
КОМПОНЕНТЫ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ

УДК 57.041:57.042:57.055

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЧЕРЕПА И НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ
ТРЕХ ВИДОВ БУРОЗУБОК (*EULIROTYRNA*, *SOREX*) НА СТАДИЯХ
ДЕПРЕССИЙ И ПИКОВ ВСТРЕЧАЕМОСТИ

© 2023 г. А. Ю. Пузаченко*, @, И. Ф. Куприянова**

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

** Независимый исследователь

@ E-mail: puzak@igras.ru

Поступила в редакцию 09.09.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 27.09.2023 г.

Экологические условия могут влиять на индивидуальное развитие организмов и морфологическую изменчивость на уровне популяций. Размеры и пропорции черепа и нижней челюсти у неполовозрелых бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*), отловленных в августе на зарастающих вырубках в средней тайге на северо-востоке Европы, зависели от стадии динамики численности. На фоне высокой встречаемости в отловах, наблюдалось статистически значимое уменьшение измерений черепа и челюсти, а многомерные морфологические ниши, соответствующие разным стадиям встречаемости, были существенно разобщены. Параметры морфологического разнообразия (энтропия и мера самоорганизации) находилась в зависимости от амплитуды колебаний встречаемости видов, но варьировали в пределах, характерных для млекопитающих. Наряду с “феноменом Денеля”, естественные флуктуации численности могут быть одним из главных факторов, определяющих характер динамики индивидуального развития и пространственно-временной изменчивости морфологического разнообразия бурозубок.

Ключевые слова: биоразнообразие, морфологическое пространство, энтропия, мера самоорганизации, *Sorex*, индивидуальное развитие, популяционная динамика, череп и нижняя челюсть

DOI: 10.31857/S1026347023600747, EDN: HQVCVM

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразные формы внутривидовой индивидуальной или групповой изменчивости являются результатом взаимодействия внутренних процессов в организмах, как целостных открытых биосистемах, с процессами, протекающими в окружающей среде. Вариации экологических условий, включая и собственную динамику популяции, могут прямо или опосредовано влиять на течение индивидуального развития животных, что может выражаться: в варьировании характеристик фенотипической изменчивости, в вариациях индивидуального развития и, в целом, в изменчивости параметров морфологического разнообразия (Selye, 1946, 1956; Северцов, 1951; Graham *et al.*, 1994; Kieser, 1987; Fusco, 2001). Влияние среды на индивидуальное развитие должно рассматриваться в качестве нормы в широком смысле, которое является одним из факторов биологического разнообразия (Пузаченко Ю., 2009).

Известно (Gilbert, 2005; Chapelle, Silvestre, 2022), как минимум, три пути воздействия среды на работу генетического аппарата: 1) через нерв-

ную и, затем эндокринную системы; 2) путем изменений процессов метилирования ДНК, модификации гистонов и некодирующих РНК с последующим изменением экспрессии генов; 3) регуляция экспрессии генов микробными симбионтами. Вероятно, что некоторые механизмы могут действовать в комплексе, например, в условиях дефицита пищевых ресурсов. Первый вариант эпигенетической регуляции, вероятно, наиболее распространен и проявляет себя в фенотипической изменчивости и вариациях в стабильности/канализации индивидуального развития.

Для видов подсемейства Soricinae Fischer von Waldheim, 1817, в том числе бурозубок *Sorex* Linnaeus, 1758, описаны разнообразные формы внутривидовой морфологической изменчивости черепа. Традиционно в фокусе внимания находится сложноорганизованная межпопуляционная изменчивость в пространстве, прежде всего географическом (Долгов, 1972, 1985; Юдин, 1971; Ивантер, 1976; Wojcik *et al.*, 2000; Порошин, 2006; Okulova *et al.*, 2004, 2007; Ohdachi *et al.*, 2005; Vega, 2010; Shchipanov *et al.*, 2014; Vega *et al.*, 2016; Бобрецов

и др., 2012, 2020). Описано влияние биотопа на популяционную морфологическую изменчивость и стабильность индивидуального развития черепа (нижней челюсти) бурозубок (Badyaev *et al.*, 2000; Badyaev, Foresman, 2000, 2004; Порошин, 2006; Young *et al.*, 2010). Начиная с работы польского зоолога А. Dehnel (1949), значительное число исследований посвящено индивидуальному развитию бурозубок в контексте феномена сезонной частично обратимой редукции размеров тела, элементов церебрального отдела черепа и самого головного мозга (“феномен Денеля”) (Borowski, Dehnel, 1952; Pucek, Markov, 1964; Pucek, 1965, 1970; Grainger, Fairley, 1978; Ильяшенко, 1995; Порошин, 2006; Kardynia, Rychlik, 2011; Nováková, Vohralík, 2017; Tapia, 2017; Lázaro *et al.*, 2021; Taylor *et al.*, 2022). Для бурозубок типичны квазипериодические и стохастические колебания плотности населения, достигающие порой значительной амплитуды. Не менее обычны существенно разные уровни плотности, характерные для разных местообитаний. В то же время, указаний на влияние популяционной плотности на устойчивость индивидуального развития и морфологическое разнообразие бурозубок не так много (Попов, 1960; Zakharov *et al.*, 1991, 1997, 2020). В частности, было показано некоторое снижение средних размеров, в том числе краниальных характеристик, для половозрелых самцов обыкновенной бурозубки в годы с высокой численностью (Попов, 1960).

Особняком стоит наше исследование изменчивости черепа и нижней челюсти обыкновенной бурозубки (*S. araneus* Linnaeus, 1758), в котором было показано (Куприянова и др., 2003), что в условиях средней тайги северо-востока Европы на зарастающих вырубках и в еловых лесах на фоне относительно высокой встречаемости (“пик”) неполовозрелых животных в августе размеры черепа и нижней челюсти были статистически значимо меньше, чем в периоды с относительно низкой встречаемостью вида (“депрессия”). Здесь мы приводим новые результаты исследования этого феномена у трех видов, включив дополнительно в анализ двух субдоминантов изученных таксоценозов (Нестеренко, 2023) — среднюю (*S. caecutiens* Laxmann, 1788) и малую (*S. minutus* Linnaeus, 1766) бурозубок. При этом мы ограничились только антропогенно-трансформированными биотопами — зарастающими вырубками, так как именно в этих вариантах биотопов среднетаежной зоны отмечены наибольшие по амплитуде колебания встречаемости доминирующего вида *S. araneus* (Куприянова, 1987; Гусева и др., 2014; Ивантер и др., 2014; Ивантер, Курхинен, 2014; Гусева, Коросов, 2016).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика районов сбора данных. Материалом для исследования послужили черепа землероек, добытых в 1972–1984 гг. на “Вельском” (60.81° с.ш., 42.34° в.д., д. Раменье, Вельский р-н, Архангельская обл.) и в 1981–1988 гг. на “Корткеросском” стационарах (61.83° с.ш., 52.82° в.д., д. Дань, Корткеросский р-н, Республика Коми). В период проведения отлова животных среднегодовая температура воздуха на “Вельском” стационаре (метеостанция “Няндом”, СИ 22854) была около +1.4°C (–0.65...+2.95°C), среднегодовая сумма осадков — 803 мм (640–1022 мм). Средняя температура в районе “Корткеросского” стационара (метеостанция “Сыктывкар”, СИ 23805) была +0.77°C (–0.65...+2.77°C) при среднегодовой сумме осадков — 736 мм (594–881 мм). Оба стационара располагались в подзоне средней тайги (Александрова, Юрковская, 1989). В результате интенсивных рубок в начале работ и до конца 70-х годов прошлого века в районе “Вельского” стационара разновозрастные вырубки, в основном по еловым лесам, составляли около 35% площади, а в районе “Корткеросского” стационара площадь вырубок достигла 40% площади. Отлов бурозубок осуществляли на зарастающих 5–10 летних вырубках (Куприянова, 1987).

Характеристика исходных данных. По численности в отловах бурозубок обоих стационаров доминировал *S. araneus* (хромосомная раса “Мантурово”) (Бобрецов и др., 2012)), а субдоминантами выступали *S. caecutiens* и *S. minutus* (Куприянова, Наумов, 1984). На “Вельском” стационаре средняя уловистость *S. araneus* была 23.3, *S. caecutiens* — 3.1 и *S. minutus* — 2.9 инд./10 канавко-суток. На “Корткеросском” стационаре уловистость *S. araneus* была 9.9, *S. caecutiens* — 5.5 и *S. minutus* — 3.7 инд./10 канавко-суток.

В работе использованы черепа животных, добытых методами ловушко-линий и стандартными канавками в августе, в период сезонного максимума численности, в годы относительных “пиков” или “депрессий” населения (табл. 1): 86 черепов и нижних челюстей *S. araneus*, 82 *S. caecutiens* и 87 *S. minutus*. В августе население бурозубок было представлено в основном животными, родившимися в год проведения отлова.

Измерения черепа и нижней челюсти (рис. 1) осуществлялись при помощи окуляр-микрометра МБР 10 для крупных и мелких структур при восьми и шестнадцати кратном увеличении, соответственно.

Статистическая обработка включала: расчет средних значений измерений, их стандартных ошибок, внутривидовые сравнения средних для двух состояний численности (“пиков” и “депрессий”) по критерию Манна–Уитни, а также расчет относительных долей дисперсии измерений (v , %),

Таблица 1. Исходные данные (объем выборки) для оценки морфологического разнообразия черепа *S. araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*

“Вельский” стационар, Архангельская обл.		“Корткеросский” стационар, Республика Коми	
“депрессия”	“пик”	“депрессия”	“пик”
<i>S. araneus</i>			
21	24	20	21
<i>S. caecutiens</i>			
21	17	21	23
<i>S. minutus</i>			
23	23	18	23

обусловленных влиянием факторов – “вид” с тремя значениями, “регион” с двумя значениями, и/или “встречаемость” с двумя значениями. Был применен анализ компонент дисперсий (Variance Components) (Crump, 1946; Rasch, Mařata, 2006) с гнездовым дизайном трехфакторного или однофакторного дисперсионного анализа.

Описательные модели разнообразия или морфопространства (Куприянова и др., 2003; Пузаченко, 2016, 2023). Для удаления влияния масштаба измерений, переменные (*V*) стандартизовали: $V_i^{st} = (V_i - V_{min}) / (V_{max} - V_{min})$. Между всеми парами экземпляров отношения сходства/различия были представлены в форме квадратных матриц морфологических дистанций. Для описания изменчивости размеров использовалась стандартизованная дистанция Евклида, а для описания изменчивости пропорций (“формы”) – метрика τ_b Кендалла (Kendall, 1975).

