

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/329105020>

[Skull sizes and proportions in west-palaeartic wood mice (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) from eastern Europe. 1. Interspecific variability]

Article in *Zoologicheskii Zhurnal* · November 2018

DOI: 10.1134/S0044513418110065

CITATIONS

0

READS

342

7 authors, including:



S. B. Bogdanov

102 PUBLICATIONS 352 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



M.I. Baskevich

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

78 PUBLICATIONS 301 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



V. N. Orlov

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН

95 PUBLICATIONS 768 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Leonid A Lavrenchenko

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

185 PUBLICATIONS 1,526 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



State task of the Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, project no. AAAA-A18-118042490058-8 [View project](#)



The ecology of small mammals (rodents, shrews and bats) of Arsi Mountains [View project](#)

УДК 599.323.3

РАЗМЕРЫ И ПРОПОРЦИИ ЧЕРЕПА ЗАПАДНО-ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ (*SYLVAEMUS*, MURIDAE, RODENTIA) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. 1. ВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

© 2018 г. **Н. М. Окулова**¹, **А. С. Богданов**^{2, *}, **М. И. Баскевич**^{1, **}, **В. Н. Орлов**¹, **Н. В. Антонен**^{3, ***}, **Ю. В. Попова**¹, **Л. А. Лавренченко**¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва 119334, Россия

³Днепроовско-Орельский заповедник, Днепрпетровск 49054, Украина

*e-mail: bogdalst@yahoo.com

**e-mail: mbaskevich@mail.ru

***e-mail: antonetz@ua.fm

Поступила в редакцию 02.06.2017 г.

На основе методов многомерной статистики изучены краниометрические особенности (промеры, индексы) у следующих видов рода *Sylvaemus*: *S. sylvaticus*, *S. flavicollis*, *S. uralensis* из Восточной Европы и из некоторых соседних регионов, а также у *S. ponticus* и *S. witherbyi* с Кавказа. Краниометрические признаки р. *Sylvaemus* рассматриваются в связи с экологией питания видов. Всего исследованием охвачено 614 черепов. На собственном материале разработаны дискриминантные ключи по промерам черепа, пригодные для дифференциальной диагностики изученных видов, в т.ч. видов-двойников. Показано, что наиболее крупные черепа характерны для *S. flavicollis*, а самые мелкие — для малой лесной мыши. Кластерный анализ абсолютных промеров черепа совокупной выборки выявил наибольшую обособленность *S. flavicollis* и сходство сосуществующих, но филогенетически удаленных *S. ponticus* и *S. witherbyi*. Факторный анализ показал, что в пределах р. *Sylvaemus* общие размеры менее существенны, чем признаки, связанные с раздроблением пищи (длина нижней челюсти, рострума, ширина затылочной части черепа, а возможно, и толщина резцов). Сравнительный анализ относительных промеров черепа (индексов, связанных с типом питания мышей: семеноядностью или зеленоядностью) позволил заключить, что пищевые адаптации к семеноядному типу питания в структуре черепа и зубов нарастают в ряду *S. uralensis*, *S. sylvaticus*, *S. witherbyi*, *S. flavicollis*, *S. ponticus*. Предполагается, что эволюция черепа у видов в пределах рода *Sylvaemus* шла в направлении роста адаптаций в механизмах раскусывания оболочек и переработки семян.

Ключевые слова: *Sylvaemus*, виды-двойники, краниометрия, промеры, индексы, многомерный анализ, диагностика, экология питания, адаптивная стратегия, эволюция

DOI: 10.1134/S0044513418110065

Распространение лесных мышей рода *Sylvaemus* охватывает горные и равнинные ландшафты Европы, Кавказа, Северной Африки, а также Передней, Средней и Юго-Западной Азии, где зачастую эти грызуны являются фоновыми видами (Павлинов и др., 1995). До недавнего времени все виды лесных мышей объединялись в единый транспалеарктический род *Apodemus* Kaup 1829, состоящий из 4 подродов: западно-палеарктических лесных мышей *Sylvaemus* Ognev 1924 и *Karstomys* Martino 1939, а также восточно-палеарктических *Apodemus* Kaup 1829 и *Alsomys* Dukelski 1929 (Musser et al., 1996). Родовой статус *Sylvaemus*, включающего подроды *Sylvaemus* и *Karstomys*, был обоснован биохимическими данными (Bonhomme et al., 1985; Межжерин, Зыков, 1991; Межжерин, 1997), и в последующем он как поддерживался (Павлинов и др., 1995; Загороднюк, 1993; Заго-

роднюк и др., 1997; Картавцева, 2002; Челомина, Сузуки, 2006 и др.), так и не признавался (Воронцов и др., 1992; Лавренченко, Лихнова, 1995; Громов, Ербаева, 1995; Frynta et al., 2001; Баскевич и др., 2004; Musser, Carleton, 2005 и др.). В последней таксономической сводке (Павлинов, Лисовский, 2012) западно-палеарктическим лесным мышам придается родовой ранг *Sylvaemus* Ognev 1924, и эту точку зрения мы принимаем в настоящем сообщении. Палеонтологические данные датируют становление западно-палеарктического рода лесных мышей плейстоценом (Громов и др., 1963). По молекулярным (Michaux et al., 2002; Челомина, Сузуки, 2006 и др.) и генетико-биохимическим данным (Межжерин, 1997), род *Sylvaemus* появился ранее плейстоцена, Межжерин (1997) датирует это событие плиоценом. Очевидно, что последующие события привели к интенсивному

формообразованию в таксоне, которое, как принято считать, продолжается и в настоящее время. В результате широкомасштабных генетических исследований (Воронцов и др., 1989, 1992; Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, 1991, 1997а; Межжерин, Зыков, 1991; Орлов и др., 1996; Michaux et al., 2002; Filippucci et al., 2002 и др.) объем рода был существенно пересмотрен и дополнен, главным образом, за счет выделения видов-двойников Восточной Европы и Кавказа. В настоящее время большинством исследователей в составе рода *Sylvaemus* признается 9 видов: обыкновенная лесная мышь (*S. sylvaticus* Linnaeus 1758), желтогорлая (*S. flavicollis* Melchior 1834), альпийская (*S. alpicola* Heinrich 1952), малая лесная (*S. uralensis* Pallas 1881), желтобрюхая (*S. witherbyi* Thomas 1902, = *S. fulvipectus* Ognev 1924, *S. arrianus* Blanford 1881, *S. hermonensis* Filippucci, Simson et Nevo 1989), гирканская (*S. hyrcanicus* Vorontsov, Boeskorov et Mezherin 1992), кавказская (*S. ponticus* Sviridenko 1936), а также малоазийская (*S. (Karstomys) mystacinus* Danford et Alston 1877) и балканская (*S. (K.) epimelas* Nehring 1902). До сих пор положение отдельных таксонов в структуре рода вызывает противоречивые суждения. Так, некоторые исследователи придают видовой статус формам *ciscaucasicus*, *vohlynensis* (Орлов и др., 1996), с чем выражают несогласие другие зоологи (Загороднюк, 1993; Межжерин, 1997а; Богданов, 2001, 2004; Богданов и др., 2009, 2012). Не все териологи соглашаются (Громов, Ербаева, 1995; Frynta et al., 2001) с признаваемым большинством авторов видовым рангом *S. ponticus*, который является видом-двойником *S. flavicollis* (Межжерин, 1991; Павлинов, 2003; Musser, Carleton, 1993, 2005 и др.). До сих пор отсутствует морфологическая и таксономическая интерпретация генетически дискретных внутривидовых группировок, выявленных в составе некоторых видов (Богданов, 2001, 2004; Богданов и др., 2009, 2012, 2014; Michaux et al., 2002; Filippucci et al., 2002; Klempa et al., 2008); неоднозначно, в зависимости от используемого признака, оцениваются межвидовые и внутривидовые родственные связи *Sylvaemus* (Межжерин, 1997; Челомина, Сузуки, 2006; Богданов и др., 2012 и др.).

Для решения спорных вопросов в построении таксономической системы лесных мышей, а также для диагностики видов и внутривидовых форм исследователи использовали разные признаки: аллозимы (Межжерин, 1987, 1990; Межжерин, Зыков, 1991; Воронцов и др., 1989, 1992; Лавренченко, Лихнова, 1995; Macholán et al., 2001; Богданов, 2004 и др.), особенности дифференциальной окраски хромосом и FISH (Козловский и др., 1990; Bulatova et al., 1991; Воронцов и др., 1992; Боескоров и др., 1995; Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996; Богданов, 2001; Богданов, Розанов, 2005; Картавцева, 2002; Баскевич и др., 2004; Карамышева и др., 2010; Рубцов и др., 2011), молекуляр-

но-генетические маркеры (Челомина, 1998, 2005; Челомина и др., 1998, 1998а, 2007; Челомина, Сузуки, 2006; Балакирев и др., 2007; Богданов и др., 2009, 2012, 2014; Амшокова и др., 2015 и др.), а также поведенческие (Stopka, 1999 — цит. по: Баскевич и др., 2004), морфологические, основанные на сравнительном анализе особенностей генеративной системы самцов (Баскевич и др., 2004а), и неметрические признаки черепа (Орлов, Окулова, 2001).

