава, изучая функциональные морфологические изменения нижней челюсти. Данную ситуацию можно рассматривать как модельную при сопряженном фаунистическом и эволюционно-экологическом изучении устойчивости форпостных краевых популяций редких видов при воздействии климатических и антропогенных факторов.

ОСНОВНОЙ АРЕАЛ И ИЗОЛИРОВАННАЯ ФОРПОСТНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ ВИДА

Ранее мы (Васильев и др., 2017) отмечали, что в 1970-е гг. белобрюхая белозубка встречалась в окрестностях г. Кувандык главным образом в лесных колках и в кустарнике на склонах Губерлинского мелкосопочника. В полевых условиях взрослая особь вида исходно точно определена Л. П. Шаровой в летних сборах 1976 г. Параллельно отловленные 2 молодые особи вида, меньшие по размерам, были, однако, ошибочно приняты ею за малую белозубку *C. suaveolens*. Это неудивительно, т.к. молодые животные несколько отличаются по окраске и пропорциями тела, а по размерам действительно близки к малой белозубке. До сих пор у специалистов определение молодых особей вида по внешним приметам вызывает затруднения. Поскольку данные материалы опубликованы (Большаков и др., 1996), в дальнейшем эту неточность использовали другие авторы. В частности, при подготовке информации о вновь созданном степном заповеднике «Оренбургский» и белобрюхую, и «малую» белозубок включили в состав региональной фауны (Степной заповедник..., 1996). С. В. Симак (аспирант акад. В. Н. Большакова), работая в Буртинской и Айтуарской степях на территории заповедника, также отловил несколько экземпляров белобрюхой белозубки (Чибилев и др., 1993), которые по его просьбе были кариотипированы группой популяционной цитогенетики ИЭРиЖ УрО РАН под руководством д.б.н. проф. Э. А. Гилевой.

Цитогенетический анализ позволил подтвердить видовую принадлежность особей белобрюхой белозубке. Позднее Т. П. Коурова переопределила черепа двух сомнительных особей «малой» белозубки, хранящихся в Музее ИЭРиЖ УрО РАН, как действительно принадлежащих не малой, а белобрюхой белозубке.

Поскольку сведения о неточности первоначального видового определения малой белозубки на склонах Губерлинского мелкосопочника в Кувандыкском р-не не представлены в публикациях, то малая белозубка сохранилась в списке видов насекомоядных Оренбургской обл., хотя и были высказаны сомнения и даже указан знак вопроса (Степной заповедник..., 1996). В этом же списке приведена и белобрюхая белозубка как редкий вид Южного Урала. На карте-схеме ареала белобрюхой белозубки, подготовленной по материалам, приведенным на сайте Международного союза охраны природы (IUCN), видно, что основная его часть расположена в Южной и Центральной Европе. На территории РФ ареал проходит через Южное Причерноморье и Кавказ и завершается в южной части побережья Каспийского моря, доходя на востоке до Туркмении (рис. 1). В справочнике «Млекопитающие России» (Лисовский и др., 2019) статус данного вида на основной части ареала для территории РФ соответствует категории «регионально обычный вид».

Небольшой изолированный фрагмент ареала вида — эксклав — удален от основного ареала к северо-востоку и локализован на Южном Урале в центре Оренбургской обл. в Сакмаро-Уральском междуречье на степных склонах Губерлинского мелкосопочника и южнее — на участках Айтуарской и Буртинской степей (см. рис. 1). Каково происхождение данного эксклава, пока неизвестно: он может быть реликтовой группировкой, оставшейся после отступления ареала на юго-запад, или возник случайно при инвазионном заносе особей-основателей с фуражом из ближайшего южного участка основного ареала в процессе торговых

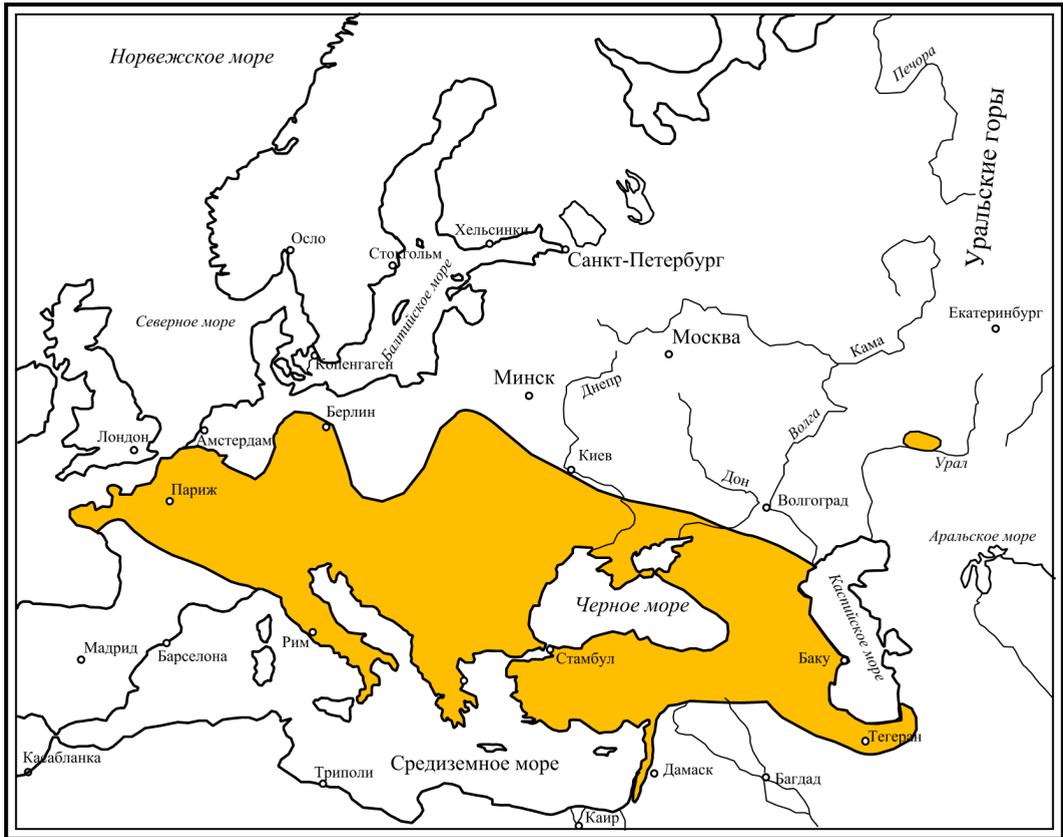


Рис. 1. Ареал белобрюхой белозубки, построенный по материалам Международного союза охраны природы (IUCN): включает изолированный фрагмент, который локализован в междуречье рек Сакмара и Урал на Южном Урале.

Fig. 1. The distribution range of Bicolored White-toothed Shrew based on the IUCN materials and including an isolated site in the interfluvium of Rivers Sakmara and Ural in the Southern Urals.

контактов прошлого. Прояснить этот вопрос могут дальнейшие специальные исследования.

Работы сотрудников лаборатории акад. В. Н. Большакова, проведенные в конце XX в. (1976–1977 гг.) в окрестностях г. Кувандык Оренбургской обл., показали, что вид встречается не только на степных склонах Губерлинского мелкосопочника, но изредка и в пойме р. Сакмары по ее краю на границе со степной кустарниковой растительностью вдоль пойменной террасы (рис. 2). В XXI в. белобрюхая белозубка распространилась и в другие био-

топы, начала чаще отлавливаться в пойме р. Сакмары, причем даже в самых ее увлажненных участках до берега реки. Несколько особей вида отловлены авторами в 2014 г. на песчаном берегу р. Сакмары в энтомологические ловушки, вкопанные в грунт и заполненные фиксирующим раствором (Васильев и др., 2017). Поимку этого вида с помощью стандартных деревянных ловушек и проволочных капканчиков наблюдали редко. Основной отлов зверьков осуществляли с помощью ловчих канав с конусами. В августе 2014 г. относительная численность белозубок



Рис. 2. Карта-схема района исследований в окрестностях г. Кувандык (Оренбургская обл.) и расположение обследованных биотопов: 1 — березово-осиновые колки на вершинах и склонах холмов (сопок); 2 — участки степной растительности и полосы кустарников на склонах холмов; 3 — лесная пойма р. Сакмары.