Идея модели морфопространства (по аналогии с экологическим пространством), как гиперобъема, координатами которого являются морфологические переменные, восходит к ранней работе G.E. Hutchinson (1968) (см. комментарии P. Wagner (2010)). R.E. Ricklefs и J. Travis (1980), по-видимому, первыми применили многомерный анализ (анализ главных компонент) для выделения линейно-независимых (ортогональных) составляющих морфологической изменчивости. Полученную многомерную модель авторы назвали “морфопространством”.

Многомерные описательные модели (= морфопространства) изменчивости размеров (SZM) и пропорций (SHM) черепа бурозубок получали после обработки соответствующих матриц морфологических дистанций методом неметрического многомерного шкалирования (Shepard, 1962; Kruskal, 1964). Среди множества существующих методов снижения размерности многомерных данных именно этот метод наиболее удобен для получения морфологических пространств, так как позволяет использовать разные метрики для оценки

морфометрических или фенетических дистанций (Пузаченко, 2016).

Число координат (оптимальная размерность (Пузаченко, 2016)) SZM и SHM моделей, включающих все три вида бурозубок, равнялось 3. В случае *S. araneus* обе модели имели по две координаты. У *S. caecutiens* SZM морфопространство имело размерность 2, а SHM – 4, а у *S. minutus* – 2 и 3 соответственно. Размерность видовых моделей, полученных для разных стационаров изменялись от 2 до 4 (табл. 3). В тексте координаты SZM и SHM морфопространств обозначаются буквами E (от

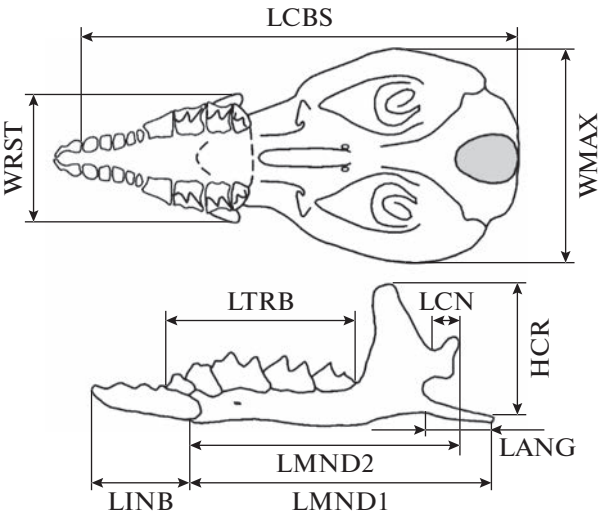


Рис. 1. Схема измерений черепа и нижней челюсти бурозубок: LCBS – кондило-базальная длина, WMAX – наибольшая ширина мозговой коробки, WRST – ширина роострума, LMND1 – длина нижней челюсти (все промеры челюсти взяты с ее левой ветви), LMND2 – расстояние от заднего края альвеолы резца до перпендикуляра, опущенного из точки наибольшего выступания назад сочленовного отростка, LINB – расстояние от перпендикуляра, опущенного из точки переднего конца коронки резца, до перпендикуляра, опущенного из точки заднего края коронки резца, LTRB – длина нижнего зубного ряда, LANG – длина углового отростка, LCN – длина сочленовного отростка, HCR – высота венечного отростка.

Таблица 2. Средние значения промеров черепа и мандибулы трех видов *Sorex* в периоды высокой (“пик”) и низкой (“депрессия”) встречаемости на “Вельском” и “Корткеросском” стационарах и доля дисперсии промеров, объясняемая фактором “встречаемость” (v , %).

Промер	“Вельский” стационар			“Корткеросский” стационар		
	“Депрессия”	“Пик”	v , %	“Депрессия”	“Пик”	v , %
<i>S. araneus</i>						
LCBS	11.1 ± 0.04*	10.7 ± 0.06	61.5	10.9 ± 0.04*	10.7 ± 0.04	49.9
WMAX	5.5 ± 0.02	5.2 ± 0.03	79.9	5.6 ± 0.04	5.2 ± 0.03	76.7
WRST	1.0 ± 0.01*	1.1 ± 0.01	73.9	1.06 ± 0.01*	1.11 ± 0.01	29.3
LMND1	6.8 ± 0.02	6.4 ± 0.03	85.8	6.7 ± 0.04	6.4 ± 0.04	61.6
LMND2	5.2 ± 0.02	4.9 ± 0.02	78.3	5.1 ± 0.05	4.9 ± 0.03	36.7
LINB	1.7 ± 0.02	1.5 ± 0.03	47.1	1.7 ± 0.04	1.5 ± 0.02	48.0
LTRB	4.4 ± 0.02	4.3 ± 0.05	19.8	4.4 ± 0.03	4.2 ± 0.04	50.0
LCN	1.4 ± 0.01	1.3 ± 0.01	35.1	1.4 ± 0.02	1.3 ± 0.02	27.0
LANG	1.7 ± 0.01	1.6 ± 0.01	62.2	1.7 ± 0.01	1.6 ± 0.02	50.6
HCR	2.5 ± 0.02	2.4 ± 0.02	18.0	2.5 ± 0.03	2.4 ± 0.02	18.7
<i>S. caecutiens</i>						
LCBS	9.7 ± 0.03	9.4 ± 0.03	68.5	9.7 ± 0.03	9.4 ± 0.04	71.1
WMAX	4.9 ± 0.02	4.7 ± 0.02	85.9	4.9 ± 0.03	4.6 ± 0.03	79.6
WRST	0.90 ± 0.006	0.89 ± 0.012	0.0	0.88 ± 0.008	0.88 ± 0.008	0.0
LMND1	5.6 ± 0.02	5.4 ± 0.03	61.1	5.6 ± 0.02	5.4 ± 0.02	76.5
LMND2	4.2 ± 0.02	4.0 ± 0.03*	55.5	4.2 ± 0.02	4.1 ± 0.02*	49.1
LINB	1.4 ± 0.01	1.4 ± 0.02*	0.0	1.4 ± 0.02	1.3 ± 0.02*	50.1
LTRB	3.7 ± 0.02	3.6 ± 0.04	12.8	3.7 ± 0.02	3.6 ± 0.02	51.1
LCN	1.3 ± 0.01	1.2 ± 0.01	61.5	1.3 ± 0.01	1.2 ± 0.01	44.5
LANG	1.44 ± 0.018	1.40 ± 0.009	10.8	1.46 ± 0.011	1.39 ± 0.011	49.4
HCR	2.0 ± 0.01	1.9 ± 0.01	32.5	2.0 ± 0.01	1.9 ± 0.01	54.5
<i>S. minutus</i>						
LCBS	8.7 ± 0.04	8.2 ± 0.03*	74.3	8.7 ± 0.04	8.4 ± 0.04*	59.4
WMAX	4.3 ± 0.02	4.1 ± 0.02	73.2	4.3 ± 0.02	4.0 ± 0.02	85.0
WRST	0.81 ± 0.004	0.81 ± 0.007	0.0	0.81 ± 0.006	0.81 ± 0.007	0.0
LMND1	5.0 ± 0.03	4.7 ± 0.03	58.2	5.0 ± 0.02	4.8 ± 0.03	65.4
LMND2	3.8 ± 0.02	3.6 ± 0.02	55.2	3.8 ± 0.02	3.6 ± 0.03	54.1
LINB	1.2 ± 0.013	1.1 ± 0.017	45.5	1.21 ± 0.015	1.14 ± 0.014	32.9
LTRB	3.3 ± 0.03	3.2 ± 0.03	30.0	3.3 ± 0.02	3.2 ± 0.03	30.2
LCN	1.14 ± 0.01	1.08 ± 0.01	40.1	1.15 ± 0.012	1.05 ± 0.011	63.2
LANG	1.22 ± 0.011	1.16 ± 0.012	38.2	1.21 ± 0.008	1.18 ± 0.015	6.7
HCR	1.66 ± 0.013	1.57 ± 0.01	59.7	1.66 ± 0.015	1.56 ± 0.015	50.2

Примечание. Выделенные жирным шрифтом средние статистически значимо различаются для “депрессий” и “пиков” по U-тесту Манна–Уитни при $p < 0.01$; * — отмечены средние значения, различающиеся ($p: 0.001–0.01$) в выборках разных стационаров.

Euclidean distance) и K (от Kendall metric), соответственно, с добавлением номера координаты 1, 2, 3 или 4.

Морфологические ниши и параметры разнообразия. Развивая идею многомерного морфопространства с ортогональными переменными в качестве координат, мы предложили рассматривать

его, как вероятностное пространство (Пузаченко, 2016). Вероятностное пространство задается в этом случае таким же способом, как это принято в статистической физике (Ландау, Лифшиц, 1976). В пространствах SZM и SHM моделей, совокупность точек, соответствующих отдельным индивидуумам, занимает объем, который интер-

Таблица 3. Объем (H_V , бит/инд.) и относительный объем (H_{RV} , %) ниш в SZM и SHM морфопространствах с размерностями d трех видов *Sorex* на стадиях “депрессии” и “пиках” встречаемости на “Вельском”, “Корткеросском” стационарах

Вид	SZM			SHM		
	d	H_V/H_{RV}		d	H_V/H_{RV}	
		“депрессия”	“пик”		“депрессия”	“пик”
“Вельский” стационар						
<i>S. araneus</i>	3	5.57/71.9	5.94/76.6	2	5.9/76.1	5.97/77.0
<i>S. caecutiens</i>	2	3.29/63.6	3.75/72.5	3	6.31/81.3	5.95/77.2
<i>S. minutus</i>	2	3.36/65.0	2.7/52.2	2	4.15/80.3	3.86/74.7
“Корткеросский” стационар						
<i>S. araneus</i>	4	7.64/74.8	7.21/69.7	3	5.85/73.9	6.19/69.7
<i>S. caecutiens</i>	4	7.00/62.3	7.10/63.2	2	4.65/89.9	3.99/77.1
<i>S. minutus</i>	3	4.88/62.9	6.27/80.9	2	3.72/71.9	4.05/78.3
Оба стационара						
<i>S. araneus</i>	2	3.58/63.8	3.64/64.8	2	4.21/75.0	3.80/67.7
<i>S. caecutiens</i>	2	3.70/65.8	4.14/73.7	4	9.42/83.9	9.31/82.9
<i>S. minutus</i>	2	3.34/59.5	3.91/69.6	3	6.98/82.0	6.88/81.7

претирруется, как актуальная морфологическая ниша. В этом контексте морфологическое разнообразие является свойством или переменной структуры “морфологической” ниши и может быть охарактеризовано набором информационных параметров, главным из которых является энтропия.

