

УДК 599.363

## ВЕКОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БУРОЗУБОК (*SOREX*, EULIROTYRHLA) ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ В ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНОЕ ВРЕМЯ

© 2017 г. В. Е. Омелько<sup>1</sup>, С. К. Холин<sup>2</sup>

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

<sup>1</sup>e-mail: valry@inbox.ru,

<sup>2</sup>e-mail: h.axyridis@mail.ru

Поступила в редакцию 27.10.2015 г.

Показан тренд изменений морфометрических параметров нижней челюсти семи видов бурозубок Южного Сихотэ-Алиня (*Sorex mirabilis*, *S. gracillimus*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *S. daphaenodon*, *S. roboratus*, *S. tundrensis*) в позднечетвертичном времени (поздний плейстоцен–голоцен–современность). В каргинском интерстадиале размеры челюсти были сопоставимы с современными, во время сартанского оледенения уменьшились, в голоцене (по промерам субфоссильного материала) существенно увеличились, после чего к современности несколько уменьшились. У разных видов отдельные параметры могут иметь видоспецифические отклонения от этого тренда.

**Ключевые слова:** *Sorex*, нижняя челюсть, морфометрическая изменчивость, Сихотэ-Алинь, четвертичный период

**DOI:** 10.7868/S0044513416120102

При изучении различных видов млекопитающих неоднократно отмечалось, что на протяжении геологического времени они претерпевают морфометрические и морфотипические изменения. Это укладывается в понятие “вековой изменчивости” и соответствует историческому масштабу времени, охватывающему различные состояния популяций на уровне внутривидовых категорий (Смирнов и др., 1990). Такие изменения наиболее полно описаны для копытных, хищных, грызунов (Паавер, 1965; Kurtén, 1965; Смирнов, Попов, 1979; Смирнов, 1984; Смирнов и др., 1990; Фадеева, Смирнов, 2008; Гасилин и др., 2008; Гасилин, 2009 и др.). Однако изучение изменчивости в прошлом у землероек ограничено единичными работами. Для рода *Anurosorex* показаны изменения размеров и морфотипических показателей в период поздний миоцен–поздний плейстоцен–современность (Sun, 2006). Рассмотрены изменения размеров и пропорций нижней челюсти бурозубок (род *Sorex*) Евразии четвертичного периода (Межжерин, 1971). Приведены предварительные данные по изменениям размеров нижней челюсти бурозубок (род *Sorex*) Южного Сихотэ-Алиня в позднечетвертичное время (Панасенко, Холин, 2013). Для *Crocidura shantungensis* Miller 1901 показаны изменения размеров в период времени поздний плейстоцен–голоцен–современность (Панасенко, Холин, 2011). Целью настоящей работы является изучение вековой изменчивости бурозубок рода *Sorex* Южного Сихотэ-Алиня в позднечетвертичное время.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использован палеонтологический материал из многослойного местонахождения – пещеры Медвежий Клык. Описание пещеры, материала и возраста отложений были приведены ранее (Панасенко, Тиунов, 2010). Возраст отложений превышает 43 тыс. лет. Материал представлен шестью выборками из пещерных отложений, которые относятся к двум климатическим этапам позднего плейстоцена (описанным для Дальнего Востока (Короткий и др., 1996, 1997)) и к голоцену (табл. 1).

Выборки 1 и 2, условно названные нами “ранний интерстадиал” и “поздний интерстадиал”, относятся к теплым фазам черноручьинского этапа (50–43 и 43–33 тыс. лет назад соответственно). Черноручьинский этап характеризуется общим смягчением климата на фоне чередования теплых и холодных фаз (Короткий и др., 1996, 1997) и соответствует каргинскому мегаинтерстадиалу, выделяемому для Сибири (Величко, Фаусова, 2009).

Выборка 3 “доледниковье” относится к последней фазе елово-пихтовых и елово-лиственнично-березовых лесов черноручьинского этапа (24–21 тыс. лет назад), которая соответствует прогрессирующему похолоданию климата с довольно резкими сменами растительности (Короткий и др., 1996). Эта фаза, являющаяся началом последнего плейстоценового похолодания по шкале, принятой для Сибири, относится к сартанскому оледенению. Выборка 4, названная

Таблица 1. Палеонтологический материал

№ выборки	Время	Возраст, тыс. лет назад	Глубина отложений пещеры Медвежий Клык, см	Количество материала, экз.						
				<i>S. caecutiens</i>	<i>S. minutissimus</i>	<i>S. roboratus</i>	<i>S. mirabilis</i>	<i>S. tundrensis</i>	<i>S. daphaenodon</i>	<i>S. gracillimus</i>
1	Ранний интерстадиал	>43	463–520	43	33	4	1	1	1	1
2	Поздний интерстадиал	43–33	233–318	51	58	13	9	2	2	3
3	Доледниковье	33–21	166–233	49	26	38	–	2	3	–
4	Послеледниковье	15–13	83–156	12	3	71	8	5	10	1
5	Первая половина голоцена	8–6	58–83	59	19	2	22	–	–	–
6	Вторая половина голоцена	5–2	13–53	14	17	–	25	–	1	4
	Всего экз.	–	–	228	156	128	65	10	17	9

“постледниковье”, относится к фазе березово-лиственничных лесов и ерниково-ольховниковых ассоциаций партизанского этапа, в это время усиливается похолодание климата и несколько увеличивается влажность климата на рубеже 15–13 тыс. лет назад (Короткий и др., 1996). По шкале, принятой для Сибири, она также относится к сарганскому оледенению (Величко, Фаусова, 2009).

Выборки 5 и 6 относятся к голоцену, это время характеризуется глобальным потеплением климата. Подразделение материала на “первую половину голоцена” и “вторую половину голоцена” оказалось довольно условно и основано только на литологических особенностях отложений, на основе фаунистических данных выделить фазы голоцена не удалось (Панасенко, Тиунов, 2010).