Fig. 2. Schematic map of the study area in the vicinity of Kuvandyk (the Orenburg region) and the studied biotopes: 1 — birch-and-aspen groves on hilltops and slopes; 2 — steppe vegetation and strips of shrubs on hill slopes; 3 — wooded floodplain of River Sakmara.

в целом составила 1.3 экз/100 конусо-сут. Особое положение форпостной сакмарской популяции относительно основного ареала, редкость вида, но при этом расширение диапазона пригодных для него биотопов на фоне усиливающегося климатического потепления требуют, наряду с фаунистическим изучением, проведения эволюционно-экологического анализа с привлечением данных и материалов, полученных при участии авторов в конце XX в. и начале XXI в.

Изучение редких видов животных представляет особый интерес не только для установления региональной фауны, но также важно при решении проблем биогеографии, сохранения биологического разнообразия, эволюционной экологии и охраны природы, поскольку их

исследование крайне важно для понимания путей формирования фаунистических комплексов и функционирования биотических сообществ (Kunin, Gaston, 1993; Violle et al., 2017). Многие редкие виды включаются в региональные Красные книги, т.к. в силу малочисленности экологически крайне уязвимы (Bracken, Low, 2012). В климатически неблагоприятные годы и при антропогенном воздействии в некоторых регионах существует риск их временного исчезновения вплоть до полного вымирания (Harnik et al., 2002; Naem et al., 2012; Ceballos et al., 2015; McGill et al., 2015).

В настоящее время разработаны представления о разных вариантах и формах редких видов (Harnik et al., 2002; Espeland, Emam, 2011; Violle et al., 2017). Так,

ранее в работе П. Г. Харника с соавт. (Harnik et al., 2002) по величине ареала, размеру популяции и широте биотопических требований выделены 7 вариантов. В соответствии с классификацией этих авторов (Harnik et al., 2002) белобрюхую белозубку можно отнести к категории редкого для региона вида, однако в целом имеющего широкий ареал, локальная форпостная популяция которого малочисленна и биотопически ограничена. В Оренбургской обл. вид предпочитает ксерофитную кустарниковую растительность степей, широколиственные колки на степных склонах холмов и лишь изредка — пойменные леса.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследований приурочен к центральной части Оренбургской обл. и включает Губерлинский мелкосопочник (Чибилев, 1995). В окрестностях г. Кувандык высота холмов вдоль левобережья р. Сакмары достигает 300–350 м над ур. м. Основные исследования и сбор материала выполнены в окрестностях пос. Кашкук вблизи г. Кувандык в двух контрастных биотопах: лесных колках и пойме р. Сакмары (см. рис. 2). Колки располагаются на вершинах холмов и их склонах, покрытых степной растительностью. Растительность лесных колков на разных высотах холмов различна (в верхней части склона — береза повислая и осина, ниже — дуб черешчатый, липа сердцелистная, клен американский, вяз шершавый и черемуха). Под пологом леса в колках и по их краю растут вишня степная, ежевика и изредка малина. В колках развита лесная подстилка. Слой почвы относительно тонкий и лежит на каменистом субстрате. Вокруг колков на опушках широкими полосами произрастает кустарники (вишня степная, шиповник, карагана (чилига), жимолость татарская). Склоны холмов покрыты степным разнотравьем и отдельными пятнами ковыльной степи.

Пойменный лес р. Сакмары к западу от г. Кувандык тянется по ее лево-

му берегу сплошной полосой, достигая вблизи пос. Кашкук ширины 300–450 м. В лесу доминируют тополя черный (осокорь) и серебристый, ива белая (ветла), вязы гладкий и шершавый. За последние полвека в пойме широко распространился клен американский. Изменив состав растительности, он захватил новые участки, частично вытеснил липу и черемуху. В центральных участках пойменного леса встречаются липняки мертвопокровные. За последние 10–15 лет большие лесные поляны уменьшились по площади, зарастая по краям кленом американским, вязом шершавым, шиповником и жимолостью татарской. Древостой поймы на большей своей части является перестойным, часто выпадает во время сильных ветров и дождей; упавшие деревья и кустарники плотно зарастают хмелем. Под покровом леса и на опушках в понижениях произрастает ежевика. Вдоль железной дороги по краю пойменной террасы р. Сакмары располагаются искусственные лесополосы, представленные карагачом, караганой древовидной и кленом американским.

Участки сбора материала привязаны к трем биотопам, которые различаются по орографии, влажности, преобладающей растительности (см. рис. 2): 1 — лесные колки (51°28' с.ш., 57°17' в.д.) на вершинах и склонах холмов (сопок), окруженные кустарником и степной растительностью; 2 — полосы кустарников и участки степной растительности на склонах холмов и пойменной террасы; 3 — лесная пойма р. Сакмары (51°29' с.ш., 57°17' в.д.). Детальное описание биотопических условий приведено ранее (Васильев и др., 2017).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения пространственно-временной изменчивости белобрюхой белозубки использованы летние (июль–август) аллохронные выборки вида (1976–1977 гг., 2014 г.) из Оренбургской обл. (окрестности г. Кувандык). В разные годы места сбора материала и биотопы были

идентичными. Поскольку степные биотопы (1 и 2) близки в территориальном отношении и по уровню влажности, но резко отличаются от условий пойменного леса р. Сакмары, мы условно разделили материал, полученный по белобрюхой белозубке, на выборки из двух биотопов: сухой биотоп — «колки», влажный биотоп — «пойма». Таким образом, выборки были сформированы из зверьков, отловленных в двух контрастных биотопах: пойменный лес р. Сакмары — «пойма» и лесные колки на вершинах холмов Губерлинского мелкосопочника — «колки». В итоге сравнили аллохронные синтопные пары выборок, относящихся к сборам XX и XXI вв.: 1 — колки, 1976–1977 гг. (10 экз.); 2 — пойма, 1976–1977 гг. (4 экз.); 3 — колки, 2014 г. (9 экз.); 4 — пойма, 2014 г. (5 экз.). Всего изучили 28 экз. белозубок. Небольшой имеющийся объем выборок не позволяет провести отдельный анализ с учетом пола, поэтому данные по самцам и самкам представлены в единой совокупности. Следует также отметить, что в выборках существенно преобладают самцы (последнее косвенно указывает на их большую по сравнению с

самками активность и мобильность в середине лета).

В качестве функционально значимой морфоструктуры белобрюхой белозубки использовали конфигурацию нижней челюсти, которая играет важную роль при добыче и первичной обработке корма (почвенные беспозвоночные). При изучении формы мандибулы применили методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011), позволяющие отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов и допускают возможность визуализации и морфогенетической интерпретации морфологических различий (Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018). При характеристике изменчивости формы нижней челюсти белобрюхой белозубки использовали 30 меток-ландмарков (рис. 3), которые были размещены на ее лингвальной стороне с помощью программ инструментальных утилит *tpsUtil* и экранного дигитайзера *tpsDig2* Ф. Дж. Рольфа (Rohlf, 2013а, б). Ландмарки 1–29 использовали для характеристики изменчивости формы, а метку 30 — для снятия промера *B* (см. рис. 3).

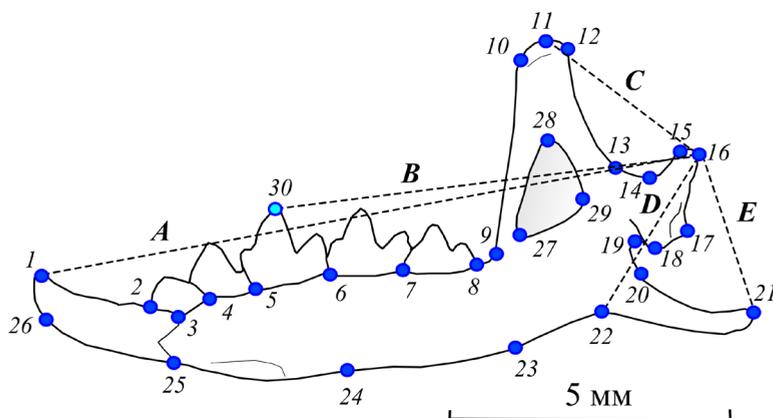


Рис. 3. Схема расстановки меток-ландмарков (1–30) на лингвальной стороне правой ветви нижней челюсти белобрюхой белозубки *Crocidura leucodon* и снятия промеров (A, B, C, D, E) для расчета мандибулярных индексов.

