

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

УДК 599.362
На правах рукописи

**Стародубайте
Мария Станиславовна**

**ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРОТОВ РОДА *TALPA* В
ОТДЕЛЬНЫХ РЕГИОНАХ ПАЛЕАРКТИКИ**

03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2007

Работа выполнена в лаборатории экологических основ охраны генофонда животных Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук
М.А. Потапов

Научный консультант: член-корреспондент РАН,
доктор биологических наук
В.И. Евсиков

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
П.М. Бородин

кандидат биологических наук
В.В. Панов

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук.

Защита состоится «17» апреля 2007 г. на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 в Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе 11, Институт систематики и экологии животных СО РАН.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан «16» марта 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

А.Ю. Харитонов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Целесообразность изучения кротов рода *Talpa* не вызывает сомнений. Несмотря на довольно многочисленные публикации по частным вопросам морфологии и таксономии, систематика семейства Talpidae до сих пор остается недостаточно разработанной. Это можно объяснить обитанием разных групп кротов в довольно близких экологических условиях, что наложило отпечаток на их организацию и привело к вторичному проявлению сходных признаков, но, в то же самое время, вследствие особенностей экологии они сохранили ряд примитивных черт организации. В оценке признаков при построении семейства Talpidae на эти обстоятельства должно обращать больше внимания, чем при разработке систематики наземных форм млекопитающих. В систематике сибирских представителей подсемейства Talpinae, несмотря на неоспоримый вклад в изучение данной группы насекомоядных на морфологической основе В.У. Строганова (1948) и Б.С. Юдина (1989), наиболее спорным следует считать правомерность выделения в самостоятельный род (*Asioscalops*) сибирского крота, внутривидовую систематику *Talpa europaea* и *Asioscalops altaica*. Эти трудности обусловлены почти полной неизученностью внутривидового полиморфизма, что затрудняло определение таксономической значимости признаков и способствовало произвольной оценке ранга отдельных систематических категорий. Комплексных работ по определению геноморфологических и филогенетических связей между данными видами насекомоядных не проводилось.

Цель работы – определить популяционную структуру кротов *Talpa europaea*, обитающих в различных регионах Литвы, изучив их фенетическую и морфологическую дифференциацию, уточнить таксономический ранг кротов рода *Asioscalops*.

Задачи исследований:

1. Определить молекулярно-генетические признаки кротов, проведя анализ изоферментных систем.
2. Выделить и изучить фенетические признаки черепа кротов *Talpa europaea*, при этом установив фенетические дистанции между популяциями из разных эколого-географических регионов Литвы.
3. Провести морфометрический анализ параметров черепа и тела кротов и сопоставить их в соответствии с эколого-географическим положением популяций.
4. Определить некоторые особенности биологии и экологии кротов из различных географических регионов.
5. Установить соответствие между средовыми факторами и генетическими, фенетическими и морфометрическими характеристиками особей в различных географически удаленных популяциях.

6. Установить корреляцию между генетическими, фенетическими и морфометрическими характеристиками кротов в эколого-географическом пространстве, определив целесообразность их применения для исследований популяционной структуры котов.
7. Выделить морфогенетические признаки обыкновенного и сибирского кротов, установить их таксономический ранг.

Научная новизна и теоретическая ценность работы. Впервые проведен комплексный феногенетический анализ кротов *Talpa europaea* на популяционном уровне. Полученные данные отражают сложность филогенетических связей и определенную независимость морфологической, фенетической и молекулярно-генетической эволюции кротов *Talpa europaea*. Многомерный анализ морфометрических показателей подтвердил родовую самостоятельность сибирского крота (*Asioscalops* Stroganov, 1941).

Практическая значимость работы заключается в возможности дальнейшего использования как феногенетических, так и морфометрических признаков для оценки популяционной структуры кротов рода *Talpa*.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Определена возможность использования кротов *Talpa europaea* в качестве удобного объекта популяционного феногенетического мониторинга в геохронологическом пространстве в силу особенностей их организации.
2. Установлено, что кроты родов *Talpa*, *Asioscalops* и *Mogera* хорошо различаются между собой как по ряду метрических, габитуальных и краниальных, признаков, так и по комплексным показателям.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были представлены на 7 конференциях, из которых 5 являются международными: Jaunuju mokslininku konferencija "Gyvūnų ekologija – 2" (Vilniaus Ekologijos institutas, 2000 m. gegužės 25 – 26 d., Vilnius); Jaunuju mokslininku konferencija "Gyvūnų ekologija – 3" (Vilniaus Ekologijos institutas, 2001 m. gegužės 24 – 25 d., Vilnius); 5th Baltic Theriological Conference (Lithuanian Theriological Society, Baltic Environmental Forum and Institute of Ecology, April 15 – 18, 2002, Birštonas, Lithuania); Conference "Molecular ecology, evolution and systematics" (University of Vytautas Magnus, Vilnius University, Lithuanian Veterinary Academy, April 20 – 23, 2002, Birštonas, Lithuania); «Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН» (Новосибирск, 2004.09.15 – 22 d.); III Международная научно-практическая конференция (Караганда, 2004); 6th Baltic Theriological Conference (Latvian Theriological Society, November 11 – 15, 2005, Kempeni, Latvia).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 208 страницах, состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Текст иллюстрирован таблицами и рисунками.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении сформулированы основная проблема, актуальность работы, ее новизна и значимость, излагаются цели, задачи исследования и основные защищаемые положения.

Глава 1. Обзор литературы

В главе рассматриваются данные литературы по феногенетическим, морфометрическим исследованиям изучаемых видов кротов, особенностям их экологии и биологии, а также пробелы в систематике и филогении кротов рода *Talpa*.

Глава 2. Характеристика исследуемых территорий

В главе приводится физико-географическая характеристика Литвы, палеогеографический обзор территории Литвы, описывается влияние оледенения на формирование исследуемых регионов страны и миграцию кротов, дана характеристика исследуемых местностей на территории Литвы и России.

Глава 3. Материал и методика исследований.

Кроты отлавливались в 1999 – 2005 гг. в 14 местностях Литвы (рис. 1). Проанализировано 290 особей. На территории России отловлено 54 зверька в Новосибирской области и Республике Алтай.

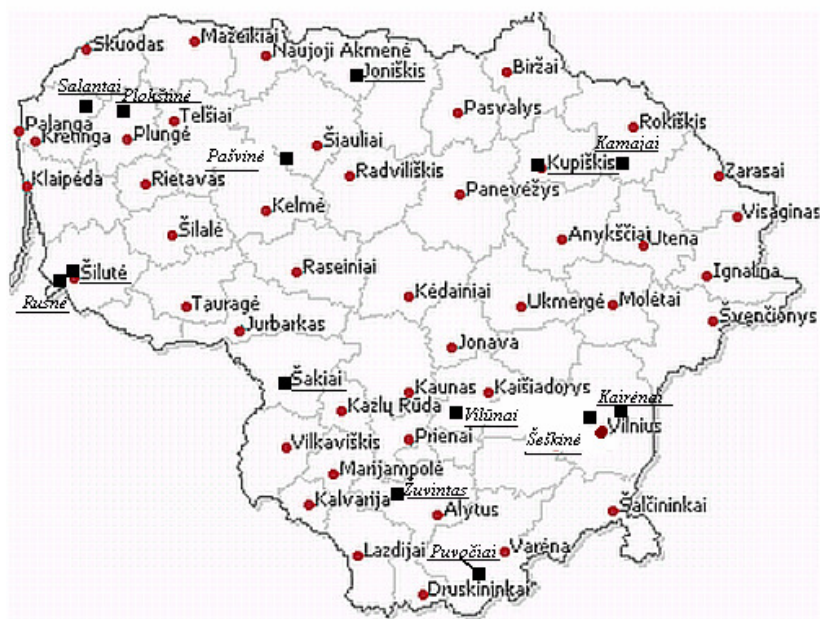


Рисунок 1. Места отлова кротов на территории Литвы (подчеркнуты).