Всего при раскопках было обнаружено девять видов бурозубок из рода *Sorex* – *S. mirabilis* Ognev 1937, *S. unguiculatus* Dobson 1890, *S. gracillimus* Thomas 1907, *S. caecutiens* Laxmann 1788, *S. isodon* Turov 1924, *S. minutissimus* Zimmermann 1780, *S. daphaenodon* Thomas 1907, *S. roboratus* Hollister 1913, *S. tundrensis* Merriam 1900 (Панасенко, Тиунов, 2010; Панасенко, 2011). В анализ изменчивости были включены только семь, поскольку два вида (*S. isodon* и *S. unguiculatus*) возможно определить только по верхней челюсти, а анализ проводился на основе нижней челюсти, по которой данные виды не различаются. Остальные виды были включены в анализ в зависимости от наличия материала в пробах, что в свою очередь зависело от того, обитали они в то или иное время на данной территории или нет. В связи с этим, при анализе размерных характеристик для одних видов (*S. caecutiens*, *S. minutissimus*) были получены данные для всего рассматриваемого временного интервала, для других (*S. roboratus*, *S. mirabilis*) имелись данные только для отдельных временных отрезков. Для видов, представленных немногочисленными находками (*S. tundrensis*, *S. daph-*

*aenodon*, *S. gracillimus*) получены лишь предварительные данные.

Современный материал, с которым сравнивались ископаемые представители, собран на территории юга Дальнего Востока. В работе использованы коллекционные материалы лаборатории териологии Биолого-почвенного института ДВО РАН, Зоологического музея МГУ им. Ломоносова, Зоологического института РАН: *S. caecutiens* 25 экз. (БПИ), *S. minutissimus* 37 экз. (БПИ, ЗИН), *S. roboratus* 20 экз. (БПИ, Зоологический музей МГУ), *S. mirabilis* 15 экз. (БПИ, Зоологический музей МГУ), *S. tundrensis* 5 экз. (БПИ), *S. daphaenodon* 24 экз. (БПИ), *S. gracillimus* 20 экз. (БПИ).

Определение возраста землероек в палеонтологическом материале возможно только по степени стертости зубов, но поскольку зубы присутствуют далеко не у всех экземпляров, то и возраст удается определить не всегда. В связи с этим сформированные выборки палеонтологического материала получились смешанными по возрасту. В выборки современных бурозубок также были включены особи разного возраста.

Промеры нижней челюсти осуществлялись по оригинальной схеме (рис. 1). Такой набор промеров был отобран с учетом сохранности палеонтологического материала и наиболее частых повреждений. Промеры затрагивают те части челюсти, которые реже повреждаются. Зубы не промерялись, поскольку почти в половине случаев они были утрачены, а кроме того, они сильно подвержены возрастной изменчивости. Данные промеры были успешно использованы нами в других работах (Панасенко, 2011; Панасенко, Холин, 2011, 2013). Фотографии и промеры челюстей сделаны на бинокуляре Stereomicroscope SteREO Discovery v. 12 при увеличении объектива 1.0× с помощью цифровой камеры Axio Cam HRC и программы Axio Vision 4.6.3. Выборки современных бурозубок представлены только целыми экземплярами, поэтому на них были выполнены все де-

сять промеров. Число промеров на палеонтологическом материале зависело от степени его сохранности.

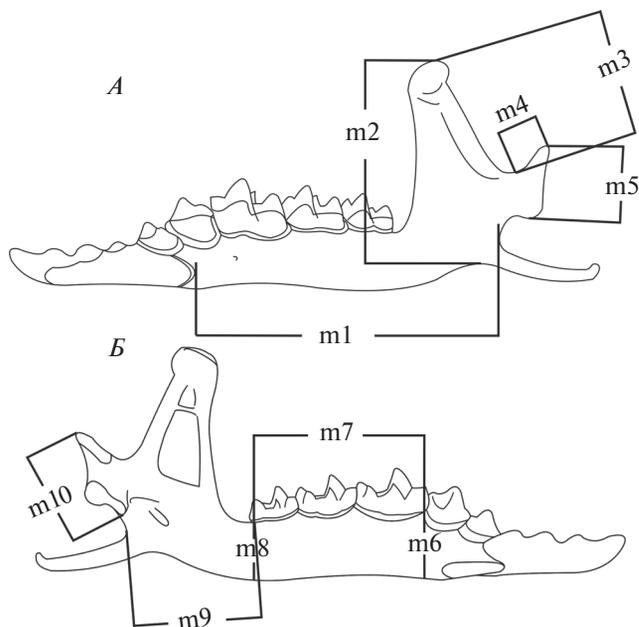
Статистический анализ основан на общепринятых в биологических исследованиях методах (Лакин, 1980; Пузаченко, 2004). После снятия промеров вычислялись их средние значения для отдельных выборок, стандартная ошибка и доверительный интервал. Проверка данных на тип распределения показала, что большинство признаков имеют нормальное распределение, поэтому был использован параметрический однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Расчеты выполнены с использованием программы STATISTICA 8.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Виды, встречающиеся на протяжении всего позднечетвертичного времени

Для *S. caecutiens* между разными выборками по большинству промеров отмечены статистически значимые различия ( $p < 0.005$ ), за исключением высоты венечного отростка ( $m3$ ,  $p = 0.099$ ) и ширины его основания ( $m9$ ,  $p = 0.47$ ) (табл. 2). Минимальные средние значения длины нижней челюсти ( $m1$ ) (рис. 2А) и зубного ряда ( $m7$ ) наблюдаются для выборок ледниковья, максимальные — для современных и голоценовых выборок, выборок интерстадиала. Значение длины сочленовного отростка ( $m10$ ) в выборке из доледниковья меньше, чем для остальных выборок, которые схожи между собой (в том числе и постледниковая выборка) (рис. 2А). Абсолютные минимальные и максимальные значения большинства промеров ископаемых экземпляров выходят за пределы таковых современных экземпляров. Абсолютные минимальные значения характерны для доледниковья, а максимальные — для первой половины голоцена.