Fig. 3. Scheme of landmarks (1–30) located on the lingual side of the right side of the Bicolored White-toothed Shrew *Crocidura leucodon* mandible and the measurements (A, B, C, D, E) for mandible index calculation.

Суперимпозицию (superimposition) конфигураций ландмарков осуществили методом генерализованного Прокрустова анализа — GPA (Rohlf, Slice, 1990) с применением метода наименьших квадратов и вычислением прокрустовых координат (Procrustes coordinates). Косвенное сравнение размеров мандибул выполнили по значениям центроидного размера (centroid size — CS), который вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из меток (Rohlf, Slice, 1990). На основе прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, провели канонический анализ выборок с расчетом матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D).

При множественном сравнении выборок белозубок применили однофакторный дисперсионный анализ (One-Way ANOVA) для отдельных переменных. Межвыборочные парные различия оценили на основе апостериорного теста по Q -критерию Тьюки (Tukey's pairwise post-hoc Q -test). Сочетанное влияние факторов «год» (Y) и «биотоп» (B) животных, а также их взаимодействие ($Y \times B$) определили методом двухфакторного дисперсионного анализа (Two-Way ANOVA). Провели многомерный непараметрический двухфакторный дисперсионный анализ PERMANOVA (Anderson, 2001), основанный на процедуре перестановочно-го тестирования (permutation test) и позволяющий анализировать обобщенные межгрупповые различия по отношению к остаточным (residual) одновременно по комплексу всех канонических переменных (CV_1 – CV_3).

Ранее в ряде работ (Young et al., 2010; Anderson et al., 2014; Jones, Law, 2018) были предложены методы оценки функциональных изменений формы нижней челюсти млекопитающих, связанных с разной диетой, на основе применения мандибулярных индексов. Расчеты индивидуальных значений морфофункциональных мандибулярных индексов белобрюхой белозубки по аналогии с ранее использованными выполнили с помощью

промеров нижней челюсти (см. рис. 3: A , B , C , D , E) по формулам: $TI = C / A$ (темпорально-резцовый); $TM = C / B$ (темпорально-молярный); $MI = D / A$ (массетерно-резцовый); $MM = D / B$ (массетерно-молярный); $AM = E / D$ (ангулярно-массетерный). При оценке связей индексов с факторами года и биотопа рассчитали коэффициенты корреляции Спирмена (R_s), затем по логарифмам вероятностей отличия R_s от нуля (уровням значимости) каждого индекса по факторам год (Y) и биотоп (B) с помощью мета-анализа (meta-analysis: Sokal, Rohlf, 1995) оценили обобщенные критерий хи-квадрат и значимость коэффициентов корреляции Спирмена для совокупности мандибулярных индексов.

Оценку внутригруппового морфознообразия (morphological disparity) провели с помощью метода анализа паттерна ближайших соседних ординат (nearest neighbour point pattern analysis) для полигонов изменчивости (Дэвис, 1990; Hammer, 2009), построенных по значениям первых двух канонических переменных (CV_1 , CV_2). Величина средней дистанции между ближайшими соседними ординатами $MNND$ (mean nearest neighbor distance) характеризует уровень внутригруппового морфознообразия. В случае использования методов геометрической морфометрии увеличение значения этого показателя трактовалось нами как увеличение веера морфогенетических траекторий (Васильев и др., 2018).

При выполнении процедур геометрической морфометрии и использовании методов статистического анализа применили пакеты компьютерных программ TPS (Rohlf, 2013a, б), PAST 2.17c (Hammer et al., 2001) и MorphoJ 1.6d (Klingenberg, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Центроидный размер нижней челюсти в объединенных аллохронных выборках белобрюхой белозубки из пойменного биотопа оказался достоверно больше ($CS = 989.12 \pm 3.58$), чем в колках

($CS = 970.82 \pm 5.27$) согласно тесту Уэлча ($F = 8.25$; $d.f. = 25, 99$; $p = 0.008$). Возможно, более крупные размеры косвенно указывают на несколько большую обеспеченность белозубки кормами в пойме р. Сакмары, приводящую здесь к некоторому усилению роста зверьков.

Поскольку геометрическая морфометрия, как отмечалось выше, позволяет оценивать изменчивость формы, исключая размеры объектов, обнаруженные различия в размерах животных теоретически могут не влиять на результаты сравнения. Тем не менее для предварительной оценки возможного влияния на морфометрические различия аллометрии — зависимости формы от размеров — провели регрессионный анализ значений первой главной компоненты формы от логарифма центроидного размера согласно существующим в литературе рекомендациям (Zelditch et al., 2004). Сравнение провели сначала только для объединенной выборки самцов, где регрессионная зависимость PC1 от CS оказалась статистически недостоверной ($p = 0.088$), а затем только в выборке из колков 2014 г. отдельно для самцов и самок. В последних случаях регрессия первой главной компоненты от центроидного размера также была незначимой (соответственно $p = 0.165$ и $p = 0.201$). Таким образом, влияние аллометрических эффектов — зависимости различий формы объектов от их размеров — в данном сравнении можно исключить.

Соотношение хронографических и биотопических различий для сравняемых выборок белозубок оценили на основе канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти (рис. 4). Межгрупповые различия вдоль всех трех канонических переменных оказались статистически значимы ($p < 0.001$). Вдоль первой канонической оси межгрупповая дисперсия составила 52% и, как видно из рисунка, в значительной степени отражает хронографические различия. Полигоны изменчивости выборок 1976–1977 гг. размещены в области положительных значений CV1, а выборки 2014 г. — в об-

ласти отрицательных значений. На долю второй канонической оси, вдоль которой в основном проявились биотопические различия (наибольшее своеобразие проявляют выборки из колков и поймы в 1976–1977 гг.), приходится 31% от общей дисперсии. Вдоль третьей канонической оси выражены существенные различия в размерах и конфигурации венечного и сочленовного отростков. Третья переменная характеризует 17%, причем в этом направлении проявилось взаимодействие факторов «год» и «биотоп». Вдоль этой оси на разных временных этапах сравнения выборки разных биотопов варьируют в разных направлениях. Таким образом, анализ взаимного расположения полигонов изменчивости в общем морфопространстве вдоль трех канонических переменных выявил существенные хронографические и биотопические различия, а также их взаимодействие в виде разной направленности этих форм межгрупповой изменчивости.

Контурные модели — аутлайны (outlines), размещенные вдоль канонических переменных, отражают конфигурации нижней челюсти при минимальных и максимальных значениях вдоль каждой оси. Так, направленные хронографические различия от первого ко второму временному этапу проявились в относительном истончении резцов, некотором смещении кзади венечного отростка, изменении формы сочленовного и углового отростков. Биотопические различия связаны с разными относительными размерами и направлением расположения зубов, причем максимально выражены на первом временном этапе: в ценопопуляции поймы нижняя челюсть более грациозна и отличается общей конфигурацией зубного ряда.

Матрица обобщенных расстояний Махаланобиса (D) между парами сравниваемых выборок белозубки представлена в табл. 1. Установлено, что практически во всех случаях парных сравнений дистанции статистически достоверны. Наибольшая дистанция выявлена между выборками пойменного биотопа разных