Пространственная изменчивость кротов изучалась с применением генетического, фенетического и морфометрического методов исследований.

Молекулярные исследования проводились с применением метода вертикального электрофореза в полиакриламидном геле (Brewer, 1970). Для определения генетической изменчивости популяций и числа аллелей в локусе использовалась программа BIOSIS – 2 (Swoford, Selander, 1997). Генетическая схожесть и различия между выборками по частотам аллелей и генотипов определены с помощью программы UPGMA (Unweighted pair – group method with arithmetic averaging), проведен кластерный анализ по Нею (Nei, 1972), для определения степени дифференциации популяций применялась F-статистика (Wright's F statistics, 2004). Корреляция между географическими расстояниями между выборками и генетическими дистанциями между ними определена с применением теста Mantel (Mantel, 1967).

Для определения фенетической изменчивости кротов *Talpa europaea*, отловленных на территории Литвы, проводилось выделение неметрических признаков черепа 281 зверька. Возрастная и половая зависимость данных признаков, а также коэффициент схожести (r) и отличия (I) определены с помощью теста Животовского (Животовский, 1979, 1982).

Морфометрический анализ черепа кротов на территории Литвы и России проводился по 4 признакам тела (вес тела Q и длины тела L, хвоста C, ступни P) и 9 краниометрическим параметрам черепа (кондилобазальная длина КБД, длина верхнего ряда зубов ДВРЗ, длина верхнего ряда коренных зубов ДВКЗ, ширина роострума ШР, межглазничная ширина МШ, скуловая ширина СШ, наибольшая ширина черепа НШЧ, наибольшая высота черепа НВЧ, высота восходящей ветви нижней челюсти ВНЧВ) (Lietuvos fauna, 1988; Юдин, 1989).

Сравнение отдельных выборок, а также половых групп по фенетическим и морфометрическим признакам проводилось по t-критерию. В работе применены факторный и кластерный анализ с оценкой Евклидовых расстояний между средними значениями выборок, тест ANOVA/MANOVA. Определена корреляция между фенетическими и морфометрическими дистанциями между выборками и географическим расстоянием между ними с помощью множественной регрессии.

Глава 4. Результаты исследований и их обсуждение

4.1. Генетические исследования кротов в Литве

Исследование изоферментных систем (малатдегидрогеназы, маликэнзима, эстеразы, неспецифического белка) методом электрофореза в полиакриламидном геле показало различную активность и полиморфизм ферментов во всех выбранных системах. Определена стабильность и информативность эстераз и неспецифического белка, поэтому генетический анализ кротов проводился на основе данных систем. Выявлены 2 зоны активности эстераз и, соответственно, 3 локуса (*Est – 1*, *Est – 2* и *Est – 3*). Из-за недостаточной активности и информативности локусы *Est – 1* и *Est – 2* не анализировались. В

полиморфном локусе *Est-3* определены 2 аллеля. Определены 6 локусов неспецифического белка (*Np-1*, *Np-2*, *Np-3*, *Np-4*, *Np-5*, *Np-6*), которые, за исключением *Np-2* локуса, проявили слабую активность. В локусе *Np-2* определены 2 аллеля. По результатам генетического анализа по локусам *Est-3* и *Np-2* определена различная частота аллелей и, соответственно, генотипов. Наибольшее разнообразие генотипов выявлено в выборке Puvociiai №1.

Определено среднее число аллелей в локусе (A), полиморфизм локусов (P), фактическая (H_o) и теоретическая (H_{ex}) гетерозиготность, вычислено отклонение от равновесия Харди–Вайнберга и дефицит гетерозигот (D). Среднее число аллелей в локусе составляло от 1,5 (в 6 выборках) до 2 (в 8 выборках) и, соответственно, доля полиморфных локусов – от 50 до 100%.

Наибольшая фактическая гетерозиготность ($H_o=0,4118$) определена в выборке Šilutė, что, вероятно обусловлено, меняющимися условиями среды обитания на данной территории, а наименьшая ($H_o=0,1111$) – в Puvociiai №1, обусловленная инбридингом и узкой адаптацией к экстремальным условиям окружающей среды. В данной выборке определена наибольшая разница между фактической и теоретической гетерозиготностью (0,2620) и наибольшее достоверное ($p=0,032$) отклонение от равновесия Харди–Вайнберга ($\chi^2=4,61$) по локусу *Est-3*. По локусу *Np-2* наибольшее отклонение от равновесия Харди–Вайнберга отмечено в выборке Kairėnai ($\chi^2=20,0$; $p=0,0001$). Из 14 исследованных выборок в 8 был установлен дефицит гетерозигот, наибольшее значение которого отмечено в Puvociiai №1.

Внутривидовая генетическая дистанция составляла 0,4456–0,0005. Наибольшие генетические дистанции по Нею (Nei, 1972) прослеживаются в выборке Kupiškis (табл. 1), что, вероятно, обусловлено небольшой численностью данной группы, что приводит к инбридингу, а также дрейфом генов и проявлением других случайных эпигенетических факторов. Наименьшее генетическое расстояние (0,0005) было между выборками Kamajai и Šakiai, а наибольшее (0,4456) – между выборками Šilutė и Kupiškis. Большие генетические дистанции определены между выборкой Puvociiai №1 и другими. Между большинством выборок определена достоверная ($p<0,05$) генетическая дифференциация (Raymond, Rousset, 1995) (табл. 1).

При кластерном анализе сформировались 2 крупные группы, из которых одну составляют Kupiškis и Puvociiai №1, а вторая представлена 12-ю остальными исследованными выборками (рис. 2). Схожесть между выборками Kupiškis и Puvociiai №1 представляет собой случайное явление, обусловленное влиянием различных эпигенетических процессов, в связи с тем, что даже небольшой приток генов может обусловить генетические различия, поддерживаемые долговременной изоляцией (Berry, 1976). Очевидную обособленность выборки Puvociiai №1 показал и фенетический анализ черепа. Следовательно, данная субпопуляция является предковой и имеет самое раннее происхождение.

Таблица 1. Генетические дистанции между выборками по Нею (Nei, 1972) (над диагональю) и генетические различия по тесту достоверности дифференциации (Raymond, Rousset, 1995) (под диагональю).

