
КОМПОНЕНТЫ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ

УДК 57.041:57.042:57.055

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАЛОЙ
ЛЕСНОЙ МЫШИ (*APODEMUS (SYLVAEMUS) URALENSIS*, RODENTIA)
НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

© 2023 г. Ф. А. Темботова*, А. Ю. Пузаченко*, **, А. Х. Амшокова*,
Е. П. Кононенко*, М.М. Емкужева*.*@

* Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия

** Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

@E-mail: emkugeva_m@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2023 г.

После доработки 18.10.2023 г.

Принята к публикации 18.10.2023 г.

Проведено исследование генетической и морфологической изменчивости южной формы европейской хромосомной расы малой лесной мыши *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811) на Северном Кавказе. Результаты анализа последовательностей фрагмента гена цитохрома b митохондриальной ДНК малой лесной мыши из 9 географических выборок Западного, Центрального и Восточной частей Северного Кавказа свидетельствуют о низкой степени их генетической обособленности при относительно высоком разнообразии гаплотипов. Анализ морфологической изменчивости выявил высокое многообразие, включающее три морфологические группы. Представители всех трех или двух групп обнаружены в одних и тех же географических выборках, но их распределение не соответствует гипотезе о случайной встречаемости. На основании косвенных свидетельств, сформулированы гипотезы о возможных причинах наблюдаемых особенностей регионального биологического разнообразия малой лесной мыши, требующих верификации в процессе будущих исследований. В частности, высказано предположение о существовании в позднем плейстоцене (130–11.7 тыс. лет н.э.) нескольких изолированных популяций на северном макросклоне Большого Кавказа, которые могли быть источниками для биологического разнообразия вида в голоцене.

Ключевые слова: малая лесная мышь, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, цитохром b (*cyt b*), митохондриальная ДНК, череп, морфопространство, биологическое разнообразие, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S1026347023600838, **EDN:** GULVWF

ВВЕДЕНИЕ

Молекулярно-генетическое и морфологическое разнообразие являются частными проявлениями общего феномена биологического разнообразия (неоднородности живого вещества (Вернадский, 1978)), которое можно обнаружить как на уровне отдельного организма (например, в процессе его индивидуального развития), так и на множестве (выборке) организмов, на уровне экосистем и биосферы в целом. Общая, физическая природа разнообразия материальных систем позволяет рассматривать биологическое разнообразие в соответствии с трактовкой В.И. Вернадского как “свойство ... живого вещества на любом уровне его организации, отражающее неопределенность выбора, возможность преобразования, количество информации или сложности” (Пузаченко Ю., 2009). Иными словами, разнообразие может быть представлено как функция, параметры и значения которой находятся в зависимости от прошло-

го и текущего состояний биологической системы на любом уровне ее организации. “Неопределенность выбора” системой того или иного состояния из некоторого множества потенциально возможных есть следствие того, что живые системы сильно не равновесны в термодинамическом смысле и не полностью детерминированы или “квазидетерминированы” (Beer, 1959). “Неопределенность” прямо связана с изменчивостью и является ее внутренней причиной, т.е. создает необходимое условие для “преобразования” систем, включая их эволюцию. “Количество информации”, напротив, отражает определенность сделанного выбора конкретного состояния и, таким образом, может интерпретироваться в широком смысле как память системы. Информация в системах, в том числе биосистемах, возникает (синтезируется) в процессе их преобразований и имеет свойство накапливаться, ограничивая их потенциально возможное разнообразие в будущем.

Безотносительно к онтологии, в разнообразии (*diversity*), как природном феномене, можно выделить три компонента: 1) многообразие (*variety*) — число объектов разного “сорта” (например, таксономическое разнообразие); 2) выравненность (*evenness, balance*) — частота встречаемости, представленность в выборке объектов разного “сорта”; 3) различия (*disparity*) между объектами (*variability*) как отражение феномена изменчивости материальных систем (Stirling, 2007).

Предметом данного исследования является многообразие и различия внутри сборной выборки малых лесных мышей *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811) с Западного, Центрального и Восточного Кавказа.

Малая лесная мышь — вид с обширным евразийским ареалом, характеризуется экологической толерантностью и не избегает антропогенно трансформированные местообитания, заселяет разнообразные лесные и открытые биотопы от равнин до среднегорий и высокогорий (в качестве синантропа); по долинам рек, как интразональный вид, проникает в зону полупустынь. На Северном Кавказе *A. uralensis* распространен от предгорий до высокогорий.

Проведенные ранее цитогенетические и в меньшей степени молекулярно-генетические исследования выявили своеобразие южно-европейской хромосомной формы внутри европейской расы малой лесной мыши (Богданов, Розанов, 2005; Стахеев и др., 2011; Богданов и др., 2009, 2012). Составляющие европейскую расу восточно-европейская и южно-европейская формы различаются по количеству хромосом с крупными прицентромерными блоками гетерохроматина в кариотипе и по размеру ядерного генома. Южно-европейская хромосомная форма малой лесной мыши распространена на Кавказе, в Закавказье, Малой Азии, на Балканском полуострове и Карпатах (Богданов и др., 2009; Стахеев и др., 2011).

Результаты морфометрических исследований черепа свидетельствуют о некоторой обособленности южно-европейской хромосомной формы (Городилова, Васильева, 2014; Окулова и др., 2018б). Морфометрическая изменчивость в северокавказских популяциях южно-европейской хромосомной формы, по-видимому, присутствует, но пока подробно не изучена (Кононенко, 2015; Гудова и др., 2017).

В данной работе мы впервые попытались сопоставить генотипическое и морфологическое многообразие (*variety*) у малых лесных мышей южно-европейской хромосомной формы на Северном Кавказе, а также количественно оценить изменчивость (*variability*) генетических и морфометрических переменных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Географические выборки

Животных отлавливали на Западном Кавказе в окрестностях с. Хамышки (НАМ; лето 2011–2013 гг.), п. Гузерипль (ГУ: лето 2012 г.), плато Лагонаки (ЛАГ: лето 2012 г.), на Центральном Кавказе в окрестностях г. Нальчик (НАЛ: весна 2008, 2009, 2011 и лето 2012 гг.), п. Эльбрус (ЕЛ: лето 2012, осень 2009, 2007 гг.), с. Безенги (БЕС: лето 2006, 2012, 2015 гг.), с. Псынадаха (ПСY: лето 2002 г.), г. Железноводск на горе Развалка (ЗН: лето 2013 г.) и на Восточном Кавказе (Тляринский район) в окрестностях с. Салда (САЛ: 2016, 2019 гг.) (рис. 1А, табл. 1). Уловистость животных демонстрировала отчетливую положительную связь с весенними температурами и отрицательную с высотой местности над уровнем моря (рис. 1В), что соответствует ранее опубликованным данным (Гудова и др., 2017).

Молекулярно-генетические исследования

Учитывая сложность морфологической диагностики лесных мышей Северного Кавказа (Богданов и др., 2012; Окулова и др., 2018а) генетическое определение их видовой принадлежности проводилось на территориях, где предполагалось присутствие кавказской мыши *A. (S.) ponticus* Sviridenko, 1936 и степной (желтобрюхой) мыши *A. (S.) witherbyi* Thomas, 1902 (= *A. (S.) fulvipectus* Ognev, 1924).

Всего был генотипирован 121 экземпляр *A. uralensis* (табл. 1) из 9 географических пунктов.

Тотальную ДНК из образцов мышечной ткани, зафиксированных в 96%-ном этиловом спирте, выделяли вручную с использованием набора реагентов Diatom™ DNA Prep 100 (ООО “Лаборатория Изоген”, г. Москва) по инструкции производителя. Полученные растворы ДНК хранили при температуре –18°C.

Амплификацию фрагментов гена цитохрома b (*cytb*) митохондриальной ДНК осуществляли с использованием набора MasterMix X5 (“Диалат”, Москва). Для полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовались праймеры L14115 (5'-GACATGAAAAATCATCGTTG-3') и H15300 (5'-GTTTACAAGACCAGAGTAAT-3') (Yasuda et al., 2005) при параметрах ПЦР, рекомендованных в цитируемой работе. Полученные ПЦР-продукты очищали переосаждением в 0.15 М растворе ацетата натрия в 90% этаноле с последующей промывкой 70% этанолом и визуализировали электрофорезом в 1.5% агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Секвенирование проводили на базе ООО Синтол (Москва).

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit (Hall, 1999). Для дальней-

шей статистической обработки использовали участок гена *cytb* длиной 570 п.н. Определение одинаковых последовательностей (гаплотипов) выполняли с помощью он-лайн сервиса FaBox 1.5 (Villesen, 2007). Взвешенные (net distance) межгрупповые генетические дистанции с использованием двухпараметрической модели Кимуры (K2P) рассчитывали в программе Mega 6. Филогенетический анализ и построение древ проводили в программе MrBayes v3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Для построения медианной сети методом Median Joining использовали программу Network 4.6.1 (Bandelt *et al.*, 1999). Количество гаплотипов, значения гаплотипического (h) и нуклеотидного разнообразия (π), среднее число замен в парах гаплотипов, индексы Таджимы и F_u , а также показатели демографической и пространственной экспансий были рассчитаны в программе Arlequin v.3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Анализ распределения наблюдаемых и ожидаемых значений попарных нуклеотидных различий мтДНК в соответствии с моделями демографической (Rogers, Harpending, 1992) и пространственной (Ray *et al.*, 2003) экспансий проводили также с помощью программы Arlequin v.3.5.

Для укоренения филогенетического дерева в качестве внешней группы использовалась последовательность гена *cytb* *Mus musculus*, размещенная под номером AB649509 в базе GenBank (ncbi.nlm.nih.gov).

Морфометрические исследования. У 258 черепов взрослых животных проведены измерения черепа и нижней челюсти. Возраст животных определяли по степени стертости коренных зубов (Шварц и др., 1968). Измерение проводилось с помощью штангенциркуля с точностью до 0.01 мм. В работе использованы 14 промеров: 1. кондило-базальная длина черепа (LCND); 2. длина лицевого отдела (LFC); 3. длина мозгового отдела (LCP); 4. длина верхней диастемы (LUD); 5. длина верхнего ряда зубов (LUT); 6. предглазничная ширина (WPO); 7. межглазничная ширина (WINT); 8. ширина носовых костей в области размаха отростков носовых костей (WNS); 9. скуловая ширина (WZ); 10. наибольшая ширина мозговой капсулы (WCP); 11. высота черепа в области барабанных камер (HCR); 12. длина резцового отверстия (LIF); 13. длина нижнего ряда зубов (LDT); 14. высота нижней челюсти (HMB). Предварительный анализ не выявил статистически значимого полового диморфизма ни по одной из переменных, поэтому самцы и самки исследовались совместно.