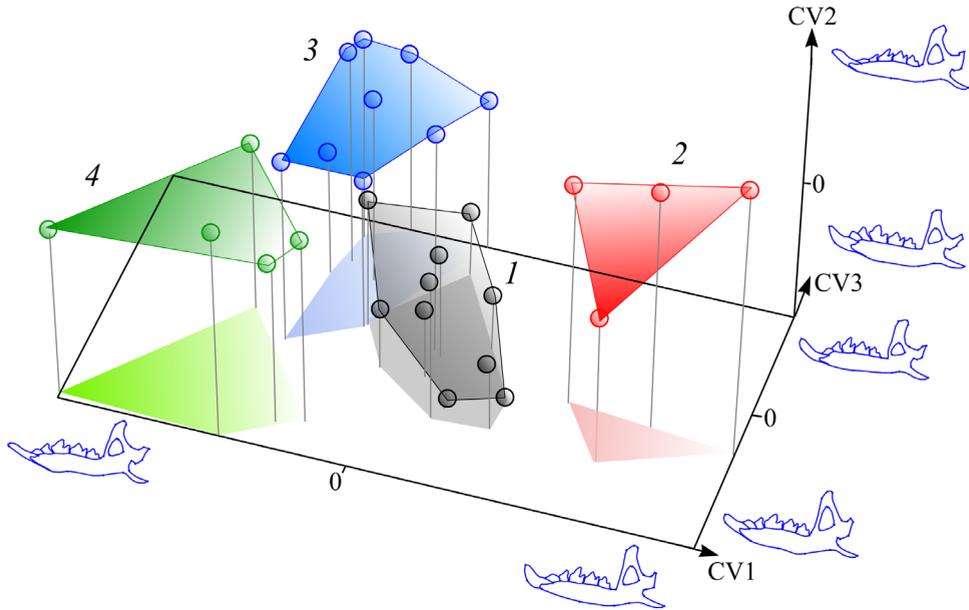


Рис. 4. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в аллохронных выборках (1, 2 – 1976–1977 гг.; 3, 4 – 2014 г.) форпостной сакмарской популяции белобрюхой белозубки из двух контрастных биотопов (колки – 1, 3, пойма – 2, 4) в Оренбургской обл. Контурные изображения нижней челюсти (аутлайны) соответствуют минимальным и максимальным значениям вдоль канонических переменных (CV1–CV3).

Fig. 4. Results of canonical analysis of the Procrustes coordinates characterizing the variability of the mandible shape in allochronic samples (1, 2 – 1976–1977; 3, 4 – 2014) from the isolated Sakmara population of Bicolored White-toothed Shrew taken in two contrasting biotopes (groves – 1, 3, floodplain – 2, 4) in the Orenburg region. The mandible outlines correspond to the minimal and maximal values along the canonical variables (CV1–CV3).

временных этапов сравнения. Морфологические различия между выборками из колков XX и XXI вв. выражены слабее (см. табл. 1). Примечательно, что на первом временном этапе в XX в. биотопические различия выражены сильнее (см. табл. 1). Усредненная дистанция Махаланобиса между выборками XX и XXI вв. составила 4.159 ($T^2 = 121.1$; $p = 0.0030$). Наименьшее расстояние обнаружено между центроидами выборок из колков и поймы в 2014 г., т.е. биотопическая изменчивость между ними уменьшилась.

Таким образом, можно заключить, что у белозубок пойменного биотопа форма нижней челюсти изменилась от перво-

го ко второму временному этапу сравнения в значительно большей степени, чем это наблюдалось в ценопопуляции колков. При этом на втором этапе сравнения в XXI в. поменялось направление биотопической изменчивости, а ее размах уменьшился по сравнению с исходными выборками XX в. Поскольку все межгрупповые обобщенные расстояния Махаланобиса (D) статистически значимы, можно заключить, что описанные феномены хронографической и биотопической изменчивости действительно проявились в популяции белобрюхой белозубки.

Интересно было получить обобщенную характеристику межгрупповой из-

Таблица 1. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D) (нижняя треугольная матрица) и уровни значимости межгрупповых различий (верхняя треугольная матрица) между аллохронными выборками сакмарской популяции белобрюхой белозубки из двух контрастных биотопов в Оренбургской обл.

Table 1. Mahalanobis's generalized distances (D) (the lower triangle matrix) and the levels of significance of the intergroup differences (the upper triangle matrix) between allochronous samples from the Sakmara population of Bicolored White-toothed Shrew taken from two contrasting biotopes in the Orenburg region

Выборка, год	1976–1977 гг.		2014 г.	
	Колки	Пойма	Колки	Пойма
Колки, 1976–1977 гг.	-	$p = 0.0005$	$p = 0.0003$	$p = 0.0001$
Пойма, 1976–1977 гг.	5.086	-	$p = 0.0009$	$p = 0.0077$
Колки, 2014 г.	3.510	5.352	-	$p = 0.0099$
Пойма, 2014 г.	4.475	6.530	3.476	-

Таблица 2. Результаты многомерного непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) влияния факторов год (Y), биотоп (B) и их взаимодействия ($Y \times B$) на изменчивость формы нижней челюсти белобрюхой бурозубки (по трем каноническим переменным CV1–CV3)

Table 2. Results of multidimensional non-parametric two-factor dispersion analysis (PERMANOVA) of the impact of the year factor (Y), the biotope factor (B) and their interaction ($Y \times B$) on the variability of the Bicolored White-toothed Shrew mandible shape (by 3 canonical variables CV1–CV3)

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости, p
Год (Y)	86.288	1	86.288	25.77	0.0001
Биотоп (B)	45.893	1	45.893	13.70	0.0001
Взаимодействие (Y × B)	58.471	1	58.471	17.46	0.0001
Остаточная	80.378	24	3.3491		
Общая	271.030	27			

менчивости на основе многомерного непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) одновременно по всем трем каноническим переменным. Как следует из табл. 2, все факториальные компоненты межгрупповой изменчивости оказались статистически значимыми, а наибольшая дисперсия приходится на хронографические различия. Доля дисперсии, характеризующей вклад биотопической изменчивости (17%), почти в 2 раза меньше хронографической (32%); на долю дисперсии,

отражающей взаимодействие факторов (год × биотоп), приходится 22%; доля остаточной необъясненной дисперсии относительно невелика (30%) и более чем в 2 раза меньше накопленной факториальной (70%). Таким образом, за наблюдаемый отрезок времени в 37–38 лет у представителей двух ценопопуляций, населяющих контрастные биотопы в форпостной сакмарской популяции белобрюхой белозубки, морфогенез нижней челюсти изменился, причем в наибольшей степени у особей пойменной ценопопуля-

ции. Эффект взаимодействия факторов год и биотоп достаточно велик, что также подтверждает разнонаправленность биотопической изменчивости ценопопуляций белозубок на разных этапах сравнения в XX и XXI вв.

Особый интерес представляло оценить уровни внутригруппового разнообразия формы нижней челюсти в сравниваемых выборках. Уровень морфологического разнообразия определяли по величине средней ближайшей дистанции между соседними ординатами — *MNND* (mean nearest neighbor distance) по методу Дэвиса (1990). Соответствующие величины *MNND* с учетом стандартных ошибок представлены на рис. 5. Видно, что в пойменной выборке 1976–1977 гг. наблюдается увеличение внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) в отличие от других сравниваемых аллохронных и аллотопных выборок. Некоторая слабая, но статистически неподтвержденная тенденция возрастания данного показателя проявилась в пойменном биотопе и в 2014 г. Величина отношения R ($MNND / \mu$) во всех случаях оказалась значимо выше 1.0, т.е. указывает на эффект сверхрассеивания (overdispersion) ординат в пределах полигона изменчивости. Наибольшее отклонение от 1.0 наблюдается и в упомянутой выборке из поймы р. Сакмары, полученной на первом временном этапе сравнения. Показатель внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*), как уже отмечалось, косвенно отражает степень нестабильности индивидуального и группового развития (Васильев и др., 2018) аналогично применяемому рядом исследователей показателю флуктуирующей асимметрии — *FA* (Zakharov, 1992; Palmer, 1994; Klingenberg, 2003).

Множественное сравнение выборочных значений ближайших дистанций между ординатами на основе теста Краскела-Уоллиса выявило значимые межгрупповые различия ($H_c = 10.67$; $p = 0.013$). Последнее указывает на то, что в обеих ценопопуляциях в разные годы величина внутригруппового морфоразнообразия неодинакова.

Парное сравнение выборок на основе апостериорного теста по Q -критерию Тьюки показало, что в XX в. условия для развития белобрюхой белозубки в пойменном биотопе были менее благоприятны, чем в колках (см. рис. 5), что отразилось в более высоком значении *MNND* ($Q = 5.74$; $p = 0.0024$). В XXI в. биотопические различия по величинам *MNND* нивелировались ($Q = 1.63$; $p = 0.661$). Значения *MNND* в ценопопуляции колков на обоих временных этапах были в целом ниже, чем в пойменной, и не различались между собой ($Q = 0.53$; $p = 0.982$). Поэтому, несмотря на то, что тенденция снижения значения *MNND* (указанная на рисунке стрелкой) в ценопопуляции поймы в XXI в. статистически не подтвердилась ($Q = 3.34$; $p = 0.112$), можно предположить, что изменение морфогенеза в ценопопуляции поймы р. Сакмары в начале XXI в. сопровождалось определенным ростом уровня стабильности развития.