Для вычисления энтропии непрерывные распределения значений координат морфологических пространств переводились в дискретную форму. Для этого диапазон их значений делился на k интервалов, число которых было определено формально, исходя из объема выборки (N), $k = 1 + \lg_2 N$ (Sturges, 1926).

Для каждого интервала рассчитывалась частота встречаемости или выборочная вероятность обнаружения проекций точек в k -ом интервале j -ой координаты — $p_i = n_i/N$ ($\sum_{i=1}^k p_i = 1$). Выборочная вероятность обнаружения проекций точек, например, одного из видов бурозубок, на i -ом интервале любой координаты морфопространства интерпретировалась как вероятность события, которое не зависит от обнаружения проекций точек, соответствующих другим видам. Выборочные вероятности обнаружения проекций точек одного вида на i -ом и j -ом интервалах координаты d интерпретировались как вероятности двух несовместных/несовместимых событий.

В морфопространстве разнообразие характеризуется набором параметров, величина которых зависит от уникальной структуры конкретной модели. Последняя определяется взаимоположением всех пар точек относительно всех координат

морфопространства. Информационный “объем” ниши является одним из таких параметров, которой зависит от распределения точек в объеме SZM или SHM морфопространствах.

Информационный “объем” ниши (H_V , бит/инд.) вычислялась как сумма энтропий, определенных для каждой из координаты морфопространства:

$H_V = \sum_{j=1}^d H_j = \sum_{j=1}^d \left(-\sum_{i=1}^k p_i \lg_2 p_i \right)$, где d — число координат морфопространства, p_i — выборочная вероятность и H_j — энтропия j -ой координаты. Относительный объем ниши, H_{RV} (%), не зависящий от размерности модели, вычислялся как $H_{RV} = 100(H_V/d \lg_2 k)$.

Объемы ниш (H_V) сопоставимы между собой только для конкретной модели морфопространства. Относительный объем ниши (H_{RV}) может использоваться, как при сравнении ниш одной модели, так и ниш в разных моделях, в том числе имеющих неодинаковую размерность, при условии сопоставимого количества наблюдений.

Для оценки перекрытия ниш вдоль любой одной координаты морфопространства использовали симметричный индекс перекрытия экологических ниш видов j и k Пианка (Pianka, 1974):

$O_{jk} = \sum_i^n p_{ij} p_{ik} / \sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}$, где p_{ij} , p_{ik} — выборочные вероятности обнаружения проекций точек видов j и k на i -том интервале значений координаты морфопространства, n — в данном случае представляет число интервалов квантования. Дополнительно, для тех же целей вычисляли показатель процентного сходства Ренконена (S_R)

(Renkonen, 1938): $S_R = \sum_1^i \min(p_{1,i}, p_{2,i})$, где $p_{1,i}$ и $p_{2,i}$ – выборочные частоты сравниваемой пары распределений проекций точек (1 и 2) на i -ый интервал квантования. Расчет для O_{jk} и S_R проводили в пакете Ecological Methodology v. 7.4 (Krebs, 1998).

Для оценки перекрытия ниш в многомерном пространстве вычисляли выборочную вероятность одновременной встречаемости в пространствах SZM или SHM разных видов или выборок одного вида на разных стадиях численности. Так как по условию получения SZM или SHM морфопространств, их координаты линейно независимы, то количественная оценка пересечения ниш пары видов j и k (NO_{jk}) будет равна произведению выборочных вероятностей совместной встречаемости проекций этих видов по каждой из d координат: $NO_{jk} = \prod_1^d \{[(\sum n_{d,i}^j)/N^j][(\sum n_{d,i}^k)/N^k]\}$, где $n_{d,i}^j$, $n_{d,i}^k$ – число проекций точек, соответствующих видам j и k , на i -ом интервале координаты d , N^j , N^k – общее число точек (объем выборки) видов j и k , соответственно. В этом случае сумма p_i берется только для отрезков координаты, где одновременно встречаются проекции точек обоих видов. NO_{jk} изменяется от 0 (отсутствие перекрытия ниш) до 1 (полное совпадение ниш). Для того чтобы в многомерном пространстве SZM или SHM ниши не перекрывались необходимо и достаточно отсутствие перекрытия по какой-либо одной из координат морфопространства. Подчеркнем, что NO_{jk} не является метрикой и не может применяться для оценки величины морфологической дифференциации. Вместе с тем, как оценка вероятности, она является характеристикой – переменной структуры морфопространства.

В рамках одной модели морфологического пространства в общем корректно сравнивать энтропии, определенные для разных групп объектов, когда объемы их выборок примерно одинаковы, как в нашем случае. Когда объемы выборок существенно различаются, такое сравнение будет не корректно в силу хорошо известной логарифмической зависимости величины энтропии от объема наблюдений (Foerster, 1960; Пузаченко Ю., 2006). Для таких случаев мы рекомендуем калибровать энтропии для условной выборки из 50 случайно отобранных индивидуумов (Пузаченко, 2013). Калибровка также дает возможность сравнить параметры разнообразия, например бурозубок, с набором таких же параметров, полученных при тех же условиях для других видов млекопитающих (Puzachenko, 2023).

В работе использовали следующие калиброванные информационные параметры разнообра-

зия: H_{50}/d – калиброванная нормированная на размерность SZM или SHM моделей энтропия Шеннона (Shanon, 1948), $R_{50} = 1 - H_{50}/(d \lg_2 k)$ – калиброванная мера самоорганизации (Foerster, 1960); J_{50} – калиброванное “расхождение” или “дивергенция” Кульбака-Лейблера. Дивергенция” Кульбака-Лейблера между двумя дискретными распределениями p^1 и p^2 (Kullback, Leibler, 1951) вычисляется как $J_{50} = \sum_{i=1}^k (p_i^1 - p_i^2) \lg_2 p_i^1 - \sum_{i=1}^k (p_i^1 - p_i^2) \lg_2 p_i^2$. Для условий “равновесия” предполагается, что распределение точек в пространстве модели будет не сильно отличаться от нормального распределения. В этом случае J_{50} отражает отличия наблюдаемого распределения от нормального распределения с теми же эмпирическими параметрами (средняя, дисперсия и т.д.).

Малые размеры выборок, соответствующих “депрессиям” и “пикам” встречаемости видов (табл. 1), не достаточны для калибровки параметров разнообразия. Поэтому эти параметры оценивались для моделей морфопространств, включавших “пики” и “депрессии” встречаемости или на уровне вида, или для региона (стационара) проведения исследований.

Кроме Ecological Methodology v. 7.4 (Krebs, 1998) для расчетов использовали статистические пакеты STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, Oklahoma), NCSS v. 12 (ncss.com/software/ncss), PAST (Hammer *et al.*, 2001) и Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Компоненты дисперсии координат SZM и SHM моделей для трех видов. Анализ компонент дисперсий показал, что дисперсии координат морфопространств E1 и K1 более чем на 50% обусловлены фактором “вид” (дисперсионные модели с тремя видами, рис. 2а). Фактор “встречаемость” в наибольшей степени объяснял дисперсию второй координаты E2 SZM модели. Влияние фактора “регион” находилось на уровне статистической погрешности.

Компоненты дисперсии координат видовых моделей SZM и SHM морфопространств. В моделях морфопространств, построенных для каждого вида бурозубок, фактор “встречаемость” был основным, объясняющим дисперсию координат E1 (общие размеры черепа). Например, у *S. araneus* (рис. 2б) он объяснял 85% дисперсии этой координаты морфопространства, а также 86% дисперсии координаты K1 (общие пропорции черепа). У *S. caecutiens* и *S. minutus* фактор “встречаемость” объяснял 79 и 78% дисперсий координат E1 соответственно. В отличие от *S. araneus*, у двух последних видов, изменчивость общих пропорций чере-