Методология и способ построения описательных моделей разнообразия размеров (SZM морфопространство) и пропорций (формы, SHM морфопространство) применительно к черепу млекопитающих подробно описаны ранее (Пуза-

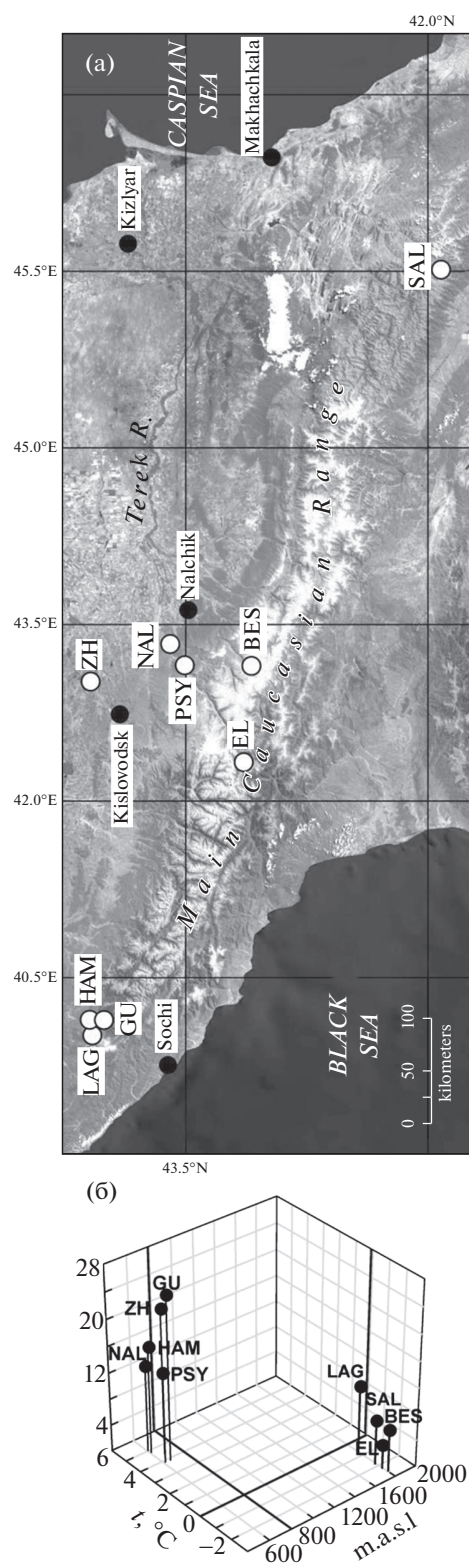


Рис. 1. а — места отлова животных (аббревиатуры выборок приведены в тексте). б — уловистость *A. (S.) uralensis* (C: инд./100 ловушко-суток) в период отлова в зависимости от высоты местности над уровнем моря (m.a.s.l.) и средней температуры воздуха в марте-мае (toC): множественный коэффициент корреляции уловистости $r(z/xy) = 0.82$, $p = 0.04$.

Таблица 1. Объем и географическая характеристика выборки *A. uralensis*

Название выборки	Пол		mtDNA	LAT	LON	Н	T°C	Р
	♂	♀						
Гузерибль	11	8	11*/2	44.00	40.08	653	+8.4	1036
Хамышки	10	8	15/4	44.06	40.06	604	+9.3	974
Лагонаки	19	18	27/5	44.04	40.00	1676	+3.4	1597
Нальчик	11	17	5/8	43.6	43.33	600	+9.5	627
Эльбрус	20	20	9/8	43.14	42.33	1840	+2.5	674
Безенги	20	17	3/6	43.09	43.14	1640	+2.2	754
Псынадаха	10	4	0/4	43.51	43.15	609	+8.3	549
Железноводск	21	25	0/7	44.09	43.01	670	+8.8	481
Салда	10	9	0/7	41.51	46.30	1870	+2.9	749

Примечание: * – количество генотипированных животных в выборке для морфометрического анализа. mtDNA – число генотипированных животных, LAT, LON – географическая широта и долгота, соответственно, Н – высота над уровнем моря в метрах (Robinson et al., 2014), T°C среднегодовая температура воздуха, Р – среднегодовая сумма осадков в мм (Karger et al., 2017).

Таблица 2. Генетические дистанции на основе взвешенного генетического расстояния, рассчитанные по 570-пн участку гена цитохрома b мтДНК (net distance) между выборками *A. (S.) uralensis* Северного Кавказа

Выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Салда		0.0009	0.0010	0.0011	0.0029	0.0015	0.0022	0.0022	0.0028
Хамышки	0.0018		0.0001	0.0001	0.0012	0.0005	0.0008	0.0007	0.0018
Гузерибль	0.0018	0.0002		0.0004	0.0022	0.0012	0.0016	0.0017	0.0022
Лагонаки	0.0022	0.0001	0.0008		0.0012	0.0003	0.0005	0.0006	0.0018
Безенги	0.0065	0.0029	0.0053	0.0024		0.0009	0.0003	0.0003	0.0016
Эльбрус	0.0029	0.0009	0.0023	0.0006	0.0017		0.0004	0.0003	0.0016
Нальчик	0.0043	0.0015	0.0033	0.0010	0.0007	0.0008		0.0002	0.0016
Псынадаха	0.0049	0.0016	0.0038	0.0013	0.000	0.0006	0.000		0.0009
Железноводск	0.0065	0.0032	0.0052	0.0031	0.0024	0.0026	0.0020	0.0004	

Примечания: под диагональю – значения межгрупповых дистанций, над диагональю – соответствующие значения стандартной ошибки.

ченко, 2016, 2023). Промеры стандартизовали, а затем между всеми парами животных вычисляли морфологические дистанции, используя евклидово расстояние и коэффициенты сходства Кендалла t_b . Далее обе матрицы дистанций обрабатывали методом неметрического многомерного шкалирования, НМШ (Shepard, 1962; Kruskal, 1964). В результате получали две многомерные модели – SZM и SHM морфопространства, соответственно. Они представляют собой евклидовы пространства, в которых относительные положения точек, соответствующих отдельным животным, задаются набором координат (= обобщенные переменные, “скрытые” или “латентные” факторы). Далее координаты SZM модели будут обозначаться буквой “Е”, а координаты SHM модели – буквой “К” с порядковым номером, отражающим величину дисперсии, начиная с 1 (максимальная дисперсия).

Оценка достаточного минимального/оптимального числа координат морфопространств обычно представляет проблему (Davison, Jones, 1983). А.Ю. Пузаченко был описан формальный метод оценки оптимальной размерности моделей (НМШ) на основе серии значений мер их качества – “стресс типа 1” Краскела (Kruskal, 1964), при разном числе координат от 1 до d (максимально 15, но не больше числа исходных промеров) (Куприянова и др., 2003). Решение об оптимальном числе координат принимается в результате сравнения значений “стрессов” для реальных и модельных данных. Последние вычисляются для набора случайных переменных с равномерным распределением. Моделирование показало, что при условии стандартизации данных и одинаковых способах измерения морфологических дистанций “стрессы” для случайных данных оказываются всегда выше. Это означает, что случайные ди-

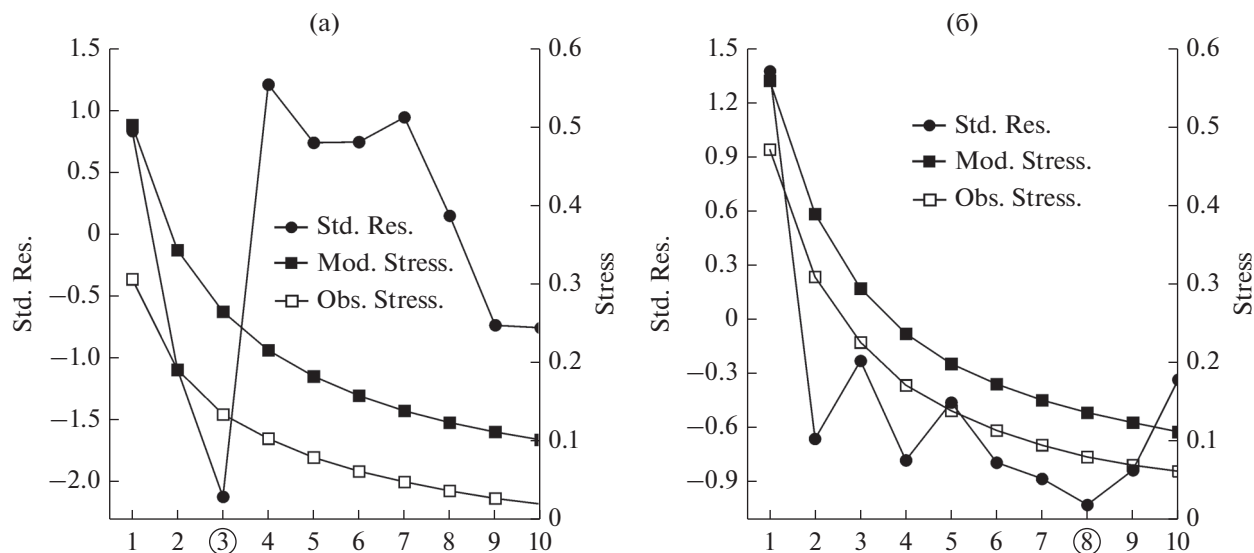


Рис. 2. Оценка оптимальной размерности d SZM (a) SHM (б) морфопространств: Stress – “стресс типа 1” Краскела, полученный для реальных данных (Obs.Stress) и модельный (Mod.Stress) Std. Res. – стандартизованное отклонение (Std.Res.) модели регрессии $\text{Obs.Stress} = a + b \cdot \text{Mod.Stress}$. Число, обведенное окружностью, на оси абсцисс соответствует оптимальному числу координат морфопространств. Объяснения – в тексте.

станции всегда воспроизводятся хуже в НМШ. Естественнно полагать, что наибольшая разница между “стрессами” для случайных и реальных данных будет в случае модели НМШ с числом координат (= размерностью) d , которая наиболее точно воспроизводит исходные дистанции. При меньшем d качество описания ухудшается, при большем – модель будет переопределена, а качество описания как правило снижается. Стандартизованную величину отклонений между двумя наборами “стрессов” определяли по остаткам в модели линейной регрессии между ними. Применение описанного метода к нашим данным (рис. 2) дает оптимальную размерность 3 для SZM и 8 для SHM морфопространств. В первом случае НМШ модель воспроизводит 89%, а во втором – 81% дисперсии исходных морфологических дистанций.

Формально, координаты морфопространств соответствуют независимым факторам неизвестной природы (онтогенез, влияние экологических факторов, генетика), определяющим организацию морфологической изменчивости черепа. Дальнейший анализ SZM и SHM морфопространств включал 1) описание их структуры с целью выделения групп промеров с относительно независимой изменчивостью и 2) проверку “нулевой” гипотезы об однородности распределения, т.е. соответствия критериям нормального распределения каждой из координат по тесту Шапиро–Уилка.

По результатам предварительного анализа нулевая гипотеза была отвергнута, в связи с чем возникла задача выделения групп из общей выборки. Для этого применили метод анализа гауссовских

смесей, GMM (Gridgeman, 1970), реализованный в R пакете “mclust” v. 6.0.0 – “Clustering, Classification and Density estimation using Gaussian Finite Mixture Models” (Scrucca *et al.*, 2016). Это относительно непредвзятый метод выделения групп, каждая из которых имеет нормальное (гауссовское) распределение, т.е. предполагается однородной. Выбор параметров групповых распределений, наиболее вероятного числа групп и последующая классификация элементов выборки происходит на основе критериев максимального правдоподобия и/или байесовского информационного критерия.

Для оценки статистической значимости сходств/различий между морфологическими группами по отдельным промерам использовали непараметрический анализ сходств – Analysis of Similarities, ANOSIM (Clarke, 1993). Для снижения риска ошибки I рода использовали вероятность p отклонения гипотезы об отсутствии различий с поправкой Бонферрони.

Аллометрия у взрослых животных характеризует согласованность и направление изменчивости разных частей черепа. Анализ главных компонент (PCA) ковариационной матрицы логарифмированных промеров использовался для расчета многомерных аллометрических коэффициентов (MAC) (Jolicoeur, 1963; Klingenberg, Froese, 1991; Klingenberg, Zimmermann, 1992; Klingenberg, 1996). MAC промера черепа рассчитывается как отношение его нагрузки (*loading*) на PC1 к отношению $1/\sqrt{m}$ (где m – общее число промеров). Величина MAC в нашем случае отражает скорость и направление изменений промера при увеличении общих размеров черепа. Коэффициенты MAC

определяли для каждой морфологической группы отдельно. Статистическая ошибка МАС определялась с помощью бутстрепа выборок объемом около 75% от исходной. Для 50 таких выборок были определены средние значения МАС измерений рассчитана его ошибка.

Для сравнения групп по изменчивости общих размеров черепа сравнивали первые групповые главные компоненты (PC1) относительно первой главной компоненты, общей для всех трех групп (GPC1). Последняя представляет собой “базовый уровень” (“baseline”) этой изменчивости для совокупной выборки. На графике PC1 могут располагаться по-разному относительно GPC1. Угол α между GPC1 и конкретной PC1 зависит от коэффициента b ($\alpha = \arctan(b) * (180^\circ/\pi)$) в уравнении регрессии $PC1 = a + b*GPC1$. Существенные различия по этому параметру указывают на межгрупповые различия в обобщенных аллометрических паттернах

Для классификации географических выборок или морфологических групп применяли кластерный анализ (метод UPGMA или ближайшего соседа (*Neighbor joining*, NJ). Метрику подбирали индивидуально, ориентируясь на величину кофенического коэффициента корреляции (Rc) в случае метода UPGMA. В качестве переменных использовали значения координат центроидов групп в морфопространствах, частоты встречаемости представителей разных групп и частоты встречаемости гаплотипов.