В итоге можно заключить следующее. В конце XX в. развитие мандибулы белозубок в ценопопуляции поймы было нестабильным, т.е. условия обитания здесь в 1976–1977 гг. следует признать неблагоприятными в отличие от ценопопуляции колков, где биотопически благоприятная среда не нарушала стабильности развития. В XXI в. значения показателя *MNND* сблизились в обеих ценопопуляциях, что косвенно отражает проявление более благоприятных условий для вида на этом временном этапе сравнения. Важно дополнить, что размер эффекта (Hedges, Olkin, 1985) в данном случае достаточно высок ($\omega^2 = 0.354$), т.е. выше принятого по Дж. Коэну (Cohen, 1992) среднего уровня различий, поэтому различия между значениями *MNND* являются существенными.

В заключение рассмотрим, как изменились значения морфофункциональных мандибулярных индексов в ценопопуляциях белобрюхой белозубки из двух контрастных биотопов от конца XX в. к началу XXI в. (табл. 3). Напомним, что в ряде работ (Vadyaev et al., 2005; Young et al., 2010) показано, что пропорции и строение мышц нижней челюсти землероек

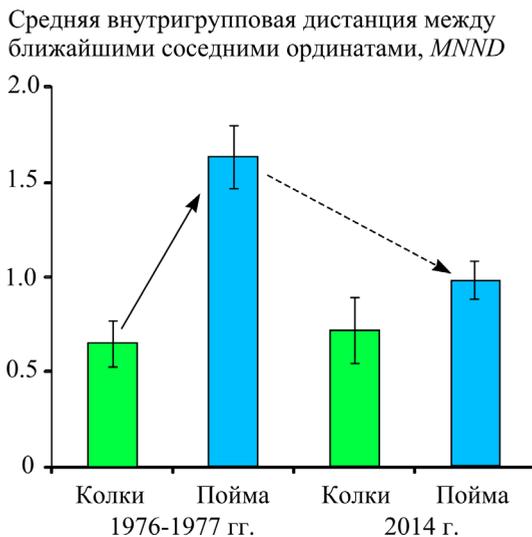


Рис. 5. Сравнение средних дистанций между ближайшими соседними ординатами (*MNND*) с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) у аллохронных и аллотопных выборок белобрюхой белозубки Оренбургской обл. (стрелки — направления изменений).

Fig. 5. Comparison of the mean distances between the closest neighbor ordinates (*MNND*) with standard errors ($\pm SE$) in allochronic and allotope samples of Bicolored White-toothed Shrew from the Orenburg region (the arrows show the direction of changes).

Таблица 3. Сравнение средних значений мандибулярных индексов (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$) в аллохронных выборках сакмарской популяции белобрюхой белозубки из двух контрастных биотопов (колки, пойма) в Оренбургской обл.

Table 3. Comparison of the medium values of the mandible indices (counting standard errors $\pm SE$) in allochronous samples from the Sakmara population of Bicolored White-toothed Shrew taken in two contrasting biotopes (groves and river floodplain) in the Orenburg region

Морфофункциональный мандибулярный индекс	Выборки белобрюхой белозубки: год, биотоп (<i>n</i> , экз.)			
	1976–1977 гг.		2014 г.	
	Колки (10)	Пойма (4)	Колки (9)	Пойма (5)
<i>TI</i> (темпорально-резцовый)	0.280 \pm 0.002	0.268 \pm 0.003	0.276 \pm 0.002	0.270 \pm 0.005
<i>TM</i> (темпорально-молярный)	0.446 \pm 0.004	0.432 \pm 0.004	0.442 \pm 0.004	0.431 \pm 0.008
<i>MI</i> (массетерно-резцовый)	0.283 \pm 0.003	0.288 \pm 0.005	0.279 \pm 0.003	0.278 \pm 0.002
<i>MM</i> (массетерно-молярный)	0.459 \pm 0.004	0.465 \pm 0.008	0.447 \pm 0.003	0.442 \pm 0.004
<i>AM</i> (ангулярно-массетерный)	0.859 \pm 0.008	0.885 \pm 0.008	0.900 \pm 0.008	0.892 \pm 0.008

могут изменяться при питании разным по твердости и размеру кормом, поэтому мандибулярные индексы могут косвенно

характеризовать особенности диеты белозубки в разные годы и разных биотопах. При сравнении ценопопуляций двух

биотопов в XX в. значения индексов *TI* и *TM* достоверно больше в выборке из колков (соответственно $t = 3.42$; $p < 0.01$ и $t = 2.45$; $p < 0.05$). На втором временном этапе в XXI в. биотопические различия по этим индексам нивелировались ($t = 1.14$; $p > 0.05$ и $t = 0.58$; $p > 0.05$). При множественном сравнении биотопические различия как по *TI*, так и по *TM* были значимы (соответственно $F = 3.20$; $p = 0.033$ и $F = 3.68$; $p = 0.016$). Между выборками конца XX и начала XXI вв. по этим индексам различия не проявились. Поскольку данные индексы характеризуют изменчивость по силе укуса (работе приводящего челюсть *musculus temporalis*), это косвенно указывает на несколько большую силу укуса (bite force) у белозубок из колков, причем отражает сохранение этих различий во времени. По индексу *MI* не проявились ни биотопические, ни хронографические различия, в то время как по индексу *MM* выражены статистически значимые различия между разными временными этапами сравнения как в колках ($t = 2.32$; $p < 0.05$), так и в пойме ($t = 2.55$; $p < 0.05$). Данный индекс указывает на потенциальную степень отведения нижней челюсти (за счет работы *musculus masseter*), т.е. косвенно характеризует способность схватывать добычу разного размера. Поэтому можно заключить, что уменьшение значений индекса от конца XX в. к XXI в. косвенно указывает на переключение белозубки на питание беспозвоночными более мелких размеров. Если в конце XX в. индекс *MM* был значимо больше в пойменной ценопопуляции ($t = 3.06$; $p < 0.01$), то в начале XXI в. биотопические различия почти нивелировались. Последнее косвенно указывает на то, что на первом временном этапе в колках и пойме белозубки предпочитали охотиться на объекты разного размера.

Индекс *AM* косвенно отражает способность половинок нижней челюсти, соединенных подвижным мандибулярным симфизом, к независимому «качанию» (swinging, см. Zazhigin, Voyta, 2019, с. 1253) реактивным латеральным движениям

восходящей ветви при перехватывании крупной подвижной добычи в момент умерщвления за счет действия *m. pterygoideus medialis*. Вероятно, индекс также косвенно связан со способностью раскрытия рта и пережевывания пищевого комка. По данному индексу различия четко выражены между разными по времени выборками из колков ($t = 3.56$; $p < 0.01$) — на втором временном этапе значение индекса существенно выросло, тогда как между пойменными аллохронными выборками различия не проявились ($t = 0.68$; $p > 0.05$). В конце XX в. биотопические различия по величине *AM* были достоверны ($t = 2.23$; $p < 0.05$), а в начале XXI в. — не выражены ($t = 0.64$; $p > 0.05$). Поэтому можно предполагать, что при переходе на другие размеры добычи у белозубки (особенно в колках) к началу XXI в. несколько усилилась и способность к ее перехватыванию быстрым «качением» одной из ветвей нижней челюсти. Полученные выше выводы хорошо согласуются с результатами двухфакторного дисперсионного анализа мандибулярных индексов при сочетанной оценке влияния факторов — года (*Y*), биотопа (*B*) и их взаимодействия (*Y* × *B*). Из табл. 4. следует, что индексы *TI* и *TM* проявили значимые биотопические различия, а индексы *MM* и *AM* — хронографические. Индекс *MI* не проявил ни биотопических, ни хронографических межгрупповых различий.

В заключение рассмотрим итоги корреляционного анализа Спирмена между величинами мандибулярных индексов и факторами год (XX–XXI вв.) и биотоп (колки, пойма) для выборок белобрюхой белозубки (табл. 5). В данном случае индексы *TI* и *TM* также значимо связаны с биотопической принадлежностью белозубок, а индексы *MM* и *AM* — с разными временными этапами сравнения. Индекс *MI* не проявил связи с указанными факторами, т.е. характеризующие им морфофункциональные свойства относительно стабильны и не подвержены биотопической и хронографической изменчивости.