Использование преимущественно генетических методов исследования позволило уточнить границы ряда видов и внутривидовых групп животных. В соответствии с этим возникают вопросы — какие особенности строения и образа жизни животных отличают выделенные группы? Какие механизмы эволюции вызывают выявленные различия? Имеют ли они адаптивное значение, и, если да, то какое? Чем объясняется появление таких групп? Ответы на эти вопросы можно получить, сравнивая морфологические особенности и экологию групп. Однако работа по изучению экологических и морфологических различий видов рода идет медленно. Если экология прежних политипических видов была изучена подробно, то с учетом последних научных достижений — выявления видов-двойников (*S. ponticus*, *S. flavicollis* и др.), а также внутривидовых хромосомных, аллозимных, молекулярно-генетических форм — эта работа должна быть во многих отношениях проведена заново. Краниометрические подходы с привлечением методов многомерной статистики до сих пор имели ограниченное применение и касались, преимущественно, региональных выборок отдельных видов в отдельных пунктах или районах ареалов, где виды симпатричны (Межжерин, Михайленко, 1991; Боескоров, 1992; Загороднюк, 1993; Лавренченко, Лихнова, 1995; Reutter et al., 1999; Frynta et al., 2001; Стахеев, 2009 и др.). Степень же совпадения молекулярно-генетической изменчивости с морфологическими, морфометрическими вариациями и с особенностями экологии выявленных видов-двойников и внутривидовых генетически дискретных группировок до сих пор практически не изучена. Не всегда разработаны методы диагностики видов для целей практического использования. В то же время, и краниометрические исследования, безусловно, представляют интерес, поскольку расширяют диапазон диагностических признаков в идентификации видов-двойников, внутривидовых форм *Sylvaemus* и открывают новые возможности для изучения проблем эволюции и экологических зависимостей в формировании морфологической изменчивости *Sylvaemus*.

Цель настоящего сообщения — сравнить, на основе привлечения методов многомерной статистики, краниометрические особенности следующих видов рода *Sylvaemus*: *S. sylvaticus*, *S. flavicollis*,

Таблица 1. Использованный в работе материал по краниометрии лесных мышей рода *Sylvaemus*

№ точки	Место сбора материала	Виды рода <i>Sylvaemus</i>					Всего	Коллекторы, коллекции
		<i>uralensis</i>	<i>sylvaticus</i>	<i>witherbyi</i>	<i>ponticus</i>	<i>flavicollis</i>		
1	Днепровско-Орельский заповедник, 1998–2000 гг.	55	31	–	–	–	86	Окулова, Антонец
2	Северо-Западный Кавказ, 2001–2005 гг.	23	–	–	78	–	101	Окулова
3	Дагестан (окр. с. Дылым), 1988 г.	53	–	9	18	–	80	Лавренченко, Лихнова
4	Украина, Львовская обл., заповедник Ростоцьке, 2000 г.	–	–	–	–	23	23	Окулова, Антонец
5	Швеция, окр. г. Мальмё, 1964–1968 гг.	–	–	–	–	12	12	ЗМ МГУ
6	Тверская обл., окр. Максатихи, 1941 г.	–	–	–	–	23	23	»
7	Башкирия, 1906, 1933–1937 гг.	–	–	–	–	35	35	»
8	Ленинградская обл., 1920–1970, 1987, 1995 гг.	–	–	–	–	40	40	ЗМ ЗИН РАН
9	Беларусь, заповедник Беловежская Пуца, 1948–1953 гг.	–	–	–	–	58	58	ЗМ МГУ
10	Мордовия, Темниковский р-н, 1936 г.	–	–	–	–	19	19	»
11	Московская, Рязанская обл., 1935–1946 гг.	–	–	–	–	9	9	»
12	Ивановская обл., 1996–1993 гг.	19	–	–	–	–	19	Окулова
13	Московская обл., 1926–1948 гг.	21	–	–	–	–	21	ЗМ МГУ
14	Ярославская обл., 1930 г.	18	–	–	–	–	18	»
15	Рязанская обл., 1973 г.	36	–	–	–	–	36	»
16	Воронежская обл., Теллермановское лесничество, 1948 г.	–	–	–	–	34	34	»
Всего		225	31	9	96	253	614	

S. uralensis из Восточной Европы, а также *S. ponticus* и *S. witherbyi* с Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы собственные данные по представителям *Sylvaemus* (*S. flavicollis*, *S. ponticus*, *S. witherbyi*, *S. sylvaticus*, *S. uralensis*) из Юго-Восточной и Западной Украины, Северо-Западного Кавказа, Дагестана и Ивановской обл. Также привлекаются краниометрические данные по нашим измерениям черепов из коллекций ЗМ МГУ и ЗМ ЗИН РАН. В табл. 1 представлен материал по этим видам. В работе использованы черепа взрослых и полувзрослых особей обоего пола. Индивидуальная лабораторная видовая диагностика проводилась не проводилась, исключение составляют животные из Дагестана (Лавренченко, Лихнова, 1995). Генетическое подтверждение присутствия того или иного вида в районах работ

было получено для *S. uralensis* из Ивановской обл. (белковый электрофорез – С.В. Межжерин), для того же вида и *S. ponticus* из Краснодарского края (кариологический анализ – В.Н. Орлов, М.И. Баскевич; белковый электрофорез, молекулярно-генетический анализ – А.Е. Балакирев, А.С. Богданов, В. Клепра), для *S. uralensis*, *S. witherbyi*, *S. ponticus* из Дагестана (белковый электрофорез – О.Н. Лихнова), для *S. sylvaticus*, *S. uralensis* из Днепровско-Орельского заповедника (кариологический анализ – А.И. Козловский).

Промерено 309 черепов мышей рода *Sylvaemus* из летне-осенних сборов авторов, 305 – из материалов ЗМ МГУ и ЗИН РАН, всего 614 черепов (табл. 1). Наши сборы с Северо-Западного Кавказа относятся к району Большого Сочи, в том числе и окрестностям пос. Красная Поляна. Описание природных условий и фауны мелких грызунов Днепровско-Орельского заповедника см. в работах Окуловой и Антонец (2002, 2007) и Анто-

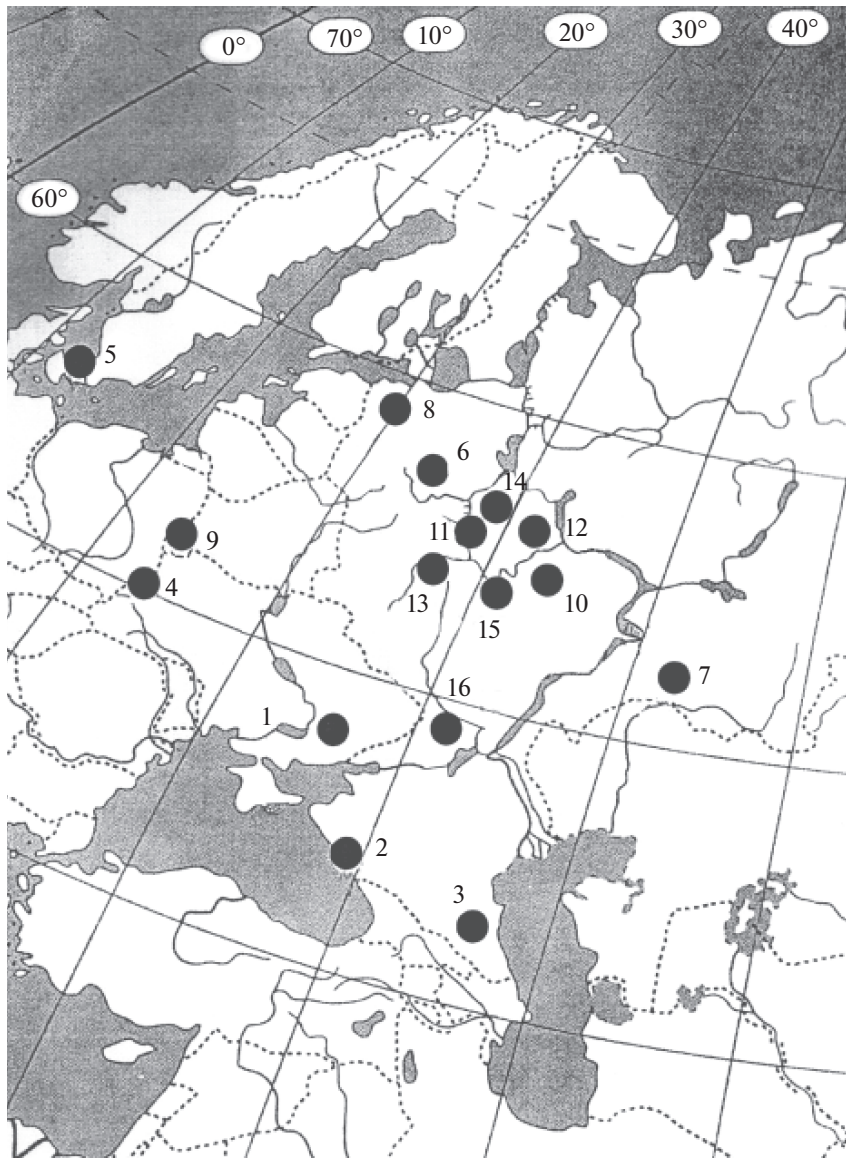


Рис. 1. Пункты сбора материала (их номера соответствуют табл. 1): 1 – Днепроовско-Орельский заповедник (*S. uralensis*, *S. sylvaticus*), 2 – Северо-Западный Кавказ, район Большого Сочи (*S. ponticus* и *S. uralensis*), 3 – Дагестан (*S. uralensis*, *S. ponticus*, *S. witherbyi*), 4 – Украина, Заповедник Ростоцьке (*S. flavicollis*), 5 – Швеция (*S. flavicollis*), 6 – Тверская обл. (*S. flavicollis*), 7 – Башкирский заповедник (*S. flavicollis*), 8 – Ленинградская обл. (*S. flavicollis*), 9 – Беларусь, Беловежская Пуца (*S. flavicollis*), 10 – Мордовия (*S. flavicollis*), 11 – Московская обл. (*S. uralensis*), 12 – Ивановская обл. (*S. uralensis*), 13 – Московская обл., ПТЗ (*S. flavicollis*, *S. uralensis*), 14 – Ярославская обл. (*S. uralensis*), 15 – Рязанская обл. (*S. uralensis*), 16 – Воронежская обл., Теллермановская дубрава (*S. flavicollis*).