	1. Kamajai	2. Šilutė	3. Salantai	4. Vilūnai	5. Pašvinė	6. Joniškis	7. Rusnė	8. Šeškinės ozas	9. Puvočiai №1	10. Kairėnai	11. Žuvintas	12. Kupiškis	13. Puvočiai №2	14. Šakiai
1. Kamajai	***	0,0852	0,0438	0,0013	0,0016	0,0103	0,0464	0,0221	0,1049	0,0276	0,0656	0,2814	0,0043	0,0005
2. Šilutė	0,0105	***	0,0187	0,0861	0,0741	0,0369	0,0056	0,0203	0,2821	0,0492	0,0777	0,4456	0,1039	0,0943
3. Salantai	0,0416	0,0763	***	0,0380	0,0438	0,0214	0,0110	0,0138	0,1446	0,0075	0,0211	0,2598	0,0453	0,0464
4. Vilūnai	0,9265	0,0043	0,1138	***	0,0053	0,0132	0,0481	0,0245	0,0842	0,0195	0,0500	0,2402	0,0012	0,0006
5. Pašvinė	0,8408	0,0261	0,0098	0,2907	***	0,0061	0,0381	0,0162	0,1337	0,0334	0,0777	0,3297	0,0111	0,0038
6. Joniškis	0,4740	0,3233	0,1100	0,3979	0,8604	***	0,0135	0,0024	0,1598	0,0230	0,0627	0,3472	0,0223	0,0144
7. Rusnė	0,0258	0,8484	0,0551	0,0082	0,1115	0,6689	***	0,0045	0,2235	0,0301	0,0631	0,3970	0,0623	0,0534
8. Šeškinės ozas	0,0746	0,4474	0,0231	0,0344	0,4045	0,9772	0,8649	***	0,1829	0,0227	0,0596	0,3647	0,0357	0,0274
9. Puvočiai №1	0,0004	0,0000	0,0001	0,0077	0,0004	0,0002	0,0000	0,0000	***	0,0845	0,0671	0,0436	0,0652	0,0909
10. Kairėnai	0,0577	0,0064	0,6411	0,3244	0,0079	0,0933	0,0051	0,0039	0,0048	***	0,0094	0,1876	0,0210	0,0267
11. Žuvintas	0,0013	0,0002	0,2400	0,0434	0,0001	0,0043	0,0013	0,0005	0,0123	0,6166	***	0,1236	0,0471	0,0616
12. Kupiškis	0,0002	0,0000	0,0001	0,0003	0,0003	0,0004	0,0001	0,0002	0,0622	0,0020	0,0082	***	0,2085	0,2581
13. Puvočiai №2	0,6028	0,0036	0,1191	0,9567	0,1000	0,1179	0,0018	0,0042	0,0214	0,3046	0,0357	0,0002	***	0,0021
14. Šakiai	1,0000	0,0036	0,0444	1,0000	0,5854	0,3086	0,0056	0,0338	0,0023	0,1108	0,0051	0,0002	0,8243	***

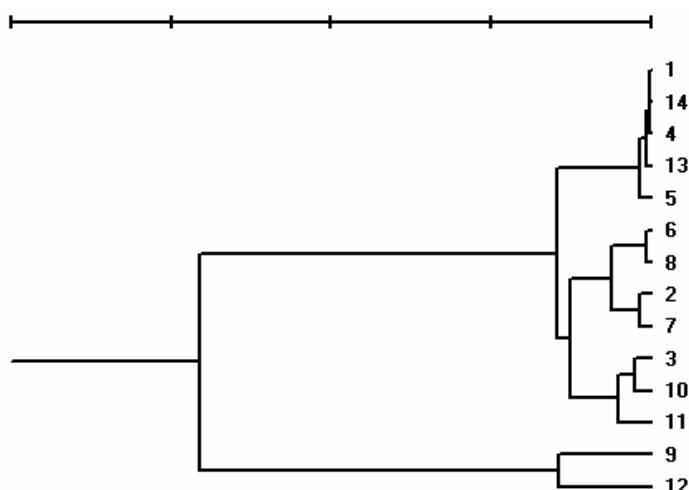


Рисунок 2. Кластерный анализ генетических дистанций по алгоритму UPGMA с использованием коэффициентов генетических дистанций (Nei, 1972). Выборки: 1 – Kamajai, 2 – Šilutė, 3 – Salantai, 4 – Vilūnai, 5 – Pašvinė, 6 – Joniškis, 7 – Rusnė, 8 – Šeškinės ozas, 9 – Puvočiai №1, 10 – Kairėnai, 11 – Žuvintas, 12 – Kupiškis, 13 – Puvočiai №2, 14 – Šakiai.

Другой крупный кластер сформирован двумя ясно отделяющимися группами, одну из которых составляют 5 выборок (Kamajai, Šakiai, Vilūnai, Puvočiai №2 и Pašvinė), другую – 7 (Joniškis, Šeškinės Ozas, Šilutė, Rusnė, Salantai, Kairėnai и Žuvintas). Схожесть пяти выше упомянутых выборок объясняется хронологией процесса дегляциации – выборки (Kamajai, Šakiai, Pašvinė) относятся к фазе Южной Литвы (Gaigalas, 1992; Česnulevičius, 1998). Близкие генетические расстояния между семью остальными выборками, вероятно, обусловлены действием различных эпигенетических факторов (дрейфом генов, мутациями и т.д.). В данной группе очевидна схожесть выборок Rusnė и Šilutė, которую показал также фенетический и морфометрический анализ черепа. Rusnė – это остров, отделенный от континентальной части Литвы двумя ветвями реки Нямунас. Таким образом, формирование генетического разнообразия на данном острове происходило независимо от других исследованных выборок. Генетическая близость между выборками Rusnė и Šilutė объясняется особенностями исторического формирования дельты реки Нямунас (Gudelis, Klimavičienė, 1993; разд. 4.3.2.).

Кластерный анализ (Nei, 1972) и тест достоверности генетической дифференциации между популяциями (Raymond, Rousset, 1995) показали явную генетическую дифференциацию кротов в Литве (табл. 1), которая не зависит от географических расстояний ($r=0,08$, $p>0,05$) (Mantel, 1967).

Попарное сравнение выборок по критерию F_{st} показал, что значение $F_{st}>2$ преобладает в выборках Kupiškis и Puvočiai №1 – наиболее генетически дифференцированных популяциях. Степень генетической дифференциации других изученных субпопуляций невелика ($F_{st}<2$; $N_{em}=1,445 (>1)$).

Таким образом исследования по дефициту гетерозигот показали, что субпопуляциям кротов в Литве свойствен мозаичный тип изменчивости (Алтухов, 2003). Полученные результаты дают основание судить о том, что кроты на территории Литвы – это отдельные субпопуляции – составные части метапопуляции *Talpa europaea*, схожести и различия между которыми определены комплексом природных факторов, как геохронологических, так и ныне существующих, которые обуславливают направленные и случайные процессы в группах живых организмов.

4.2. Фенетические исследования кротов в Литве

Для изучения фенетической дифференциации кротов в Литве изучен 281 череп исследуемого вида. Выделено и проанализировано 17 неметрических признаков черепа кротов *Talpa europaea* (рис. 3) и следующие 40 их вариантов (рис. 4):

1. Форма выступа на передней части верхней челюсти (*os maxillare*) (вид сверху): 1.1. Выступ наклонен наискосок вперед; 1.2. Выступ наклонен назад.

2. Форма выступа на задней части верхней челюсти (*os maxillare*) (вид сверху): 2.1. Ромб; 2.2. Треугольник; 2.3. Стрела; 2.4. Малый ромб с перемычкой.

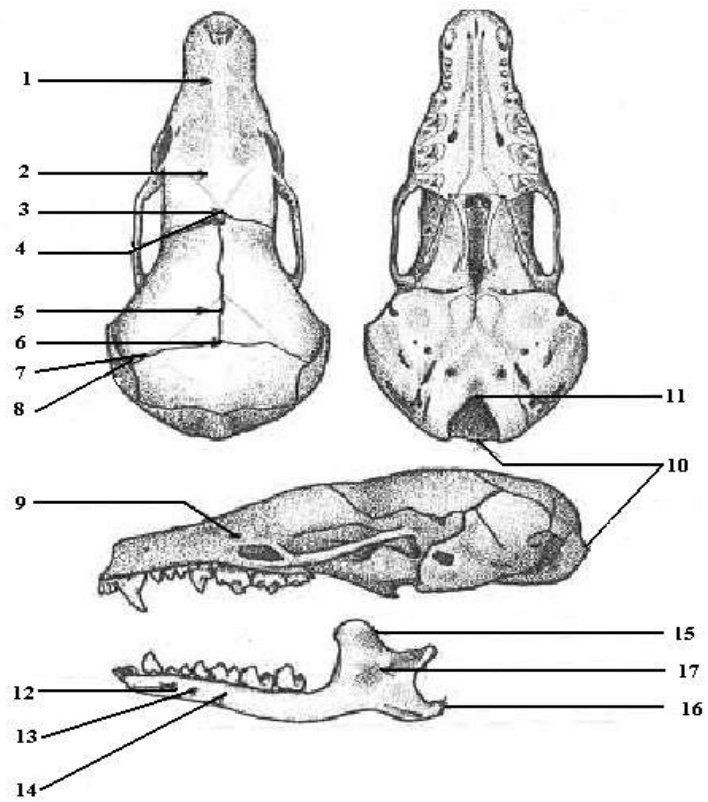


Рисунок 3. Локализация неметрических признаков в черепе крота.