Для идентификации новых и коллекционных экземпляров в будущих исследованиях были подобраны дискриминантные функции (применяли линейный дискриминантный анализ). Случайно отобранные подвыборки объемом примерно 2/3 выборки (172 животных) использовались как обучающие, а оставшаяся треть — как тестовые выборки. После 25 итераций описанной процедуры определяли среднее значение качества классификации экземпляров, с определенной ранее принадлежностью к той или иной группе.

Кроме “mclust” v. 6.0.0 для обработки морфометрических данных использовали пакеты STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, Oklahoma), NCSS v. 12 (ncss.com/software/ncss) и PAST (Hammer *et al.*, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генотипическое многообразие

Проанализированный фрагмент гена *cytb* содержал 55 вариабельных позиций, а именно 47 транзиций и 10 трансверсий. Обнаружено 56 гаплотипов (рис. 3). Частоты нуклеотидов составляли: A = 30.98%, T = 29.56%, C = 24.20% и G = 15.26%. Среднее число замен в парах гаплотипов составило 4.19 ± 2.095 . 36 гаплотипов оказались уникаль-

ными, остальные 20 обнаружены у нескольких образцов (от 2 до 24). Животные с идентичными гаплотипами были обнаружены в географических выборках Западного и Восточного Кавказа. Так, наиболее распространенный гаплотип (93SAL) отмечен у 24 особей и встречался в 4 из 9 географических выборок Восточного (Салда) и Западного (Хамышки, Гузерипль, Лагонаки) Кавказа. Следует отметить, что данный гаплотип максимально представлен в западно-кавказских выборках (95.8%). Второй по частоте встречаемости гаплотип (2BES) отмечен у 6 особей из разных географических пунктов только Центрального Кавказа (Безенги, Эльбрус, Нальчик, Псынадаха). Гаплотип 2459LAG является общим у 6 особей из Центрального (Безенги, Нальчик) и Западного (Лагонаки) Кавказа. Ряд гаплотипов обнаружен у нескольких особей только лишь в пределах какой-либо одной из географических выборок. Так гаплотипы 15EL и 17EL выявлены соответственно у 5 и 3 особей из окрестностей п. Эльбрус, 3BES отмечен у 3 особей из окр. с. Безенги, 2460LAG — у 3 особей из Лагонаки, а 100SAL — у 2 особей из окр. с. Салда. Один и тот же гаплотип 5BES имели животные, отловленные в окр. с. Безенги и г. Нальчика.

Дендрограмма, построенная с использованием Байесовского анализа, указывает на присутствие двух гаплогрупп — А и В. В группу А вошли гаплотипы малых лесных мышей Западного, Центрального и Восточного Кавказа (рис. 3). Группа В была сформирована гаплотипами особей только с Западного и Центрального Кавказа. Величина взвешенной генетической дистанции между гаплогруппами составила 0.31%. Низкими оказались и генетические дистанции между географическими выборками животных: 0–0.26% — между центрально-кавказскими выборками, 0.01–0.08% — между западно-кавказскими; максимальная дистанция (0.65%) получена при сравнении выборок Центрального и Восточного Кавказа.

Внутри указанных гаплогрупп не обнаружено отдельных, отчетливых, хорошо поддержанных кластеров, соответствующих каким-либо географическим группировкам. Нуклеотидное разнообразие (π) географических выборок варьировало от 0.003 до 0.008 (табл. 3). Наименьшие значения нуклеотидного разнообразия и среднего числа замен в парах гаплотипов отмечено в выборке из окр. с. Салда (Восточный Кавказ).

Доминирование уникальных гаплотипов в выборках Псынадаха, Железноводск, Лагонаки, Салда и Эльбрус обусловило более высокие значения их гаплотипического разнообразия: от 1 до 0.904 (табл. 3). В частности, уникальность всех четырех гаплотипов в выборке Псынадаха определило самое высокое значение h . Однако все эти гаплотипы идентичны гаплотипам животных из других западно- и центрально-кавказских выбо-

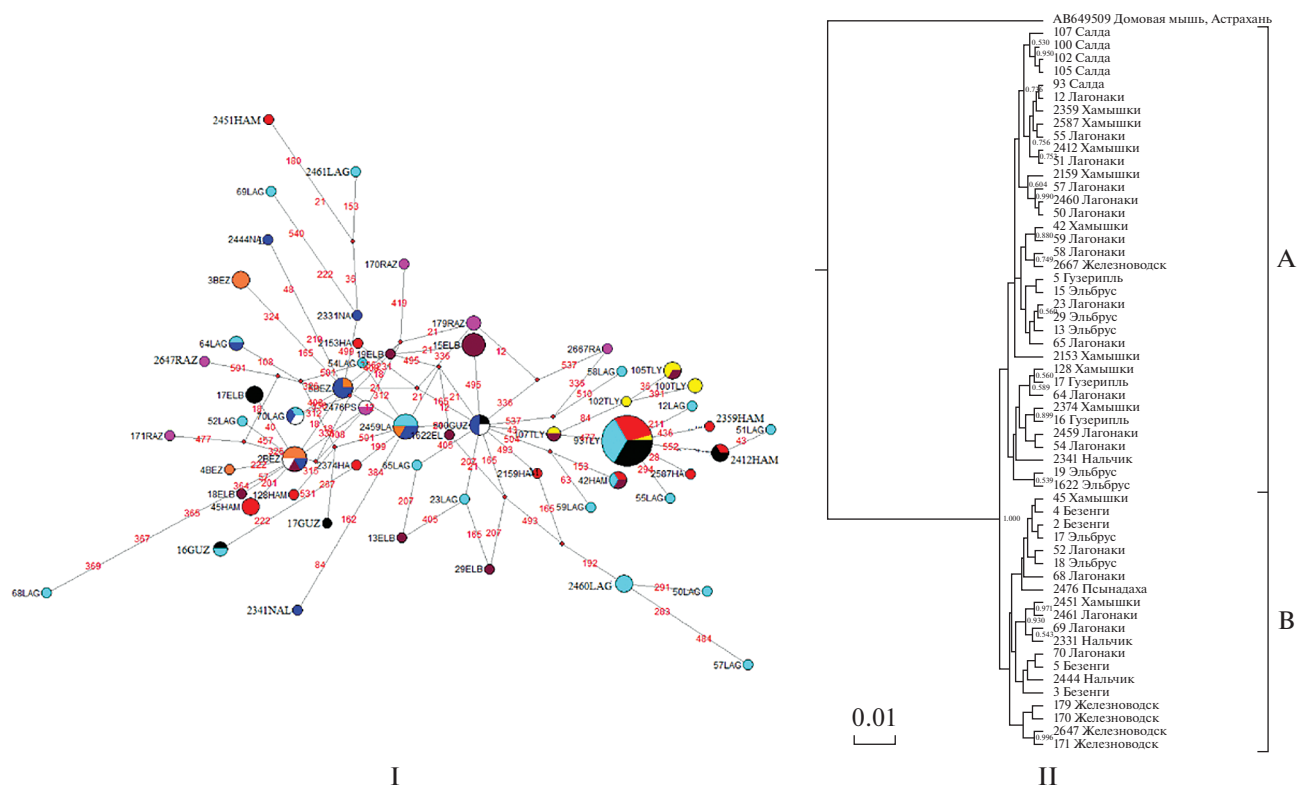


Рис. 3. I – Медианная сеть гаплотипов сит *b* мтДНК *A. (S.) uralensis* Северного Кавказа. Диаметр кругов пропорционален числу особей, у которых был выявлен данный гаплотип. Красными точками обозначены гипотетические промежуточные гаплотипы (mv1–mv9), которые не встречены. Цифрами указаны позиции в гене, в которых произошли замены. Условные обозначения выборок: голубым цветом обозначена плато Лагонаки, красным – окрестности с. Хамышки, черным – окрестности п. Гузерипль, коричневым – окрестности п. Эльбрус, оранжевым – окрестности с. Безенги, белым – окрестности с. Псынадаха, синим – окрестности г. Нальчика, розовым – г. Железноводск, желтым цветом окрестности с. Салда. II – Филогенетическое дерево, полученное по результатам Байесова анализа, основанное на анализе гаплотипов фрагмента гена *cyt b* мтДНК (570 п.н.). Числа в узлах ветвления – значения апостериорных вероятностей более 0.5.

рок (Лагонаки, Гузерипль, Эльбрус, Безенги, Нальчик, Железноводск). Отмеченное справедливо и для большинства других выборок, характеризующихся высоким уровнем гаплотипического разнообразия. Напротив, обращает на себя внимание, что из 6 гаплотипов, выявленных в выборке из окр. г. Железноводск, 5 встречаются только в ней и нигде больше. В целом, следует отметить, что все исследованные выборки характеризуются достаточно высокими значениями h , за исключением выборки из окр. п. Гузерипль. У 13 образцов из этого локалитета было выявлено 5 гаплотипов, из которых один (15GU) отмечен у 8 особей данной выборки и у мышей из других восточно-, центрально- и западно-кавказских выборок (Салда, Хамышки, Лагонаки); второй гаплотип обнаружен у двух особей, остальные три гаплотипа были уникальными.

Из данных табл. 3 видно, что практически все выборки характеризовались отрицательными значениями тестов Таджимы (D) и Фу (F_s). Достоверные значения теста Фу получены для выборок

из окр. п. Эльбрус, г. Нальчика, плато Лагонаки, с. Салда. Для объединенной выборки оба теста дали отрицательные статистически значимые значения ($F_s = -25.747$, $p < 0.001$; $D = -1.879$, $p = 0.007$), что, вероятно, может свидетельствовать о расширении ареала.

Для проверки гипотезы о пространственном или демографическом характере роста популяции на Северном Кавказе построены гистограммы распределения парных различий (mismatch distributions) (рис. 4). Обе гистограммы имели унимодальный характер распределения, однако оно больше соответствовало модели пространственной ($SSD = 0.003$, $p = 0.49$; $r = 0.018$, $p = 0.55$), чем демографической экспансии ($SSD = 0.003$, $p = 0.04$; $r = 0.018$, $p = 0.17$).

Морфометрическая изменчивость. SZM морфопространство с тремя координатами (E1–E3) описывает изменчивость размеров черепа и мандибулы. Координата E1 содержит информацию о вариации “общих размеров” черепа (табл. 4). Кондилобазальная длина демонстрирует макси-

Таблица 3. Показатели нуклеотидного (π) и гаплотипического (h) разнообразия и значения тестов Таджимы (D) и F_s (F_s) *A. (S.) uralensis* Северного Кавказа

Географические выборки (размер выборки)	N	$\pi \pm S.E.$	$h \pm S.E.$	D	F_s
Западный Кавказ					
окр. пл. Лагонаки ($n = 32$)	21	0.008 ± 0.004	0.932 ± 0.034	-1.715	-11.434
окр. с. Хамышки ($n = 19$)	11	0.007 ± 0.004	0.860 ± 0.071	-1.098	-2.977
окр. п. Гузерипль ($n = 13$)	5	0.004 ± 0.002	0.628 ± 0.143	-1.223	-0.064
Центральный Кавказ					
окр. с. Безенги ($n = 9$)	5	0.0035 ± 0.0025	0.833 ± 0.098	0.369	-0.848
окр. п. Эльбрус ($n = 17$)	11	0.006 ± 0.0038	0.904 ± 0.057	-0.470	-3.888
окр.с. Псынадаха ($n = 4$)	4	0.005 ± 0.0037	1.000 ± 0.177	-0.213	-1.414
окр. г. Нальчика ($n = 13$)	8	0.004 ± 0.0027	0.897 ± 0.067	-1.592	-3.035
окр. г. Железноводск ($n = 7$)	6	0.006 ± 0.004	0.952 ± 0.096	-0.354	-1.929
Восточный Кавказ					
окр. с. Салда ($n = 7$)	5	0.003 ± 0.0023	0.905 ± 0.103	0.239	-1.889
В целом ($n = 121$)	56	0.007 ± 0.0040	0.951 ± 0.013	-1.879	-25.75

мальную корреляцию с E1 и является ее индикатором, так как не коррелирует с координатами E2 и E3. Большинство измерений черепа демонстрируют высокую и среднюю корреляцию с E1. В этот “блок” промеров (Конonenko и др., 2005) входят WZ, LFC, LCP, LUD, LDT, HMB (рис. 5B). Дисперсия координаты E2 в основном отражает изменчивость ширины носовых костей (WNS). WNS является индикатором координаты E2 и изменяется независимо от общих размеров черепа. Координата E3 в наибольшей степени коррели-

рует с предглазничной шириной (WPO), которая является ее индикатором. В “блок” промеров, связанный с E3 входят WINT и HCR.