Для *S. minutissimus* по результатам дисперсионного анализа также отмечены статистически значимые различия между разными выборками по большинству промеров ( $p < 0.002$ ), за исключением длины сочленовного отростка ( $m5$ ) и высоты нисходящей ветви ( $m8$ ) ( $p > 0.10$ ) (табл. 2). Средние значения всех промеров *S. minutissimus* из интерстадиала сопоставимы с промерами современных экземпляров. Голоценовые выборки по большинству промеров ( $m1$ ,  $m2$ ,  $m7$ ,  $m9$ ,  $m10$ ) имеют более высокие значения (рис. 2Б). Ледниковые выборки по большинству промеров ( $m1$ ,  $m2$ ,  $m3$ ,  $m7$ ,  $m10$ ) имеют меньшие значения (рис. 2Б). Для ширины основания восходящей ветви ( $m9$ ) значения современных и ледниковых выборок сопоставимы, а значения голоценовых и выборок интерстадиала — выше. Абсолютные минимальные и максимальные значения в ископаемом матери-



**Рис. 1.** Схема промеров нижней челюсти. Латеральная сторона (А):  $m1$  — длина нижней челюсти,  $m2$  — высота восходящей ветви,  $m3$  — высота венечного отростка,  $m4$  — длина плеча сочленовного отростка,  $m5$  — длина сочленовного отростка. Медиальная сторона (Б):  $m6$  — высота нисходящей ветви между предкоренным и первым коренным,  $m7$  — альвеолярная длина зубного ряда  $M_1-M_3$ ,  $m8$  — высота нисходящей ветви в конце зубного ряда,  $m9$  — ширина основания восходящей ветви,  $m10$  — длина сочленовного отростка.

але выходят за пределы значений современных экземпляров. Крайние значения большинства промеров зафиксированы в голоцене.

### Виды, отсутствующие в отдельные интервалы времени

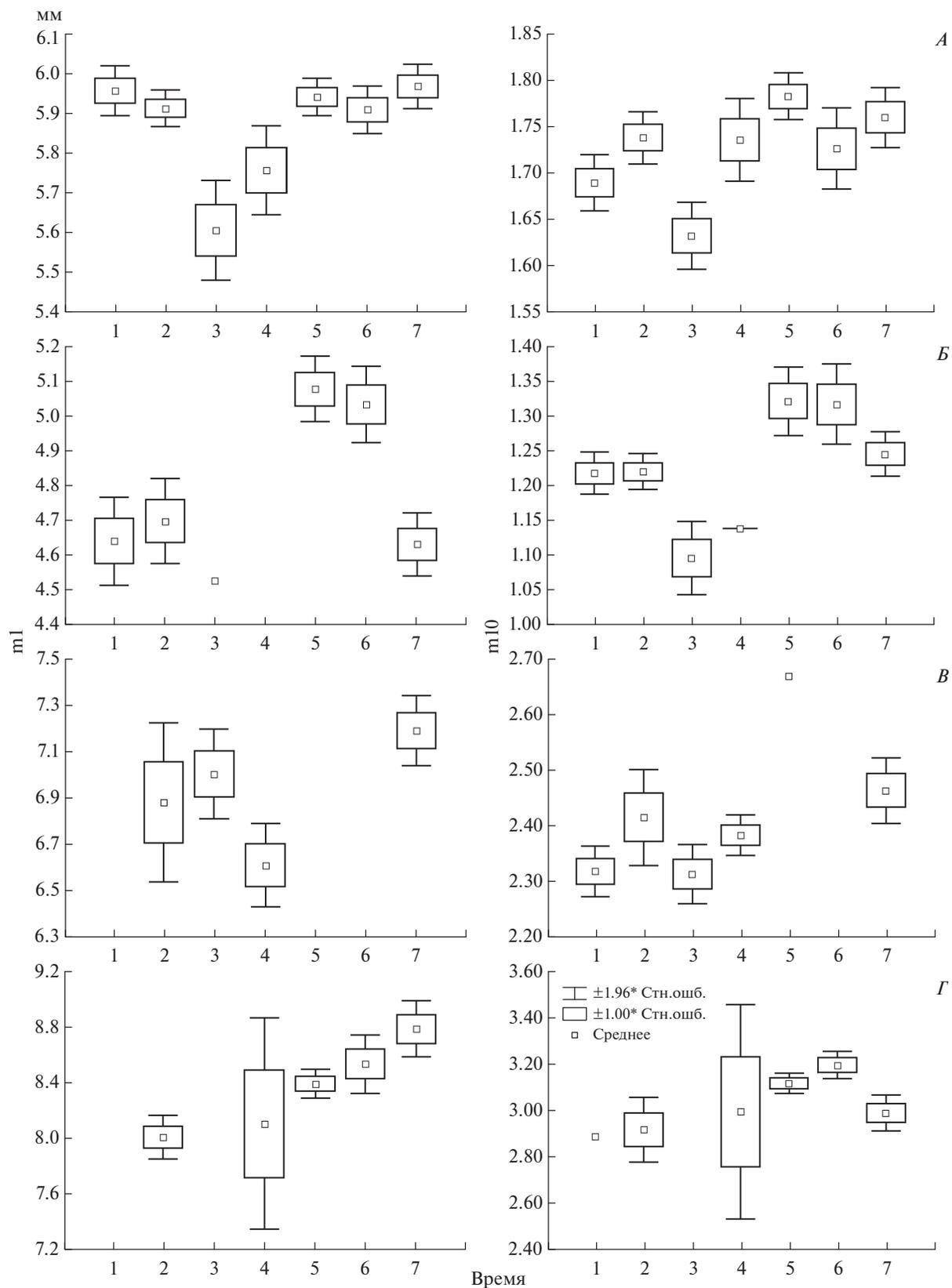
Для *S. mirabilis* нет материала из доледниковья, поскольку в это время данный вид отсутствовал на исследуемой территории, а для *S. roboratus* по той же причине нет материала из первой половины голоцена (табл. 2).

Для *S. mirabilis* по результатам дисперсионного анализа отмечены статистически значимые различия между выборками по большинству промеров ( $p < 0.05$ ), за исключением высоты нисходящей ветви ( $m6$ ) и ширины основания восходящей ветви ( $m9$ ) ( $p > 0.10$ ). Для длины нижней челюсти ( $m1$ ) (рис. 2Б), высоты восходящей ветви ( $m2$ ), длины зубного ряда ( $m7$ ) наблюдается последовательное увеличение значений в период от интерстадиала к современности. Для промеров, характеризующих длину сочленовного и венечного отростков ( $m3$ ,  $m5$  и  $m10$ ), значения от интерстадиала к голоцену постепенно растут, а к современности опять уменьшаются до значений ин-