1.1.	1.2.	2.1.	2.2.	2.3.	2.4.	3.1.
3.2.	4.1.	4.2.	4.3.	5.1.	5.2.	6.1.
6.2.	6.3.	6.4.	7.1.	7.2.	8.1.	8.2.
9.1.	9.2.	10.1.	10.2.	11.1.	11.2.	12.1.
12.2.	13.1.	13.2.	14.1.	14.2.	14.3.	15.1.
15.2.	16.1.	16.2.	17.1.	17.2.		

Рисунок 4. Фены неметрических признаков в черепе крота (см. текст).

- 3. Положение выступа на задней части верхней челюсти (*os maxillare*) по отношению к шву (*sutura maxillae frontalis*) (вид сверху):** 3.1. Выступ не касается шва; 3.2. Выступ касается шва.
- 4. Форма медиального шва между верхней челюстью и лобной костью (*sutura maxillae frontalis*) (вид сверху):** 4.1. Прямой шов; 4.2. Шов выступает в сторону верхней челюсти; 4.3. Шов выступает в сторону лобной кости.
- 5. Положение выроста лобной кости (*os frontale*) по отношению к шву лобных костей (*sutura frontalis*). Острие выступа делит шов на две части (вид сверху):** 5.1. Задняя часть короче передней; 5.2. Обе части примерно равной величины.
- 6. Форма части медиального шва (*sutura fronto parietalis*) между лобной костью (*os frontale*) и теменной костью (*os parietale*) (вид сверху):** 6.1. Прямой шов; 6.2. Шов с округленной дистальной выемкой; 6.3. Шов с заостренной дистальной выемкой; 6.4. Шов с “М”-образной дистальной выемкой.
- 7. Положение выступа на лобной кости (*os frontale*) по отношению к шву между лобной и теменной костью (*sutura fronto parietalis*) (вид сверху):** 7.1. Выступ не касается шва; 7.2. Выступ касается шва.
- 8. Соединение лобно-теменного шва (*sutura fronto parietalis*) со швом между лобной и барабанной костью (*sutura fronto tympanicum*) (вид сверху):** 8.1. Точка соединения расположена за загибом лобно-теменного шва (*sutura fronto parietalis*); 8.2. Точка соединения расположена напротив загиба лобно-теменного шва (*sutura fronto parietalis*).
- 9. Положение дополнительного предглазничного отверстия по отношению к основному предглазничному отверстию (*infraorbitale*) (вид сбоку):** 9.1. Дополнительное отверстие расположено над основным предглазничным отверстием (*infraorbitale*); 9.2. Дополнительное отверстие расположено перед основным предглазничным отверстием (*infraorbitale*).
- 10. Форма верхнего края затылочного отверстия (*foramen magnum*) (вид сзади):** 10.1. Край ровный; 10.2. Край с выемкой.
- 11. Форма нижнего края затылочного отверстия (*foramen magnum*) (вид снизу):** 11.1. Край ровный; 11.2. Край с выемкой.
- 12. Положение переднего отверстия подбородка (*foramen mentale*) по отношению к переднему краю второго предкоренного зуба (pm_2) (вид сбоку):** 12.1. Спереди; 12.2. Сзади.
- 13. Число отверстий на подбородке (*foramen mentale*) (вид сбоку):** 13.1. Два; 13.2. Три и более.
- 14. Положение заднего отверстия на подбородке (*foramen mentale*) по отношению к первому коренному зубу (M_1) (вид сбоку):** 14.1. На уровне середины зуба; 14.2. Спереди положения зуба; 14.3. Сзади положения зуба.
- 15. Форма верхнего края восходящей ветви нижней челюсти (*processus coronoideus*) (вид сбоку):** 15.1. Наличие крючковидного выступа; 15.2. Отсутствие крючковидного выступа.
- 16. Форма верхнего края углового отростка (*processus angularis*) (вид сбоку):** 16.1. С выемкой; 16.2. Без выемки.

17. Выемка на проксимальной части нижней челюсти (*os mandibulare*) (вид сбоку): 17.1. Выемка состоит из двух частей; 17.2. Выемка состоит из одной части.

Выявлена возрастная и половая зависимость 8-ми выделенных фенетических (неметрических) признаков: три признака (№№ 2, 4, 5) зависимы от возраста, пять признаков (№№ 3, 7, 10, 14, 17) зависимы от пола. Следовательно, фенетический анализ проводился по 9 рабочим признакам, частоты которых в исследуемых выборках представлены в таблице 2.

Таблица 2. Частоты неметрических признаков черепа кротов в выборках

Признак	VФен	Выборки													
		Puvočiai ai (1)	Puvočiai ai (2)	Žuvintas	Kairėnai	Šilutė	Kupiškis	Rusnė	Kamajai	Ozas	Salantai	Joniškis	Šakiai	Pašvinė	Vilūnai
		n=27	N=17	n=23	n=21	n=17	n=21	n=24	N=20	n=21	n=21	n=12	N=18	n=18	n=21
1	1	0,59	1	0,43	0,62	0,06	0,48	0,58	0,95	1	1	1	1	1	1
	2	0,41	0	0,57	0,38	0,94	0,52	0,42	0,05	0	0	0	0	0	0
6	1	0,52	0,35	0,13	0,38	0,50	0,33	0,42	0,35	0,47	0,24	0,30	0,39	0,28	0,33
	2	0,30	0,47	0,35	0,33	0,20	0,14	0,37	0,25	0,10	0,33	0,30	0,28	0,22	0,48
	3	0,15	0	0,30	0,29	0,20	0,20	0,12	0,15	0,10	0,14	0,10	0,06	0,17	0,05
	4	0,03	0,18	0,22	0	0,10	0,33	0,09	0,25	0,33	0,29	0,30	0,28	0,33	0,14
8	1	0,26	0,53	0,22	0,48	0,59	0,62	0,67	0,80	0,91	0,52	0,50	0,72	0,56	0,48
	2	0,74	0,47	0,78	0,52	0,41	0,38	0,33	0,20	0,09	0,48	0,50	0,28	0,44	0,52
9	1	0,93	0	0,91	0,90	0,82	0,95	0,88	0,05	0,24	0	0	0,11	0,39	0,33
	2	0,07	1	0,09	0,10	0,18	0,05	0,12	0,95	0,76	1	1	0,89	0,61	0,67
11	1	0,74	1	0,96	0,90	0,35	0,76	0,71	0	0,09	0	0	0	0	0
	2	0,26	0	0,04	0,10	0,65	0,24	0,29	1	0,91	1	1	1	1	1
12	1	0,70	0,29	0,22	0,67	0,35	0,86	0,54	0	0,10	0,10	0,25	0,11	0,22	0,24
	2	0,30	0,71	0,78	0,33	0,65	0,14	0,46	1	0,90	0,90	0,75	0,89	0,78	0,76
13	1	0,93	0,82	0,87	0,71	0,71	0,81	0,96	0,95	0,91	0,90	0,83	0,78	0,83	0,81
	2	0,07	0,18	0,13	0,29	0,29	0,19	0,04	0,05	0,09	0,10	0,17	0,22	0,17	0,19
15	1	0,81	0,76	0,61	0,71	0,82	0,29	0,50	0,15	0,29	0,52	0,42	0,39	0,78	0,76
	2	0,19	0,24	0,39	0,29	0,18	0,71	0,50	0,85	0,71	0,48	0,58	0,61	0,22	0,24
16	1	0,59	0,94	0,57	0,48	0,65	0,71	0,67	0,65	0,62	0,86	1	0,28	0,89	0,95
	2	0,41	0,06	0,43	0,52	0,35	0,29	0,33	0,35	0,38	0,14	0	0,72	0,11	0,05

Установлено, что реже всех встречается фен 2 признака №1 – в 50% исследованных выборок. Наименьшее число фенов (16 из 20 возможных вариантов) определено в выборке Joniškis, что, по всей вероятности, связано с наиболее поздним происхождением данной субпопуляции (фаза Северной Литвы). Самое же раннее происхождение у субпопуляции Puvočiai №1.