Интересно отметить, что метаанализ (по: Sokal, Rohlf, 1995) логарифмирован-

Таблица 4. Двухфакторный дисперсионный анализ мандибулярных индексов белобрюхой белозубки с учетом влияния года (Y), биотопа (B) и их взаимодействия (Y × B) в двух контрастных биотопах (колки, пойма) в конце XX в. и начале XXI в. (Оренбургская обл.)

Table 4. Two-factor dispersion analysis of the mandible indices of Bicolored White-toothed Shrew taking into account the impact of the year (Y), the biotope (B) and their interaction (Y × B) in two contrasting biotopes (groves and river floodplain) at the end of the XX century and the beginning of the XXI century (the Orenburg region)

Источник изменчивости (Factor)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)
<i>TI</i> — темпорально-резцовый индекс					
Год (Y)	1.26E-06	1	1.26E-06	0.0170	0.8975
Биотоп (B)	0.00033	1	0.00033	4.4490	0.0456
Взаимодействие (Y × B)	1.75E-05	1	1.75E-05	0.2354	0.6319
Внутригрупповая	0.001783	24	7.43E-05		
Общая	0.002129	27			
<i>TM</i> — темпорально-молярный индекс					
Год (Y)	7.84E-05	1	7.84E-05	0.3963	0.5349
Биотоп (B)	0.000921	1	0.000921	4.6570	0.0412
Взаимодействие (Y × B)	6.95E-06	1	6.95E-06	0.0352	0.8528
Внутригрупповая	0.004745	24	0.000198		
Общая	0.005709	27			
<i>MI</i> — массетерно-резцовый индекс					
Год (Y)	0.000241	1	0.000241	3.8050	0.0629
Биотоп (B)	4.43E-06	1	4.43E-06	0.0699	0.7938
Взаимодействие (Y × B)	5.61E-05	1	5.61E-05	0.8847	0.3563
Внутригрупповая	0.001523	24	6.34E-05		
Общая	0.001829	27			
<i>MM</i> — массетерно-молярный индекс					
Год (Y)	0.001047	1	0.001047	7.1100	0.0135
Биотоп (B)	6.78E-06	1	6.78E-06	0.0460	0.832
Взаимодействие (Y × B)	0.000304	1	0.000304	2.0660	0.1635
Внутригрупповая	0.003536	24	0.000147		
Общая	0.004907	27			
<i>AM</i> — ангулярно-массетерный индекс					
Год (Y)	0.006493	1	0.006493	12.1300	0.0019
Биотоп (B)	0.000673	1	0.000673	1.2570	0.2733
Взаимодействие (Y × B)	0.001642	1	0.001642	3.0680	0.0926
Внутригрупповая	0.01284	24	0.000535		
Общая	0.02133	27			

Таблица 5. Коэффициенты корреляции Спирмена (R_s) между величинами мандибулярных индексов в выборках белобрюхой белозубки и временем (XX–XXI вв.) и биотопом (колки, пойма), уровни их значимости и метаанализ связей с обоими факторами
 Table 5. Spearman's correlation coefficients (R_s) between the values of the mandible indices in samples of Bicolored White-toothed Shrew and the time (XX–XXI century) and the biotope (groves, river floodplain), levels of their significance and metaanalysis of the connections with both factors

Морфофункциональный мандибулярный индекс	Временные этапы: XX в. (1976–1977 г.), XXI в. (2014 г.)		Контрастные биотопы: колки, пойма	
	Коэффициент корреляции	Уровень значимости, p	Коэффициент корреляции	Уровень значимости, p
<i>TI</i>	–0.06	<i>0.754</i>	–0.42	0.026
<i>TM</i>	–0.12	<i>0.530</i>	–0.42	0.026
<i>MI</i>	–0.34	<i>0.072</i>	0.02	0.905
<i>MM</i>	–0.44	<i>0.018</i>	0.01	0.981
<i>AM</i>	0.61	<i>0.001</i>	0.16	0.427
Метаанализ связи с факторами: хи-квадрат	30.02; d.f. = 4 ($p < 0.001$)		16.60; d.f. = 4 ($p < 0.01$)	

Примечание. Жирным курсивом выделены значимые величины коэффициентов корреляции.

ных вероятностей равенства нулю коэффициента корреляции Спирмена в целом выявил высокую статистическую значимость накопленных коррелятивных связей с индексами для соответствующих пар выборок как в случае сравнения представителей контрастных биотопов (колки, пойма), так и при сопоставлении выборок разного времени сбора (XX и XXI вв.).

Таким образом, метаанализ также подтвердил накопленный эффект корреляции мандибулярных индексов как с фактором времени сбора материала (XX и XXI вв.), так и фактором принадлежности к биотопу (колки, пойма). Все эти результаты однозначно указывают, с одной стороны, на проявление морфофункциональных биотопических различий на первом этапе сравнения и их нивелировку на втором, а с другой, косвенно подтверждают уменьшение размера кормовых объектов на втором временном этапе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный нами параллельный фаунистический и эволюционно-экологиче-

ский анализ материалов по изолированной форпостной популяции белобрюхой белозубки позволяет приблизиться к пониманию некоторых экологических механизмов ее устойчивого существования в отрыве от основного ареала вида как северо-восточного островного эксклава. Установлено, что белозубка в этом эксклаве с 1976–1977 гг. до 2014 г. на фоне роста среднегодовой температуры в регионе на 2.5°C изменила свой экологический статус от состояния редкого степнотопного ксерофильного вида, узко приуроченного к лесным колкам и полсам кустарников на степных склонах Губерлинского мелкосопочника, до малочисленного эвритопного вида, расширившего свой биотопический потенциал. Численность вида по-прежнему относительно невысока (1.3 экз/100 конусо-сут.), но в 2014 г. была сопоставимой с таковой у малой бурозубки *Sorex minutus*. Белобрюхая белозубка к началу XXI в. проникла в лесную пойму р. Сакмары, где заселила разные участки перестойного леса, в т.ч. сырые понижения с мезофит-

ной растительностью, и даже была неоднократно встречена на песчаном берегу реки. В отловах белозубки доминируют самцы, что указывает на более высокую их активность по сравнению с самками.

Рядом авторов была установлена тесная связь конфигурации мандибул землероек с их основной диетой (это касается в целом костно-мышечной структуры). Форма мандибул существенно изменилась в пойменном биотопе к началу XXI в., что во многом должно отражать изменение диеты белозубок. Поскольку по морфофункциональным мандибулярным индексам *TI* и *TM*, связанным с работой приводящего мускула *musculus temporalis* и косвенно отражающим относительную силу укуса белозубки, биотопические различия сохраняются во времени, можно связать это с устойчивыми различиями в составе основной диеты в двух типичных биотопах. Как уже отмечалось, относительно большие значения этих индексов проявляются в ценопопуляции колков, что, скорее всего, связано с преобладанием в корме белозубки видов беспозвоночных, имеющих более жесткий хитиновый покров, которые требуют больших приводящих мышечных усилий. Хронографические изменения в направлении уменьшения значений индексов *MM* и *AM*, отражающих работу мускулов (*m. masseter* и *m. pterygoideus medialis*), которые в основном выполняют отводящую функцию мандибулы, позволяют заключить, что в начале XXI в. белозубка перешла на питание разными по размеру кормовыми объектами. Индекс *AM* главным образом косвенно отражает способность выполнять с помощью *m. pterygoideus medialis* функцию независимого «качания» (*swinging*, см. Zazhigin, Voyta, 2019, с. 1253) нижнечелюстных ветвей реактивным латеральным движениям восходящей ветви при перехватывании крупной подвижной добычи в момент ее умерщвления. Поскольку в XXI в. значение индекса *AM* существенно увеличилось в колках, то при отмеченной выше относительно большей силе укуса белозубок данной ценопопуляции эта способность может быть связана

с особенностями их охоты в данном биотопе на подвижных беспозвоночных с твердыми хитиновыми покровами (вероятно, жесткокрылых).