нец, Окуловой (2014), Северо-Западного Кавказа – в публикации Окуловой с соавторами (2005), Дагестана – в статье Лавренченко и Лихновой (1995). В Ивановской обл. сборы зверьков Н.М. Окулова с помощниками проводили в Приволжском (окрестности г. Плёт) и Заволжском (пос. Красногорье) районах, в подзоне хвойно-широколиственных лесов (описание местности см. Окулова, Хелевина, 1989). Места сбора материала представлены на рис. 1.

Зверьков (кроме *S. witherbyi*) отлавливали в основном в конце лета – начале осени, обычно в те-

чение двух и более лет, что, по нашему мнению, нивелирует изменчивость в половозрастном составе. Для полной оценки роли этого фактора в краниометрической изменчивости необходимы специальные исследования. Внутривидовая географическая изменчивость широко распространенных видов (главным образом, *S. uralensis* и *S. flavicollis*) будет рассмотрена в Сообщении 2.

Измерение черепов в миллиметрах проводили с помощью микроскопа МБС и окулярного микрометра при увеличении $\times 04$; $\times 7.5$ или $\times 25$ крат.

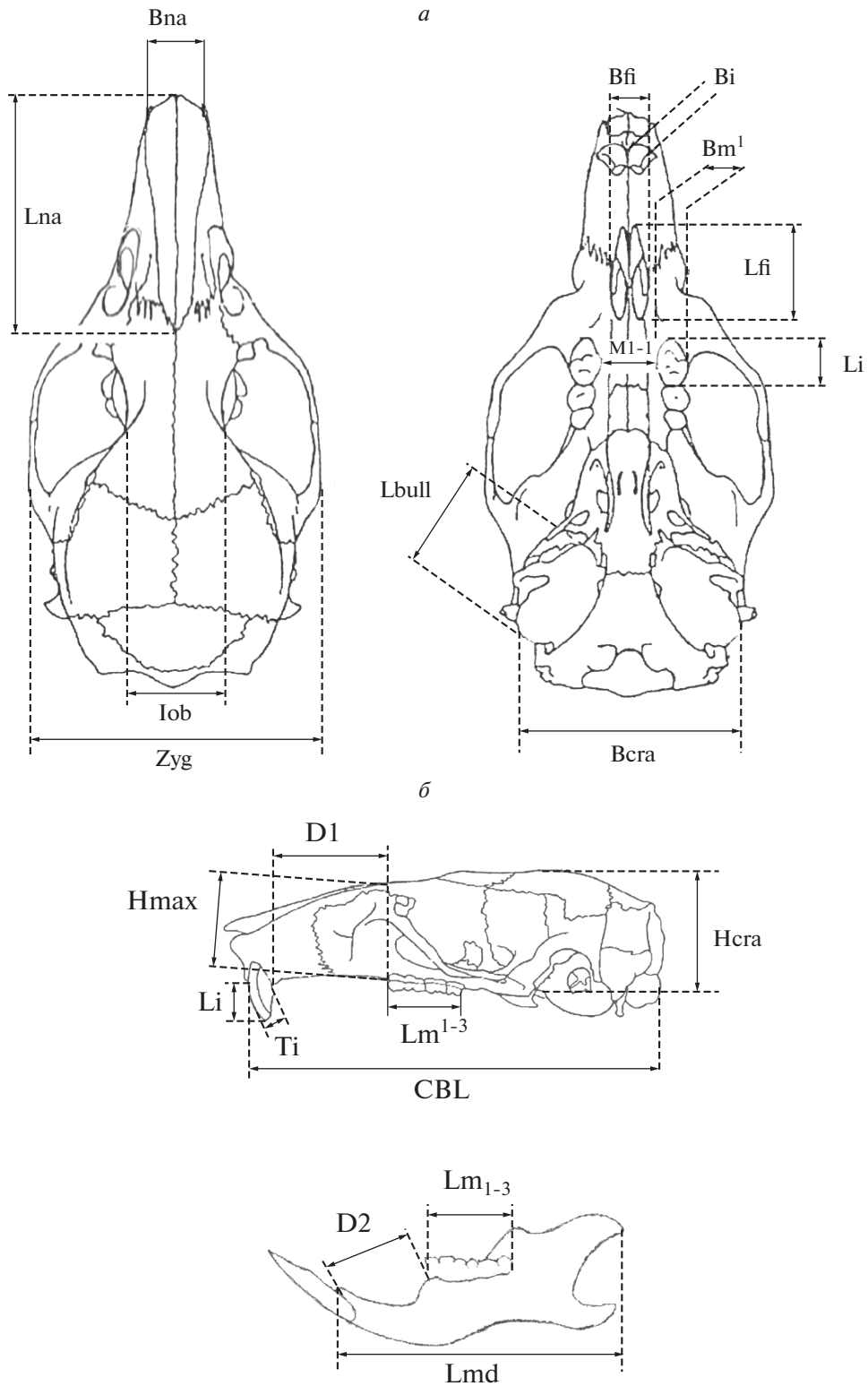


Рис. 2. Схема промеров черепа мышей рода *Sylvaemus*: а – вид сверху и снизу, б – вид сбоку и нижняя челюсть.

Схема измерений представлена на рис. 2, а результаты – в табл. 2. Был измерен 21 признак на черепе: 1) Cbl – кондило-базальная длина, 2) Zyg – скуловая ширина, 3) Hmax – высота верхней че-

люсти перед M¹, 4) Lmd – длина нижней челюсти, 5) Iob – ширина межглазничного промежутка, 6) Lna – длина носовых костей, 7) Bna – ширина носовых костей, 8) Lbull – длина слуховых бара-

Таблица 2. Абсолютные значения (мм) размеров черепа и его частей у различных видов мышей рода *Sylvaemus* ($M \pm m$)

№ признака	Показатель	Виды рода <i>Sylvaemus</i>				
		<i>uralensis</i>	<i>sylvaticus</i>	<i>witherbyi</i>	<i>ponticus</i>	<i>flavicollis</i>
1	Cbl	23.17 ± 0.11	24.73 ± 0.50	23.55 ± 0.16	24.35 ± 0.20	27.23 ± 0.16
2	Zyg	11.35 ± 0.10	12.21 ± 0.20	12.87 ± 0.15	14.23 ± 0.16	12.16 ± 0.11
3	Hmax	6.77 ± 0.07	6.22 ± 0.13	нд	7.20 ± 0.10	7.45 ± 0.10
4	Lmd	12.52 ± 0.10	13.54 ± 0.17	14.59 ± 0.15	14.60 ± 0.12	13.33 ± 0.11
5	Iob	3.63 ± 0.05	4.41 ± 0.04	4.33 ± 0.04	2.55 ± 0.09	3.86 ± 0.03
6	Lna	7.97 ± 0.06	8.61 ± 0.17	9.18 ± 0.01	8.85 ± 0.11	8.86 ± 0.09
7	Bna	2.65 ± 0.03	2.89 ± 0.05	2.94 ± 0.04	1.81 ± 0.07	2.83 ± 0.03
8	Lbull	5.11 ± 0.22	4.71 ± 0.11	4.55 ± 0.05	5.19 ± 0.05	5.94 ± 0.24
9	Lfi	4.68 ± 0.04	5.25 ± 0.09	5.06 ± 0.09	5.06 ± 0.05	5.04 ± 0.04
10	Bfi	1.50 ± 0.02	1.84 ± 0.06	1.67 ± 0.03	1.14 ± 0.04	1.83 ± 0.02
11	Lm ¹⁻³	3.39 ± 0.02	3.78 ± 0.03	3.79 ± 0.03	3.72 ± 0.04	3.92 ± 0.04
12	Lm ₁₋₃	3.71 ± 0.03	4.09 ± 0.08	нд	4.14 ± 0.04	4.72 ± 0.08
13	Lm ¹	1.64 ± 0.01	1.93 ± 0.04	1.84 ± 0.01	1.92 ± 0.02	1.87 ± 0.02
14	Vm ¹	1.13 ± 0.02	1.29 ± 0.02	1.23 ± 0.01	1.32 ± 0.01	1.25 ± 0.04
15	D1	6.35 ± 0.05	6.73 ± 0.13	7.02 ± 0.07	7.37 ± 0.06	6.60 ± 0.07
16	D2	3.77 ± 0.04	3.64 ± 0.07	нд	3.95 ± 0.04	4.24 ± 0.09
17	M ¹⁻¹	2.70 ± 0.02	2.88 ± 0.04	2.83 ± 0.06	3.10 ± 0.05	2.70 ± 0.03
18	Vcra	10.22 ± 0.07	12.38 ± 0.20	11.21 ± 0.08	11.68 ± 0.07	10.72 ± 0.10
19	Hcra	7.54 ± 0.09	9.9 ± 0.26	8.05 ± 0.13	9.83 ± 0.11	7.40 ± 0.05
20	Li	2.73 ± 0.08	3.26 ± 0.18	нд	4.65 ± 0.07	2.40 ± 0.06
21	Vi	0.60 ± 0.01	0.61 ± 0.01	нд	0.81 ± 0.02	0.67 ± 0.01

Объем данных см. табл. 1, нд – нет данных.

банов, 9) Lfi – длина резцового отверстия, 10) Bfi – ширина резцового отверстия, 11) Lm¹⁻³ – длина верхнего зубного ряда, 12) Lm₁₋₃ – длина нижнего зубного ряда, 13) Lm¹ – альвеолярная длина первого верхнего коренного зуба, 14) Vm¹ – ширина первого верхнего коренного зуба, 15) D1 – длина верхней диастемы, 16) D2 – длина нижней диастемы, 17) M¹⁻¹ – минимальное расстояние между первыми верхними коренными зубами, 18) Vcra – ширина черепа в области слуховых барабанов, 19) Hcra – высота черепа в области слуховых барабанов, 20) Li – длина резца от альвеолы, 21) Vi – ширина резца в латеральном направлении у конца зуба. В Дагестане измеряли 17 черепных признаков (все, кроме Hmax, Li, Vi и D2).