Три измерения – LCND, WNS и WPO – формируют трехмерный ортогональный “базис изменчивости” (Темботова и др., 2005) размеров всего черепа и определяют, соответственно, оптимальную размерность SZM морфопространства (рис. 5a). Изменчивость ширины мозговой капсулы (WCP) и межглазничной ширины (WINT) черепа двойственна, включает две неза-

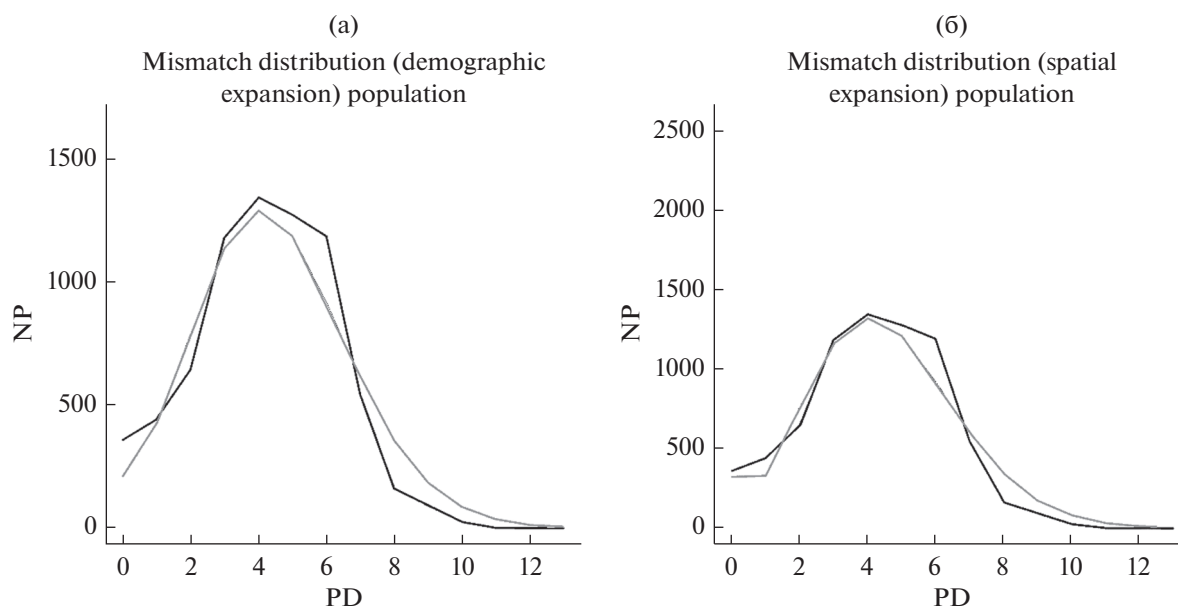
**Рис. 4.** Гистограмма распределения парных различий (mismatch distribution) для популяции *A. (S.) uralensis* на Северном Кавказе: а – демографическая экспансия, б – пространственная экспансия: NP – число пар, PD – парные различия.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции координат SZM (E1–E3) и SHM (K1–K8) морфопространств с измерениями черепа *A. uralensis*, коэффициент детерминации модели множественной линейной регрессии (r^2), относительная дисперсия координат (v , %), тест Шапиро–Уилка гипотезы о нормальности распределений значений координат (статистическая значимость, p) и число “групп” животных (G), определенных методом анализа гауссовских смесей

Промер	E1	E2	E3	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8	r^2
LCND	0.90	−0.01	−0.13	0.45	0.36	−0.03	0.19	0.0	0.11	0.14	0.27	0.84
LFC	0.78	0.05	−0.13	0.29	0.45	−0.06	0.21	−0.25	0.06	0.12	0.01	0.77
LCP	0.65	0.12	−0.11	0.22	0.13	0.44	0.09	0.44	0.12	0.25	0.26	0.77
LUD	0.73	−0.34	−0.09	0.63	0.06	−0.03	0.16	−0.02	−0.11	−0.02	−0.21	0.76
LUT	0.28	0.37	0.0	−0.27	0.09	−0.44	−0.44	0.16	−0.01	0.24	0.21	0.56
WPO	0.38	0.23	0.60	−0.18	−0.15	−0.29	0.67	0.08	−0.16	−0.01	0.27	0.69
WINT	0.46	0.03	0.50	0.0	−0.21	−0.16	0.03	−0.30	0.53	−0.19	0.28	0.58
WNS	0.07	0.88	−0.01	−0.68	0.41	0.20	−0.04	0.08	−0.14	−0.28	0.04	0.77
WZ	0.82	0.06	−0.07	0.38	0.39	−0.19	−0.04	0.20	0.14	−0.32	0.23	0.82
WCP	0.51	−0.57	0.25	0.61	−0.42	−0.07	−0.08	0.22	0.03	−0.22	−0.10	0.69
HCR	0.48	0.16	0.37	−0.08	−0.04	0.26	0.25	0.15	0.55	−0.04	−0.14	0.63
LIF	0.56	−0.17	−0.24	0.38	−0.05	0.36	−0.19	−0.30	−0.25	−0.10	0.37	0.67
LDT	0.66	0.27	−0.23	0.10	0.52	0.02	0.03	0.05	0.15	0.24	−0.06	0.58
HMB	0.76	0.08	−0.23	0.38	0.53	−0.12	0.20	0.14	−0.03	0.01	0.16	0.73
v , %	59.7	23.3	17.0	21.7	15.4	12.7	11.8	10.3	10.1	9.3	8.7	
p	0.30	<0.001	0.79	<0.001	0.02	0.43	0.28	0.02	0.02	0.20	0.89	
G	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1	

Примечание. Подчеркнуты коэффициенты корреляции с измерениями черепа, формирующими “базис изменчивости” размеров или пропорций черепа. Жирным шрифтом выделены коэффициенты с координатами, включенными, как независимые переменные, в модель множественной линейной регрессии.

висимые компоненты, одна из которых связана с изменчивостью общих размеров, а вторая независима от нее. WCP дополнительно коррелирует с координатой E2, а WINT — с E3. Изменчивость длины верхнего ряда зубов (LUT) относительно независима от базиса изменчивости и в целом слабо упорядочена. Промеры WNS и LUD являются индикаторами координаты K1 (табл. 4). K1 коррелирует с индексами, характеризующими относительную ширину носовых костей, пропорции черепальной части черепа и относительную длину верхнего зубного ряда: WNS/LCND — $r = -0.80$, WNS/WPO = 0.77, HCR/WCP = -0.62 и LUT/LCND = -0.56 . Длина нижнего зубного ряда (LDT) является индикатором координаты K2. Кроме этого, K2 коррелирует с относительной шириной между глазами (WINT/LCND: $r = -0.5$, $p < 0.001$). Относительные дисперсии координат K3–K8 невелики (табл. 4), и поэтому мы не проводим их анализ.

Изменчивость промеров черепа воспроизводится линейной комбинацией нескольких координат морфопространств. Ожидаемо максимальные значения коэффициента детерминации (r^2) уравнений регрессии получены для промеров, входящих в “блок”, который характеризует из-

менчивость общих размеров черепа (табл. 4). В среднем, обе SZM и SHM модели содержат информацию о 70% дисперсии исходных промеров (0.56–0.84%).

Тест Шапиро–Уилка в отношении координат морфопространств только в двух случаях (E2, K1, табл. 4) позволяет уверенно отклонить гипотезу о нормальности их распределений и, следовательно, об однородности выборки в целом.

Модели GMM для координаты E2 предсказывают присутствие двух, а для K1-трех морфологических групп животных, соответственно. Коэффициент корреляции между E2 и K1 умеренно высок (-0.77 , $p < 0.001$, коэффициент детерминации — 0.6). Остатки от регрессионной модели $E2 = a + b \times K1$ не соответствуют гипотезе нормального распределения по тесту Шапиро–Уилка ($p = 0.003$). Следовательно, каждая из координат содержит специфическую информацию. GMM модель (параметризация групповых ковариационных матриц: эллипсоидальная форма, равный объем и одинаковая ориентация относительно E2 и K1) поддерживает гипотезу о трех морфологических группах животных (рис. 6а).

Представители разных групп встречаются в одних и тех же географических выборках, но с

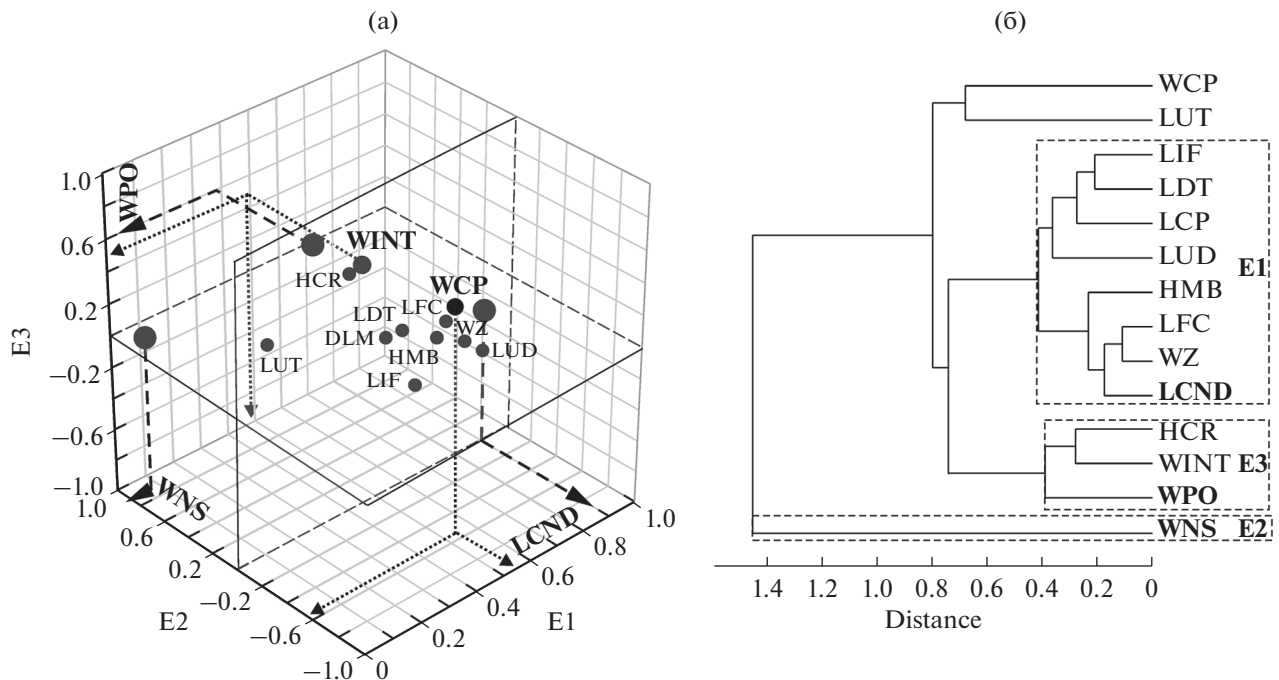


Рис. 5. а – Корреляции промеров черепа и мандибулы с координатами SZM морфопространства (E1–E3): промеры – индикаторы (LCND, WNS, WPO) формируют ортогональный “базис изменчивости” размеров черепа; WCP, WINT – промеры, изменчивость которых включает две независимые компоненты. б – классификация промеров на основе абсолютных значений нагрузок (коэффициентов корреляций) на координаты SZM морфопространства (метод UPGMA, дистанция Манхеттена, $R_c = 0.88$); жирным шрифтом выделены индикаторы координат E1–E3, пунктиром выделены основные “блоки” промеров с относительно независимой изменчивостью.