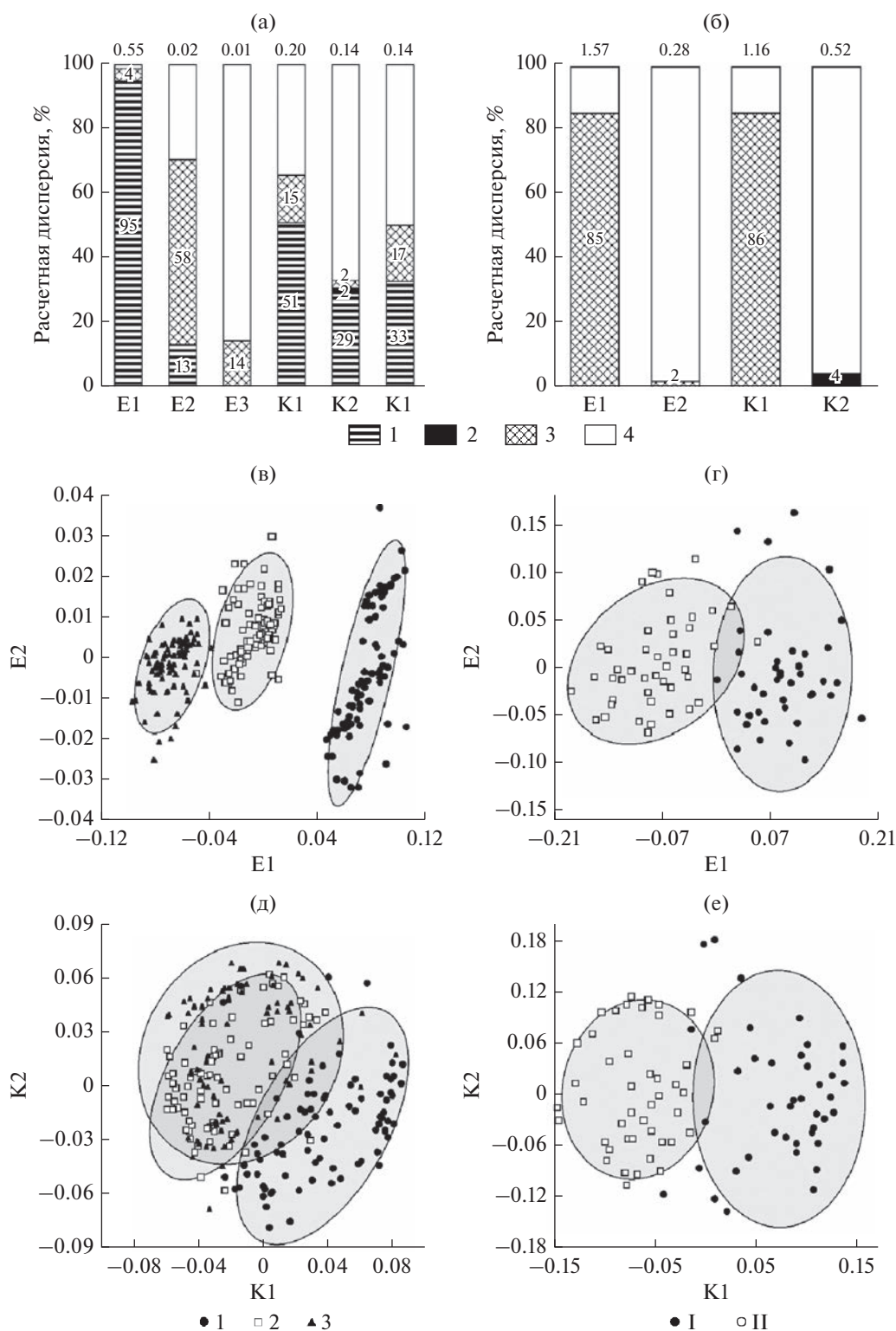


Рис. 2. а, б – относительные расчетные дисперсии координат SZM и SHM морфопространств для трех видов *Sorex* (а) и отдельно для *S. araneus* (б); факторы дисперсионного анализа; 1 – “вид” (*S. araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*), 2 – “регион” (“Вельский” стационар, “Корткеросский” стационар), 3 – “встречаемость” (“депрессия”, “пик”), 4 – неопределенная дисперсия и дисперсия обусловленная ошибками измерений, цифры над столбцами отражают относительные доли дисперсии (%), объясняемые разными факторами, цифрами над столбцами показаны абсолютные дисперсии координат морфопространств, умноженные на 100. в, г, д, е – проекции морфопространств трех видов *Sorex* (в, д) и *S. araneus* (г, е) на первые две координаты SZM (E1, E2) и SHM (K1, K2) морфопространств; 1 – *S. araneus*, 2 – *S. caecutiens*, 3 – *S. minutus*, I – “депрессия”, II – “пик”; эллипсы на графиках ограничивают область равную “среднее значение” ± 0.95 (диапазон между минимальным и максимальным значениями) относительной каждой из координат.

па оказалась практически независимой от этого фактора.

У всех видов влияние фактора “регион” оказалось статистически не значимым.

Характеристика размеров черепа и нижней челюсти бурозубок при “депрессии” и на “пиках” встречаемости. У большинства промеров были обнаружены статистически значимые (по двухстороннему критерию Манна–Уитни) различия между “депрессиями” и “пиками” (табл. 2). В целом, во время “депрессий” размеры черепа бурозубок были значимо больше, чем на “пиках”. В среднем, фактор “встречаемость” на 50.5% (18.0–79.9%) объяснял дисперсию измерений у *S. araneus*, на 45.7% (0–85.9%) – у *S. caecutiens* и на 46.1% (0–85.0%) – у *S. minutus* (v, % в табл. 2). В среднем, эффект фактора “встречаемости” на дисперсию измерений не зависел от видовой принадлежности и от географического положения стационаров ($p = 0.91$ и $p = 0.78$ по критерию Краскела–Уоллиса соответственно).

Для отдельных измерений влияние встречаемости варьировало между стационарами в зависимости от вида. Например, у *S. caecutiens* и *S. minutus* дисперсия ширины рострума (WRST) не зависела от этого фактора, а у *S. araneus* незначительно зависела от него только на “Корткеросском” стационаре.

Объемы видовых морфологических ниш бурозубок в SZM и SHM моделях для трех видов (рис. 2в, 2д). В SZM морфопространстве величина H_j (ширина ниши) для координат E1–E3 изменялась в интервалах 1.08–1.25, 1.5–2.5, 1.75–2.41 бит/инд., соответственно. Максимальный абсолютный и относительный объем морфопространства занимала ниша *S. araneus* ($H_V = 6.2$ бит/инд. и $H_{RV} = 64.7\%$) (проекция ниш на координаты E1 и E2 приведены на рис. 2в). Минимальная ниша была у *S. minutus* (4.4 бит/инд., 46.7%). Ниша *S. caecutiens* занимала промежуточное положение между ними (4.7 бит/инд., 49.7%). Объемы ниш в SHM морфопространстве у всех видов были больше (проекция ниш на координаты K1 и K2 приведены на рис. 2д) и упорядочивались следующим образом: *S. araneus* (7.3 бит/инд., 76.7%), *S. minutus* (7.1 бит/инд., 74.2%) и *S. caecutiens* (6.7 бит/инд., 70.5%).

В SZM морфопространстве ниши видов практически не перекрывались вдоль координаты E1 и, следовательно, в целом были изолированы: $O_{jk} = 0$, а S_R между *S. caecutiens* и *S. minutus* составил 1.2% и 0% для всех остальных пар видов. Этот результат отражает, прежде всего, существенную разницу в общих размерах видов. Напротив, в SHM морфопространстве видовые ниши значительно перекрывались (рис. 2д), особенно ниши *S. caecutiens* и *S. minutus*. Существенное перекрывание ниш в SZM морфопространстве обусловле-

но значительным сходством этих видов по форме (пропорциям) черепа.

Объемы видовых морфологических ниш в видовых SZM и SHM моделях (табл. 3). У всех трех видов бурозубок в SZM морфопространствах, построенных для обоих стационаров, относительный объем (H_{RV}) на “пиках” встречаемости был больше, чем в периоды “депрессии” (пример для *S. araneus* приведен на рис. 2г, 2е). Однако в моделях, полученных для каждого из стационаров, направление изменений H_{RV} было не столь однозначно (табл. 3). На “Вельском” стационаре у *S. araneus* и *S. caecutiens* в SZM морфопространстве на “пике” встречаемости H_{RV} увеличивался по сравнению с “депрессией”, а у *S. minutus* – снижался. В условиях “Корткеросского” стационара H_{RV} возрастал у *S. minutus* и, в меньшей степени, у *S. caecutiens*, а у *S. araneus* – сокращался.

На “Вельском” стационаре в SHM морфопространствах H_{RV} на “пиках” встречаемости уменьшался у *S. caecutiens* и *S. minutus*, но практически не менялся у *S. araneus*. На “Корткеросском” стационаре снижение H_{RV} было отмечено у *S. araneus* и *S. caecutiens*, а заметный рост – у *S. minutus*.

Перекрывание ниш бурозубок одного вида на стадиях “пиков” и “депрессий” встречаемости, оценивали по индексу NO_{jk} (табл. 4). В среднем, наименьшее перекрывание было отмечено для SZM морфопространств: $NO_{jk} = 0.11$ (0.02–0.32). В SHM морфопространствах NO_{jk} изменялся более существенно и в среднем был выше (0.38, 0.0–0.80). На “Корткеросском” стационаре перекрывание ниш было в среднем выражено сильнее (0.44), чем на “Вельском” стационаре (0.32). В целом отмечена положительная связь между перекрыванием морфологических ниш в SZM и SHM морфопространствах (рис. 3а).

Абсолютные различия между индексами H_{RV} на стадиях “депрессии” и “пиков” мы рассматривали как косвенную оценку чувствительности видов к изменениям встречаемости в таксоценозе. По изменчивости размеров черепа (SZM морфопространство) наиболее чувствительным видом был *S. minutus* ($\Delta H_{RV} = 10.1$), затем *S. caecutiens* (7.9), а наименее чувствительным видом – *S. araneus* (1.0). Для SHM морфопространстве была получена противоположная последовательность видов: *S. minutus* (0.30), *S. caecutiens* (4.45), *S. araneus* (4.15). На “Вельском” стационаре в SZM и SHM моделях виды упорядочивались по величине ΔH_{RV} от *S. minutus* к *S. araneus* (рис. 3б). В условиях “Корткеросского” стационара минимальное варьирование H_{RV} в SZM морфопространстве отмечено у *S. caecutiens*, а максимальное – у *S. minutus* (рис. 3в). В SHM морфопространстве первый вид демонстрировал максимальную, а второй – минимальную изменчивость H_{RV} . В среднем, для всех четырех

Таблица 4. Индексы перекрытия морфологических ниш бурозубок (O_{jk}/Rs) по отдельным координатам SZM и SHM морфопространств и индекс перекрытия ниш NO_{jk} между стадиями “депрессии” и “пиков” встречаемости видов

Индекс	Оба стационара				“Вельский” стационар			“Корткеросский” стационар			
O_{jk}/Rs NO_{jk} O_{jk}/Rs NO_{jk}	<i>S. araneus</i>										
	E1 0.11/19.3		E2 0.93/77.3		E1 0.06	E2 0.88	E3 0.98	E1 0.07	E2 0.99	E3 0.89	E4 0.91
	0.13				0.05			0.02			
	K1 0.10/15.7		K2 0.94/79.5		K1 0.0	K2 0.88	K3 0.83	K1 0.28	K2 0.84	K3 0.94	
	0.11				0.0			0.26			
O_{jk}/Rs NO_{jk} O_{jk}/Rs NO_{jk}	<i>S. caecutiens</i>										
	E1 0.19/22.4		E2 0.90/75.0		E1 0.20	E2 0.76		E1 0.08	E2 0.99	E3 0.97	E4 0/98
	0.39				0.13			0.12			
	K1 0.73/61.1	K2 0.38/31.4	K3 0.92/78.2	K4 0.97/86.7	K1 0.25	K2 0.85	K3 0.75	K1 0.67	K2 0.62		
	0.61				0.16			0.73			
O_{jk}/Rs NO_{jk} O_{jk}/Rs NO_{jk}	<i>S. minutus</i>										
	E1 0.15/15.5		E2 0.95/85.2		E1 0.23	E2 0.89		E1 0.07	E2 0.96	E3 0.92	
	0.24				0.32			0.02			
	K1 0.92/83.6	K2 0.93/81.2	K3 0.96/84.3		K1 0.84	K2 0.92		K1 0.90	K2 0.29		
	0.89				0.80			0.35			

SZM и SHM моделей морфопространств, максимальное значение ΔH_{RV} было обнаружено у *S. minutus* (7.2 ± 2.7), а минимальное — у *S. araneus* (3.7 ± 2.7). *S. caecutiens* располагался ближе к *S. minutus* (6.7 ± 2.6). Одновременно с этим у *S. minutus* индекс перекрытия ниш, NO_{jk} (табл. 4), был в среднем выше (0.31 ± 0.15), чем у *S. caecutiens* (0.29 ± 0.15) и *S. araneus* (0.08 ± 0.15).