На основе этих промеров было рассчитано по 24 индекса.

Статистическую обработку данных вели на ЭВМ с помощью ППП Statistica в модулях: описательная статистика, среднее арифметическое M , его ошибка m , стандартное отклонение данных σ^2 . При анализе различий индексов сравнивали максимальные и минимальные видовые значения

по критерию Стьюдента ($t \geq 2$). Использовали также кластерный анализ (метод одной связи и расчет евклидовых расстояний), факторный и дискриминантный анализы. Построение кластеров вели по средним значениям для всех признаков или их отдельной группы, при факторном анализе использовали вращение осей методом varimax row. При дискриминантном анализе также определяли R_{can} – канонический коэффициент корреляции в системе. Оценку достоверности коэффициентов уравнений и канонических коэффициентов корреляции в дискриминантном анализе вели с помощью критериев Фишера F , $W\lambda$, χ^2 , F при $p < 0.05$. Считали достоверными лишь те расчеты, которые имели достоверные коэффициенты по всем членам уравнения при собственных значениях 2 и более. Стремилась к 100% разделению видов, но в ряде случаев приходилось использовать и считать убедительными результаты со средней точностью идентификации более 95%. По результатам расчетов зверька относили к тому виду, для которого было получено максимальное значение дискриминантной функции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовые различия

Из табл. 2 видно, что среди 5 видов *Sylvaemus* наиболее крупные черепа характерны для *S. flavicollis*, а самые мелкие – для *S. uralensis*. Соответственно, и зубные ряды (Lm^{1-3} , Lm_{1-3}) обычно более крупные у первого и наиболее мелкие – у последнего вида. Однако достоверно максимальные значения Zyg , Lmd , $D1$, M^{1-1} , Li , Vi отмечены не у *S. flavicollis*, у которой череп наиболее длинен, а у *S. ponticus*. 4 признака максимальны у *S. sylvaticus* (Bfi , Lm^1 , $Bcra$, $Hcra$), и 2 признака – у *S. witherbyi* (Lna и Bna). Минимальные значения признаков по средним показателям для вида отмечены у самой мелкой *S. uralensis* в 12 случаях из 21 (Zyg , Lmd , Lna , Lfi , Lm^{1-3} , Lm_{1-3} , Lm^1 , Bm^1 , $D1$, M^{1-1} , $Bcra$, Vi), в одном случае – у *S. sylvaticus* ($Hmax$), в трех случаях – у *S. ponticus* (Bna , Iob , Bfi) и в одном случае – у *S. flavicollis* (Li).

Таким образом, по абсолютным величинам, у желтогорлой мыши (*S. flavicollis*) максимальны длина черепа и длины верхних и нижних зубных рядов, но минимальна длина резцов. Кавказская лесная мышь (*S. ponticus*) отличается довольно крупным, но не максимальным по длине черепом, со значимо максимальной шириной скуловых дуг, длиной нижней челюсти, верхней диастемы, шириной резца и межглазничного промежутка. При этом у этого вида наиболее узкое рыльце (минимальны ширина носовых костей и резцовых отверстий).

Желтобрюхая мышь (*S. witherbyi*) имеет среднюю длину черепа, но вместе с тем удлинённые и расширенные носовые кости. Обыкновенная лесная мышь (*S. sylvaticus*) при более мелком черепе имеет максимальную ширину резцовых отверстий и черепа в области слуховых барабанов, а также максимальную длину M^1 при минимальной высоте верхней челюсти перед началом зубного ряда. У малой лесной мыши (*S. uralensis*) при минимальной длине черепа выявлена половина минимальных значений его частей, а максимальных не обнаружено вовсе.

Сходство видов и групп рода по размерам черепа и его частей было изучено методами кластерного анализа. При этом использовали собственные материалы. Для оценки сходства использовали абсолютные показатели размеров и метод одной связи. Как дистанции связи приняты евклидовы расстояния. Результаты представлены на рис. 3, который показывает, что *S. flavicollis* резко отличается от других видов. От оставшихся отделяется *S. uralensis*; из других видов наиболее сходны *S. ponticus* и *S. witherbyi*, а *S. sylvaticus* не-

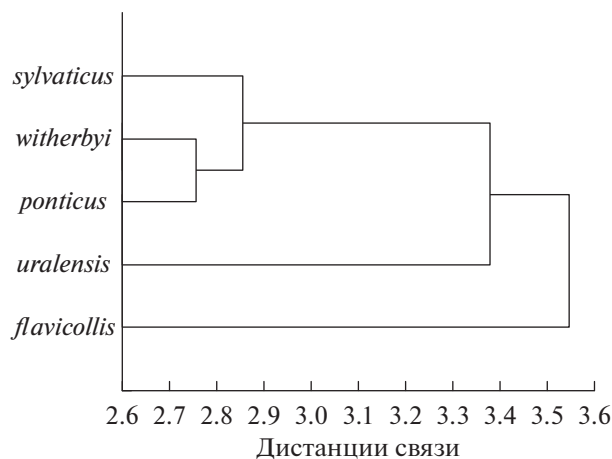


Рис. 3. Результаты кластерного анализа краниометрических признаков видов рода *Sylvaemus*.

сколько отделен. Близкая к *S. flavicollis* альпийская мышь (*S. alpicola* Heinrich 1952) (Reutter et al., 1999) по размерам оказалась ближе всего к *S. ponticus*.

Пропорции (индексы) признаков у разных видов

Расчет пропорций (индексов) позволяет сравнивать размеры отдельных частей вне зависимости от размеров целого. Рассмотрение пропорций черепа видов рода *Sylvaemus* (табл. 3) приводит к следующим заключениям. *S. flavicollis* отличается от остальных видов по ряду признаков. Более половины индексов (13 из 24: 3/1, 4/1, 6/1, 9/1, 14/1, 14/13, 11/1, 15/1, 15/11, 17/11, 13/12, 18/1, 19/1) у этого вида отличается минимальными (в сравнении с прочими видами рода) значениями.

Для черепа *S. flavicollis* характерны следующие особенности: наиболее низкая верхняя и наиболее короткая нижняя челюсть, максимально короткие носовые кости и резцовые отверстия относительно кондило-базальной длины, наиболее узкий M^1 относительно его длины, наиболее короткие верхний зубной ряд и обе диастемы относительно Cbl (а верхняя диастема – и относительно длины верхнего зубного ряда), зауженный межзубный промежуток M^{1-1} и укороченный Lm^1 относительно Lm^{1-3} , суженная ширина $Bcra/Cbl$ и минимальная высота черепа в области слуховых барабанов $Hcra/Cbl$. Максимальные значения индексов у этого вида не выявлены.

Таким образом, череп у *S. flavicollis* максимально удлинён, сужен, уплощён. Длина нижней челюсти, верхний зубной ряд, верхняя диастема, межзубный промежуток, носовая кость и резцовые отверстия относительно коротки. M^1 сужен, его доля в длине верхнего зубного ряда минимальна.

Таблица 3. Относительные значения (индексы) размеров черепа у разных видов мышей рода *Sylvaemus*

Значения индексов		Виды рода <i>Sylvaemus</i>				
		<i>uralensis</i>	<i>sylvaticus</i>	<i>witherbyi</i>	<i>ponticus</i>	<i>flavicollis</i>
2/1	Zyg/Cbl	0.490 ± 0.004	0.489 ± 0.005	0.434 ± 0.02	0.587 ± 0.005	0.446 ± 0.003
3/1	Hmax/Cbl	0.299 ± 0.004	0.267 ± 0.009	нд	0.296 ± 0.003	0.262 ± 0.003
4/1	Lmd/Cbl	0.536 ± 0.005	0.562 ± 0.010	0.619 ± 0.005	0.600 ± 0.004	0.486 ± 0.003
5/1	Iob/Cbl	0.157 ± 0.002	0.184 ± 0.006	0.184 ± 0.001	0.105 ± 0.004	0.141 ± 0.001
5/2	Iob/Zyg	0.317 ± 0.004	0.364 ± 0.007	0.151 ± 0.002	0.183 ± 0.007	0.317 ± 0.002
6/1	Lna/Cbl	0.343 ± 0.003	0.353 ± 0.011	0.390 ± 0.004	0.365 ± 0.004	0.322 ± 0.002
8/1	Lbull/Cbl	0.343 ± 0.007	0.356 ± 0.029	0.193 ± 0.002	0.214 ± 0.002	0.208 ± 0.002
9/1	Lfi/Cbl	0.201 ± 0.002	0.219 ± 0.009	0.215 ± 0.003	0.208 ± 0.001	0.184 ± 0.001
14/11	Bm ¹ /Lm ¹⁻³	0.332 ± 0.004	0.343 ± 0.005	0.323 ± 0.015	0.357 ± 0.004	0.320 ± 0.011
14/1	Bm ¹ /Cbl	0.048 ± 0.002	0.053 ± 0.002	0.052 ± 0.0004	0.054 ± 0.0004	0.045 ± 0.002
11/1	Lm ¹⁻³ /Cbl	0.146 ± 0.001	0.157 ± 0.004	0.111 ± 0.02	0.153 ± 0.002	0.144 ± 0.001
15/1	D1/Cbl	0.273 ± 0.002	0.261 ± 0.006	0.298 ± 0.003	0.303 ± 0.002	0.242 ± 0.002
15/11	D1/Lm ¹⁻³	1.880 ± 0.012	1.778 ± 0.35	1.853 ± 0.024	2.004 ± 0.025	1.693 ± 0.012
17/11	M ¹⁻¹ /Lm ¹⁻³	0.803 ± 0.005	0.760 ± 0.010	0.747 ± 0.014	0.843 ± 0.015	0.693 ± 0.005
13/11	Lm ¹ /Lm ¹⁻³	0.484 ± 0.002	0.511 ± 0.012	0.486 ± 0.004	0.522 ± 0.007	0.480 ± 0.003
14/13	Bm ¹ /Lm ¹	0.688 ± 0.008	0.674 ± 0.015	0.669 ± 0.007	0.689 ± 0.006	0.675 ± 0.021
12/1	Lm ₁₋₃ /Cbl	0.159 ± 0.002	0.160 ± 0.006	нд	0.171 ± 0.002	0.162 ± 0.005
10/9	Bfi/Lfi	0.305 ± 0.005	0.354 ± 0.013	0.302 ± 0.063	0.223 ± 0.007	0.360 ± 0.002
7/6	Bna/Lna	0.314 ± 0.004	0.338 ± 0.006	0.319 ± 0.054	0.200 ± 0.006	0.324 ± 0.002
18/1	Bcra/Cbl	0.442 ± 0.003	0.498 ± 0.012	0.476 ± 0.004	0.481 ± 0.004	0.396 ± 0.003
20/1	Li/Cbl	0.111 ± 0.004	0.132 ± 0.015	0.08 ± 0.01	0.192 ± 0.003	0.090 ± 0.002
21/20	Bi/Li	0.241 ± 0.006	0.218 ± 0.020	0.302 ± 0.06	0.175 ± 0.004	0.290 ± 0.005
19/1	Hcra/Cbl	0.326 ± 0.004	0.373 ± 0.010	0.284 ± 0.03	0.406 ± 0.004	0.274 ± 0.002
11/4	Lm ¹⁻³ /Lmd	0.271 ± 0.001	0.280 ± 0.004	0.260 ± 0.003	0.255 ± 0.002	0.294 ± 0.002