Нестабильность развития мандибулы, выявленная в ценопопуляции поймы в конце XX в. по величине *MNND*, в начале XXI в. снизилась до относительно невысокого уровня, характерного в целом для ценопопуляции колков. Поскольку наибольшие хронографические изменения затронули конфигурацию нижней челюсти белозубок в пойме реки, снижение уровня нестабильности развития, возможно, отражает одновременно с изменением формы мандибулы процесс стабилизации протекания ее морфогенеза в этом биотопе к началу XXI в., т.е. адаптивную морфогенетическую перестройку.

Таким образом, полученные результаты косвенно указывают на смену диеты белозубки во времени и некоторое уменьшение средних размеров используемых в пищу кормовых объектов. Поскольку потепление климата региона в начале XXI в. привело к усилению элементов ксерофитной степной растительности в составе пойменного леса, то такая смена растительности неизбежно должна была сопровождаться и изменением состава почвенных и наземных беспозвоночных, которыми питается белобрюхая белозубка. Ее проникновению в пойму р. Сакмары способствовало также осветление пойменного леса за счет массового выпадения перестойных деревьев и зарастания кустарниками открытых участков и полей, что обеспечивало более пригодные для вида биотопические условия.

Проведенный нами морфофункциональный анализ позволяет заключить, что белобрюхая бурозубка характеризуется в целом высокой фенотипической пластичностью, способна быстро (за короткий исторический период времени) изменять морфогенез функциональных элементов скелета в ответ на прямые и опосредованные климатогенные воздействия. Наши результаты хорошо согласуются с данными, полученными ранее рядом ав-

торов о связи конфигурации нижней челюсти с диетой землероек (Badyaev et al., 2005; Young et al., 2010; Cornette et al., 2015). Следует согласиться с А. В. Бадяевым (Badyaev, 2014) в том, что стресс-индуцированные изменения морфогенеза, в т.ч. у землероек, могут быть обусловлены вызванными стрессом эпигенетическими перестройками, способствующими быстрому формированию «функционально интегрированных адаптивных модификаций». Исторически быстрая смена условий обитания, в т.ч. растительности и связанного с этим состава беспозвоночных — кормовых объектов белозубки, могли на краю ареала вида послужить экологическими факторами, усиливающими стресс развития, особенно в пойменном биотопе. Соответственно эти морфогенетические изменения способствовали биотопической и хронографической изменчивости. Поэтому выявленная биотопическая изменчивость формы нижней челюсти и значений мандибулярных индексов, вероятнее всего, в первую очередь обусловлена именно различиями в разнообразии состава кормовой базы, расширением разброса доминирующих размерных классов и подвижности жертв белобрюхой белозубки в контрастных биотопах. Та же причина, но опосредованная сменой состава пойменной растительности и повышением среднегодовой температуры в регионе, обусловила хронографические различия в морфологической изменчивости мандибул между выборками конца XX в. и начала XXI в., которые почти вдвое превысили размах биотопических различий.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Васильев А. Г., Шарова Л. П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург, 1996. 267 с.
- Васильев А. Г., Большаков В. Н., Васильева И. А., Гордилова Ю. В., Евдокимов Н. Г., Захарова Е. Ю., Коурова Т. П., Ослина Т. С., Чибиряк М. В.,

Климатические изменения, связанные главным образом с увеличением среднегодовой температуры в начале XXI в., по-видимому, оказали положительный экологический эффект и были благоприятными для белозубки, поэтому они могут способствовать сохранению данного редкого вида в Оренбургской обл. Вероятно, все упомянутые аспекты являются ответами на вопрос о том, что позволило изолированной форпостной популяции белобрюхой белозубки на Южном Урале адаптироваться к длительным климатогенным изменениям условий обитания и сохраниться в условиях экологического эксклава на северо-восточном краю ареала, перейдя из состояния редкого стенотопного вида в категорию редкого эвритопного вида. Данное исследование мы рассматриваем как модель сопряженного фаунистического и эволюционно-экологического изучения устойчивости форпостных краевых популяций редких видов к воздействию климатических и иных факторов на основе применения сравнительного морфофункционального подхода в русле признаковой экологии (trait-based ecology).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны к.б.н. Л. П. Шаровой за организацию полевых работ в Оренбургской обл. в 1970-х гг. и собранные при ее участии материалы по белобрюхой белозубке, а также к.б.н. Л. Л. Войта за полезные профессиональные замечания и конструктивные рекомендации. Работа выполнена в рамках гос. задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

- Шкурихин А. О. Фауна насекомоядных млекопитающих и грызунов Губерлинского мелко-сопочника (Оренбургская область) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 1. С. 223–244.

- Васильев А. Г., Васильева И. А., Шкурихин А. О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М., 2018. 471с.

- Дэвис Д. С. Статистический анализ данных в геологии. М., 1990. Кн. 2. 427 с.
- Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М., 2003. 542 с.
- Лисовский А. А., Шефтель Б. И., Савельев А. П., Ермаков О. А., Козлов Ю. А., Смирнов Д. Г., Стасеев В. В., Глазов Д. М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. М., 2019. 191 с.
- Степной заповедник «Оренбургский»: физико-географическая и экологическая характеристика / отв. ред. А. А. Чибилев. Екатеринбург, 1996. 167 с.
- Чибилев А. А. Природа Оренбургской области. Оренбург, 1995. Ч. 1. 127 с.
- Чибилев А. А., Симак С. В., Юдичев Е. Н. Млекопитающие Оренбургской области и их охрана. Екатеринбург, 1993. 63 с.
- Alberti M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // *Trends in Ecology and Evolution*. 2015. V. 30, № 2. P. 114–126.
- Anderson M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral. Ecology*. 2001. V. 26. P. 32–46.
- Anderson P. S. L., Renaud S., Rayfield E. J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. V. 14, № 85. P. 2–9.
- Badyaev A. V. Epigenetic resolution of the 'curse of complexity' in adaptive evolution of complex traits // *J. Physiol.* 2014. V. 592, № 11. P. 2251–2260.
- Badyaev A. V., Foresman K. R., Young R. L. Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation // *The Amer. Naturalist*. 2005. V. 166, № 3. P. 382–395.
- Bracken M., Low N. Realistic losses of rare species disproportionately impact higher trophic levels // *Ecol. Letters*. 2012. V. 15. P. 461–467.
- Ceballos G., Ehrlich P. R., Barnosky A. D., García A., Pringland R. M., Palmer T. M. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction // *Science Adv.* 2015. V. 1, № 5. e1400253.
- Cohen J. A power primer // *Psychological Bull.* 1992. V. 112, № 1. P. 155–159.
- Cornette R., Tresset A., Herrel A. The shrew tamed by Wolff's Law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? // *J. of Morphology*. 2015. V. 276. P. 301–309.
- Dapporto L., Dennis R. L. H. Species' richness, rarity and endemism of Italian offshore islands: complementary signals from island-focused and species-focused analyses // *J. Biogeogr.* 2008. V. 35. P. 664–674.
- Donelan S. C., Hellmann J. K., Bell A. M., Luttbeg B., Luttbeg J. C., Sheriff M. J., Sih A. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends in Ecology and Evolution*. 2020. V. 35, № 2. P. 115–124.
- Espeland E., Emam T. The value of structuring rarity: the seven types and links to reproductive ecology // *Biol. Conserv.* 2011. V. 20. P. 963–985.
- Farré M., Lombarte A., Recasens L., Maynou F., Tuset V. M. Habitat influence in the morphological diversity of coastal fish assemblages // *J. Sea Res.* 2015. V. 99. P. 107–117.
- Hammer Q. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers and Geosciences*. 2009. V. 35. P. 659–666.
- Hammer Q., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4, № 1. P. 1–9.
- Harnik P. G., Simpson C., Payne J. L. Long-term differences in extinction risk among the seven forms of rarity // *Proc. R. Soc. B*. 2002. V. 279. P. 4969–4976.
- Hedges L. V., Olkin I. *Statistical methods for Meta-Analysis*. New-York, 1985. 369 p.
- Huang S., Davies T. J., Gittleman J. L. How global extinctions impact regional biodiversity in mammals // *Biol. Letters*. 2012. V. 8. P. 222–225.
- Jain M., Flynn D. F. B., Prager C. M., Hart G. M., DeVan C. M., Ahrestani F. S., Palmer M. I., Bunker D. E., Knops J. M. H., Jouseau C. F., Naeem S. The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies // *Ecol. Evolution*. 2014. V. 4. P. 104–112.
- Jiang F., Xun Y., Cai H., Jin G. Functional traits can improve our understanding of niche and dispersal-based processes // *Oecologia*. 2018. V. 186. P. 783–792.
- Jones K., Law C. J. Differentiation of craniomandibular morphology in two sympatric *Peromyscus* mice (Cricetidae: Rodentia) // *Mammal Res.* 2018. V. 63. P. 277–283.
- Klingenberg C. P. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // *Developmental Instability: Causes and Consequences*. New York, 2003. P. 427–442.