У доминирующего в таксоценозах *S. araneus* аналогичная разница в относительных объемах ниш проявлялась, прежде всего, в изменчивости размеров черепа, а на “Вельском” стационаре и в изменчивости его пропорций, при относительно небольшой разнице в абсолютных объемах морфологических ниш. При этом заметная разница во встречаемости *S. araneus* на двух стационарах не отразилась на значениях NO_{jk} . В целом, средняя величина встречаемости видов не коррелировала со степенью перекрытия их ниш в SZM ($p = 0.41$) и SHM ($p = 0.20$) морфопространствах. Аналогично, не было обнаружено корреляции между встречаемостью видов с величиной ΔH_{RV} в SZM и SHM моделях ($p > 0.5$) (сравнивали одно-

именные стадии встречаемости на двух стационарах).

Калиброванные параметры морфологического разнообразия были рассчитаны для видовых SZM и SHM моделей для каждого из стационаров (табл. 5). Средние значения параметра H_{50}/d уменьшались в ряду *S. araneus*—*S. caecutiens*—*S. minutus*, особенно заметно в случае SZM морфопространства (рис. 4). Закономерно в обратной последовательности изменялась мера самоорганизации R_{50} . Наибольшее отклонение от модели нормального распределения (параметр J_{50}) отмечено у *S. caecutiens* и *S. minutus* в SZM морфопространствах. В случае SHM, параметр J_{50} был примерно на одном уровне у всех трех видов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях зарастающих вырубок в районах “Вельского” и “Корткеросского” стационаров, расположенных в зоне средней тайги на северо-востоке Европы, помимо изменчивости, обусловленной видовой принадлежностью, значительное

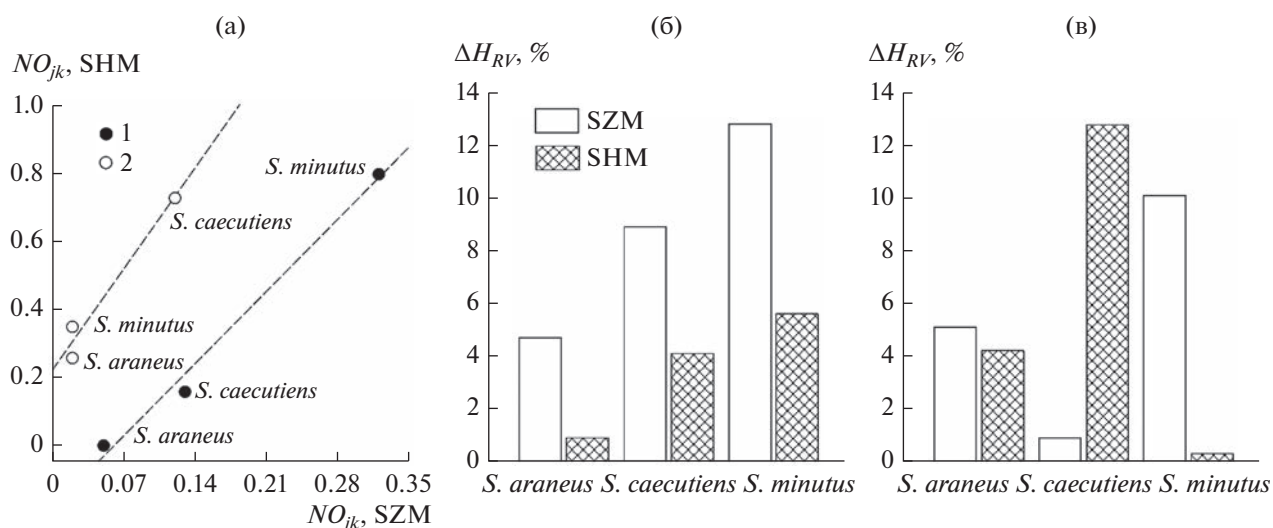


Рис. 3. (а) — Зависимости между индексами пересечения ниш (NO_{jk}) в SZM и SHM морфопространствах на стадиях “депрессии” и “пиков” встречаемости бурозубок на “Вельском” (1) и “Корткеросском” (2) стационарах; б, в — разность между относительными объемами морфологических ниш на стадиях “депрессии” и “пиках” встречаемости бурозубок (ΔH_{RV}) в SZM и SHM морфопространствах на “Вельском” (б) и “Корткеросском” (в) стационарах.

влияние на размеры черепа и нижней челюсти бурозубок оказывала стадия динамики “численности” или “встречаемости” в отловах. Так как связи между встречаемостью видов и плотностью резидентной части населения не исследовались, мы используем здесь только термин “встречаемость”.

Практически все измерения черепа и нижней челюсти на стадиях “депрессий” встречаемости видов в таксоценозах бурозубок были статистиче-

ски значимо больше, по сравнению с “пиками” встречаемости (табл. 2). Дополнительно обнаружено, что у *S. araneus* морфологические ниши, соответствующие разным состояниям встречаемости, практически не перекрывались в SZM и SHM морфологических пространствах. Представленные результаты, с одной стороны, подтверждают вывод, полученный из анализа компонент дисперсий координат SZM моделей, о связи встречаемости бу-

Таблица 5. Средние значения калиброванных параметров морфологического разнообразия размеров (SZM морфопространство) и пропорций (SHM морфопространство) черепа и нижней челюсти бурозубок, отловленных на территории “Вельского” и “Корткеросского” стационаров

N	SZM				SHM			
	d	H_{50}/d	R_{50}	J_{50}	d	H_{50}/d	R_{50}	J_{50}
<i>S. araneus</i> , “Вельский” стационар								
11	3	2.23 ± 0.025	0.14 ± 0.010	0.20 ± 0.014	3	2.34 ± 0.023	0.10 ± 0.009	0.31 ± 0.026
<i>S. araneus</i> , “Корткеросский” стационар								
11	4	2.08 ± 0.019	0.19 ± 0.007	0.04 ± 0.01	3	2.30 ± 0.022	0.11 ± 0.008	0.04 ± 0.019
<i>S. caecutiens</i> , “Вельский” стационар								
9	2	2.24 ± 0.030	0.13 ± 0.012	0.14 ± 0.02	3	2.31 ± 0.020	0.11 ± 0.008	0.16 ± 0.019
<i>S. caecutiens</i> , “Корткеросский” стационар								
9	4	1.93 ± 0.025	0.25 ± 0.01	0.51 ± 0.036	2	2.32 ± 0.022	0.10 ± 0.008	0.16 ± 0.023
<i>S. minutus</i> , “Вельский” стационар								
11	2	1.90 ± 0.029	0.29 ± 0.008	0.20 ± 0.021	2	2.16 ± 0.022	0.17 ± 0.011	0.07 ± 0.014
<i>S. minutus</i> , “Корткеросский” стационар								
11	3	2.17 ± 0.024	0.18 ± 0.01	0.27 ± 0.009	2	2.23 ± 0.029	0.14 ± 0.011	0.22 ± 0.033

Примечание: N — число моделей с разным объемом выборки, построенных для получения зависимости “величина параметра — логарифм объема выборки”.

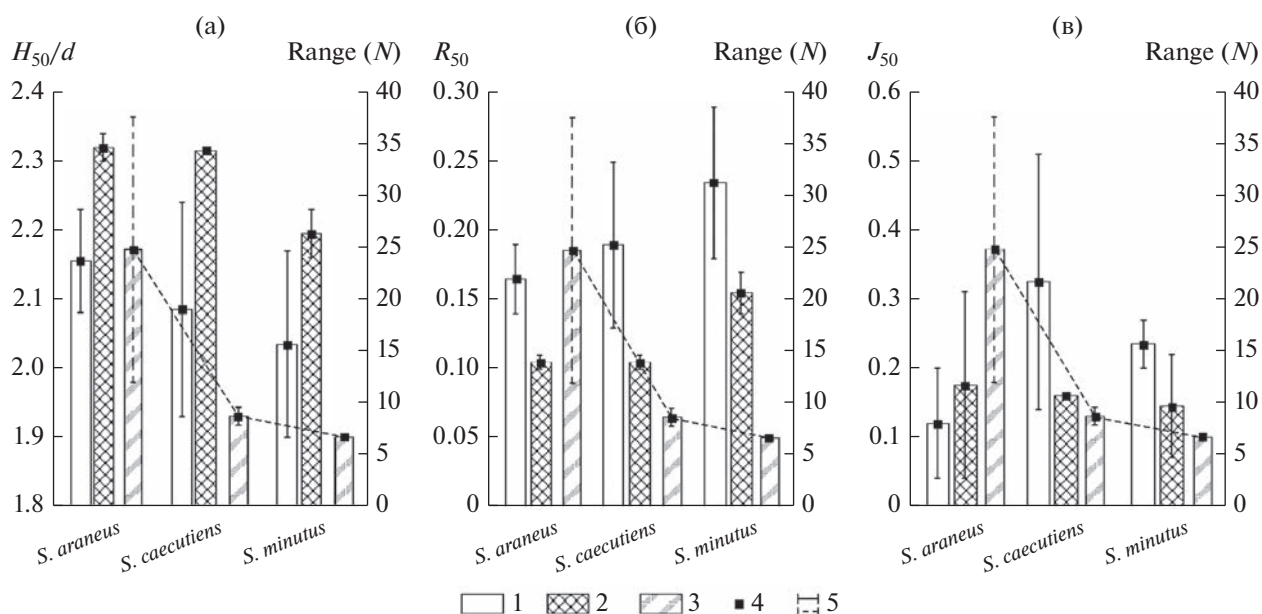


Рис. 4. Медианные значения параметров разнообразия H_{50}/d , R_{50} , J_{50} у трех видов бурозубок: 1 – SZM и 2 – SHM морфопространства, 2 – медиана, 3 – $Range(N)$ – “среднее значение” уловистости вида (на 10/канавко-суток) $\pm 0.95^*$ (диапазон между минимальным и максимальным значениями уловистости), 4 – медиана, 5 – минимальное и максимальное значение параметра.

розубок в отловах с размерами черепа. С другой стороны, они демонстрируют некоторое разнообразие реакций на этот фактор у разных видов и возможное влияние неопределенных условий, вероятно связанных с региональными особенностями биотопов.

Отмеченный высокий уровень внутрипопуляционной морфологической дифференциации предполагает, что, при прочих равных, для оценки “реального” масштаба варьирования краниометрических параметров у бурозубок нужно принимать во внимание и описанную нами форму изменчивости. В группу наиболее “чувствительных” к этому фактору промеров входят наибольшая ширина мозговой коробки, длина нижней челюсти и кондило-базальная длина, т.е. измерения, описывающие общие размеры черепа. Измерения, варьирование которых находились в меньшей зависимости от фактора “встречаемость”, описывают отдельные части нижней челюсти, в том числе длину нижнего зубного ряда.