разной частотой. Таким образом, четкой связи между географическим положением и морфологическим составом выборок не обнаружено. Однако, в выборке из окрестностей Нальчика обнаружены только группы I, II, а в выборках из окрестностей и Псынадаха и Железноводска – только группы II и III.

В большинстве локальных выборок доминирует группа II. Преобладание животных из группы I обнаружено в выборках Салда (84.2%), Лагонаки (67.6%) и Хамышки (50%). Доля животных из наиболее редкой группы III не превышала 30% (выборка Эльбрус). Относительно часто эта группа отмечалась также в выборках Псынадаха (21.4%) и Безенги (18.9%).

Различия между группами по отдельным промерам черепа. Морфологические группы статистически значимо различаются между собой по сочетанию некоторых промеров (рис. 6б–6г, табл. 5). Группа I выделяется по сочетанию широких носовых костей (WNS) с относительно узкой мозговой капсулой (WCP). Животные из группы II выделяются относительно длинной верхней диастемой (LUD). Общие размеры черепа (LCND) в этих группах статистически не различаются. Группа III выделяется, прежде всего, своими мелкими размерами черепа (LCND, WZ, LDT, HMB).

Аллометрическая изменчивость. На рис. 7а приведены линии регрессии между GPC1 и групповыми первыми главными компонентами (PC1). Разное положение линий регрессии вдоль оси GPC1 обусловлено различиями в общих размерах черепа, а варьирование углов наклона (α) – разной относительной скоростью изменения отдельных частей черепа при увеличении его общих размеров. В случае, когда α равен 45° , изменения происходят изометрически, при $\alpha > 45^\circ$ наблюдается положительная аллометрия, при $\alpha < 45^\circ$ – отрицательная аллометрия. В морфологических группах II и III линии регрессии имеют близкие величины коэффициента наклона b , тем не менее, 95%-ные доверительные интервалы для углов α (48.7° – 49.4° , 54.0° – 57.2° , соответственно) у них не пересекаются. При этом положительная аллометрия сильнее выражена у животных из группы III. В группе I череп в целом изменяется изометрично, так как коэффициент b близок к 1 (0.99 ± 0.016), а угол α – к 45° (44.1° – 45.9°).

Коэффициенты MAC (табл. 6) позволяют исследовать различия между группами I – III по аллометрии отдельных измерений черепа. Отметим, что каждая из групп имеет уникальный аллометрический паттерн. В первую очередь это относится к группе III, у которой коэффициенты MAC не коррелируют с аналогичными коэффи-

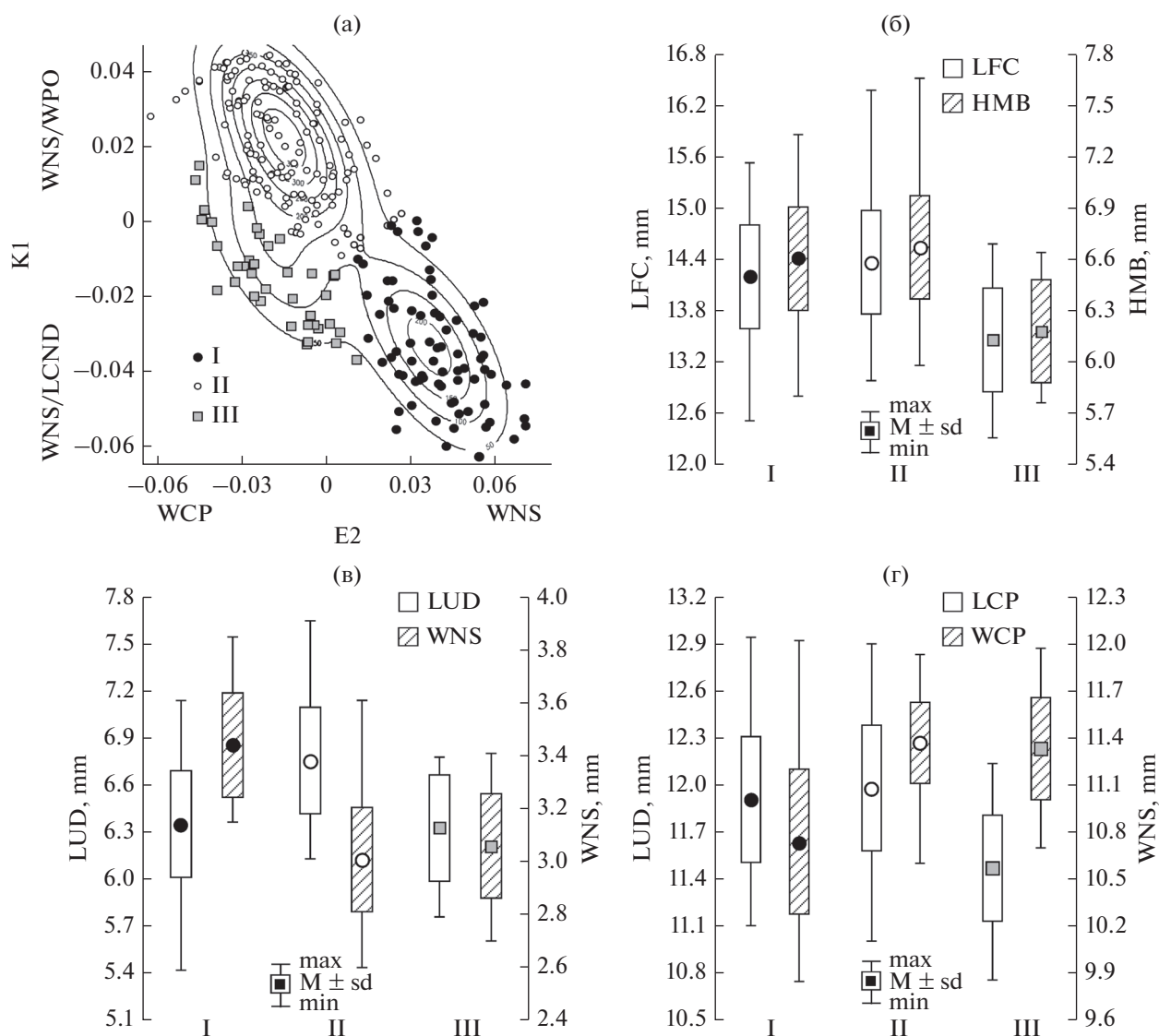


Рис. 6. а – разделение выборки *A. (S.) uralensis* на три морфологические группы (I, II, и III) методом конечных гауссовских смесей по двум координатам SZM (E2) и SHM (K1) морфопространств. б–г – средние (M), стандартные отклонения (sd), минимальные (min) и максимальные (max) значения некоторых промеров черепа в морфологических группах I – III.

циентами групп I и II. Между двумя последними группами есть относительно слабая, но статистически значимая корреляция (0.59, $p = 0.03$).

Группа I характеризуется низким значением MAC промера HCR и изометрической изменчивостью промеров WCP и HMB. К признакам группы II относится изометрия LCND, положительная аллометрия LFC, LDT и HMB. Своеобразная группа III отличается слабой обратной аллометрией LUT, отрицательной аллометрией WPO, HMB и сильной положительной аллометрией у WNS. Различия между группами затрагивают разные части черепа, следствием чего является наблюдаемое высокое разнообразие его пропорций в исследованной выборке.

Различия между морфологическими группами по координатам морфопространств и коэффициентам многомерной аллометрии. Мы использовали два способа оценки морфологической дистанции между морфологическими группами: 1) по относительному положению их центроидов в морфологических пространствах; 2) по значениям MAC.

В SZM морфопространстве центроиды групп I и II ближе друг к другу, чем к центриду группы III. В SHM морфопространстве все группы примерно равноудалены друг от друга. Совокупно, по изменчивости размеров и пропорций черепа, группы I и II несколько ближе друг к другу, чем к группе III (рис. 76).

Таблица 5. Статистики (средне (M), стандартная ошибка (m), дисперсия (v)) промеров черепа и коэффициенты многомерной аллометрии (MAC) в морфологических группах I ($N = 75$), II ($N = 146$) и III ($N = 37$)

Промер	I			II			III		
	$M \pm m$	v	MAC	$M \pm m$	v	MAC	$M \pm m$	v	MAC
LCND	23.7 $\pm$ 0.08	0.51	0.84 $\pm$ 0.01	24.1 $\pm$ 0.06	0.59	1.06 $\pm$ 0.01	22.7 $\pm$ 0.09	0.32	0.44 $\pm$ 0.01
LFC	14.3 $\pm$ 0.06	0.28	0.83 $\pm$ 0.02	14.4 $\pm$ 0.05	0.39	1.37 $\pm$ 0.01	13.6 $\pm$ 0.11	0.47	1.25 $\pm$ 0.03
LCP	11.9 $\pm$ 0.05	0.16	0.67 $\pm$ 0.01	12.0 $\pm$ 0.03	0.16	0.59 $\pm$ 0.01	11.5 $\pm$ 0.06	0.12	0.82 $\pm$ 0.01
LUD	6.4 $\pm$ 0.05	0.18	1.77 $\pm$ 0.02	6.8 $\pm$ 0.03	0.09	1.33 $\pm$ 0.01	6.3 $\pm$ 0.05	0.08	1.00 $\pm$ 0.03
LUT	3.7 $\pm$ 0.02	0.02	0.56 $\pm$ 0.02	3.6 $\pm$ 0.01	0.02	0.46 $\pm$ 0.01	3.6 $\pm$ 0.03	0.03	−0.30 $\pm$ 0.05
WPO	<u>3.5 $\pm$ 0.03</u>	0.07	1.82 $\pm$ 0.03	<u>3.3 $\pm$ 0.02</u>	0.04	1.52 $\pm$ 0.03	3.4 $\pm$ 0.03	0.04	0.45 $\pm$ 0.06
WINT	4.1 $\pm$ 0.02	0.02	0.48 $\pm$ 0.01	4.1 $\pm$ 0.01	0.02	0.61 $\pm$ 0.01	4.0 $\pm$ 0.02	0.02	0.39 $\pm$ 0.03
WNS	3.4 $\pm$ 0.02	0.02	0.59 $\pm$ 0.02	3.0 $\pm$ 0.02	0.04	0.59 $\pm$ 0.05	3.1 $\pm$ 0.03	0.04	2.38 $\pm$ 0.06
WZ	12.5 $\pm$ 0.05	0.15	0.73 $\pm$ 0.01	12.6 $\pm$ 0.03	0.14	0.93 $\pm$ 0.01	12.1 $\pm$ 0.05	0.10	0.54 $\pm$ 0.02
WCP	10.8 $\pm$ 0.06	0.24	1.07 $\pm$ 0.01	11.4 $\pm$ 0.02	0.07	0.37 $\pm$ 0.01	11.3 $\pm$ 0.06	0.13	0.69 $\pm$ 0.01
HCR	8.8 $\pm$ 0.03	0.05	0.19 $\pm$ 0.01	8.7 $\pm$ 0.02	0.06	0.62 $\pm$ 0.01	8.7 $\pm$ 0.04	0.07	0.65 $\pm$ 0.02
LIF	4.6 $\pm$ 0.03	0.06	1.20 $\pm$ 0.02	4.8 $\pm$ 0.02	0.06	0.72 $\pm$ 0.03	4.6 $\pm$ 0.04	0.06	1.27 $\pm$ 0.03
LDT	13.1 $\pm$ 0.08	0.50	0.74 $\pm$ 0.03	13.0 $\pm$ 0.04	0.27	1.25 $\pm$ 0.01	12.4 $\pm$ 0.05	0.11	0.29 $\pm$ 0.01
HMB	6.6 $\pm$ 0.03	0.08	1.02 $\pm$ 0.02	6.7 $\pm$ 0.03	0.10	1.42 $\pm$ 0.01	6.2 $\pm$ 0.04	0.06	0.88 $\pm$ 0.093

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения средних, значимо отличающиеся от двух других групповых средних, подчеркнуты значения средних, отличающиеся от любой одной групповой средней, в соответствии с результатами одномерного анализа сходств между группами (ANOSIM) при $p < 0.02$ с коррекцией Бонферрони.