Наибольшая частота определена у фена 1 признака №13 – в 85% всех выборок. Наибольшая частота (0,96) данного фена определена в выборке Rusnė, что, очевидно, обусловлено географическим положением (долгой изоляцией) данной территории и влиянием комплекса эпигенетических факторов.

Кластерный анализ комплекса неметрических признаков по критерию I свидетельствует о том, что выборка Puvočiai №1 наиболее отдалена от других (рис. 5).

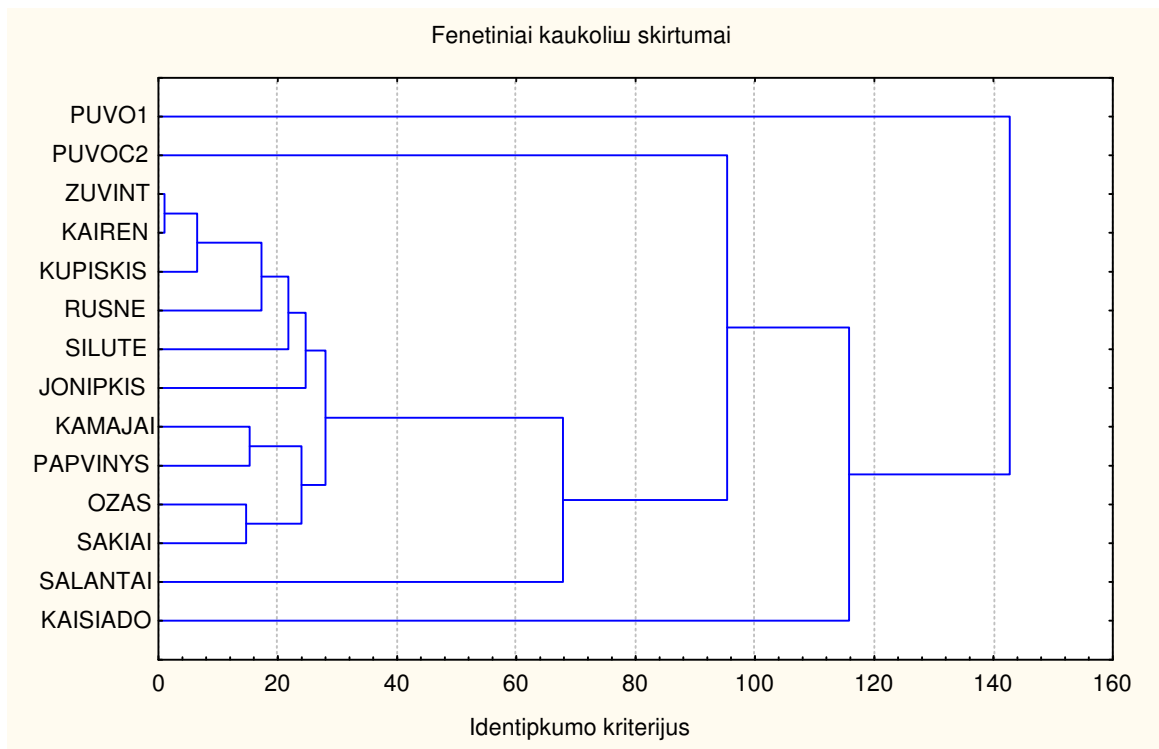


Рисунок 5. Фенетические расстояния между выборками по критерию I.

Территория Puvocių №1 относится к самому раннему Grūdų стадийному комплексу последнего оледенения Nemunas, а дегляциация началась примерно 19 тыс. лет назад. Следовательно, наибольшая фенетическая обособленность выборки, по всей видимости, обусловлена самым ранним формированием данной субпопуляции, а также влиянием ныне существующих природных факторов, таких как структура почвы (низкое количество гумуса и наиболее сильная глубина промерзания), наибольший годовой радиационный баланс. Кроме того, данную территорию от других исследуемых местностей отделяют 3 довольно большие реки Литвы (Нямунас, Нерис и Мяркис).

Выше изложенные результаты отражают очевидное влияние оледенения на фенетическую дифференциацию субпопуляций. Оледенение обусловило начало формирования фенетической структуры кротов, которое продолжается и ныне, находясь под влиянием комплекса абиотических и биотических факторов.

4.3. Морфометрические исследования кротов (*Talpa europaea* L.) в Литве

Для определения морфологической изменчивости черепа и тела кротов анализировались выборки из 14 географически отдаленных точек Литвы. Измерено 140 черепов кротов. Достоверные половые различия получены по двум признакам: ДВКЗ ($p=0,0001$) и МШ ($p=0,002$). Черепа самцов крупнее, чем у самок. Величины промеров черепов оказались несколько меньше по сравнению с данными, представленными Б.С. Юдиным (1989) и приведенными в книге «Фауна Литвы. Млекопитающие» (1988).

В нижней части дендрограммы, построенной на основе кластерного анализа, выделяются 2 блока, один из которых представлен выборками из Šilutė и Rusnė, а другой – 12 морфометрически близкими выборками (рис. 6).

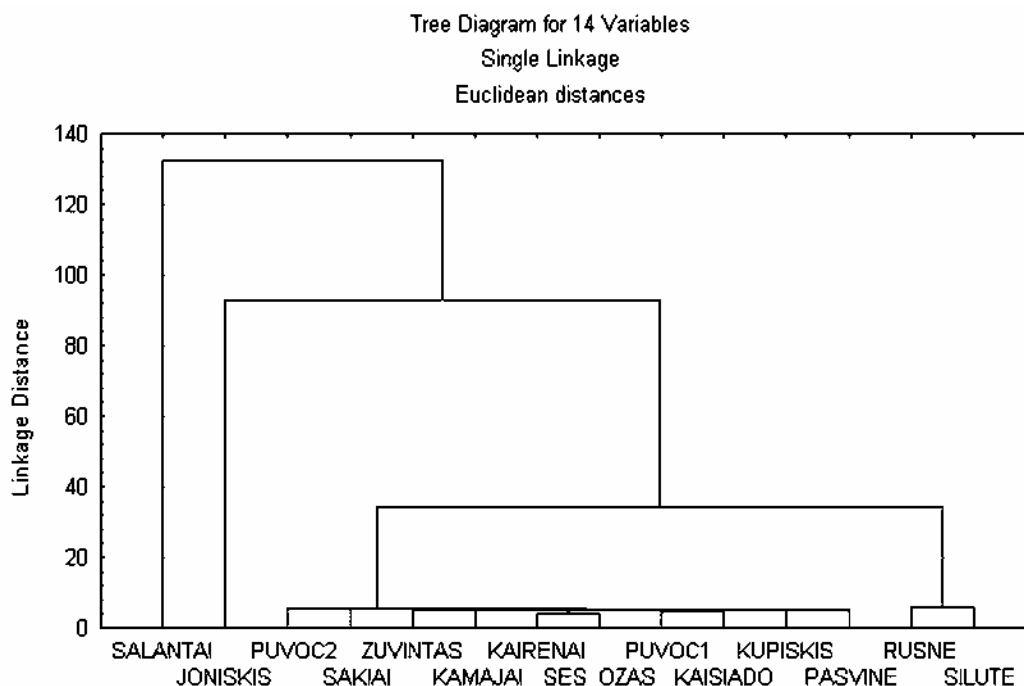


Рисунок 6. Евклидовы расстояния между выборками по комплексу морфометрических параметров черепа кротов.