Особенности изменчивости ширины рострума у *S. araneus* к “моменту” отлова (август), по сравнению с другими видами бурозубок, можно объяснить разным временем завершения роста этой части черепа в индивидуальном развитии. Отметим, что промер WRST косвенно отражает изменчивость мест прикрепления *musculus masseter* относительно продольной оси черепа. Изменчивость WRST может влиять на работу *m. masseter*, который совместно с *m. temporalis*, является основной жевательной мышцей, обеспечивающей дробление и

измельчения добычи у бурозубок (Young, Badyaev, 2010).

На основе полученных данных (v (%), табл. 2) мы прогнозируем, что у бурозубок “чувствительность” промеров черепа и нижней челюсти к комплексу факторов, связанных с динамикой численности, должна быть обратно пропорциональна скорости их “созревания” в индивидуальном развитии. Косвенно это подтверждается тем, что максимум v (%) у всех трех видов демонстрирует именно ширина мозговой капсулы (WMAX). На чувствительность индивидуального развития к внешним “стрессорам” может влиять и то, в какой степени те или иные части черепа находятся под влиянием мускулатуры, образуя с ней “функциональные комплексы”, как это было продемонстрировано на примере нижней челюсти некоторых видов бурозубок (Badyaev, Foresman, 2004; Young *et al.*, 2010). В этой связи мы предполагаем, что измерения, отражающие изменчивость частей черепа и нижней челюсти, которые в “норме” наиболее поздно формируются в процессе индивидуальном развитии и, особенно, демонстрирующие “феномен Денеля”, будут наилучшими потенциальными индикаторами для оценки воздействия окружающей среды *sensu lato*, а не только популяционной плотности.

В “норме” у неполовозрелых бурозубок *S. araneus* локальный максимум высоты церебрального отдела достигается в июле–августе (Tarja, 2017; Taylor *et al.*, 2022). После короткого периода стабилизации в последующие пять месяцев происхо-

дит почти линейное уменьшение высоты черепа, завершающееся в январе—феврале. В это время промер достигает своих минимальных значений. Затем (половозрелые животные) с марта по июль происходит увеличение высоты черепа, которая, однако, достигает только половины от высоты черепа молодых животных. В конце жизни (июль—август) высота черепа вновь снижается. В целом наличие двух пиков и одного глобального минимума является характеристикой индивидуального развития веса тела, веса внутренних органов (кроме сердца) и ряда измерений черепа разных видов бурозубок (Pucek, 1965; Grainger, Fairley, 1978; Ивантер, 2014, 2018). Различия между видами, внутривидовые географические вариации выражаются в смещении календарных дат достижения того или иного относительно стационарного состояния морфологической системы черепа, соответствующего или максимумам, или глобальному минимуму размеров (Tapia, 2017; Taylor *et al.*, 2022).

Если принять за “норму” значения WMAX на стадии “депрессии” (табл. 2), то у *S. araneus* величина этого промера на стадии “пика” встречаемости (на обоих стационарах) была примерно на 6.3%, у *S. caecutiens* — на 5.1%, и у *S. minutus* — на 5.8% меньше “нормы”. По многолетним данным в Беловеже (Польша) (Taylor *et al.*, 2022: fig. 3) высота черепа у *S. araneus* в августе составляет около 6.10 мм, а в январе — около 5.25 мм, т.е. почти на 14% меньше. У *S. minutus* (Ирландия) в августе (Grainger, Fairley, 1978: fig. 3) ширина черепа составляла около 4.83 мм, а в январе — 4.05 мм, т.е. на 16% меньше. Приведенные данные не сопоставимы напрямую, но из них видно, что задержка в индивидуальном развитии черепа на стадии “пика” у бурозубок, продемонстрированная нами, весьма существенна и может быть причиной сдвига на более поздние сроки морфологического созревания молодняка.

Разнонаправленные эффекты плотности популяций мелких млекопитающих на различные, в том числе морфологические характеристики животных были описаны относительно давно (например, “эффект Читти”) (Chitty, Chitty, 1962; Krebs, 1964; Hughes, Nowak, 1973; Krebs, Myers, 1974; Markowski, 1980, 1992; Oli, 1991; Епифанцева, 1990; Николаева, 1990; Benthem *et al.*, 2017). Вероятно, что изученный нами эффект “встречаемости” бурозубок в отловах на размеры и пропорции их черепа, тоже является частным случаем такого феномена, в целом, типичного для этой группы млекопитающих.

Пока нет данных для обсуждения конкретного эпигенетического механизма влияния как встречаемости животных, а равно и плотности населения, на ход индивидуального развития бурозубок. Мы полагаем наиболее вероятным, что в этом

принимают участие как нервная, так и эндокринная системы. Пусковым механизмом реакции на рост популяционной плотности, может быть задокументированный (в экспериментах) рост частоты агонистических взаимодействий между бурозубками при увеличении частоты числа социальных контактов. При этом характер и интенсивность взаимодействий имеет отчетливую видовую специфику, но может зависеть и от социального статуса животных (оседлые, мигранты), пола и возраста (Kalinin, Shchipanov, 2003; Rychlik, Zwolak, 2005; Shchipanov *et al.*, 2005; Oleinichenko, 2012). Также вероятно, что именно внутривидовые социальные контакты могут играть ключевую роль в качестве “стресс-фактора” (Selye, 1946; Christian, 1960; Куприянова, Сигал, 1976). При этом нельзя полностью исключать и влияние (прямое/косвенное) доминирующего и более “агрессивного” *S. araneus* на субдоминантов таксоценоза. По нашим данным (Куприянова, 1987) на “Корткеросском” стационаре встречаемость *S. araneus* на вырубке не коррелировала с встречаемостью остальных видов, а на “Вельском” стационаре наблюдалась слабо выраженная положительная тенденция к совместной встречаемости видов. Поэтому в исследованных популяциях агонистические межвидовые контакты, прямая, или интерференционная межвидовая конкуренция, если и имели место, то, вероятно, не оказали заметного влияния на индивидуальное развитие бурозубок.

По-видимому, реакция индивидуального развития была в основном одинаковой у всех трех исследованных видов. Поэтому, разумно предположить, что во всех случаях механизм влияния популяционной динамики был одним и тем же. В условиях высокой встречаемости у бурозубок происходило снижение скорости индивидуального развития неполовозрелых особей, выразившееся в уменьшении общих размеров черепа к моменту осеннего максимума встречаемости животных в отловах (август). При низкой встречаемости и “благоприятной” социальной среде, напротив, могло происходить ускорение индивидуального развития, что отразилось в более крупных размерах черепа у животных, отловленных в конце лета. Возможно этот эффект может быть сопоставлен с увеличением веса тела и размеров самцов некоторых грызунов на стадии роста численности популяции (т.е. при благоприятных экологических условиях) за счет роста скорости и продолжительности их индивидуального развития (Oli, 1991; Benthem *et al.*, 2017; Kshnyasev, Davydova, 2021).

В этой работе в качестве теста были использованы два хорошо известных индекса перекрытия ниш — Пианка и Ренконена (Smith, Zaret, 1982; Schatzmann *et al.*, 1986). Несмотря на некоторую рассогласованность в области наиболее низких и наиболее высоких значений, в целом, оба индекса

демонстрировали сильную положительную корреляцию (0.99). Варьирование индексов не было связано с видом бурозубок или с регионом, а полностью определялось структурой морфологических ниш. Наименьшее перекрытие проекций морфологических ниш по индексам Пианка и Ренконена отмечено вдоль первых координат SZM и SHM моделей — E1 и K1 соответственно. Чем больше был порядковый номер координаты, тем сильнее перекрывались проекции ниш. Таким образом, основная информация о перекрывании видовых или групповых (“депрессия”, “пик”) морфологических ниш содержалась в дисперсиях первых координат (E1, E2, K1, K2) морфологических пространств.

Следует подчеркнуть, что ортогональность (линейная независимость) координат морфологического пространства позволяет корректно оценить информационные параметры разнообразия (H_V , H_{RV}). Это также дало возможность использовать вероятность совместной встречаемости разнокачественных объектов для измерения перекрывания ниш в многомерном пространстве. Для этого мы впервые в этой работе ввели индекс перекрывания ниш NO_{jk} .

В SZM и SHM морфопространствах для трех видов морфологическое разнообразие у *S. araneus* (H_V , H_{RV} , $H_{50/d}$, R_{50}) было выше, чем у *S. caecutiens* и *S. minutus* (табл. 3, рис. 4). Этот результат коррелирует как с высокой встречаемостью этого вида — доминанта таксоценозов бурозубок, так и с амплитудой ее колебаний между “депрессиями” и “пиками”. Объемы ниш *S. caecutiens* и *S. minutus* были меньше, пропорционально встречаемости этих видов.

Направление изменения морфологического разнообразия между “депрессиями” и “пиками” зависит от того, какие координаты морфопространств принимаются во внимание. Ранее (Куприянова и др., 2003) мы показали для *S. araneus*, что, если оценивать эти тренды только по координатам, содержащим основную информацию о влиянии встречаемости, то на “пиках” будет наблюдаться увеличение объема морфологической ниши. В новом исследовании при использовании всех координат SZM или SHM морфопространств для вычисления H_{VR} , этот результат был подтвержден только для популяции “Вельского” стационара, где *S. araneus* демонстрирует максимальную встречаемость в таксоценозе.

Межвидовые различия параметров $H_{50/d}$ и повидимому были в значительной степени обусловлены разной встречаемостью видов. С ее ростом и/или ростом амплитуды ее колебаний между “депрессиями” и “пиками” росла энтропия ($H_{50/d}$) как в SZM, так и в SHM морфопространствах и, соответственно, уменьшалась мера организованности (R_{50}). При этом параметр J_{50} не демон-

стрировал зависимости от встречаемости видов. Нужны дальнейшие исследования для улучшения понимания интерпретации дивергенции Кульбака-Лейблера.

На большом объеме данных (отряды Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla и Rodentia) было показано (Пузаченко, 2023), что $H_{50/d}$ и R_{50} , варьируют в относительно узких диапазонах. Наиболее вероятно, что в этом проявляются фундаментальные ограничения в работе регуляторных механизмов, приводящие к тому, что “морфологическая система” черепа находится у взрослых животных не в детерминированном, а в основном в квазидетерминированном (Beer, 1959) состоянии ($0.1 < R_{50} < 0.31$). Иными словами, гипотетический морфогенетический регулятор “допускает” относительно высокое разнообразие размеров и, особенно, пропорций черепа (Пузаченко, 2023).