**Таблица 2.** Промеры ( $x \pm m$ ) нижней челюсти ископаемых и современных *Sorex* и результаты анализа ANOVA

Про- мер	Плейстоцен				Голоцен		Современ- ность	ANOVA		
	1	2	3	4	5	6		F	df	p
<i>S. caecutiens</i>										
m1	5.96 ± 0.03	5.92 ± 0.02	5.61 ± 0.06	5.76 ± 0.06	5.94 ± 0.02	5.91 ± 0.03	5.97 ± 0.03	8.50479	179	<0.00001
m2	3.83 ± 0.02	3.82 ± 0.02	3.80 ± 0.02	3.84 ± 0.03	3.86 ± 0.01	3.85 ± 0.02	3.92 ± 0.03	3.22577	241	0.00457
m3	2.36 ± 0.02	2.34 ± 0.02	2.35 ± 0.02	2.37 ± 0.02	2.34 ± 0.01	2.34 ± 0.03	2.42 ± 0.03	1.80414	242	0.09890
m4	0.91 ± 0.02	0.96 ± 0.01	0.90 ± 0.01	0.98 ± 0.03	1.03 ± 0.01	0.98 ± 0.02	0.97 ± 0.02	9.66018	224	<0.00001
m5	1.41 ± 0.04	1.45 ± 0.01	1.41 ± 0.01	1.45 ± 0.02	1.49 ± 0.01	1.47 ± 0.02	1.49 ± 0.01	3.19707	224	0.00496
m6	1.15 ± 0.01	1.16 ± 0.01	1.14 ± 0.02	1.19 ± 0.01	1.22 ± 0.01	1.19 ± 0.01	1.21 ± 0.02	10.13845	186	<0.00001
m7	3.21 ± 0.01	3.21 ± 0.01	3.12 ± 0.03	3.14 ± 0.04	3.30 ± 0.02	3.28 ± 0.02	3.28 ± 0.02	12.97939	217	<0.00001
m8	1.10 ± 0.01	1.05 ± 0.01	1.05 ± 0.01	1.08 ± 0.02	1.08 ± 0.01	1.08 ± 0.01	1.10 ± 0.02	3.83412	246	0.00113
m9	2.32 ± 0.02	2.36 ± 0.02	2.35 ± 0.01	2.30 ± 0.03	2.33 ± 0.02	2.36 ± 0.02	2.34 ± 0.03	0.93096	244	0.47330
m10	1.69 ± 0.02	1.74 ± 0.01	1.63 ± 0.02	1.74 ± 0.02	1.78 ± 0.01	1.73 ± 0.02	1.76 ± 0.02	10.79423	228	<0.00001
<i>S. minutissimus</i>										
m1	4.64 ± 0.06	4.70 ± 0.06	4.53	—	5.08 ± 0.05	5.04 ± 0.06	4.63 ± 0.05	9.18423	108	<0.00001
m2	2.58 ± 0.02	2.62 ± 0.02	2.53 ± 0.02	2.60 ± 0.04	2.71 ± 0.03	2.71 ± 0.02	2.66 ± 0.02	8.23917	172	<0.00001
m3	1.68 ± 0.01	1.71 ± 0.01	1.67 ± 0.01	1.62 ± 0.05	1.74 ± 0.03	1.82 ± 0.03	1.73 ± 0.02	4.97598	173	0.00010
m4	0.69 ± 0.02	0.69 ± 0.01	0.58 ± 0.03	0.69*	0.78 ± 0.02	0.75 ± 0.03	0.70 ± 0.01	9.3607	165	<0.00001
m5	0.97 ± 0.01	1.00 ± 0.01	0.94 ± 0.02	0.96	1.00 ± 0.02	0.96 ± 0.06	1.02 ± 0.01	1.43101	166	0.20556
m6	0.78 ± 0.01	0.79 ± 0.02	0.79 ± 0.02	0.86	0.85 ± 0.01	0.84 ± 0.01	0.85 ± 0.01	3.73532	131	0.00184
m7	2.59 ± 0.02	2.61 ± 0.02	2.50 ± 0.05	2.65	2.83 ± 0.03	2.86 ± 0.04	2.65 ± 0.02	16.03554	155	<0.00001
m8	0.76 ± 0.01	0.78 ± 0.02	0.73 ± 0.01	0.76	0.79 ± 0.02	0.76 ± 0.01	0.79 ± 0.01	1.52381	184	0.17250
m9	1.78 ± 0.03	1.81 ± 0.03	1.73 ± 0.03	1.73 ± 0.03	1.91 ± 0.04	1.89 ± 0.03	1.72 ± 0.02	4.53921	179	0.00026
m10	1.22 ± 0.02	1.22 ± 0.01	1.10 ± 0.03	1.14	1.32 ± 0.03	1.32 ± 0.03	1.25 ± 0.02	10.84732	164	<0.00001
<i>S. mirabilis</i>										
m1	—	8.01 ± 0.08	—	8.11 ± 0.39	8.45 ± 0.05	8.54 ± 0.11	8.79 ± 0.10	8.93949	46	0.00002
m2	4.84	4.73 ± 0.07	—	5.17 ± 0.13	4.97 ± 0.02	5.08 ± 0.03	5.16 ± 0.07	8.27406	51	0.00001
m3	2.78	2.82 ± 0.09	—	3.16 ± 0.19	3.09 ± 0.03	3.15 ± 0.03	2.81 ± 0.06	7.15488	54	0.00003
m4	1.68	1.56 ± 0.05	—	1.75 ± 0.12	1.60 ± 0.03	1.65 ± 0.04	1.92 ± 0.03	10.37647	52	<0.00001
m5	2.43	2.49 ± 0.05	—	2.50 ± 0.16	2.67 ± 0.03	2.68 ± 0.02	2.48 ± 0.06	3.2011	52	0.01357
m6	—	1.64 ± 0.02	—	1.68 ± 0.04	1.70 ± 0.01	1.74 ± 0.03	1.70 ± 0.02	2.00269	59	0.10584
m7	4.65	4.38 ± 0.07	—	4.40 ± 0.17	4.60 ± 0.02	4.67 ± 0.05	4.68 ± 0.04	4.9752	55	0.00079
m8	1.44	1.46 ± 0.03	—	1.58 ± 0.06	1.51 ± 0.01	1.51 ± 0.02	1.56 ± 0.03	2.80978	59	0.02420
m9	3.28	3.21 ± 0.05	—	3.49 ± 0.15	3.38 ± 0.03	3.34 ± 0.07	3.40 ± 0.05	1.69878	52	0.15139
m10	2.89	2.92 ± 0.07	—	3.00 ± 0.24	3.13 ± 0.02	3.20 ± 0.03	2.99 ± 0.04	3.73487	51	0.00588
<i>S. roboratus</i>										
m1	—	6.89 ± 0.17	7.01 ± 0.10	6.61 ± 0.09	—	—	7.19 ± 0.08	8.19667	34	0.00031
m2	4.24 ± 0.04	4.36 ± 0.07	4.37 ± 0.04	4.40 ± 0.02	4.57	—	4.61 ± 0.04	7.06932	111	0.00001
m3	2.23 ± 0.01	2.42 ± 0.05	2.40 ± 0.03	2.40 ± 0.02	2.52	—	2.58 ± 0.04	7.31878	114	0.00001
m4	1.54 ± 0.08	1.55 ± 0.02	1.44 ± 0.03	1.49 ± 0.02	1.73	—	1.65 ± 0.04	6.23565	110	0.00004
m5	2.10 ± 0.07	2.16 ± 0.04	2.09 ± 0.03	2.11 ± 0.01	2.19	—	2.27 ± 0.03	6.77401	109	0.00002
m6	—	1.49 ± 0.02	1.42 ± 0.04	1.44 ± 0.01	1.49	—	1.43 ± 0.02	0.97537	43	0.43095
m7	3.58 ± 0.02	3.58 ± 0.07	3.63 ± 0.04	3.66 ± 0.02	—	—	3.85 ± 0.03	10.99461	81	<0.00001
m8	1.30 ± 0.07	1.32 ± 0.02	1.32 ± 0.02	1.33 ± 0.01	1.31	—	1.33 ± 0.02	0.19015	122	0.96583
m9	2.73 ± 0.13	2.86 ± 0.03	2.89 ± 0.03	2.85 ± 0.02	2.88	—	2.94 ± 0.05	1.43368	116	0.21734
m10	2.32 ± 0.02	2.42 ± 0.04	2.32 ± 0.03	2.38 ± 0.02	2.67	—	2.47 ± 0.03	3.70889	107	0.00390