Схожесть выборок Šilutė и Rusnė наблюдалась также по феногенетическим параметрам (разд. 4.1 и 4.2), что объясняется действием исторических и ныне существующих факторов. В данных местностях преобладают почвы со средним количеством гумуса, а $pH=5,5$ и меньше. В местностях Šeškinės Ozas и Kairėnai $pH=4,5-5,5$, в Vilūnai и Puvočiai №1 $pH=5,3-6,3$. Отдельный кластер составляют Žuvintas и Šakiai, что обусловлено географическим положением данных местностей, которые от остальных отделены природным барьером – рекой Нямунас. Явная обособленность наблюдается в выборке Joniškis. Данная местность относится к последней Северной фазе оледенения Nemunas и подверглась самой поздней дегляциации (Gaigalas, 1992; Česnulevičius, 1996). Наибольшая морфометрическая дистанция от всех остальных определена в выборке из Salantai, где наблюдается наибольшая химическая нагрузка на территории Литвы (Lietuvos dirvožemiai, 2001).

В четырнадцати исследуемых выборках определены значения параметров тела (Q, L, C, P) кротов. Самцы и самки достоверно отличались по двум морфометрическим параметрам тела: весу Q ($p=0,013$) и длине L ($p=0,0001$), а по длине хвоста C ($p=0,14$) и ступни P ($p=0,48$) достоверных различий не обнаружено. Размеры тела самцов больше, чем у самок. Большинство выборок достоверно отличалась по параметрам L, C и P. По параметру Q достоверно различается лишь небольшое количество выборок.

Достоверной корреляции между значениями морфометрических параметров тела кротов и географическим расстоянием между исследованными выборками в геохронологическом пространстве не установлено ($r=0,06$; $p>0,05$). Морфологические параметры тела кротов *Talpa europaea* в Литве не отражают филогенетических связей между исследованными группировками, так как не наблюдается взаимосвязи между значениями проанализированных параметров как у отдельных особей, так и на уровне всей группировки. Однако следует отметить целесообразность проведения как внутривидового, так и межвидового, анализа кротов по каждому отдельному исследованному морфометрическому параметру тела и определения возможных морфологических различий между географически отдаленными выборками.

4.4. Особенности экологии и биологии кротов

Половая структура локальных группировок кротов в Литве характеризуется преобладанием числа самцов (61,6%) над самками, за исключением выборок Joniškis (33,3) % и Puvočiai №1 (44,4 %) (рис. 7).

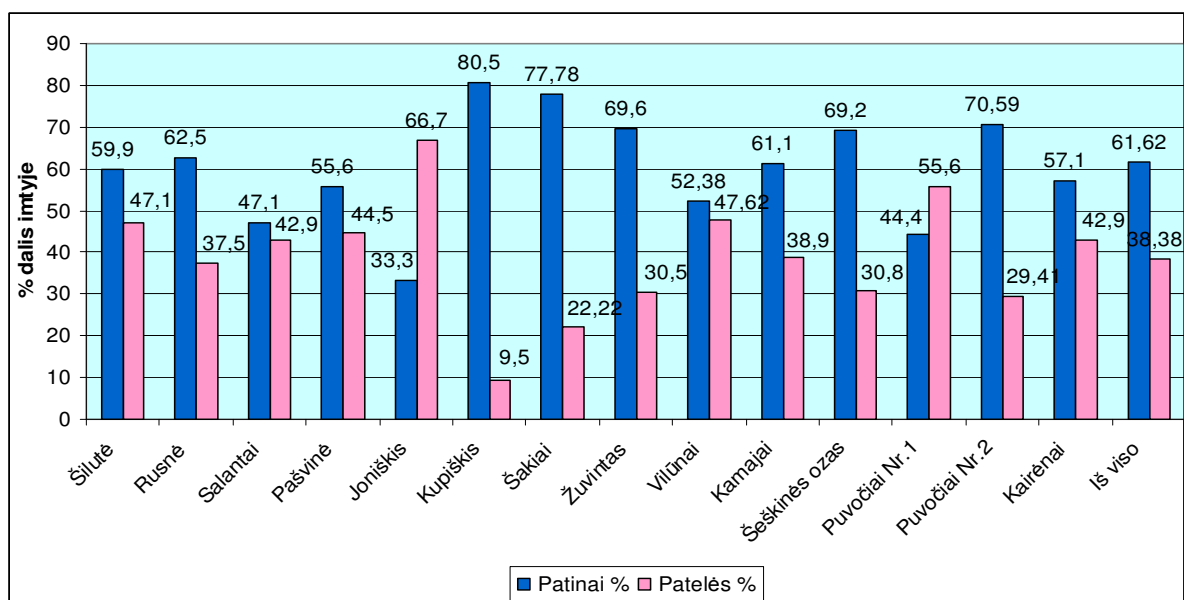


Рисунок 7. Половой состав кротов в (%) в отдельных выборках на территории Литвы. Темные столбцы – самцы, светлые – самки.

Для увеличения эффективности отлова кротов рекомендуется работать в перчатках и некоторое время подержать капканы в земле. Успех отлова зависит от места ловли – наибольшее число особей отловлено в ходах на лесных тропинках с твердым грунтом. Линька во всех выборках из Литвы наблюдалась с апреля по август. Шкура самцов более плотная, чем у самок, а шерстный покров гуще. Аномалии окраски шкурок кротов в Литве отмечены у 2,5% исследованных особей. В пищевом рационе преобладают дождевые черви. У кротов отмечено явление каннибализма. На смертность кротов наибольшее влияние оказывает засуха. Установлено, что кроты на территории Литвы размножаются 2 раза в год.

4.5. Уточнение систематического ранга кротов рода *Asioscalops*

Систематика подсемейства настоящих кротов *Talpinae* до сих пор в полной мере не разработана. Таксономические отношения в этой группе достаточно проблематично прояснить на основе лишь морфометрических и, в частности, краниометрических данных из-за малого уровня дифференциации в этой древней группе млекопитающих (Строганов, 1948). В частности, одним из наиболее спорных вопросов является выделение в отдельный род сибирского крота (*Asioscalops* Stroganov, 1941) и выведение его из рода *Talpa*. Такое выделение предложил крупный российский систематик С.У. Строганов. Эта идея нашла поддержку другого авторитетного специалиста по отряду насекомоядных Б.С. Юдина в последние годы его жизни (Юдин, 1989).

Упомянутые и некоторые другие авторы отмечают наличие дифференцирующих черт, достигающих родового уровня, среди кротов, относимых ими к разным родам – *Talpa* и *Asioscalops*. Речь идет о наличии ряда четких морфометрических отличий, включая, в частности, длину хвоста и верхнего зубного ряда (Строганов, 1941, 1948; Юдин, 1989), строение таза и *glans penis* (Строганов, 1948; Юдин, 1989), а также об уникальном среди насекомоядных млекопитающих явлении – эмбриональной диапаузе, встречающейся только у представителей *Asioscalops* (Юдин, 1989; Sandel, 1990; Mead, 1993). Отмечается также характерный признак сибирского крота – существенное различие в размерах тела между самцами и самками, т.е. значительно большая по сравнению с обыкновенным кротом выраженность полового диморфизма по этому показателю (Сыроечковский, Рогачева, 1980). Однако до сих пор наиболее общим (Гуреев, 1979; Gorman, Stone, 1990) является представление о том, что эти формы не представляют собой ничего большего, чем отдельные виды рода *Talpa* или даже подвиды обыкновенного крота *T. europaea* (иногда их даже не подразделяют на подвиды).