Значения $H_{50/d}$ у исследованных бурозубок варьируют в SZM морфопространствах в интервале 1.80–2.42 (в среднем 2.09) при “норме” для млекопитающих 0.40–2.54 (в среднем 2.13). Значения R_{50} изменялись в интервале 0.06–0.33 (в среднем 0.20) при “норме” млекопитающих 0.08–0.86 (в среднем 0.21). В SHM морфопространствах параметр $H_{50/d}$ бурозубок изменялся от 2.0 до 2.5 (в среднем 2.27) при “норме” у млекопитающих — 1.93–2.66 (в среднем 2.37), а параметр R_{50} находился в интервале 0.04–0.24 (в среднем 0.12) при “норме” у млекопитающих — 0.003–0.25 (в среднем 0.13). Таким образом, ограничения морфологического разнообразия размеров черепа и нижней челюсти в исследованных популяциях бурозубок были выражены несколько сильнее, чем в среднем у млекопитающих. Мера самоорганизации R_{50} в SZM морфопространствах, в среднем, была обратно пропорциональна амплитуде встречаемости бурозубок (рис. 4), что подтверждает существенное влияние текущей встречаемости в отловах и, вероятно, плотности оседлой части популяции (резидентов), на процесс индивидуального развития и морфологическое разнообразие бурозубок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего исследования подтверждают выводы, сделанные ранее в отношении эффекта “встречаемости” в отловах на размеры черепа *S. araneus* (Куприянова и др., 2003). Вероятное замедление скорости индивидуального развития черепа у бурозубок на фоне высокой встречаемости согласуется с общей гипотезой, основанной на концепции биологического стресса (Selye, 1946; Christian, 1960).

Вероятностная трактовка морфопространства позволяет применять в исследованиях биоразнообразия методы информационной статистики, а в

качестве параметров морфологического разнообразия – информационную энтропию и ее производные, дивергенцию Кульбака-Лейблера и др. (Пузаченко Ю., 1982, 1992). Принципиальными условиями для этого являются ортогональность (линейная независимость) координат и вероятностная трактовка морфологического пространства. У исследованных видов бурозубок параметры морфологического разнообразия лежат в пределах ранее определенных интервалов изменчивости для других млекопитающих (Пузаченко, 2023).

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что, наряду с “феноменом Денеля”, текущая плотность популяции может быть одним из ведущих факторов, влияющих на индивидуальное развитие молодняка бурозубок, сезонную и межгодовую динамику морфологического разнообразия внутри популяции. “Феномен Денеля” и высокая чувствительность индивидуального развития бурозубок к экологическим факторам делают их многообещающим объектом исследования регуляции индивидуального развития у млекопитающих.

БЛАГОДАРНОСТИ

Основные измерения выполнены М.И. Красинской. Авторы выражают благодарность А.М. Букину, Т.М. Букину, Е.Е. Куликову, В.Ю. Олейниченко, М.Г. Плещачеву, М.Ю. Соловьевой и И.Б. Недосекиной. Работа выполнена по программе Государственного задания Института географии РАН № FMGE-2019-0007, AAAA-A19-119021990093-8 “Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д., Юрковская Т.К. (Ред.) Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука. 1989. 62 с.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Калинин А.А., Петров А.Н., Павлова С.В., Щипанов Н.А. Морфологическая дифференциация обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Северо-Востоке Европейской части России // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 605–618.
- Бобрецов А.В., Петров А.Н., Быховец Н.М., Щипанов, Н.А. Краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) на северо-востоке европейской части России: оценка влияния разных факторов // Зоол. журн. 2020. Т. 99. № 6. С. 670–683.
<https://doi.org/10.31857/S0044513420040054>
- Гусева Т.Л., Коросов А.В. Размещение бурозубки обыкновенной (*Sorex araneus* (Linnaeus, 1758)) в мозаичных ландшафтах южной Карелии // Тр. Карельского науч. цент. РАН. 2016. № 4. С. 100–107.
<https://doi.org/10.17076/eco21>
- Гусева Т.Л., Коросов А.В., Беспятова Л.А., Аниканова В.С. Многолетняя динамика биотопического размещения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) в мозаичных ландшафтах Карелии // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2014. Т. 2. № 8. С. 13–20.
- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1985. С. 3–221.
- Долгов В.А. Краниометрия и закономерности географической изменчивости краниометрических признаков палеарктических бурозубок (Mammalia, Sorex) / Исследования по фауне Советского Союза. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1972. С. 150–185.
- Епифанцева Л.Ю. Динамика фенотипической структуры популяции большеухой полевки / Тез. 5 съезда ВТО АН СССР. Т. 1. М., 1990. С. 180–181.
- Ивантер Т.В., Краниометрия и одонтология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) / Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 50–59.
- Ивантер Э.В. О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Принц. экол. 2014. № 3. С. 12–19.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2014.3821>
- Ивантер Э.В. Опыт экологического анализа морфофизиологических особенностей мелких млекопитающих // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2018. № 3. С. 7–19.
<https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.121>
- Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П. Влияние антропогенной трансформации лесных экосистем Восточной Финляндии на популяции малой и средней бурозубок // Принц. экол. 2014. № 2. С. 21–25.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2014.3561>
- Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Сергеев В.Е. Летний скачок роста у бурозубок / Кемер. гос. ун-т. Кемерово, деп. в ВИНТИ 12.05.95. 1995. № 1341-B95. 9 с.
- Куприянова И.Ф. Численность и структура населения мелких млекопитающих на вырубках и в лесах средней тайги Европейской части СССР / Влияние хозяйственного освоения лесных территорий европейского севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 49–64.
- Куприянова И.Ф., Наумов С.П. Особенности структуры населения мелких млекопитающих Европейской тайги // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 11. С. 1682–1692.
- 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.
- Куприянова И.Ф., Сигал Е.Р. Сезонные и годовые изменения массы надпочечников обыкновенной бурозубки / Современные проблемы биологии и современной методики. Тезисы Всесоюзного совещания зоологов педвузов. Пермь, 1976. С. 274–276.
- Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. Теоретическая физика. Том V. Статистическая физика. Часть 1. М.: Наука, 1976. 584 с.
- Нестеренко В.А. Таксоцены. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2023. 212 с.

- Николаева Н.Ф. Половой диморфизм и изменчивость в зависимости от фазы динамики численности в популяции водяной полевки / Тез. 5 съезда ВТО АН СССР. Т. 2, М. 1990. С. 184–185.
- Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань, 1960. 468 с.
- Порошин Е.А. Морфологическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на европейском Северо-Востоке России / Авт. канд. биол. н. Сыктывкар, 2006. 22 с.
- 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. 025–038.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование. Проблемы устойчивости биологических систем. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1982. С. 5–32.
- Пузаченко Ю.Г. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость / Современные глобальные изменения природной среды. Т. 2. М.: Научный мир, 2006. С. 306–377.
- Пузаченко Ю.Г. Семантические аспекты информатики. Экоинформатика. Теория. Практика. Методы и системы / Ред. Соколов, В.Е. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1992. С. 7–84.
- Северцов С.А. Проблемы эволюционной экологии и пути их разрешению / Проблемы экологии животных. Т. 1, М.: Изд. АН СССР, 1951. С. 11–29.
- Юдин Б.С. Фауна землероек (Mammalia, Soricidae) севера Западной Сибири // Биол. пробл. Севера. Магадан (Тр. Сев.-Вост. Компл. Ин-т ДВНЦ АН СССР). 1971. Вып. 42. С. 48–53.
- Badyaev A.V., Foresman K.R. Evolution of morphological integration. I. Functional units channel stress-induced variation in shrew mandibles // Am. Nat. 2004. V. 163. № 6. P. 868–879. <https://doi.org/10.1086/386551>
- Badyaev A.V., Foresman K.R. Extreme environmental change and evolution: Stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles // Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 2000. V. 267. P. 371–377. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1011>
- Badyaev A.V., Foresman K.R., Fernandes M.V. Stress and developmental stability: Vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews // Ecology. 2000. V. 81. № 2. P. 336–345. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0336:SADSVR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0336:SADSVR]2.0.CO;2)
- Beer S. Cybernetics and Management. John Wiley & Sons, Inc. New York, 1959. 214 pp.
- Bentham van K.J., Froy H., Coulson T., Getz L.L., Oli M.K., Ozgul A. Trait–demography relationships underlying small mammal population fluctuations // J. Anim. Ecol. 2017. V. 86. № 2. P. 348–358. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12627>
- Borowski S., Dchnel A. Materiai do biologii Soricidae // Ann. Univ. Mariae Curie-Skiodowsk Sectio C 7. 1952. V. 7. № 6. P. 305–448.
- Chapelle V., Silvestre F. Population Epigenetics: The Extent of DNA Methylation Variation in Wild Animal Populations // Epigenomes. 2022. V. 6. № 4. P. 31. <https://doi.org/10.3390/epigenomes6040031>
- Chitty H., Chitty D. Body weight in relation to population phase in *Microtus agrestis*, in: Symp. Theriologicum, Berno. 1962. P. 77–86.
- Christian J.J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. Lect. Rev. Ser. Nav. Med. Res. Inst. 1960. V. 60. № 2. P. 49–150. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-395673-6.50008-5>
- Crumpp S.L. The Estimation of Variance Components in Analysis of Variance // Biometrics Bull. 1946. V. 2. № 1. P. 7. <https://doi.org/10.2307/3002006>
- Dehnel A. Studies on the genus *Sorex* // Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Lublin-Polonia. 1949. V. 4. P. 17–102.
- Foerster H. von. On Self-Organizing Systems and Their Environments // Self-Org. Sys. 1960. V. 50. P. 31–50.
- Fusco G. How many processes are responsible for phenotypic evolution? // Evol. Dev. 2001. V. 3. № 4. P. 279–286. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2001.003004279.x>
- Gilbert S.F. Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: Ecological aspects of animal development // J. Biosci. 2005. V 30. № 1. P. 65–74. <https://doi.org/10.1007/BF02705151>
- Graham, J.H., Freeman, D.C., Emlen, J.M. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis / Markow T.A. (Eds.) Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications. Kluwer Academic Publishers, 1994. pp. 123–139. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0830-0_10
- Grainger J.P., Fairley J.S. Studies on the biology of the Pygmy shrew *Sorex minutus* in the West of Ireland // J. Zool. 1978. V. 186. № 1. P. 109–141.
- 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.
- Hughes P.C.R., Nowak M. The effect of the number of animals per cage on the growth of the rat. Lab. Anim. 1973. 7, 293–296. <https://doi.org/10.1258/002367773780944085>
- Hutchinson G.E. When are species necessary? / Ed. Lewontin R.C. Population biology and evolution. Syracuse Univ. Press, 1968. P. 177–186.
- Kalinin A.A., Shchipanov N.A. Density-Dependent Behavior of Shrews (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, and *S. minutus*) under Natural and Experimental Condi-