Примечание. \* — здесь и далее при отсутствии ошибки среднего — один экземпляр. Обозначения промеров как на рис. 1. Объем выборки см. в табл. 1 и в разделе “Материал и методика”.



**Рис. 2.** Вековая изменчивость длины челюсти (m1) и длины сочленовного отростка (m10): А – *S. caecutiens*, Б – *S. minutissimus*, В – *S. roboratus*, Г – *S. mirabilis*; номера слоев с 1 по 6 соответствуют табл. 1; 7 – современность. Стн. ошб. – стандартная ошибка.

терстадиала (рис. 2В). Абсолютные максимальные значения промеров наблюдаются в голоценовых выборках и в современном материале. Абсолютные минимальные значения промеров отмечены в плейстоценовых выборках и выходят за пределы значений современных экземпляров.

Для *S. roboratus* по результатам дисперсионного анализа отмечены статистически значимые различия между выборками по большинству промеров ( $p < 0.005$ ), за исключением высоты восходящей ветви (m6 и m8) и ширины основания восходящей ветви (m9) ( $p > 0.20$ ). Для большинства промеров *S. roboratus* (кроме m10) значения современной выборки больше, чем для всех остальных. Для высоты восходящей ветви и длины зубного ряда (m2, m7) наблюдается постепенное увеличение значений от интерстадиала к современности. Значения промеров, характеризующих сочленовный и венецный отростки (m3, m5 и m10), уменьшаются в ледниковье (табл. 2). Представители раннего интерстадиала были мельче, чем позднего.

#### Виды, представленные немногочисленными находками

Значения промеров ископаемых *S. daphaenodon* значительно перекрываются с современными экземплярами, хотя отдельные значения промеров (m1, m6, m7, m8, m10) выходят за пределы значений современных как в большую, так и в меньшую сторону (табл. 3). Крайние значения промеров отмечены в ледниковье. От доледниковья к постледниковью происходит увеличение средних значений.

Значения промеров ископаемых *S. tundrensis* выходят за пределы современных (табл. 3). Минимальные значения встречаются в интерстадиале, максимальные — в ледниковье. Промеры современных экземпляров сопоставимы с промерами в интерстадиале.

Значения промеров *S. gracillimus* в ископаемом материале незначительно выходят за пределы значений современных (табл. 3). Наиболее крупные экземпляры встречаются в голоцене, наиболее мелкие — в интерстадиале.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные демонстрируют, что вековая изменчивость отдельно взятых признаков у каждого вида не одинаковая. Многочисленные исследования географической изменчивости морфометрических признаков показали, что не существует двух признаков, географическая изменчивость которых была бы одинаковой (Майр, 1968). По всей видимости, эта же закономерность распространяется и на вековую изменчивость.

В целом, это свидетельствует о некотором варьировании пропорций нижней челюсти землероек.

Изменение пропорций особенно четко видно для *S. mirabilis* и *S. roboratus*. У этих видов из общего тренда выбиваются промеры, связанные с размерами венецного и сочленовного отростков (m3, m5, m10). У *S. mirabilis* размеры сочленовного отростка возрастают от интерстадиала к голоцену, а к современности резко уменьшаются. Оценить тенденции в период похолодания нет возможности, поскольку материала из этого времени крайне мало. Сочленовный отросток относительно уменьшается к современности. У *S. roboratus* значения этих промеров сначала незначительно уменьшаются от интерстадиала к ледниковью, а затем увеличиваются. Оценить тенденции изменчивости в голоцене не получается из-за крайне малочисленного материала этого времени. У *S. roboratus* относительная длина сочленовного отростка уменьшается в ледниковье.

Большинство признаков у всех видов не различаются внутри выделенных эпох (“интерстадиал”, “ледниковье”, “голоцен”), но для некоторых имеются статистически значимые различия (табл. 2). У *S. minutissimus* высота венецного отростка (m3) в первую половину голоцена была достоверно меньше, чем во вторую. У *S. caecutiens* высота восходящей ветви (m2) и длина сочленовного отростка (m5) в постледниковье были больше, чем в доледниковье, а длина основания восходящей ветви (m9) — меньше. У *S. roboratus* длина нижней челюсти (m1) в постледниковье была меньше, чем в доледниковье, длина сочленовного отростка (m10) — больше. В раннем интерстадиале высота восходящей ветви (m2), высота венецного отростка (m3), длина основания восходящей ветви (m9), длина сочленовного отростка (m10) были меньше, чем в позднем. У *S. mirabilis* длина зубного ряда (m7) и длина сочленовного отростка (m10) в первой половине голоцена были меньше, чем во второй половине. Таким образом, для ряда признаков происходят изменения даже в относительно однородных условиях среды, рассматриваемых в масштабе тысяч лет.