По значениям MAC группы I и II также оказались более подобны между собой и дифференцированы от группы III (рис. 7в).

Различия между морфологическими группами по частотам встречаемости гаплотипов. В группах I и II было обнаружено 7 общих гаплотипов из 38, т.е. около 18%. Если принять во внимание только гаплотипы, обнаруженные более 1 раза (11 гаплотипов), то из них доля общих для двух групп составила около 64%. Результат следует рассматривать как сугубо предварительный, поскольку для группы III имелись данные только по трем животным.

По распределению гаплотипов морфологические группы I и II располагались на дендрограмме ближе друг к другу, чем группа III (рис. 8в), что не

противоречит их морфологической классификации на рис. 7б, 7в.

Различия между географическими выборками по встречаемости морфологических групп и по встречаемости гаплотипов. Для некоторых географических выборок имелись данные о генетическом составе (табл. 1).

По распределению гаплотипов (рис. 8а) группа выборок из Западного Кавказа (Гузерибль, Хамышки, Лагонаки) отделяется от центрально-кавказской группы (Эльбрус, Безенги). Выборка из окр. Нальчика (использована как “внешняя группа”) из предгорий Центрального Кавказа удалена от обеих групп. Классификация тех же выборок по распределению частот встречаемости морфологических групп I–III (рис. 8б) хотя и не изоморфна предыдущей, но не исключает присутствия генетического сигнала.

Классификации всех локальных выборок (рис. 8в) выделяет кластер с преобладанием животных из морфологической группы I (Хамышки, Лагонаки и Салда). В остальных выборках доминировали представители группы II. В целом, распределение групп по выборкам из локальных популяций значимо отличается от случайного ($X^2 = 114.5$, $df = 16$, $p < 0.0001$).

Не случайная встречаемость представителей морфологических групп на градиентах экологических переменных. На фоне значительного размаха изменчивости экологических параметров в регионе (табл. 1), представители наиболее многочис-

Таблица 6. Коэффициенты и константы классификационных функций для разделения морфологических групп I–III *A. (S.) uralensis* на Северном Кавказе

Промер	Группа I	Группа II	Группа III
LCND	38.44	38.75	34.83
LUD	−23.24	−18.82	−20.58
WPO	−14.22	−27.44	−20.06
WNS	48.75	31.59	35.896
WCP	67.88	77.11	78.53
Константа	−806.36	−844.28	−796.63

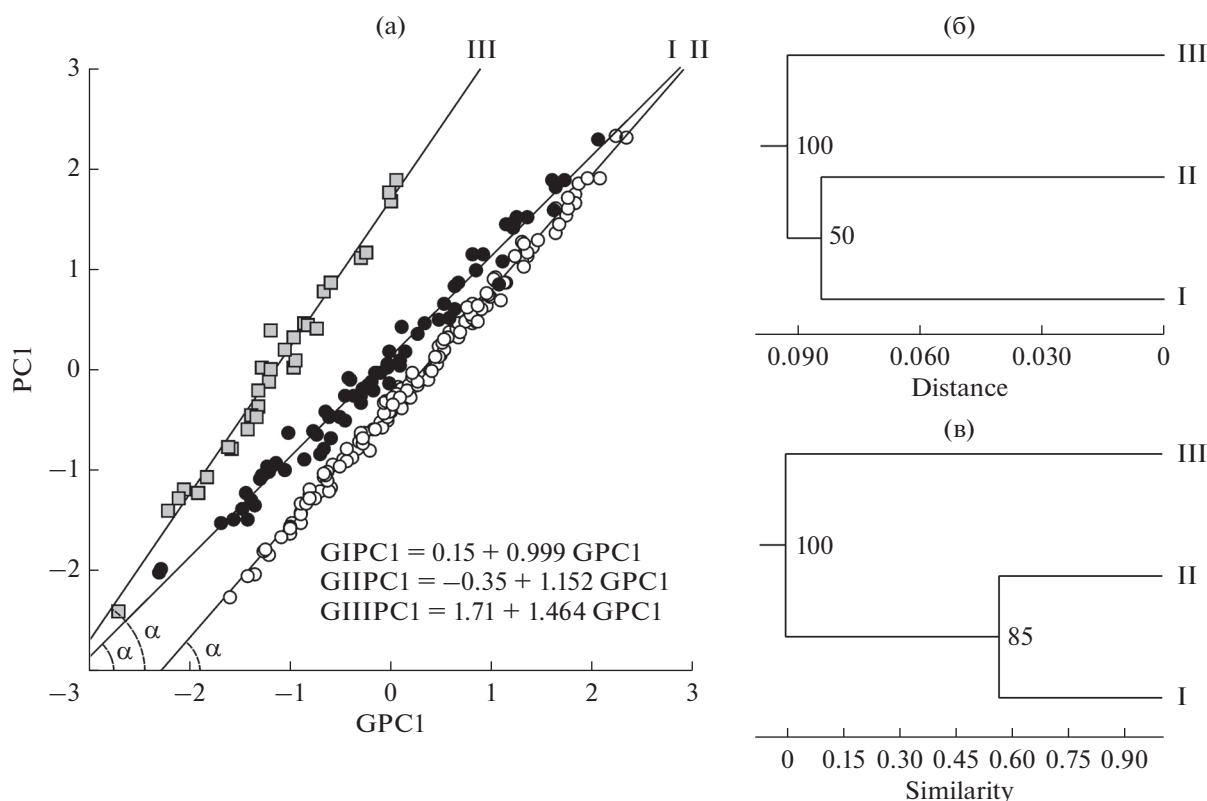


Рис. 7. а – аллометрические паттерны трех морфологических групп (I, II, III) *A. (S.) uralensis*: GPC1 – первая главная компонента, общая для всех групп, отражающая изменчивость размеров черепа и нижней челюсти, PC1 – первые главные компоненты для морфологических групп; приведены уравнения регрессии для каждой групповой PC1 ($GIPC1/GIIPC1/GIIIPC1 = a + b \cdot GPC1$, $b = \tan(\alpha)$). б, в – дифференциация групп I, II, и III по координатам центров морфологических ниш в SZM и ZHM моделях (б: метод UPGMA, дистанция Евклида, $R_c = 0.99$), аллометрическим коэффициентам MAC (в: метод UPGMA, коэффициент корреляции Пирсона, $R_c = 0.99$); числа около узлов – бутстреп-поддержка ветвления в % (100 повторов).

ленной группы II чаще отмечались (X^2 в тесте сравнения медиан 12.6, $p = 0.002$) в предгорьях; медиана 600 м над ур. м.), а представители I и III групп – в среднегорьях (медиана больше 1680 м над ур. м.). Соответственно, медиана среднегодовой температуры воздуха для группы II составила около $+8.5^\circ\text{C}$, а для двух других групп – менее $+3.3^\circ\text{C}$ ($X^2 = 28.6$, $p < 0.001$). Животные из группы I чаще ($X^2 = 15.6$, $p < 0.001$) встречались в условиях относительно высокого увлажнения (медиана годовой суммы осадков – 973 мм) по сравнению с II и III группами (медианы меньше 690 мм). Эти данные не противоречат фактам совместной встречаемости разных групп в одних и тех же выборках, поскольку демонстрируют только тенденцию к предпочтению разных экологических условий.

Идентификация принадлежности к морфологическим группам с помощью линейного дискриминантного анализа. Для построения дискриминантной функции были отобраны промеры, отражающие структуру базиса изменчивости размеров черепа, и, одновременно, характеризующие морфологи-

ческие группы (табл. 6): WNS, WCP, WPO, LCND, LUD. Используя эти промеры в линейном дискриминантном анализе и классификацию GMM на основе координат E2 и K1, в тестовых случайных выборках ($1/3N = 86$) удалось правильно идентифицировать в среднем $96.6 \pm 0.43\%$ (89%–100%) животных. Большинство “ошибочно” определенных экземпляров были из группы III (61%), а наименьшее их число – из группы II (12%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Молекулярно-генетическая изменчивость

Результаты проведенного анализа последовательностей фрагмента гена *cytb* малых лесных мышей из 9 географических выборок Северного Кавказа свидетельствуют о низкой степени их генетической обособленности. Несмотря на разделение на Байесовском дереве гаплотипов на две группировки, генетические дистанции (Net distance) между ними оказались незначительными.

Следует также отметить, что не прослеживается четкой связи между положением гаплотипов на

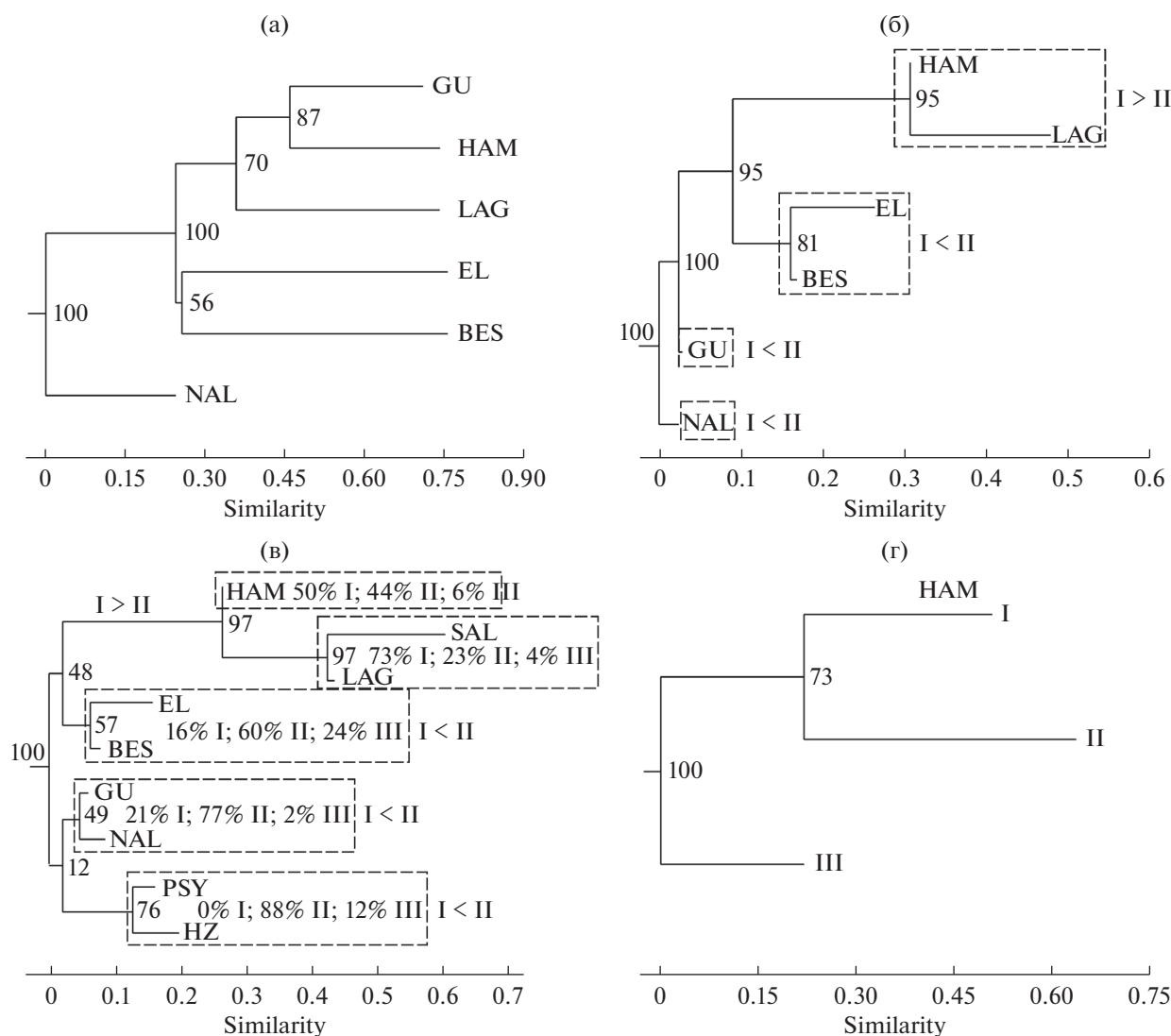


Рис. 8. Классификация географических выборок (а–в) и морфологических групп I–III (г) *A. (S.) uralensis* (аббревиатуры названий выборок приведены в главе Материалы и методы; числа около узлов – бутстреп-поддержка (100 повторений) ветвления в %). а – классификация географических выборок на основе распределений частот встречаемости в них разных гаплотипов: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса, внешняя группа – выборка из окрестностей г. Нальчик, “NAL”. б – классификация географических выборок, для которых имелись генетические данные, на основе распределений частот встречаемости в них представителей морфологических групп I–III: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса, внешняя группа – выборка из окрестностей г. Нальчик, “NAL”; показано соотношение групп I и II в кластерах, которые выделены пунктирной линией. в – классификация всех географических выборок на основе распределений частот встречаемости в них представителей морфологических групп I–III: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса; приведена относительная встречаемость в процентах представителей групп I–III и соотношение групп I и II в каждом из кластеров, которые выделены пунктирной линией. г – классификация морфологических групп I–III распределений частот встречаемости разных гаплотипов у представителей разных групп: метод ближайшего соседа (NJ), метрика Брея-Кертиса.