У *S. ponticus* выявлено 5 минимальных значений индексов (5/1, 10/9, 7/6, 21/20, 12/4) и 12 максимальных (2/1, 4/1, 14/1, 14/13, 15/1, 15/11, 17/11, 13/12, 14/13, 12/1, 19/1, 20/1). Иными словами, у кавказской лесной мыши максимальны скуловая ширина и высота черепа, длина нижней челюсти и верхней диастемы относительно Cbl и верхнего зубного ряда, межзубный промежуток и длина 1-го верхнего коренного зуба относительно верхнего зубного ряда. Резцы — наиболее длинные и узкие относительно Cbl и Li соответственно, 1-й верхний коренной зуб — наиболее широкий относительно его длины, а носовые кости, межглазничный промежуток и резцовые отверстия сужены.

Таким образом, у *S. ponticus* череп несколько короче, чем у *S. flavicollis*, но максимально высо-

кий, с максимально широкой скуловой частью при минимальном межглазничном промежутке, с максимально крупными верхней диастемой и межзубным промежутком, широким M¹ и максимальной долей M¹ в длине верхнего зубного ряда при суженных носовых костях и резцовых отверстиях. Череп *S. ponticus* по сравнению с черепами других видов производит впечатление максимальной массивности.

У *S. witherbyi* выявлено 5 минимальных значений индексов (5/1, 5/2, 8/1, 20/1, 14/13), т.е. у него минимальна длина слуховых барабанов, минимален межглазничный промежуток относительно Cbl и скуловой ширины, а также самые маленькие резцы относительно длины черепа. Этот вид имеет также минимальную ширину 1-го верхнего коренного зуба относительно его длины. При

этом 4 признака максимальны: 4/1, 6/1, 10/9, 12/4, т.е. носовые кости и нижняя челюсть имеют наибольшую длину относительно кондио-базальной длины черепа, а резцовые отверстия – самые широкие относительно их длины. Кроме того, максимален индекс длины верхнего зубного ряда относительно длины нижней челюсти. В целом, при средних размерах черепа у *S. witherbyi* удлинены нижняя челюсть, носовые кости, верхний зубной ряд относительно длины нижней челюсти, но сужен межглазничный промежуток относительно длины черепа и его скуловой ширины, укорочены скуловые барабаны и резцы.

У *S. sylvaticus* при довольно мелких размерах черепа минимальные индексы не обнаружены, а максимальных относительно средних значений выявлено 6: 5/1, 7/1, 9/1, 18/1, 5/2 и 7/6. В целом, это значит, что для *S. sylvaticus* характерны расширенный межглазничный промежуток (в двух пропорциях) и носовые кости, максимально длинные слуховые барабаны и резцовые отверстия, максимальная ширина черепа в области слуховых барабанов относительно кондио-базальной длины черепа.

У *S. uralensis* выявлены 1 минимальный индекс (11/1) и 1 максимальный (3/1), т.е. при минимальных размерах череп *S. uralensis* отличается минимальным зубным рядом и максимально высокой верхней челюстью перед коренными зубами.

Ранее (Лебёдкина, 1949; Воронцов, 1967; Окулова, 2000) было показано, что зубные индексы (соотношение верхнего зубного ряда, диастем, пропорции зубов) в семействах грызунов количественно связаны с питанием: некоторые индексы возрастают с ростом зеленоядности, другие – с ростом семеноядности. Для Днепровско-Орельского заповедника (Окулова, Антонец, 2002; Антонец, Окулова, 2014) мы отмечали связь некоторых зубных индексов с питанием мышей. Однако, будучи четко выраженными при сравнении грызунов разных родов или видов, в пределах рода *Sylvaemus* эти закономерности оказываются не существенными. Оказалось, что доля семенных кормов в осеннем питании изученных нами мышей не соответствует средним для видов значениям индексов, связанных с питанием.

Не исключено, что в питании рассматриваемых видов заметную роль играет также степень прочности оболочек семян, которые им приходится раздроблять. В этом случае различия в питании могут проявляться и в других показателях, таких как ширина черепа (чем шире череп, тем больше площадь для прикрепления жевательных мышц), крепость костей и толщина резцов. Возможно, что по этой причине желтогорлые мыши

Таблица 4. Результаты факторного анализа черепных признаков лесных мышей рода *Sylvaemus*

Переменные (промеры черепа)	Факторные нагрузки (метод главных компонент)	
	фактор 1	фактор 2
Lmd	0.9128	0.08834
Iob	0.0909	0.9791
Lna	0.8047	0.3839
Lfi	0.7786	0.3899
Lm ¹⁻³	0.8012	0.3285
D1	0.8966	0.0041
Lm ¹	0.8107	0.1291
Vcra	0.8793	0.1075

(*S. flavicollis*) имеют наиболее узкий и плоский череп, поскольку в основном питаются желудями дуба с относительно мягкими оболочками, а для раскалывания орехов лещины, как и других орехов, может быть важна толщина резцов, которую мы, к сожалению, у большинства видов не измеряли. Наиболее широкий в скуловой части череп (*Zyg/Cbl*), по-видимому, из-за большого объема связанных с резами мышц, отмечен у *S. ponticus*, в пище которого часто встречаются орехи граба, бука с очень прочными оболочками.

Факторный анализ

Чтобы получить представление о признаках, имеющих наибольшее значение в дивергенции мышей изучаемого рода, мы провели факторный анализ на основе собственных данных. Выделены две группы факторов (оси): 1-я ось имеет собственное значение 5.365 и объясняет 67.06% дисперсии признаков, а 2-я ось – соответственно 1.09 и 12.61%; в целом система объясняет 79.67% дисперсии. Из табл. 4 видно, что наибольшие нагрузки несут признаки, связанные с увеличением продольных размеров ростральной части черепа и нижней челюсти при отсутствии тенденций к увеличению общих размеров черепа (фактор 1, длина нижней челюсти, носовых костей, резцовых отверстий и верхней диастемы) и зубной системы (верхнего зубного ряда и 1-го верхнего коренного зуба); кроме того, происходит увеличение затылочной ширины черепа (фактор 1) и ширины межглазничного промежутка (значительно более слабый фактор 2). Удлинение нижней челюсти и диастемы свидетельствует о преобладании грызущего типа переработки пищи (Воронцов, 1967) и увеличении семеноядности; в то же время имеет

Таблица 5. Результаты дискриминантного анализа видов *Sylvaemus* в общей системе (по всем нашим данным для каждого вида)

Вид	Уравнение	% в.и.*
<i>sylvaticus</i>	$-271.608 - 10.586Zyg + 26.519Iob - 5.416Lbull + 30.815Lm^{1-3} + 31.659M^{1-1} + 50.434Lm^1 + 8.245Lm_{1-3} - 7.868Bfi - 2.211Bna + 18.657Bcra + 7.174Li + 2.17Hcra$	100
<i>uralensis</i>	$-221.144 - 8.324Zyg + 18.746Iob - 4.003Lbull + 32.182Lm^{1-3} + 28.656M^{1-1} + 40.841Lm^1 + 9.083Lm_{1-3} - 17.635Bfi + 1.184Bna + 16.666Bcra + 6.992Li + 1.009Hcra$	100
<i>flavicollis</i>	$-418.647 - 11.011Zyg + 29.948Iob - 11.505Lbull + 46.576Lm^{1-3} + 43.831M^{1-1} + 65.004Lm^1 + 10.622Lm_{1-3} - 13.509Bfi + 8.951Bna + 23.768Bcra + 12.817Li - 8.283Hcra$	100
<i>ponticus</i>	$-71.608 - 10.586Zyg + 26.519Iob - 5.416Lbull + 30.815Lm^{1-3} + 31.659M^{1-1} + 50.434Lm^1 + 8.245Lm_{1-3} - 7.868Bfi - 2.211Bna + 18.657Bcra + 7.174Li + 2.17Hcra$	96.9697
<i>witherbyi</i>	$-271.608 - 10.586Zyg + 26.519Iob - 5.416Lbull + 30.815Lm^{1-3} + 31.659M^{1-1} + 50.434Lm^1 + 8.245Lm_{1-3} - 7.868Bfi - 2.211Bna + 18.657Bcra + 7.174Li + 2.17Hcra$	100

* в.и. — верной идентификации.