В большинстве случаев динамика абсолютных значений (максимальных и минимальных) соответствует динамике средних. Но для некоторых признаков отдельных видов такого соответствия нет — максимальные и минимальные значения отмечаются в одной пробе, при этом зачастую выходят за рамки современных. У *S. minutissimus* это наблюдается в голоцене, у *S. daphaenodon* — в ледниковье. Возможно, что такой разброс в одной выборке свидетельствует о некоем пике морфологического разнообразия данного вида в рассматриваемое время.

Говоря об изменениях размеров землероек в прошлом, в данной работе мы основываемся на размере нижней челюсти. Вопрос о соотношении промеров нижней челюсти и общих размеров тела

Таблица 3. Промеры ( $x \pm m$ ) нижней челюсти ископаемых и современных *Sorex*

Время	№ выборки	Промер									
		m1	m2	m3	m4	m5	m6	m7	m8	m9	m10
<i>S. daphaenodon</i>											
Современность		6.28 ± 0.04	4.70 ± 0.04	2.73 ± 0.03	1.19 ± 0.02	2.04 ± 0.02	1.46 ± 0.01	3.63 ± 0.02	1.47 ± 0.01	2.40 ± 0.03	2.33 ± 0.02
	6	—	4.45	2.68	1.22	2.02	—	3.55	1.37	2.35	2.22
Голоцен		6.19–7.32	4.50 ± 0.07	2.69 ± 0.05	1.17 ± 0.04	1.91 ± 0.03	1.30 ± 0.03	3.52 ± 0.04	1.36 ± 0.02	2.55 ± 0.10	2.18 ± 0.04
	4										
Плейстоцен		6.11–6.80	4.58 ± 0.05	2.66 ± 0.07	1.24 ± 0.06	1.99 ± 0.02	1.39 ± 0.02	3.57 ± 0.08	1.43 ± 0.01	2.60 ± 0.02	2.30 ± 0.05
	3										
	1	—	—	—	—	—	1.29	3.70	1.45	—	—
<i>S. tundrensis</i>											
Современность		6.11 ± 0.06	4.00 ± 0.08	2.40 ± 0.08	1.04 ± 0.02	1.63 ± 0.05	1.26 ± 0.02	3.26 ± 0.07	1.20 ± 0.03	2.52 ± 0.06	1.87 ± 0.02
	4	6.40–6.58	4.27–4.36	2.48 ± 0.05	1.10 ± 0.06	1.84 ± 0.05	1.25 ± 0.01	3.39 ± 0.06	1.17 ± 0.03	2.75 ± 0.07	2.12 ± 0.07
Плейстоцен		—	4.24–4.44	2.42–2.59	1.26	1.91	—	—	1.26	2.41	2.18
	3										
Плейстоцен		6.30	4.09–4.18	2.46–2.61	1.02	1.47–1.67	1.22	3.39	1.18–1.21	2.43–2.49	1.73
	2										
	1	5.89	4.01	2.41	0.93	1.46	1.21	3.39	1.21	2.23	1.68
<i>S. gracillimus</i>											
Современность		5.30 ± 0.04	2.66 ± 0.03	1.67 ± 0.02	0.86 ± 0.02	1.14 ± 0.02	0.83 ± 0.01	2.81 ± 0.03	0.78 ± 0.02	2.09 ± 0.03	1.41 ± 0.02
	6	5.55–5.62	2.76–2.86	1.74–1.90	0.79–1.03	1.10–1.17	0.86 ± 0.03	2.97 ± 0.04	0.84 ± 0.05	1.99–2.26	1.35–1.53
Голоцен		5.41	2.77	1.81	—	—	0.83	2.85	0.78	2.13	—
	4										
Плейстоцен		5.15–5.39	2.71 ± 0.01	1.76 ± 0.06	0.83 ± 0.03	1.14 ± 0.04	0.79–0.81	2.74–2.78	0.74 ± 0.02	2.17 ± 0.10	1.40 ± 0.06
	2										
	1	5.30	2.69	1.84	0.65	1.03	0.77	2.77	0.80	2.07	1.31

Примечание. Среднее значение и ошибка среднего в случае  $N > 3$ . При  $N = 2$  – min и max. Обозначения промеров как на рис. 1. Объем выборки см. в табл. 1 и в разделе “Материал и методика”.

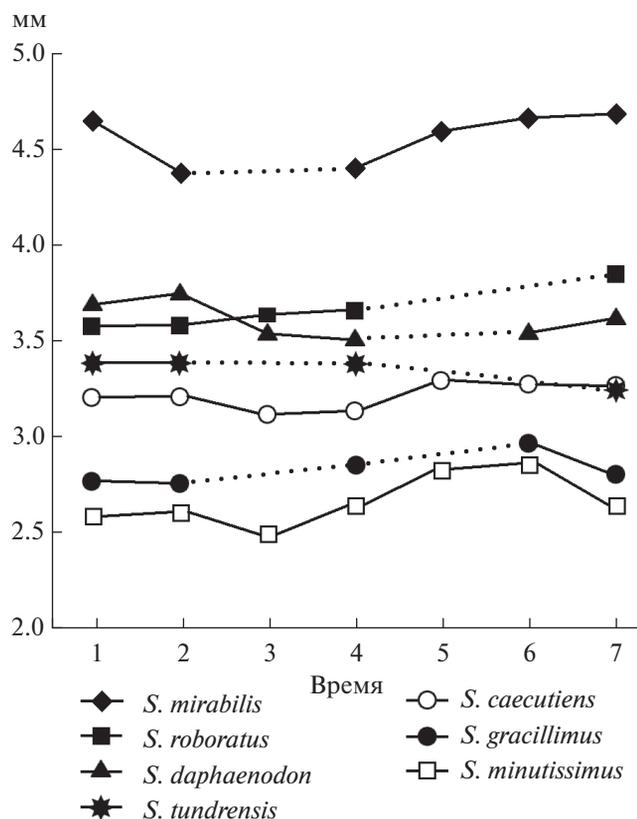


Рис. 3. Изменения средних значений длины зубного ряда (m7) разных видов бурозубок в позднечетвертичное время в Южном Сихотэ-Алине. Обозначения как на рис. 2.