дендрограмме и их географической приуроченностью. При попарном сравнении географических выборок дистанции между ними также оказались низкими и не превышали 0.65%. При этом наименьшую обособленность продемонстрировали западно-кавказские выборки, а наибольшая отмечалась при сравнении восточно- и централь-

но-кавказских выборок (Салда-Безенги, Салда-Железноводск).

Анализ литературных данных, полученных на основании анализа того же фрагмента мтДНК, для популяций в пределах разных видов р. *Apodemus (Sylvaeus)* показал, что нуклеотидное разнообразие составляет от 0.11 до 1.8% (Челомина,

Атопкин, 2010; Ялковская и др., 2018; Kryštufek et al., 2012; Balasanyan et al., 2018). Среднее значение h (0.886) оказалось ниже, чем в работе А.С. Богданова с соавторами (2012) (0.985) по анализу митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (*COI*).

Полученные данные позволяют сформулировать две гипотезы о причинах формирования описанного регионального молекулярно-генетического паттерна. Во-первых, слабо выраженная пространственная структура этого паттерна может свидетельствовать в пользу гипотезы об относительно недавнем и быстром расселении и увеличении численности малой лесной мыши на Северном Кавказе. В рамках первой гипотезы предполагается расселение из одной популяции с низким эффективным размером при условии достаточного времени для восстановления разнообразия гаплотипов посредством мутации, но недостаточного времени для накопления различий в нуклеотидных последовательностях (Avice, 2000). Вторая, и на наш взгляд более вероятная гипотеза, предполагает недавнюю быструю экспансию из нескольких удаленных или разобщенных в течение некоторого времени популяций.

Отрицательные индексы нейтральности Таджимы и Фу поддерживает гипотезу быстрой экспансии популяции, поскольку действие отрицательного отбора крайне маловероятно (Бочкарев и др., 2020; Григорьева и др., 2015). Унимодальный характер нуклеотидных различий также свидетельствует в пользу гипотезы о быстром росте численности популяций или географической экспансии с высокой миграционной активностью соседних популяций при общей нестабильности демографической структуры населения (Rogers, Harpending, 1992; Ray et al., 2003).

Необходимы дальнейшие исследования генетической структуры малых мышей Северного Кавказа для проверки обеих гипотез. Эти исследования должны принять во внимание и морфологическую неоднородность населения мышей, продемонстрированную в этом исследовании.

Морфологическое многообразие и изменчивость. Изменчивость размеров черепа малой лесной мыши описывалась моделью с тремя координатами. Эта размерность типична для SZM морфопространств черепа млекопитающих (Пузаченко, 2016). В тоже время, размерность SHM морфопространства была очень велика — 8 при “инварианте” 4 (Пузаченко, 2016), что указывает на высокое разнообразие (evenness) формы черепа в нашей выборке. На графике “Std.Res.” (рис. 2B) кроме одного глобального минимума имеются еще два локальных. Таким образом, структура изменчивости проявляется нечетко. Можно, например, полагать, что SHM модель с 4 координатами была бы не существенно хуже модели с 8 координата-

ми. Соответствие распределений значений координат морфопространств гипотезе нормального распределения интерпретируется как признак однородности выборки или отсутствия структуры в изменчивости, которая в таком случае соответствует представлению о “равновесном” состоянии “морфологической системы” (Пузаченко, 2023). Распределения большинства компонент изменчивости как размеров, так и пропорций черепа соответствовали этой гипотезе. Однако распределения координат E2 и K1 сильно отклонялись от нормального. Этого достаточно, для того чтобы сделать вывод о “неравновесности” морфосистемы в целом. Содержательно отклонение от равновесия подразумевает действие факторов, влияющих на разнообразие. Это влияние может проявлять себя двояко: 1) как ограничение (уменьшение) разнообразия в смысле выравненности (evenness, balance) и 2) как ослабление таких ограничений, что приводит, соответственно, к противоположному результату. Первый вариант соответствует случаю с координатой E2, распределение которой отчетливо бимодально. Распределение K1 неотчетливо полимодальное, так что форма распределения становится ближе к равномерному, что больше соответствует случаю 2.

Мы показали, что “неравновесность” морфосистемы малой лесной мыши на Северном Кавказе есть следствие присутствия в регионе и, что особенно важно, в одних и тех же локальных популяциях трех морфологических форм животных.

По отдельным промерам различия между ними оказались неожиданно большими, позволяющими атрибутировать более 90% экземпляров. Интересный факт состоял в том, что эти морфологические группы различались в основном по промерам, изменчивость которых не связана с изменчивостью общих размеров черепа. Отметим, что по данным Е.П. Кононенко (2015), носовая ширина и ширина мозговой капсулы, играющие ключевое значение в дифференциации морфологических групп I и II, относятся к промерам, дифференцирующим малую лесную и кавказскую мышей. Аналогично, длина мозговой капсулы, которая у кавказской мыши непропорционально меньше, чем у малой лесной, отличает группу III от остальных двух групп (табл. 5, рис. 6г). Описанная нетривиальная морфологическая дифференциация северокавказских малых лесных мышей соответствовала существенным различиям в аллометрических паттернах, характеризующих специфические групповые особенности изменчивости черепа и его отдельных частей (табл. 5, рис. 7а и 7в).

Отметим, что наша выборка включала животных, отловленных в разные годы, преимущественно в осенний период, во время сезонного максимума численности популяций. Поэтому мы с высокой вероятностью исключаем влияние периода

сбора данных на присутствие разных морфологических групп в выборках из одних и тех же локальных популяций. Измерения черепов были проведены одним исследователем за относительно короткий промежуток времени. Поэтому также можно исключить смещения в измерениях, например, максимальной ширины носовых костей, обусловленные особенностями разных “измерителей”.

Мы отмечаем несовпадение нечеткой генетической структуры, описанной по изменчивости гена цитохрома *b*, с морфологическим многообразием черепа малых лесных мышей. На уровне гипотезы мы предполагаем, что распределение встречаемости гаплотипов в морфологических группах и между локальными географическими выборками не случайно (рис. 8). Однако требуются дополнительные данные по изменчивости цитохрома *b*, так и по другим возможным генетическим маркерам для проверки этой гипотезы.

Информация, которой мы располагаем на данный момент, не позволяет определить причины описанного феномена, но все-таки дает возможность для некоторых спекуляций. Во-первых, примем во внимание неслучайное распределение трех морфологических групп в локальных выборках и тенденцию к выбору разных экологических условий. Во-вторых, будем считать, что процесс заселения северного макросклона Большого Кавказа происходил исторически относительно быстро и недавно, как это следует из анализа генетической изменчивости.

Немногочисленные палеонтологические данные указывают на то, что в позднем плейстоцене (130–11.7 тыс. л. н.) представители подрода *Sylviaetus* существовали на Северном Кавказе в нескольких рефугиумах. Они связаны со следующими местонахождениями: Краснодарский край, бассейн р. Белая, 44.18° СШ, 40.0° ВД, 1350 м над ур. м., Мезмайская пещера, слой 2-3, (≈71–33 тыс. кал. л. н.) (Baryshnikov *et al.*, 1996; Голованова и др., 1998); Краснодарский край, бассейн р. Мзымта, 43.52° СШ, 39.98° ВД, 185 м над ур. м., Ахштырская пещера, слой 2б, (23.55 ± 0.6 тыс. кал. л. н.) (Барышников, 2012), слой 4, Адыгея, бассейн р. Губс, 44.29° СШ, 40.59° ВД, 500 м над ур. м. Касожская пещера (≈17–12 тыс. кал. л. н.) (Golovanova *et al.*, 2014). Все перечисленные местонахождения расположены на западе региона в бассейне р. Кубань. На Центральном и Восточном Кавказе находок лесных мышей плейстоценового возраста пока нет, но нельзя исключать того, что центрально-кавказские и восточно-кавказские рефугиумы все же существовали в бассейнах Терека или Самура. Из одного или нескольких рефугиумов заселение видом Северного Кавказа произошло, вероятно, только в голоцене, не исключено, что в основном в интервале ≈10.3–5.75 тыс.

кал. л. н., т.е. между бореальным и атлантическим временем. Однако палеонтологические свидетельства этого процесса практически отсутствуют. Отметим мезолитическое местонахождение Сосруко в бассейне р. Баксан на высоте 800 м над уровнем моря, датируемое бореалом (≈8.5 тыс. кал. л. н.) (Верещагин, 1959). Горная местность могла замедлять этот процесс в направлении запад-восток или восток-запад. Поэтому мы не исключаем, что процесс расселения продолжился и в позднем голоцене, причем на него могла влиять хозяйственное освоение среднегорий человеком.

Наша гипотеза предполагает существование на Северном Кавказе в конце плейстоцена не менее двух разобренных рефугиумов малой лесной мыши. Первый, “западный” рефугиум, который, вероятно, располагался в среднегорьях Западного Кавказа (например, в районе Мезмайской пещеры), ассоциируется с морфологической группой I. Об относительно длительной изоляции малых лесных мышей на северном макросклоне Западного Кавказа (Лагонаки) свидетельствует дифференциация гаплотипов гена *cyt b* (Григорьева и др., 2018) между ними и мышами Европейской формы из низовьев Дона (Ростовской области). Обитание в течение длительного времени на относительно большой высоте могло способствовать адаптации мышей этой популяции к гипоксии и низким температурам. На такую возможность косвенно указывает “предпочтение” среднегорий животными из этой группы. Расселение животных из предполагаемого западного рефугиума происходило в восточном направлении. Известная на сегодняшний день наиболее восточная точка, где доминирует форма I расположена на 46.5° ВД на высоте более 1800 м над ур. м. Можно также предположить, что рефугиум, связанный с происхождением морфологической группы II, располагался в конце плейстоцена на Центральном Кавказе в условиях низкогорий. Животные этой группы могли расселяться как на запад, так и на восток в основном по низкогорьям. Имеющиеся данные позволяют предположить, что западное направление превалировало, но нужно больше данных из восточной части Северного Кавказа для проверки этой гипотезы. Происхождение морфологической группы III неопределенно. Она обнаружена во всех локальных выборках, но нигде не доминирует. Поскольку она чаще всего встречается на Центральном Кавказе, можно предположить, что рефугиум этой очень своеобразной формы располагался там же. В качестве альтернативы можно допустить восточное происхождение этой формы и даже ее происхождение в результате гибридизации форм I и II.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данную работу следует рассматривать как первое масштабное исследование генетической и морфологической изменчивости южной формы европейской хромосомной расы малой лесной мыши на Северном Кавказе. Его основной результат состоит в противоречивом сочетании относительно слабо выраженной в географическом пространстве генетической структуры населения и, одновременно, в присутствии морфологических групп, существенно дифференцированных относительно друг друга.

На основании косвенных свидетельств сформулированы гипотезы о возможных причинах наблюдаемых особенностей регионального разнообразия малых лесных мышей, требующие верификации в процессе дальнейших исследований.