место, хотя и более слабая, тенденция к увеличению верхнего зубного ряда, что может говорить о росте зеленоядности у некоторых видов. Ширина межглазничного промежутка, скорее всего, связана с возрастной изменчивостью признаков.

Таким образом, череп западно-палеарктических лесных мышей, без направленного изменения общего размера имеет тенденцию к сужению роstralной и расширению затылочной части при увеличении межглазничного промежутка и преобладающем развитии признаков, характери-

зующих семеноядный тип питания; в то же время, у части форм, по-видимому, наблюдается тенденция к увеличению зеленоядности.

Дискриминантный анализ

При дискриминантном анализе использовали материалы собственных промеров черепов 5 видов *Sylvaemus* по всему комплексу признаков (абсолютные значения). Результаты представлены в табл. 5, 6.

При составлении уравнений для идентификации пяти видов в единой системе потребовалось 12 признаков при собственном значении 26.4 и каноническом коэффициенте корреляции 0.98. Из рис. 4 видно, что наилучшим образом выделяются *S. flavicollis*, *S. sylvaticus* и *S. ponticus*, тогда как *S. uralensis* больше всего пересекается с другими видами.

При парном сравнении видов было использовано от 2 до 9 признаков, чаще около 5 (табл. 5). Во всех парных сравнениях результаты располагались на одной канонической оси. Собственные значения не достигали 2 в двух случаях (*S. flavicollis*—*S. witherbyi*, *S. sylvaticus*—*S. uralensis*), в тех же случаях получены минимальные канонические коэффициенты корреляции (0.72—0.75).

Большинство сочетаний пар видов существует в природе симпатрично: *S. sylvaticus* и *S. flavicollis* или *S. uralensis* и *S. flavicollis* в разных биотопах Ростовской области (Стахеев, 2009; Стахеев и др., 2011), *S. uralensis* и *S. flavicollis* в лесах Черноземья и юга Нечерноземья (Окулова и др., 2007а), *S. uralensis* и *S. ponticus* на Северо-Западном Кавказе (Окулова и др., 2005, 2007) и т.д. Для трех видов мышей в Дагестане была разработана система

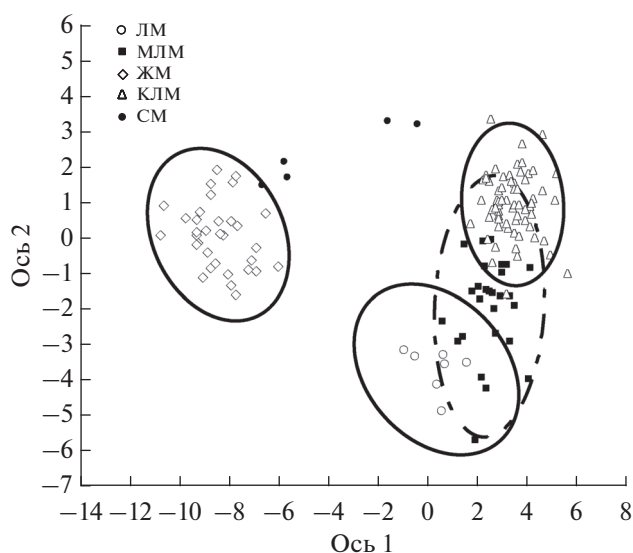


Рис. 4. Размещение особей видов рода *Sylvaemus* в пространстве двух канонических осей. MLM — малая лесная мышь *S. uralensis*, KLM — кавказская лесная мышь *S. ponticus*, CM — желтобрюхая мышь *S. witherbyi*, LM — обыкновенная лесная мышь *S. sylvaticus*, JM — желтогорлая мышь *S. flavicollis*.

Таблица 6. Результаты дискриминантного анализа пар видов *Sylviaetus* (по всем нашим данным для каждого вида)

Пары видов	Уравнение	F (d.f)	Собств. значение	R _{can}	ИЛ	χ^2 (d.f.)	% в.и.*
<i>sylvaticus</i> — <i>flavicollis</i>	$-340.597 + 4.890H_{max} + 18.057L_{bull} + 20.299L_{m^{1-3}} + 10.361L_{m^1} + 44.624H_{сга}$ $-298.597 + 14.433H_{max} + 8.040L_{bull} + 45.961L_{m^{1-3}} + 39.202L_{m^1} + 16.896H_{сга}$	194.35 (5.37)	26.2636	0.981	0.0367	127.3 (5)	100 100
<i>flavicollis</i> — <i>uralensis</i>	$-139.950 + 18.911L_{m^{1-3}} + 5.652C_{bl} + 5.307L_{md} - 2.588L_{bull} - 14.573B_{fi} - 20.607L_i - 2.468D_i + 14.614M^{1-1} + 27.587L_{m^1}$ $-102.775 + 12.609L_{m^{1-3}} + 4.678C_{bl} + 4.445L_{md} - 1.027L_{bull} - 6.985B_{fi} - 17.372L_i - 1.599D_i + 19.856M^{1-1} + 20.279L_{m^1}$	109.89 (9.342)	2.892	0.862	0.257	469.49 (9)	97.7 95.93
<i>uralensis</i> — <i>witherbyi</i>	$-33.2257 + 17.6082M^{1-1} + 2.6905H_{сга}$ $-95.1359 + 49.11962M^{1-1} - 4.2288H_{сга}$	38.259 (2.139)	2.3167	0.836	0.362	166.660 (2)	100 100
<i>flavicollis</i> — <i>witherbyi</i>	$-122.153 + 9.942Zyg + 82.256B_{m^1} - 2.349B_{na} + 21.225M^{1-1} - 6.853L_i$ $-237.649 + 14.278Zyg + 111.24B_{m^1} - 14.268B_{na} + 37.658M^{1-1} - 9.55L_i$	45.484 (5.207)	1.10	0.724	0.476	154.6 (5)	100 100
<i>sylvaticus</i> — <i>uralensis</i>	$-214.695 - 1.614Zyg + 31.193L_{m^1} + 15.624B_{сга} + 52.765D_2$ $-200.013 + 0.069Zyg + 21.096L_{m^1} + 12.614B_{сга} + 58.361D_2$	13.08 (4.42)	1.215	0.745	0.4453	34.79 (4)	88.89 100
<i>sylvaticus</i> — <i>witherbyi</i>	$-119.070 + 2.689C_{bl} + 2.426L_{na} + 3.723L_{bull} + 22.699L_{fi}$ $-155.42 + 6.274C_{bl} + 22.361L_{na} - 6.193L_{bull} - 7.81L_{fi}$	38.259 (4.9)	17.004	0.972	0.0555	28.906 (4)	100 100
<i>uralensis</i> — <i>ponticus</i>	$-118.902 - 0.412Zyg + 32.133L_{m^{1-3}} + 29.617L_{m_{1-3}} + 4.367B_{na}$ $-127.690 + 1.786Zyg + 25.962L_{m^{1-3}} + 32.813L_{m_{1-3}} - 0.754B_{na}$	68.988 (4.106)	2.603	0.850	0.2775	137.16 (4)	95.35 97.06
<i>ponticus</i> — <i>witherbyi</i>	$-154.443 + 55.083I_{ob} - 8.490L_{fi} + 58.862M^{1-1} - 3.3016B_{na} + 5.677H_{сга}$ $-321.566 + 75.644I_{ob} - 21.790L_{fi} + 106.403M^{1-1} + 17.710B_{na} + 1.059H_{сга}$	96.061 (5.70)	6.862	0.934	0.127	147.424 (5)	100 100
<i>flavicollis</i> — <i>ponticus</i>	$-162.548 + 7.169C_{bl} - 7.507Zyg + 44.332I_{ob} - 5.713L_{na} + 13.617H_{сга}$ $-128.090 + 2.222C_{bl} + 1.446Zyg + 15.75I_{ob} - 2.14L_{na} + 15.870H_{сга}$	323.04 (5.286)	5.648	0.922	0.1504	544.60 (5)	99.03 98.84
<i>sylvaticus</i> — <i>ponticus</i>	$-364.922 + 13.816C_{bl} - 23.578Zyg - 11.384L_{md} + 38.214I_{ob} + 10.884B_{m^1} + 55.906M^{1-1} - 37.397B_{na} - 47.228B_{сга}$ $-258.637 + 9.873C_{bl} - 17.248Zyg - 4.813L_{md} + 22.54I_{ob} + 34.948B_{m^1} + 44.115M^{1-1} - 24.372B_{na} - 34.360B_{сга}$	29.495 (8.83)	2.843	0.860	0.260	115.775 (8)	100 100

*в.и. — верной идентификации.

Таблица 7. Дискриминантные уравнения для идентификации видов *Sylvaemus* в конкретных участках: 1 – Днепроовско-Орельский заповедник, 2 – Район Большого Сочи

Район	Пары видов	Уравнение	F (d.f)	Собств. значение	R _{can}	Wλ	χ ² (d.f.)	% в.и.*
1	<i>sylvaticus</i> – <i>uralensis</i>	–340.597 + 4.890Hmax + 18.057Lbull + + 20.299Lm ¹⁻³ + 10.361Lm ¹ + 44.624Hcra	194.35 (5.37)	26.2636	0.981	0.0367	127.3 (5)	100
		–298.597 + 14.433Hmax + 8.040Lbull + + 45.96Lm ¹⁻³ + 39.202Lm ¹ + 16.896Hcra						100
2	<i>ponticus</i> – <i>uralensis</i>	–150.246 + 51.255Iob –13.85Bfi + 2.775Bna + + 16.983Bcra	311.60 (4.87)	14.33	0.967	0.0652	240.2	100
		–159.324 + 23.413Iob + 43.76Bfi + 32.29Bna + + 10.475Bcra						

* в.и. – верной идентификации.