землероек довольно сложен и неоднозначен. В настоящей работе мы придерживаемся мнения, что более крупным нижние челюсти соответствуют более крупным размерам тела землероек. Ранее было показано для отдельных популяций некоторых видов землероек несоответствие некоторых размерных параметров. Например, в некоторых популяциях землероек верхний ряд зубов крупных особей короче, чем у мелких (Шереметьев, 2002; Большаков и др., 1996). Также неоднократно отмечалось несоответствие размеров тела и черепа у грызунов (Большаков, Шварц, 1962; Шварц, 1980; Пантелеев и др., 1990; и др.). Тем не менее, фиксируется общая тенденция увеличения размеров черепа грызунов с увеличением размеров тела (Васильев и др., 2004). Для землероек, видимо, также имеет место тенденция увеличения размеров нижней челюсти с увеличением размеров тела.

Наиболее отчетливо закономерность изменения признаков во времени наблюдается для *S. minutissimus*. В интерстиадiale размеры были сопоставимы с современными, в ледниковое время — уменьшились, в голоцене существенно увеличились, после чего к современному времени несколько уменьшились. Такая же тенденция изменения

признаков во времени была ранее описана нами для *Crocidura shantungensis* (Панасенко, Холин, 2011). Длина зубного ряда (m7) хорошо подходит для демонстрации этой тенденции (рис. 3), поскольку данный промер возможен во всех пробах у всех видов, в том числе и у поврежденных экземпляров.

Однако эта общая закономерность не у всех видов прослеживается так отчетливо, как у *S. minutissimus*. У *S. caecutiens* тенденция четко выражена не для всех признаков. Для *S. gracillimus* отмеченная тенденция прослеживается отчетливо, но этот вид представлен небольшим количеством материала, а значит данные нельзя считать достоверными. Для *S. daphaenodon* нельзя выделить какие-либо закономерности, по всей видимости из-за немногочисленности материала, возможно, в дальнейшем, при накоплении более полного материала удастся выявить какие-либо тенденции. У *S. mirabilis* и *S. roboratus* отдельные признаки соответствуют выделенной тенденции, другие признаки, рассмотренные выше, нет.

В литературе неоднократно приводились палеонтологические данные, демонстрирующие, что размеры крупных видов млекопитающих в периоды похолодания увеличивались, а в более теплые — уменьшались (Гатри, 1976; Morphological change..., 1993). Такая тенденция согласуется с правилом Бергмана, основанном на расчетах: относительная площадь тела (а значит и теплопотеря) крупных животных меньше, чем мелких (Шмидт-Нильсен, 1987). Таким образом, уменьшение теплопотери животных в более холодных условиях происходит за счет относительного уменьшения поверхности тела, а значит — увеличения размеров тела. Несмотря на многочисленные исключения из этого правила, нет оснований подвергать сомнению лежащую в основе правила концепцию теплообмена.

Поскольку для разных видов и родов землероек наблюдается одна закономерность изменения размеров, то резонно предположить, что эти изменения происходят под влиянием внешних факторов, которые одинаково влияют на всех землероек и, которые изменяются на рассматриваемом промежутке времени. Это могут быть температура (среднегодовая, максимальная или минимальная температура), влажность (осадки, их количество, сезонность), содержание кислорода в атмосфере, тип растительности и другое.

В цикле работ Межжерин (1964, 1965, 1966, 1971) показал, что географическая изменчивость землероек имеет вполне определенный характер, а именно — к северу размеры землероек уменьшаются, а распространение крупных видов ограничивается среднемесячными температурами января (изотермами). Это противоречит закономерностям, выявленным для крупных животных (в том числе по правилу Бергмана), но согласуется с полученными нами результатами. В.А. Межжерин объясняет это тем, что при абсолютном

уменьшении размеров, несмотря на то, что относительная потребность в пище растет, абсолютная уменьшается, что оказывается более “целесообразным”. Именно абсолютные размеры землероек, по мнению автора, являются лимитирующим фактором при распространении землероек на север, а точнее — на территории с более низкими температурами января. Позже было показано, что в зимних условиях северных широт наиболее обильными оказываются мелкие членистоногие, являющиеся основным кормом именно для мелкоразмерных землероек (Churchfield, 2002). Это также согласуется со сделанными ранее выводами и наблюдениями.

Однако исследования других авторов (Долгов, 1985; Юдин, 1989), основанные на огромном фактическом материале, не подтверждают ярко выраженную географическую изменчивость, описанную В.А. Межжериным, хотя определенная тенденция для отдельных видов наблюдается. Это связано с тем, что температура среды — лишь один из многих факторов, влияющих на размеры особей и морфологические характеристики популяции в целом. Также исключение составили данные, полученные самим В.А. Межжериным по землеройкам четвертичного периода. Он выявил резкое увеличение размеров у бурозубок в период рискового оледенения (Межжерин, 1971). С чем это связано — не ясно.

Не вписываются в общий тренд и данные, полученные нами для *S. tundrensis*. Во время похолодания этот вид был крупнее, чем в настоящее время (данные по голоцену отсутствуют). Можно предложить два объяснения наблюдаемой тенденции. Во-первых, для изменения размеров во времени у этого вида температура может не является лимитирующим фактором. Во-вторых, палеонтологические находки ограничиваются плейстоценовым временем, позже этот вид здесь не встречался, в настоящее время его тоже здесь нет. В связи с этим для сравнения был использован рецентный материал с соседних территорий, а не с той же, где расположена пещера. Это также могло обусловить разницу в размерах плейстоценовых и современных *S. tundrensis*. Кроме того, этот вид представлен немногочисленным материалом, как в палеонтологических находках, так и в современной выборке, поэтому полученные данные можно рассматривать только как предварительные.