В будущих исследованиях необходимо рассмотреть влияние сезонного фактора, т.е. изменчивость морфологических характеристик у разных генераций мышей в течение сезонного цикла. Самостоятельный интерес представляет изучение онтогенеза в разных морфологических группах, принимая во внимание описанные межгрупповые различия в аллометрии.

Мы обращаем внимание на потенциальную роль горных условий и хозяйственной деятельности человека на формировании современного паттерна изменчивости малой лесной мыши, которая требует специальных исследований. Возможные направления исследований для объяснения морфологического многообразия малых лесных мышей могут включать также изучение особенностей физиологии и биохимии морфологических форм в связи с экологическими градиентами в разных вариантах горной поясности Северного Кавказа (Темботов, 1972). Возможно, что именно горные условия как в прошлом, так и в настоящем в какой-то мере ограничивают свободную “дисперсию” животных, имевших разное происхождение, и, таким образом, способствуют сохранению в современном морфологическом разнообразии информации о истории вида на этой территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично выполнена по программе Государственного задания Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (FMEU-2023-0001 “Разнообразие (генетическое, морфологическое, таксономическое) позвоночных Северного Кавказа, структура их размещения в регионе как основа долгосрочного мониторинга природных и антропогенных экосистем”) и Института географии РАН (FMWS-2024-0007 “Биотические, географо-гидрологические и ландшафтные оценки окружающей среды для создания основ рационального природопользования”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф. Обзор ископаемых остатков позвоночных из плейстоценовых слоев Ахштырской пещеры (северо-западный Кавказ) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2012. Т. 316. № 2. С. 93–138.
- Богданов А.С., Атопкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 3. С. 276–292.
- Богданов А.С., Розанов Ю.М. Изменчивость размера ядерного генома у малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 2005. Т. 41. № 10. С. 1369–1376.
- Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Якименко В.В., Малькова М.Г. Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода *Sylvaemus* по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Генетика. 2012. Т. 48. № 2. С. 211–224.
- Бочкарёв Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И., Черданцев И.А., Белецов О.А., Захаров Е.С., Ушницкая Л.А., Осипова Н.Н., Пестрякова Л.А. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сивов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр) // Генетика. 2020. Т. 56. № 5. С. 571–583.
- Вережагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
- Голованова Л.В., Хоффекер Д.Ф., Харитонов В.М., Романова Г.П. Мезмайская пещера (результаты предварительного изучения 1987–1995 гг.) // Росс. арх. 1998. Т. 3. С. 85–98.
- Городилова Ю.В., Васильева И.А. Геометрическая морфометрия нижней челюсти хромосомных рас малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811): таксономический и экологический аспекты // Усп. совр. естествознания. 2014. № 11. С. 19–24.
- Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Кривоногов Д.М., Орлов В.Н. Генетическая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. 2015. Т. 51. № 6. С. 711–723.
- Григорьева О.О., Стахеев В.В., Орлов В.Н. Митохондриальные свидетельства прошлого рефугиального распространения малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pall. (Rodentia, Muridae) на Северо-Западном Кавказе // Генетика. 2018. Т. 54. № 3. С. 326–334.
- Гудова М.С., Берсекова З.А., Емжуева М.М., Боттаева З.Х., Чапаев А.Х., Дышекова Л.С. Популяционная изменчивость малой лесной мыши (Rodentia, Mammalia) в трех вариантах поясности Центрального и Западного Кавказа // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2017. Т. 19. № 5. С. 48–54.
- Кононенко Е.П. Идентификация близкородственных грызунов рода лесных мышей (*Apodemus*) в зоне симпатрии Северо-Западного Кавказа // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2015. Т. 17. № 4(2). С. 350–354.

- Кононенко Е.П., Пузаченко Ю.Г., Темботова Ф.А. Половой диморфизм черепа общественной полевки *Microtus socialis* (Cricetidae, Rodentia) на Кавказе / Млекопитающие горных территорий. Мат. Междунар. конф. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 79–88.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 7. С. 839–851.
- Окулова Н.М., Богданов А.С., Баскевич М.И., Орлов В.Н., Антонец Н.В., Попова Ю.В., Лавренченко Л.А. Размеры и пропорции черепа западно-палеарктических лесных мышей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) Восточной Европы. 1. Видовые различия // Зоол. журн. 2018а. Т. 97. № 11. С. 1418–1433. <https://doi.org/10.1134/S0044513418110065>
- Окулова Н.М., Богданов А.С., Баскевич М.И., Орлов В.Н., Попова Ю.В., Антонец Н.В., Лавренченко Л.А. Размеры и пропорции черепа западно-палеарктических лесных мышей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) Восточной Европы. 2. Внутривидовые различия // Зоол. журн. 2018б. Т. 97. № 12. С. 1544–1556. <https://doi.org/10.1134/S0044513418070139>
- Пузаченко А.Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 54. / Ред. Павлинов, И.Я., Калякин, М.В., Сысоев, А.В. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2016. С. 229–268.
- Пузаченко А.Ю. Фундаментальные ограничения самоорганизации на примерах высоко- и слабоинтегрированных очень сложных систем (элементы скелета млекопитающих и палеокомплексы млекопитающих): от эмпирики к теории // Изв. РАН. Сер. биол. 2023. Доп. вып. № 7. С. 39–53. <https://doi.org/10.31857/S1026347023600176>
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере – системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Стахеев В.В., Богданов А.С., Водолажский Д.И. Уточнение видового состава лесных мышей рода *Sylvaemus* на территории Ростовской области посредством кариологического, аллозимного и молекулярно-генетического анализов // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 660–670.
- Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, 1972. 189 с.
- Темботова Ф.А., Пузаченко Ю.Г., Кононенко Е.П. Изменчивость осевого скелета ежей (Erinaceidae, Insectivora) на Кавказе // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 4. С. 476–491.
- Челомина Г.Н., Атопкин Д.М. Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома b мтДНК // Мол. биол. 2010. Т. 44. № 5. С. 792–803.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Акад. наук СССР, 1968. 388 с.
- Ялковская Л.Э., Сибириков П.А., Зыков С.В. Генетическая изменчивость желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melch., 1834, Muridae, Rodentia) на Восточной границе ареала // Генетика. 2018. Т. 54. № 6. С. 629–638. <https://doi.org/10.7868/S001667581806005X>
- Balasanyan V., Yavruyan E., Somerová B., Abramjan A., Landová E., Munclinger P., Frynta D. High diversity of mtDNA haplotypes confirms syntopic occurrence of two field mouse species *Apodemus uralensis* and *A. witherbyi* (Muridae: *Apodemus*) in Armenia // Russ. J. Genet. 2018. V. 54. № 6. P. 687–697. <https://doi.org/10.1134/S1022795418060030>
- Bandelt H.J., Forster P., Rohl A. Median-Joining Networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Baryshnikov G., Hoffecker J.F., Burges R.L. Palaeontology and zooarchaeology of Mezmaiskaya Cave (North-western Caucasus, Russia) // J. Archaeol. Sci. 1996. V. 23. № 3. P. 313–335. <https://doi.org/10.1006/jasc.1996.0030>
- Beer S. Cybernetics and Management. NY: John Wiley & Sons, Inc., 1959. 214 p.
- Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. 1993. V. 18. № 1. P. 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Davison M.L., Jones L.E. Special issue: multidimensional scaling and its applications // Appl. Psych. Meas. 1983. V. 7. P. 373–514.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
- Golovanova L.V., Doronichev V.B., Cleghorn N.E., Koulikova M.A., Sapelko T.V., Shackley M.S., Spasovski Y.N. The epipaleolithic of the Caucasus after the Last Glacial Maximum // Quat. Int. 2014. V. 337. P. 189–224. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.04.034>
- Gridgeman N.T. A comparison of Two Methods of Analysis of Mixtures of Normal Distributions // Technometrics. 1970. V. 12. № 4. P. 823–833. <https://doi.org/10.2307/1267328>
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Pal. Electr. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Jolicoeur P. Note: The Multivariate Generalization of the Allometry Equation // Biometrics. 1963. V. 19. № 3. P. 497–499. <https://doi.org/10.2307/2527939>
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder H.P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // Sci. Data. 2017. V. 4. № 1. 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

- Klingenberg C.P. Multivariate Allometry / Marcus L.F., Corti M., Loy A., Naylor G.J.P., Slice D.E. (Eds.) *Advances in Morphometrics*. NY: Plenum Press, 1996. P. 23–49.
https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9083-2_3
- Klingenberg C.P., Froese R. A multivariate comparison of allometric growth patterns // *Syst. Biol.* 1991. V. 40. № 4. P. 410–419.
https://doi.org/10.1093/sysbio/40.4.410
- Klingenberg C.P., Zimmermann M. Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders // *Am. Nat.* 1992. V. 140. № 4. P. 601–620.
https://doi.org/10.1086/285430
- Kruskal J.B. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis // *Psychometrika*. 1964. V. 29. P. 1–27.
https://doi.org/10.1007/BF02289565
- Kryštufek B., Lužnik M., Buzan E.V. Mitochondrial cytochrome b sequences resolve the taxonomy of field mice (*Apodemus*) in the western Balkan refugium // *Acta theriol.* 2012. V. 57. P. 1–7.
https://doi.org/10.1007/s13364-011-0045-x
- Ray N., Currat M., Excoffier L. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations // *Mol. Biol. Evol.* 2003. V. 20. № 1. P. 76–86.
https://doi.org/10.1093/molbev/msg009
- Robinson N., Regetz J., Guralnick R.P. EarthEnv-DEM90: A nearly-global, void-free, multi-scale smoothed, 90 m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data // *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 2014. V. 87. P. 57–67.
https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2013.11.002
- Rogers A.R., Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // *Mol. Biol. Evol.* 1992. V. 9. P. 552–569.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MRBAYES3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
- Scrucca L., Fop M., Murphy T.B., Raftery A.E. Mclust 5: Clustering, classification and density estimation using Gaussian finite mixture models // *R J.* 2016. V. 8. № 1. P. 289–317.
https://doi.org/10.32614/rj-2016-021
- Shepard R.N. The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function. I // *Psychometrika*. 1962. V. 27. P. 125–140.
https://doi.org/10.1007/BF02289630
- Stirling A. A general framework for analysing diversity in science, technology and society // *J. R. Soc. Interface*. 2007. V. 4. P. 707–719.
https://doi.org/10.1098/rsif.2007.0213
- Villesen P. FaBox: An online toolbox for FASTA sequences // *Mol. Ecol. Notes*. 2007. V. 7. № 6. P. 965–968.
https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01821.x
- Yasuda S.P., Vogel P., Tsuchiya K., Han S.H., Lin L.K., Suzuki H. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene // *Can. J. Zool.* 2005. V. 83. № 11. P. 1411–1420.
https://doi.org/10.1139/z05-139

Genetic and Morphological Variability of the Small Wood Mouse (*Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, Rodentia) in the North Caucasus

F. A. Tembotova¹, A. Yu. Puzachenko^{1, 2}, A. Kh. Amshokova¹,
E. P. Kononenko¹, and M. M. Emkuzheva^{1, #}

¹ Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories Russian Academy of Science,
I. Armand str., 37a, Nalchik, 360051 Russia

² Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetnyi per. 29, Moscow, 119017 Russia

[#]e-mail: emkuzheva_m@mail.ru

The genetic and morphological variability of the southern form of the European chromosomal race of the small wood mouse *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811) in the North Caucasus was studied. The results of the sequence analysis of the cytochrome b gene fragment from 9 geographical samples from the western, central and eastern parts of the North Caucasus indicate a low degree of their genetic isolation with a relatively high diversity of haplotypes. Analysis of morphological variability revealed high variety: three morphological groups were identified. Representatives of all three or two groups were found in the same geographical samples, but their distribution did not conform to the hypothesis of random occurrence. Based on indirect evidence, hypotheses about possible causes of the observed features of regional small forest mouse biodiversity are formulated, which require verification in the course of future studies. In particular, we hypothesised that in the Late Pleistocene (130–11.7 thousand cal yr BP) there were several isolated populations in the region that could have been sources of species diversity in the Holocene.

Keywords: small wood mouse, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, cytochrome b (cyt b), mitochondrial DNA, skull, morphospace, biological diversity, North Caucasus