определения видов по краниометрическим признакам с помощью дискриминантных уравнений (Лавренченко, Лихнова, 1995). Для пар видов в двух других пунктах работы – в Днепроовско-Орельском заповеднике и на Северо-Западном Кавказе – были разработаны такие же системы (табл. 7). Поэтому эти уравнения могут быть использованы для создания местных диагностических систем и практического определения видов.

Эколого-морфологическая интерпретация полученных данных

В целом в пределах рода *Sylvaemus*, судя по данным факторного анализа, общие размеры черепа менее существенны, чем признаки, связанные с раздроблением пищи: длина нижней челюсти и рострума (как рычаг давления резцов) и ширина затылочной части черепа (как площадки для прикрепления мышц, увеличение объема которых обуславливает возрастание давления резцов). Дисперсия признаков происходит в соответствии с изменением, главным образом, типа питания. Не исключено также, что изменения дисперсии будут заметны при сравнении толщины резцов, которая способствует увеличению прочности и силы их раскусывающих движений; к сожалению, данными о толщине резцов в полном объеме мы не располагаем.

В экологии позвоночных животных разделение экологических ниш по размерам тела нередко констатировалось исследователями (Джиллер, 1988). В частности, это было отмечено в работе Дикман (Dickman, 1988) для землероек-бурузубок рода *Sorex* (отряд Lipothyphla). Аналогичное явление наблюдалось нами для мышей Muridae в Днепроовско-Орельском заповеднике (Окулова, Антонец, 2002). Там совместно обитали те виды

мышей, отношение размеров которых соответствует пропорциям, определяемым правилом Хатчинсона. Аналогичное явление отмечено для *Sylvaemus* Ростовской области Стахеевым (2009).

Для мышей данного рода характерно совместное обитание нескольких видов, причем разделение экологических ниш происходит в соответствии с правилом Хатчинсона по размерам особей: среди совместно обитающих видов общие размеры или части тела более мелкого вида примерно составляют 0.7–0.8 длины более крупного. Кроме того, для структуры сообществ млекопитающих важно, что виды совместно используют биотопы, будучи приурочены к тем или иным типам ландшафта, корма, абиотическим условиям среды. Местами к видам *Sylvaemus* присоединяются еще более мелкие домовая мышь (*Mus musculus*) или мышь-малютка (*Micromys minutus*). Последние имеют меньшие потребности в пище, довольствуются мелкими семенами, требования к абиотическим условиям у них также иные (Окулова и др., 2016). Обитающие в одном районе лесные и домовые мыши нередко конкурируют друг с другом за ресурсы, что отмечено, например, в лесах и лесополосах северных предгорий Кавказа (Тарасов, 1989) или в низкогорьях Северо-Западного Кавказа (Окулова и др., 2005, 2007). Преимущество получают те виды, потребности которых лучше удовлетворяются природными ресурсами региона. Так, по данным Линдемана с соавторами (2005), в лесных посадках на западе Казахстана долгое время доминировали домовые мыши, пока посадки были молоды и не давали должного количества семян, но по мере взросления растений и увеличения плодоношения малые лесные мыши все более вытесняли домовых из этого биотопа. В годы пиков численности *S. uralensis* в Се-

верном Предкавказье домовых мышей почти нет, а в годы депрессий малой лесной мыши домовая мышь доминирует. То же отмечается и в низкогорьях Северо-Западного Кавказа для *S. ponticus* и *S. uralensis*. Можно полагать, что в процессе эволюции видов в пределах рода *Sylvaemus* происходило количественное возрастание различий в механизмах раскусывания оболочек семян и их переработки, а также изменение характера питания — увеличение доли вегетативных кормов и семян деревьев или нижних ярусов леса. В таком случае более древней следует считать группу крупных потребителей древесных семян, которые более тесно связаны с древесным ярусом растительности. Известно, что травянистый ярус в лесной зоне эволюционно возник значительно позже древесного.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность зоологам Сочинского отделения Новороссийской противочумной станции Т.Е. Рябовой и Л.Е. Василенко, а также студентке Ивановского университета А. Даниловой за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (16-04-00032 а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амишкова А.К., Темботова Ф.А., Кучинова Е.П., 2015. Генетическое разнообразие и географическое распределение гаплотипов митохондриальной ДНК криптических видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* Западного Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 17. Вып. 2–4. С. 402–411.
- Антонец Н., Окулова Н., 2014. Млекопитающие Днепро-Орельского природного заповедника. Саарбрюкен, Германия: Lap Lambert Academic Publishing. 285 с.
- Балакирев А.Е., Баскевич М.И., Гмыль А.П., Окулова Н.М., Андреева Т.А. и др., 2007. К вопросу о таксономическом статусе формы *ciscaucasicus* и ее родственные отношения с малой лесной мышью, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* по данным секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК // Генетика. Т. 43. № 9. С. 1651–1666.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Балакирев А.Е., 2004. Диагностика лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) в западной части Большого Кавказа в условиях симбиотопии // Зоологический журнал. Т. 83. № 2. С. 220–233.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Балакирев А.Е., Крапивко Т.П., Сапельников С.Ф., 2004а. Сравнительный анализ сперматозоидов у шести видов мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) из Восточной Европы и Закавказья // Зоологический журнал. Т. 83. № 6. С. 725–732.
- Богданов А.С., 2001. Хромосомная дифференциация популяций малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* в восточной части ареала вида // Зоологический журнал. Т. 80. № 3. С. 331–342.
- Богданов А.С., 2004. Аллозимная изменчивость малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) и оценка уровня дифференциации хромосомных форм этого вида // Генетика. Т. 40. № 8. С. 1099–1112.
- Богданов А.С., Атонкин Д.М., Челомина Г.Н., 2009. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Известия РАН. Серия биол. № 3. С. 276–292.
- Богданов А.С., Розанов Ю.М., 2005. Изменчивость размера ядерного генома у малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. Т. 41. № 10. С. 1369–1376.
- Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Якименко В.В., Малькова М.Г., 2012. Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода *Sylvaemus* по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Генетика. Т. 48. № 2. С. 211–224.
- Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Окулова Н.М., Миронова Т.А. и др., 2014. Внутривидовая дифференциация желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* в восточной части ареала: результаты исследования изменчивости фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Материалы III Междунар. конф. “Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий”. Н. Новгород. С. 258–264.
- Боесков Г.Г., 1992. Генетическая диагностика видов двойников лесных мышей подрода *Sylvaemus* на Кавказе. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М. С. 1–23.
- Боесков Г.Г., Картавцева И.В., Загороднюк И.В., Белянин А.Н., Ляпунова Е.А., 1995. Ядрышкообразующие районы и В-хромосомы лесных мышей (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Генетика. Т. 31. № 2. С. 185–192.
- Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. 240 с.
- Воронцов Н.Н., Боесков Г.Г., Межжерин С.В. и др., 1992. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоологический журнал. Т. 71. Вып. 3. С. 119–131.
- Воронцов Н.Н., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Ахвердян М.Р., Боесков Г.Г., 1989. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Sylvaemus*) Кавказа и их диагностика // Доклады АН СССР. Т. 309. № 5. С. 1234–1238.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А. и др., 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М. 638 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Санкт-Петербург: Изд-во АН РАН. 521 с.
- Джиллер П., 1988. Структура сообщества и экологических ниш. М.: Мир. 184 с.