- Klingenberg C. P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resources*. 2011. V. 11. P. 353–357.
- Kunin W., Gaston K.* The biology of rarity: patterns, causes, and consequences // *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. V. 8. P. 298–301.
- McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E., Westoby M.* Rebuilding community ecology from functional traits // *Trends in Ecology and Evolution*. 2006. V. 21. P. 178–185.
- McGill B. J., Dornelas M., Gotelli N. J., Magurran A. E.* Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene // *Trends in Ecology and Evolution*. 2015. V. 30, № 2. P. 104–113.
- Naeem S., Duffy E., Zavaleta E.* The functions of biological diversity in an age of extinction // *Science*. 2012. V. 336, № 6987. P. 1401–1406.
- Palkovacs E. P., Hendry A. P.* Eco-evolutionary dynamics: intertwining ecological and evolutionary processes in contemporary time // *F1000 Biology Rep.* 2010. V. 2, № 1. P. 1–5.
- Palmer A. R.* Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental Instability: Its Origins and Implications*. Dordrecht, 1994. P. 335–364.
- Parmesan C.* Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *The Annual Rev. of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2006. V. 37. P. 637–669.
- Pelletier F., Garant D., Hendry A. P.* Eco-evolutionary dynamics // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2009. V. 364. P. 1483–1489.
- Ricotta C., Moretti M.* CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology // *Oecologia*. 2011. V. 167. P. 181–188.
- Rohlf F. J.* TpsUtil. Version 1.60 / Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York, Stony Brook, 2013a.
- Rohlf F. J.* TpsDig2, digitize landmarks and outlines. Version 2.17 / Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook, 2013b.
- Rohlf F. J., Slice D.* Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.* 1990. V. 39, № 1. P. 40–59.
- Sheets H. D., Zelditch M. L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix. The Italian J. of Mammalogy*. 2013. V. 24, № 1. P. 67–74.
- Sokal R. R., Rohlf F. J.* *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. New York, 1995. 887 p.
- Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., McNeil J.* The Anthropocene: conceptual and historical perspectives // *Philosophical Transactions of the R. Soc. A*. 2011. V. 369. P. 842–867.
- Violle C., Thuiller W., Mouquet N., Munoz F., Nathan, Kraft N. J. B., Cadotte M. W., Livingstone S. W., Mouillot D.* Functional Rarity: The Ecology of Outliers // *Trends in Ecology and Evolution*. 2017. V. 32, № 5. P. 356–367.
- Young R. L., Sweeney M. J., Badyaev A. V.* Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews // *Functional Ecology*. 2010. V. 24. P. 556–565.
- Zakharov V. M.* Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fenn.* 1992. V. 191. P. 7–30.
- Zalasiewicz J., Williams M., Steffen W., Crutzen P.* The new world of the Anthropocene // *Environ. Sci. Technol.* 2010. V. 44. P. 2228–2231.
- Zazhigin V. S., Voyta L. L.* Northern Asian Pliocene–Pleistocene *beremendiin* shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of *Beremendia* // *J. of Paleontology*. 2019. V. 93, № 6. P. 1234–1257.
- Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., Fink W. L.* *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. New York, 2004. 437 p.

An isolated population of Bicolored White-toothed Shrew on the northern border of its distribution range in the Orenburg region

A. G. Vasiliev, I. A. Vasilieva, T. P. Kourova, M. V. Chibiryak



Aleksey G. Vasiliev, Irina A. Vasilieva, Tatyana P. Kourova, Mikhail V. Chibiryak,
Institute of Plant and Animal Ecology, Ural branch of the Russian Academy of Sciences,
202, 8 Marta st., Ekaterinburg, Russia, 620144;
vag@ipae.uran.ru; via@ipae.uran.ru; kourova@ipae.uran.ru; chibiryak@ipae.uran.ru

We studied an isolated marginal population of the rare xerophilic species **Bicolored White-toothed Shrew** *Crocidura leucodon* in the interfluvium of Rivers Ural and Sakmara inhabiting steppe groves on the hillsides of the low-hill Guberlya Range in the Southern Urals. The population is geographically separated and is located northeastward from the main European part of the distribution range. The species is rare in the study area. In July–August 2014, the capture rate was 1.3 individuals per 100 cone-days. During the entire observation period from 1976–1977 to 2014, the average annual temperature in the region increased by 2.5°C, and the xerophytization of floodplain vegetation increased due to the penetration of steppe species into floodplain forest and loss of mature trees. All those changes led to a local improvement of habitat conditions for xerophilic Bicolored White-toothed Shrew. We found that the species, confined to forest groves and shrubs on the steppe slopes of the low-hill Guberlya Range earlier in the 1970s, in the XXI century (2014), began to occur more often in the floodplain forest of River Sakmara, reaching its sandy bank. The expansion of the biotopic potential happened in less than 40 years. To understand what allowed Bicolored White-toothed Shrew to become a rare eurytopic species from a rare stenotopic species in the Southern Urals, we studied the variability of the mandible size and its shape in the specimens using geometric morphometrics methods and functional trait-based ecology. We found directional changes in the morphogenesis of mandibles in Bicolored White-toothed Shrew cenopopulations in contrasting biotopes (steppe groves and the floodplain of River Sakmara) over 38 years. The chronographic differences were almost twice as significant as the biotopic ones. At the same time, the direction of biotopic variability at the beginning of the XXI century changed compared to the end of the XX century. The differences in the mandible shape were most noticeable between the samples from the cenopopulation of the floodplain biotope captured at different times. In the XX century, a significantly higher value of the indicator of intra-group morphological disparity MNND was recorded in the cenopopulation of the floodplain, indirectly indicating the destabilization of development and unfavorable conditions of the biotope. At the beginning of the second decade of the XXI century, the MNND values decreased and did not exceed the relatively low values in the steppe groves samples (the main favorable biotope). The results can be considered an example of directed morphogenetic changes against the background of climate warming that occurred in the cenopopulation of Bicolored White-toothed Shrew in an initially unfavorable

floodplain biotope over a historically long (almost half a century) period of time. At the same time, the restructuring of shrew morphogenesis in the floodplain cenopopulation was accompanied by stabilization of the development process by the beginning of the XXI century, indirectly reflecting the formation of more favorable conditions in that biotope. Abrupt changes in the mandible configuration and the average mandibular morpho-functional indices in the floodplain biotope samples indicate a change in the diet of Bicolored White-toothed Shrew caused by a partial transformation of the species and the size of soil invertebrates following penetration of steppe vegetation into the floodplain. In the combined allochronic samples from the floodplain biotope, the centroid size of the mandible was significantly larger than in the steppe grove samples. Perhaps, the larger size indirectly indicates a more diverse food supply for the species in the River Sakmara floodplain. Judging by the mandible indices, by the beginning of the XXI century, in both cenopopulations there was a decrease in the average size of prey and, in the steppe grove cenopopulation, the diet range expanded and included invertebrates of different sizes with hard covers (probably, coleopterans). The regional climate warming appeared to be favorable for this rare xerophilic species. The phenotypic plasticity of Bicolored White-toothed Shrew allowed its isolated population to adapt to climate changes and continue to exist on the northeastern edge of the distribution range.

Key words: rare species, *Crocidura leucodon*, isolation, edge of the distribution range, the low-hill Guberlya Range, Southern Urals.

The authors are grateful to Cand. of Biol. Sci. Lidia Sharova for organizing field work in the Orenburg region in the 1970s and her participation in collecting materials on Bicolored White-toothed Shrew. We would also like to express our gratitude to Cand. of Biol. Sci. Leonid Voyta for his useful professional comments and constructive recommendations. The study was fulfilled for the state contract no. 122021000091-2 of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural branch of the Russian Academy of Sciences.