- tions // Biol. Bull. 2003. V. 30. № 6. P. 576–583.
<https://doi.org/10.1023/B:BIBU.0000007714.30461.3e>
- Kardynia P., Rychlik L. Wintering adaptations of the pygmy shrew *Sorex minutus* and the Eurasian water shrew *Neomys fodiens* / ECM 2011 VI-th European Congress of Mammalogy. Univ. P. et M. Curie, Mus. nat. d'Hist. nat. Paris, 2011. P. 122–123.
- Kendall M.G. Rank correlation methods. London: Charles Griffin and Co., Ltd, 1975. 202 pp.
- Kieser J.A. Epigenetic canalization and phenotypic change: A minimax model // Med. Hypotheses. 1987. V. 22. № 1. P. 105–110.
[https://doi.org/10.1016/0306-9877\(87\)90011-9](https://doi.org/10.1016/0306-9877(87)90011-9)
- Krebs C.J. Cyclic Variation in Skull–Body Regressions of Lemmings // Can. J. Zool. 1964. V. 42. № 4. P. 631–643.
<https://doi.org/10.1139/z64-054>
- Krebs C.J. Ecological methodology. 2-nd ed. N.Y.: Harper & Row, Publishers, 1998. 624 pp.
- Krebs C.J., Myers, J.H. Population Cycles in Small Mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267–399.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60280-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60280-9)
- Kruskal B. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis // Psychometrika. 1964. V. 29. P. 1–27.
<https://doi.org/10.1007/BF02289565>
- Kshnyasev I.A., Davydova Y.A. Population Cycles and the Chitty Syndrome // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 1. P. 70–75.
<https://doi.org/10.1134/S1067413621010082>
- Kullback S., Leibler R.A. On Information and Sufficiency // Ann. Math. Statist. 1951. V. 22. № 1. P. 79–86.
<https://doi.org/10.1214/aoms/1177729694>
- Lázaro J., Dechmann D.K.N. Dehnel's phenomenon // Curr. Biol. 2021. V. 31, № 10. R463–R465.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.006>
- Markowski J. Morphometric variability in a population of the root vole // Acta Theriol. (Warsz). 1980. V. 25. P. 155–200.
<https://doi.org/10.4098/at.arch.80-14>
- Markowski J., Østbye E. Morphological variability of a root vole population in high mountain habitats, Hardangervidda, South Norway // Acta Theriol. (Warsz). 1992. V. 37. P. 117–139.
<https://doi.org/10.4098/at.arch.92-13>
- Nováková L., Vohralík V. Age and sex skull variation in a model population of the common shrew (*Sorex araneus*) // Folia Zool. 2017. V. 66. № 4. P. 254–261.
<https://doi.org/10.25225/fozo.v66.i4.a7.2017>
- Ohdachi S.D., Abe H., Oh H.S., Han S.H. Morphological relationships among populations in the *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae) in East Asia, with a description of a new subspecies from Cheju Island, Korea // Mamm. Biol. 2005. V. 70. № 6. P. 345–358.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2005.06.004>
- Okulova N.M., Balakirev A.E., Orlov V.N. Craniometrical characteristics of some *Sorex araneus* chromosomal races // Russ. J. Theriol. 2007. V. 6. № 1. P. 63–71.
<https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.06.1.10>
- Okulova, N.M., Balakirev, A.E., Orlov, V.N. Craniometrical characteristics of some *Sorex araneus* (Insectivora) chromosomal races // Zool. Zhurn. 2004. V. 83. № 12. P. 1476–1487.
- Oleinichenko V.Y. Behavioral interactions of adult females of the common shrew (*Sorex araneus*) with conspecifics on familiar territory // Biol. Bull. 2012. V.39. № 4. P. 351–359.
<https://doi.org/10.1134/S1062359012040073>
- Oli M.K. The Chitty effect: a consequence of dynamic energy allocation in a fluctuating environment // Theor. Popul. Biol. 1999. V. 56. № 3. P. 293–300.
<https://doi.org/10.1006/tpbi.1999.1427>
- Pianka E.R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1974. V. 71. P. 2141–2145.
<https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>
- Pucek Z. Seasonal and age changes in shrews as an adaptive process // Symp. zool. Soc. Lond. V. 26. P. 189–207.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1970.tb00313.x>
- Pucek Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews // Acta Theriol. (Warsz). 1965. V. 10. P. 369–438.
<https://doi.org/10.4098/at.arch.65-31>
- Pucek Z., Markov G. Seasonal changes in the skull of the common shrew from Bulgaria // Acta theriologica. 1964. V. IX. № 20. P. 363–366.
- Rasch D., Mašata O. Methods of variance component estimation // Czech J. Anim. Sci. 2006. V. 51. № 6. P. 227–235.
<https://doi.org/10.17221/3933-cjas>
- Renkonen O., Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. 1938. V. 6, 1–231.
- Ricklefs R.E., Travis J. A morphological approach to the study of avian community organization // Auk. 1980. V. 97. № 2. P. 321–338.
- Rychlik L., Zwolak R. Behavioural mechanisms of conflict avoidance among shrews // Acta Theriol. (Warsz). 2005. V. 50. № 3. P. 289–308.
<https://doi.org/10.1007/BF03192627>
- Selye H. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation // J. Clin. Endocrinol. Metab. 1946. V. 6. № 2. P. 117–230.
<https://doi.org/10.1210/jcem-6-2-117>
- Selye H. The stress of life. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, USA, 1956. 324 pp.
- Shannon C.E. A Mathematical theory of communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. V. 27. P. 379–423.
<https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Y., Aleksandrov D.Y., Kouptzov A.V. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* and *S. isodon*, in central Russia. Adv. // Biol. Soricidae II. 2005. V. 1. P. 201–216.
- Shchipanov N.A., Voyta L.L., Bobretsov A. V., Kuprianova I.F. Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: Morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration // Russ. J. Theriol. 2014. V. 13. P. 119–140.
<https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.13.2.08>
- Shepard B.N. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // Psycho-

- metrika. 1962. V. 27. № 2. P. 125–140.
<https://doi.org/10.1007/BF02289630>
- Sturges H. The choice of a class-interval // J. Am. Stat. Assoc. 1926. V. 21. P. 65–66.
- Tapia L. Causes and consequences of seasonal changes in the braincase and brain size of the common shrew *Sorex araneus*. Doctoral thesis. Universitat Konstanz. Konstanz, 2017. 109 p.
- Taylor J.R.E., Muturi M., Lázaro J., Zub K., Dechmann D.K.N. Fifty years of data show the effects of climate on overall skull size and the extent of seasonal reversible skull size changes (Dehnel's phenomenon) in the common shrew // Ecol. Evol. 2022. V. 12. № 10. P. e9447
<https://doi.org/10.1002/ece3.9447>
- Vega R., Mcdevitt A.D., Kryštufek B., Searle J.B. Ecogeographical patterns of morphological variation in pygmy shrews *Sorex minutus* (Soricomorpha: Soricinae) within a phylogeographical and continental-and-island framework // Biol. J. Linn. Soc. 2016. V. 119. № 4. P. 799–815.
<https://doi.org/10.1111/bij.12858>
- Vega R.R. Phylogeographic and morphometric studies on the Eurasian pygmy shrew *Sorex minutus*: insights into its evolutionary history and postglacial colonisation in Europe. University of York, 2010. 179 pp.
- Wagner P.J. Paleontological Perspectives on Morphological Evolution / Eds. Bell M.A., Futuyma D.J., Eanes W.F. and Levinton J.S. Evolution since Darwin: the first 150 years. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2010. P. 451–478
- Wojcik J.M., Bogdanowicz W., Pucek Z., Wojcik A.M., Zalewska H. Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Poland, in relation to karyotype // Acta Theriol. (Warsz). 2000. V. 45. № 1. P. 161–172.
<https://doi.org/10.4098/AT.arch.00-71>
- Young R.L., Badyaev A.V. Developmental plasticity links local adaptation and evolutionary diversification in foraging morphology // J. Exp. Zool. Part B Mol. Dev. Evol. 2010. V. 314B. № 6. P. 434–444.
<https://doi.org/10.1002/jez.b.21349>
- Young R.L., Sweeney M.J., Badyaev A.V. Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews // Funct. Ecol. 2010. V. 24. № 3. P. 556–565.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01664.x>
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // Am. Nat. 1991. V. 138. № 4. P. 797–810.
<https://doi.org/10.1086/285253>
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. Phenotypic diversity and population dynamics: Another look (with particular reference to the common shrew *Sorex araneus*) // Acta Theriol. (Warsz). 1997. V. 42. Suppl. 4. P. 57–66.
<https://doi.org/10.4098/AT.arch.97-47>
- Zakharov V.M., Trofimov I.E., Sheftel B.I. Fluctuating asymmetry and population dynamics of the common shrew, *Sorex araneus*, in central Siberia under climate change conditions // Symmetry (Basel). 2020. V. 12. № 12. P. 1–7.
<https://doi.org/10.3390/sym12121960>

Morphological Diversity of the Skull and Lower Jaw of Three Species of Shrews (*Eulipotyphla*, *Sorex*) During Depressions and Peaks of Abundance

A. Yu. Puzachenko^{1, #} and I. F. Kupriyanova²

¹Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetnyi per., 29, Moscow, 119017 Russia

²Independent scientist

[#]e-mail: puzak@igras.ru

Ecological conditions can influence the individual development of organisms and morphological variability at the population level. The dimensions and proportions of the skull and lower jaw of immature shrews (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*) captured in August in overgrown clearings in the middle taiga of north-eastern Europe were dependent on the stage of abundance (“pikes” or “depressions”). For all three species belonging to the same taxocenosis, a statistically significant decrease in skull and jaw measurements was observed against a background of high abundance in captures, and multidimensional morphological niches corresponding to different stages were significantly separated. The parameters of morphological diversity - entropy and a measure of self-organisation were depended on the amplitude of fluctuations in species occurrence, but varied within limits characteristic of mammals. Together with Dehnel's phenomenon, natural population fluctuations may be one of the main factors determining the nature of the dynamics of individual development and the spatio-temporal variability of morphological diversity in shrews.

Keywords: biodiversity, morphological space, entropy, self-organization index, *Sorex*, individual development, population dynamics, skull and lower jaw