- Загороднюк И.В., 1993. Идентификация восточноевропейских форм *Sylvaemus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестник зоологии. Т. 27. № 6. С. 37–47.
- Загороднюк И.В., Боескоров Г.Г., Зыков А.Е., 1997. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* (*falzfeini*–*fulvipectus*–*hermonensis*–*agianus*) // Вестник зоологии. Т. 31. № 5–6. С. 37–56.
- Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавцева И.В. и др., 2010. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных блоков прицентромерных районов хромосом малых лесных мышей *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. Т. 46. № 6. С. 805–816.
- Картавцева И.В., 2002. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток: Дальнаука. 256 с.
- Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1990. Цитогенетический хиатус между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Доклады АН СССР. Т. 315. № 1. С. 219–222.
- Лавренченко Л.А., Лихнова О.П., 1995. Аллозимная и морфологическая изменчивость трех видов лесных мышей (Rodentia, Muridae, *Apodemus*) Дагестана в условиях симбиотопии // Зоологический журнал. Т. 74. № 5. С. 107–119.
- Лебёдкина Н.С., 1949. Морфофункциональный анализ черепа зайцев и полевок. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 9 с.
- Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А., 2005. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука. 252 с.
- Межжерин С.В., 1987. Генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* // Доклады АН СССР. Т. 286. № 5. С. 1255–1257.
- Межжерин С.В., 1990. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev) // Генетика. Т. 26. № 8. С. 1046–1054.
- Межжерин С.В., 1991. О видовой самостоятельности *Apodemus (Sylvaemus) ponticus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. Киев. Вып. 6. С. 34–40.
- Межжерин С.В., 1997. Генетическая дифференциация и филогенетические связи мышей Палеарктики (Rodentia, Muridae) // Генетика. Т. 33. № 1. С. 78–86.
- Межжерин С.В., 1997а. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестник зоологии. Т. 31. № 4. С. 29–41.
- Межжерин С.В., Загороднюк И.В., 1989. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. Т. 23. Вып. 4. С. 55–59.
- Межжерин С.В., Зыков А.Е., 1991. Генетическая дивергенция и аллозимная изменчивость мышей рода *Apodemus s. lato* (Muridae, Rodentia) // Цитология и генетика. Т. 2. № 4. С. 51–59.
- Межжерин С.В., Михайленко А.Г., 1991. О видовой принадлежности *Apodemus sylvaticus tscherga* (Rodentia, Muridae) Алтая // Вестник зоологии. Киев. № 3. С. 35–44.
- Окулова Н.М., 2000. Морфометрическая дифференциация популяций желтогорлой мыши в связи с анализом трофических адаптаций // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. С. 121–125.
- Окулова Н.М., Антонец Н.В., 2002. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволжский экологический журнал. Вып. 2. С. 108–128.
- Окулова Н.М., Антонец Н.В., 2007. Краниометрическая характеристика и дифференциация мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) юго-востока Украины // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы 8-го съезда Териологического общества. М. С. 348.
- Окулова Н.М., Баскевич М.И., Рябова Т.Е., Потанов С.Г., Василенко Л.Е., 2005. Новые данные по морфометрии и диагностика видов-двойников лесных мышей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) Северо-Западного Кавказа // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях. Череповец: Порт. Апрель. С. 78–80.
- Окулова Н.М., Гражданов А.К., Неронов В.В., 2016. Структура и динамика сообществ млекопитающих Западного Казахстана. М.: Товарищество научных изданий КМК. 920 с.
- Окулова Н.М., Рябова Т.Е., Василенко Л.Е., Юничева Ю.В., 2007. Биотопическое размещение мелких млекопитающих в горах и предгорьях Краснодарского края и республики Адыгея // Млекопитающие горных территорий. Материалы Междунар. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 234–239.
- Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Владосов А.А., Майорова А.Д. и др., 2007а. Сравнительные данные по видовому составу, численности и размещению мелких млекопитающих лесостепи Центрального Черноземья // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж: ВПГУ. Вып. 25. С. 45–68.
- Окулова Н.М., Хелевина С.А., 1989. Мелкие лесные млекопитающие Ивановской области и ее окрестностей. Иваново. 100 с.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1996. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 75. Вып. 1. С. 88–162.
- Орлов В.Н., Окулова Н.М., 2001. Применение уравнения Харди-Вайнберга для анализа географической изменчивости желтогорлой мыши *Apodemus flavicollis* (Muridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 80. № 5. С. 607–617.
- Павлинов И.Я., 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. 382 с.

- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К., 1995. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia. М.: Изд-во МГУ. 117 с.
- Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Богданов А.С., Лихошвай Т.В., Картавцева И.В., 2011. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных районов хромосом лесных мышей (Rodentia, Muridae, *Sylvaemus*) // Генетика. 2011. Т. 47. № 9. С. 1236–1246.
- Стахеев В.В., 2009. Западно-палеарктические лесные мыши (*Sylvaemus*, Muridae) степного Подонья: видовой состав, распространение, экология. Дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 136 с.
- Стахеев В.В., Богданов А.С., Водолажский Д.И., 2011. Уточнение видовой состава лесных мышей рода *Sylvaemus* на территории Ростовской области посредством кариологического, аллозимного и молекулярно-генетического анализов // Генетика. Т. 47. № 5. С. 660–670.
- Тарасов М.П., 1989. Материалы по экологии домовой мыши Северного Кавказа // Домовая мышь. М. С. 209–222.
- Челомина Г.Н., 1998. Молекулярная филогения лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) по данным рестрикционного анализа суммарной яДНК // Генетика. Т. 34. № 9. С. 1286–1292.
- Челомина Г.Н., 2005. Лесные и полевые мыши: молекулярно-генетические аспекты эволюции и систематики. Владивосток: Дальнаука. 204 с.
- Челомина Г.Н., Атопкин Д.М., Богданов А.С., 2007. Филогенетические связи видов и внутривидовых форм лесных мышей рода *Sylvaemus* по данным частичного секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Доклады Академии наук. Т. 416. № 2. С. 282–285.
- Челомина Г.Н., Павленко М.В., Картавцева И.В. и др., 1998. Генетическая дифференциация лесных мышей Кавказа: сравнение изозимной, хромосомной и молекулярной дивергенции // Генетика. Т. 34. № 2. С. 151–162.
- Челомина Г.Н., Сузуки Х., 2006. Молекулярная эволюция и филогеография западно-палеарктических лесных мышей подрода *Sylvaemus* по данным о варибельности генов ядерной (IRBP) и митохондриальной (цитохром *b*) ДНК // Зоологический журнал. Т. 85. Вып. 2. С. 219–234.
- Челомина Г.Н., Сузуки Х., Сучия К., Мориваки К., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1998а. Секвенирование гена цитохрома *b* мтДНК и реконструкция матриархальных связей лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) // Генетика. Т. 34. № 5. С. 650–661.
- Bonhomme F., Iskandar D., Thaler L., Petter F., 1985. Electromorphs and phylogeny in muroid rodents // Evolutionary relationships among rodents. N.Y., L.: Plenum Publish. Corporation. P. 671–683.
- Bulatova N.Sh., Nadjafova R.S., Kozlovsky A.I., 1991. Cytotaxonomic analysis of species of the genera *Mus*, *Apodemus* and *Rattus* in Azerbaijan // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. B. 29. S. 139–153.
- Dickman C.R., 1988. Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals // Ecology. V. 69. P. 569–580.
- Filippucci M.G., Macholán M., Michaux J.R., 2002. Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 75. № 3. P. 395–419.
- Frynta D., Mikulova P., Suchomelova E., Sadlova J., 2001. Discriminant analysis of morphometric characteristics in four species of *Apodemus* (Muridae: Rodentia) from Eastern Turkey and Iran // Israel Journal of Zoology. V. 47. P. 243–258.
- Klempa B., Tkachenko E.A., Dzagurova T.K., Yunicheva Yu.V., Morozov V.G. et al., 2008. Hemorrhagic fever with renal syndrome caused by 2 lineages of Dobrava Hantavirus, Russia // Emerging Infectious Diseases. V. 14. № 4. P. 617–625.
- Macholán M., Filippucci M.G., Benda P., Frynta D., Sadlova J., 2001. Allozyme variation and systematics of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) in Asia Minor and Iran // Journal of Mammalogy. V. 82. P. 799–813.
- Michaux J.R., Chevret P., Filippucci M.G., Macholan M., 2002. Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers: cytochrome *b* and 12S rRNA // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 23. P. 123–136.
- Musser G.G., Brother E.M., Carleton M.D., Hutterer R., 1996. Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus-Sylvaemus* problem // Bonner zoologische beiträge. V. 46. P. 143–190.
- Musser G.G., Carleton M.D., 1993. Family Muridae / Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference, 2-nd ed. (Eds Wilson D.E., Reeder D.M.). Smithsonian Institution. P. 501–755.
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Superfamily Muroidea / Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference, third ed. (Eds Wilson D.E., Reeder D.M.). Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Orlov V.N., Bulatova N.Sh., Nadjafova R.S., Kozlovsky A.I., 1996. Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvaemus* based on allozyme and chromosome data // Bonner zoologische beiträge. V. 46. P. 191–202.
- Reutter B., Hausser J., Vogel P., 1999. Discriminant analysis of skull morphometric characters in *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis* and *A. alpicola* (Mammalia, Rodentia) from the Alps // Acta Theriologica. V. 44. № 3. P. 299–308.

SKULL SIZES AND PROPORTIONS IN WEST-PALAEARCTIC WOOD MICE (*SYLVAEMUS*, MURIDAE, RODENTIA) FROM EASTERN EUROPE. 1. INTERSPECIFIC VARIABILITY

N. M. Okulova^a, A. S. Bogdanov^{b,*}, M. I. Baskevich^{a,}, V. N. Orlov^a,
N. V. Antonets^{c,***}, Yu. V. Popova^a, L. A. Lavrenchenko^a**

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

^b*Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 119334, Russia*

^c*Dnieper and Orelsky Reserve, Dnipropetrovsk 49054, Ukraine*

*e-mail: bogdalst@yahoo.com

**e-mail: mbaskevich@mail.ru

***e-mail: antonetz@ua.fm

Craniometric features (measurements, indexes) in several species of the genus *Sylvaemus* (*S. sylvaticus*, *S. flavicollis*, *S. uralensis* from Eastern Europe and some adjacent territories, as well as *S. ponticus* and *S. witherbyi* from the Caucasus) have been studied using multivariate statistical analysis. For the first time, craniometric characters of the genus *Sylvaemus* are considered in relation to the feeding ecology of species. A total of 614 skulls were studied. Based on original material, discriminant keys have been developed using skull measurements. The keys appear to be suitable for the diagnostics of the studied *Sylvaemus* species, including sibling ones. The largest skulls are shown to be characteristic of *S. flavicollis* and the smallest ones of *S. uralensis*. Cluster analysis of absolute measurements of a skull cumulative selection has revealed the greatest isolation of *S. flavicollis* and a similarity of coexisting, but phylogenetically remote *S. ponticus* and *S. witherbyi*. Factor analysis showed that, within the genus *Sylvaemus*, general sizes are less essential than characters related to food smashing (the length of the lower jaw and rostrum, the width of the occipital part of the skull), possibly also to the thickness of the cutters. Comparative analyses of relative skull measurements (the indexes related to the type of food: a seed folder type or a green folder one) allow us to conclude that the food adaptations to the seed folder type of food in the structure of the skull and teeth increase in the series *S. uralensis*–*S. sylvaticus*–*S. witherbyi*–*S. flavicollis*–*S. ponticus*. The cranial evolution in species within the genus *Sylvaemus* is suggested to have been directed to increased adaptations in the mechanisms in seed cover cleavage and seed processing.

Keywords: *Sylvaemus*, sibling species, craniometry, measurements, indexes, multivariate statistical analysis, diagnostics, feeding ecology, adaptive strategy, evolution