Таким образом, в рамках данной работы выявлен определенный тренд вековой изменчивости размерных показателей землероек в меняющихся условиях позднечетвертичного времени Южного Сихотэ-Алиня. В относительно теплом климате интерстадиала размеры бурозубок были сопоставимы с современными, в период последнего плейстоценового похолодания уменьшились, в голоцене стали больше, после чего к современности несколько уменьшились. Поскольку на жизнедеятельность бурозубок влияет комплекс фак-

торов, то изменения в некоторых случаях не соответствуют общему тренду.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность М.П. Тиуну (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток) за всестороннюю помощь в работе, а также М.В. Астахову (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток) за критические замечания по тексту и оформлению рукописи, Н.И. Блохиной (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток) за ценные советы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П., 1996. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 268 с.
- Большаков В.Н., Шварц С.С., 1962. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевков рода *Clethrionomys*) // Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Труды Института биол. УФАН СССР. Вып. 29. Свердловск. С. 29–44.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения РАН. 232 с.
- Величко А.А., Фаусова М.А., 2009. Развитие оледенений в позднем плейстоцене (карта 15) // Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен—голоцен. Атлас-монография. Отв. ред. Величко А.А. М.: ГЕОС. С. 32–41.
- Гаслин В.В., 2009. Фауна крупных млекопитающих Урало-Поволжья в голоцене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 16 с.
- Гаслин В.В., Косинцев П.А., Саблин М.В., 2008. Фауна неолитической стоянки Варфоломеевская в степном Поволжье // Фауны и флоры Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург—Челябинск. Вып. 6. С. 25–100.
- Гатри Р.Д., 1976. Влияние окружающей среды на размеры тела, “социальные” органы, параметры популяций и вымирание млекопитающих Берингии // Берингия в кайнозое. Материалы всесоюзного симпозиума “Берингийская суша и ее значение для развития Голарктических флор и фаун в кайнозое”, Хабаровск, 10–15 мая 1973 г. Владивосток. С. 296–321.
- Долгов В.А., 1985. Землеройки Старого Света. М.: Изд-во Моск. Ун-та. 221 с.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С., Разжигаева Н.Г., Волков В.Г. и др., 1996. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. 57 с.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С., Разжигаева Н.Г., Волков В.Г. и др., 1997. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем плейстоцене—голоцене // Вестник ДВО РАН. № 3. С. 121–143.

- Лакин Г.Ф., 1980. Биометрия. М.: Высшая школа. 293 с.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция М.: Мир. 598 с.
- Межжерин В.А., 1964. Явление Денеля и его возможное объяснение // Acta Theriologica. Vol. VIII. № 6. P. 95–114.
- Межжерин В.А., 1965. Особенности сезонной и географической изменчивости землероек-бурозубок (р. *Sorex*) и их значение в эволюции данной группы // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюзного совещания. Свердловск: УрФАН СССР. С. 279–285.
- Межжерин В.А., 1966. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфо-физиологических показателей землероек-бурозубок // Acta Theriologica. V. XI. № 25. P. 503–521.
- Межжерин В.А., 1971. Энергетика популяций и эволюция землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora, Mammalia). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск. 45 с.
- Паавер К.Л., 1965. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН ЭССР. 497 с.
- Панасенко В.Е., 2011. Землеройки (Eulipotyphla: Soricidae) Южного Сихотэ-Алиня в позднечетвертичное время. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Панасенко В.Е., Тиунов М.П., 2010. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на Южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 60–67.
- Панасенко В.Е., Холин С.К., 2011. Исторический аспект изменчивости нижней челюсти *Crocidura shantungensis* Miller, 1901 (Eulipotyphla: Soricidae) // Амурский зоологический журнал. Т. 3. № 4. С. 391–396.
- Панасенко В.Е., Холин С.К., 2013. Динамика размеров бурозубок (Eulipotyphla: *Sorex* Linnaeus, 1758) в течение позднечетвертичного времени в Южном Сихотэ-Алине // Материалы Третьей Всероссийской научной конференции “Динамика современных экосистем в голоцене”. Казань. С. 270–272.
- Пантелеев П.А., Терехина А.Н., Варшавский А.А., 1990. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука. 373 с.
- Пузаченко Ю.Г., 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Издательский центр “Академия”. 416 с.
- Смирнов Н.Г., 1984. Экологический подход к изучению вековой изменчивости млекопитающих // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М. С. 87–101.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И. и др., 1990. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР. 244 с.
- Смирнов Н.Г., Попов Б.В., 1979. Историко-экологический анализ вековой и географической изменчивости хомяка обыкновенного на Урале // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск. С. 21–47.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., 2008. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Изд-во “Голицынский”. 172 с.
- Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Шереметьев И.С., 2002. Первая находка малой белозубки, *Crocidura suaveolens* (Insectivora, Soricidae), на островах залива Петра Великого (Южное Приморье) // Зоологический журнал. Т. 81. № 1. С. 126–128.
- Шмидт-Нюельсен К., 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Юдин Б.С., 1989. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука. 360 с.
- Churchfield S., 2002. Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate *Sorex* species in the context of foraging habits and prey supply // Acta Theriologica. № 47. Suppl. 1. P. 169–184.
- Kurtén B., 1965. The carnivora of the Palestine caves // Acta Zoologica Fennica. V. 107. P. 1–74.
- Morphological change in Quaternary mammals of North America, 1993. Eds Martin R.A., Barnosky A.D. Cambridge University Press. 427 p.
- Sun Ch., 2006. Fossil *Anurosorex* (Insectivora, Mammalia) from the Renzi Cave, Fanchang, Anhui Province, China // Proceedings of the Tenth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology. Beijing: China Ocean Press. P. 53–62.

## SECULAR VARIABILITY OF BROWN-TOOTHED SHREWS (*SOSEX*, EULIPOTYPHILA) FROM THE SOUTHERN SIKHOTE-ALIN IN THE LATE QUATERNARY

V. E. Omelko<sup>1</sup>, S. K. Kholin<sup>2</sup>

*Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia*

<sup>1</sup>*e-mail: valry@inbox.ru,*

<sup>2</sup>*e-mail: h.axyridis@mail.ru*

A trend is shown in changes in morphometric parameters of the lower jaw in seven shrew species (*Sorex mirabilis*, *S. gracillimus*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *S. daphaenodon*, *S. roboratus*, *S. tundrensis*) from the southern Sikhote-Alin Mountains in the Late Quaternary (Late Pleistocene–Holocene–modern time). Lower jaw sizes in the Kargini Interstadial were comparable to those in modern shrews, during the Sartan Glaciation they decreased, then increased significantly during the Holocene, and finally slightly decreased to the modern sizes. Particular parameters can deviate from the trend in various individual species.

*Keywords:* *Sorex*, lower jaw, morphometric variability, Sikhote-Alin Mountains, Quaternary