Мы считаем, что и на современном уровне морфологический анализ остается базовым в таксономии, но при этом относительно новые статистические методы обработки и сравнения материала, в частности, дисперсионный анализ и методы многомерной статистики могут оказать существенную помощь в подобном исследовании. Целью работы была проверка с помощью современных статистических методов достаточности оснований для выделения сибирского крота в отдельный род. В качестве внешней контрольной группы по отношению к обыкновенному и сибирскому кротам выбраны представители хорошо дифференцированного рода мопер *Mogera*.

Для выделения диагностических характеристик применен анализ ANOVA, где в качестве группирующего фактора выбран «род», а в качестве зависимой переменной – средние по выборкам значения соответствующих индексированных показателей. Индексы (%) вычисляли как отношение С, Р и КБД к L, остальные черепные промеры – к КБД. Проанализированные признаки (индексы), представленные в порядке уменьшения значимости критерия Фишера ($F_{2,6}$), таковы: $iCШ$, $iДВЗР$, iC , iP , $iКБД$, $iНШЧ$, $iПШ$, $iНВЧ$ (табл. 3). Два последних показателя не демонстрируют достоверного влияния на

группирующий фактор и на основании этого признаны недиагностическими с исключением из дальнейшего рассмотрения. Четыре из оставшихся показателей оказались дифференцирующими для родов *Talpa* и *Asioscalops* (тест LSD): *iC* ($p=0,03$); *iP* ($p=0,02$); *iКБД* ($p=0,03$), *iДВЗР* ($p=0,0008$). Значения всех четырех индексов оказались выше у рода *Talpa*, что находится в согласии с ранее установленными зависимостями (Строганов, 1941, 1948; Юдин, 1989).

Индивидуальные значения индексов означенных показателей были нормированы относительно средних значений в величинах стандартного отклонения по каждой из девяти исследованных выборок (собственные и музейные материалы, представляющие виды и подвиды трех родов) и подвергнуты факторному анализу. С применением вычленения факторов методом главных компонент и с последующим вращением их методом «varimax normalized» были выделены два главных фактора. В качестве критического значения нагрузки на фактор выбрано значение 0,5. Результаты факторного анализа представлены в табл. 3.

Таблица 3. Факторный анализ индексов габитуальных и краниометрических показателей кротов.

Индексы	Значения критерия Фишера ($F_{2,6}$)	Нагрузки на факторы	
		Фактор 1, «экстерьер»	Фактор 2, «форма черепа»
Длины хвоста (<i>iC</i>)	6,6	+0,54	–
Длины задней ступни (<i>iP</i>)	6,3	+0,79	–
Кондилобазальной длины (<i>iКБД</i>)	3,9	+0,89	–
Длины верхнего зубного ряда (<i>iДВЗР</i>)	25,3	+0,84	+0,52
Скуловой ширины (<i>iСШ</i>)	56,9	–	+0,93
Наибольшей ширины черепа (<i>iНШЧ</i>)	2,6	–	+0,91
Предглазничной ширины (<i>iПШ</i>)	1,0	–	–
Наибольшей высоты черепа (<i>iНВЧ</i>)	0,5	–	–

Нагрузку на Фактор 1 (в порядке уменьшения вклада) дали следующие показатели: *iКБД*, *iДВЗР*, *iP*, *iC*. За исключением *iДВЗР* все индексы отражают внешние, габитуальные, пропорции, поэтому первый главный фактор интерпретирован как «экстерьер». На Фактор 2 дали нагрузку следующие показатели: *iСШ*, *iНШЧ*, *iДВЗР*. Индексы являются краниальными, поэтому этот фактор интерпретирован как «форма черепа».

Выделенные факторы оказались дифференцирующими по выделенным родам (рис. 8): Фактор 1 («экстерьер») – ANOVA: $F_{2,6}=25,5$, $p=0,001$, тест LSD

для частных различий – *Talpa* – *Asioscalops* $p=0.0004$, *Mogera* – *Asioscalops* $p=0,02$, *Mogera* – *Talpa* $p=0,02$; Фактор 2 («форма черепа») – $F_{2,6}=13,9$, $p=0,006$, *Talpa* – *Asioscalops* n.s., *Mogera* – *Asioscalops* $p=0,003$, *Mogera* – *Talpa* $p=0,003$.

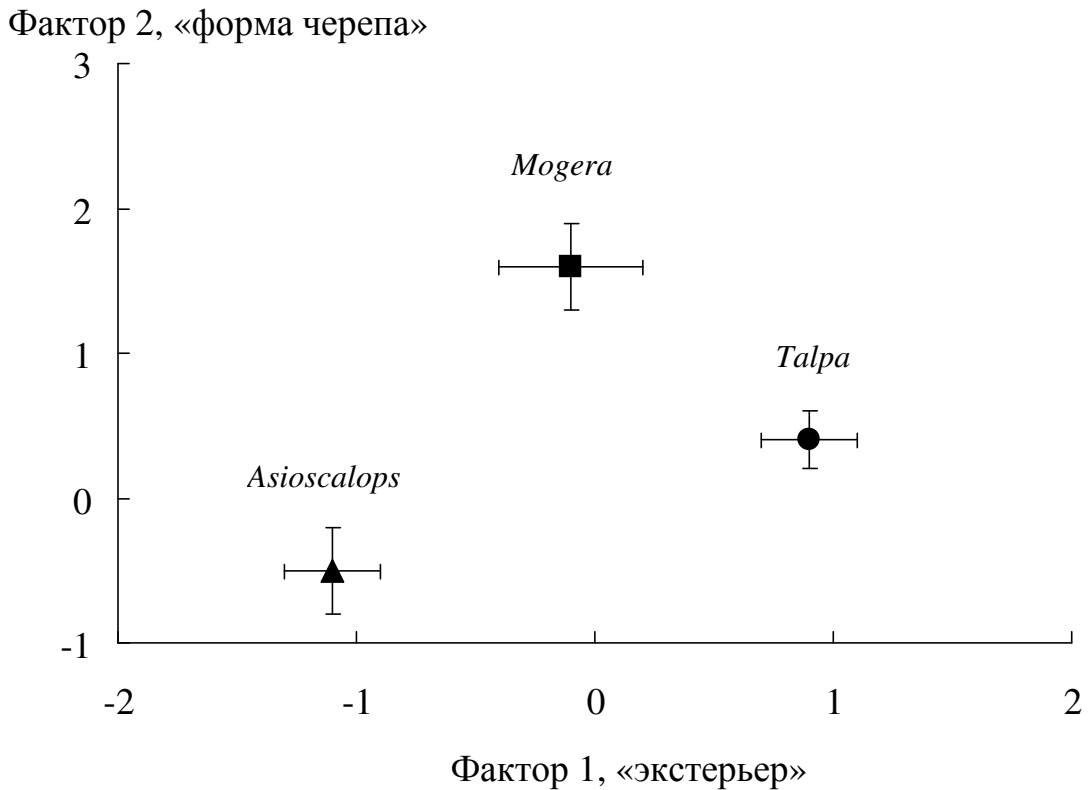


Рисунок 8. Центроиды (\pm SEM) родов кротов в координатах двух факторов.

Факторы 1 и 2 использованы для кластерного анализа с применением правила «complete linkage amalgamation». Вычисленные евклидовы расстояния представлены в процентах ($D_{\text{link}}/D_{\text{max}}$) расстояния между точкой отделения рода *Mogera* от ветви *Talpa/Asioscalops* (рис. 9).

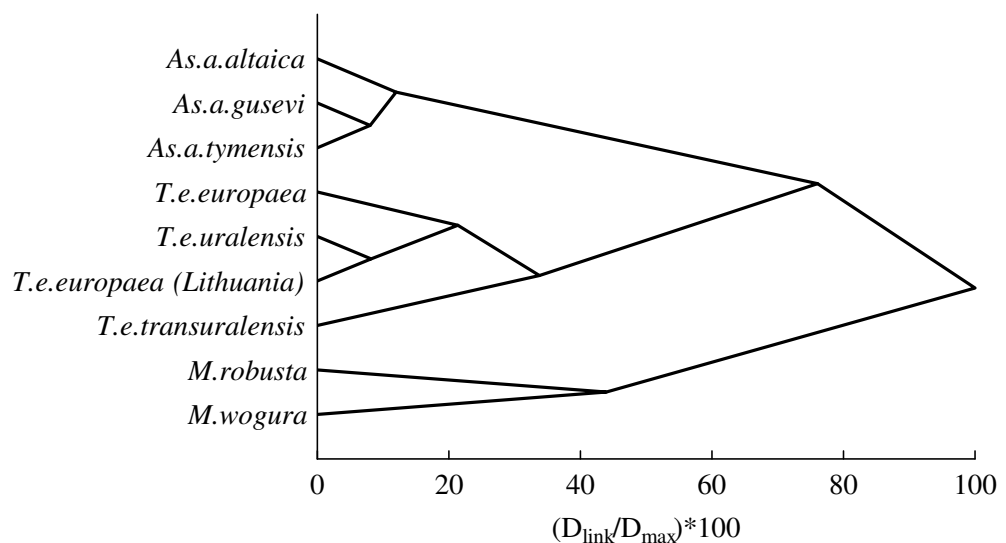


Рисунок 9. Кластерный анализ видов и подвидов кротов.

Кластеры *Talpa* и *Asioscalops* разделились между собой на расстоянии около 75% общей дистанции. Род *Mogera* подразделился на виды на расстоянии 45%. Зона подразделения подвидов в родах *Talpa* и *Asioscalops* покрывает расстояние от 7% до 20%, за исключением *T. e. transuralensis*, отделившегося от ствола европейских кротов на расстоянии 35%.

Полученные нами данные свидетельствуют в пользу того, что все три рода кротов, населяющих территорию России и Литвы, хорошо различаются между собой как по ряду метрических, габитуальных и краниальных признаков, так и по комплексным показателям. Дистанция разделения кластеров родов *Asioscalops* и *Talpa* сопоставима с отделением рода *Mogera* от общего ствола и значительно превышает дистанцию подразделения видов и подвидов внутри обозначенных родов. Такая картина подразделения вполне соответствует идеям С.У. Строганова (1941, 1948) и Б.С. Юдина (1989) и результатам генетических исследований, выполненных сравнительно недавно японскими исследователями (Tsuchiya et al., 2000; Shinohara et al., 2003, 2004a, b).

Очевидно, в частности, что сибирский крот достаточно давно живет «независимой жизнью» и, несмотря на сохранение общих для всех родственных кротов консервативных признаков, выработал ряд специфических адаптаций и других особенностей, которые могут характеризовать его как самостоятельный род в подсемействе Talpinae.

ВЫВОДЫ

1. Для субпопуляций кротов *Talpa europaea* на территории Литвы характерен мозаичный тип фенетической изменчивости. Полученные данные отражают определенную независимость морфологической, фенетической и молекулярно-генетической эволюции кротов.
2. Популяционная структура кротов в Литве обусловлена влиянием комплекса природных факторов. При этом морфологические дистанции между субпопуляциями обусловлены действием ныне существующих факторов (структура почвы, климатические условия), а фенетические – хронологией исторических изменений ландшафта (ледник, бассейны рек, горные массивы).
3. Дифференциация субпопуляций кротов Литвы свидетельствует о влиянии на формирование их фенетической и генетической структуры ледника Nemunas. Показано наиболее раннее происхождение субпопуляции в Puvočiai №1 и наиболее позднее – в Joniškis.
4. Установлены некоторые биологические особенности кротов в Литве: преобладание в большинстве выборок доли самцов, связанное, возможно, с их большей активностью, двукратное в течение года вступление зверьков в размножение. Определены сроки линьки, основные причины смертности, частота встречаемости аберрантных в отношении окраски шерстного покрова особей.
5. На основе многомерного анализа габитуальных и краниометрических показателей установлена отчетливая дифференциация представителей трех родов кротовых – *Talpa*, *Asioscalops* и *Mogera*, свидетельствующая в пользу родовой самостоятельности сибирского крота *Asioscalops altaica*, предложенной С.У. Строгановым (1948).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Стародубайте М.**, Потапов М.А. Многомерный анализ морфометрических показателей подтверждает родовую самостоятельность сибирского крота (gen. *Asioscalops* Stroganov, 1941) // Вестник Красноярского государственного университета. – 2006. – Вып. 6. – С. 26–30.
2. **Стародубайте М.**, Сруога А., Буткаускас Д. Изоферментный анализ и некоторые особенности экологии крота (*Talpa europaea* L.) // Актуальные проблемы экологии: Мат-лы III Междунар. науч.-практ. конф. – Караганда: Изд-во КарГУ, 2004. – Ч. 1. – С. 218–219.
3. **Стародубайте М.**, Сруога А., Буткаускас Д., Мозалене Е., Паулаускас А. Изоферментный анализ и некоторые особенности экологии крота (*Talpa europaea* L.) в Литве // Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН: Тез. докл. (Новосибирск, 15 – 22 сентября 2004 г.). – Новосибирск: ООО «Талер-Пресс», 2004. – С. 329.
4. Paulauskas A., **Starodubaitė M.** Isoenzyme analysis of European mole (*Talpa europaea* Linnaeus) from Lithuania // Acta Zoologica Lituanica. – 2003. – V. 13, №3. – P. 299–305.
5. **Starodubaitė M.** Genetic variability of the Common mole (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) in Lithuania // Conference “Molecular ecology, evolution and systematics” (University of Vytautas Magnus, Vilnius University, Lithuanian Veterinary Academy, April 20 – 23, 2002, Birštonas, Lithuania). – Birštonas: University of Vytautas Magnus, 2002. – P. 38.
6. **Starodubaitė M.** Kurmio (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) biologijos ypatumai [The biology of the Common mole (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758)] // Jaunųjų mokslininkų konferencija “Gyvūnų ekologija – 2” (Vilniaus Ekologijos institutas, 2000 m. gegužės 25 – 26 d., Vilnius). – Vilnius: Vilniaus Ekologijos institutas, 2000. – P. 32–33.
7. **Starodubaitė M.** Kurmio (*Talpa europaea*) kūno ir kaukolės morfometrija Lietuvoje // Theriologia Lituanica. – 2004. – №4. – P. 33–38.
8. **Starodubaitė M.** Kurmių (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) genetiniai tyrimai Lietuvoje [Genetic variability of the Common mole (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) in Lithuania] // Jaunųjų mokslininkų konferencija “Gyvūnų ekologija – 3” (Vilniaus Ekologijos institutas, 2001 m. gegužės 24 – 25 d., Vilnius). – Vilnius: Vilniaus Ekologijos institutas, 2001. – P. 7.
9. **Starodubaitė M.**, Sruoga A., Butkauskas D., Paulauskas A., Potapov M. Genetic variability of the Common Mole (*Talpa europaea*) in different regions of Lithuania // 6th Baltic Theriological Conference (Latvian Theriological Society, November 11 – 15, 2005, Kempeni, Latvia). – Kempeni: Latvian Theriological Society, 2005. – P. 52.