

Роль специализации пищеварительной системы в трофической конкуренции полевой и восточноазиатской мышей

И. С. ШЕРЕМЕТЬЕВ, В. И. ДЕМЧЕНКО, И. Н. ШЕРЕМЕТЬЕВА, В. А. НЕСТЕРЕНКО

ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
690022, Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159/1
E-mail: sheremetev@biosoil.ru

Статья поступила 04.06.2024

После доработки 10.06.2024

Принята к печати 17.06.2024

АННОТАЦИЯ

Роль межвидовой конкуренции в биотических сообществах мало изучена. Представленная работа посвящена трансформации таксоцена восточноазиатской и полевой мышь, включающей экспансию ареала последней на фоне глобальных средовых изменений. Главная цель – в сравнительной оценке длины отделов кишечника полевой и восточноазиатской мышь в аспекте конкурентного неравенства этих видов и в анализе роли этого неравенства в динамике их таксоцена. Показано, что эффективность ассимиляции углеводов, составляющих основу растительных тканей, в кишечнике восточноазиатской мыши существенно выше, чем у полевой, при незначительных различиях в ассимиляции белков и липидов. Мы заключаем, что восточноазиатская мышь является сильнейшим трофическим конкурентом этого таксоцена и что конкуренция играет большую роль в его трансформации. Однако экспансия ареала полевой мыши не может быть прямым следствием ни конкуренции, ни глобальных изменений, по отдельности. Обсуждается механизм взаимосвязи этих причин трансформации таксоцена полевой и восточноазиатской мышь.

Ключевые слова: *Apodemus*, конкуренция, пищеварительный тракт, специализация, функциональная морфология.

ВВЕДЕНИЕ

Проблемы трансформации биотических сообществ, обусловленной в том числе глобальными средовыми изменениями, занимают все более фундаментальное место в экологии в связи с вопросом о роли межвидовых взаимодействий [Parmesan, Yohe, 2003; Ims, Fuglei, 2005; Schoener, 2011; Akesson et al., 2021]. Под влиянием конкуренции, одного из ключевых типов взаимодействий, сокращаются численность и ареал более слабых конкурентов в сообществах, а под влиянием средовых измене-

ний – у более сильных [Раутиан, Жерихин, 1997; Freckleton, Watkinson, 2001; Lang, Benbow, 2013]. Соотношение этих процессов, таким образом, определяет направление динамики сообществ [Janz et al., 2006; Hardy, Otto, 2014]. Однако роль самой распространенной, но всегда опосредованной и скрытой эксплуатационной конкуренции почти не изучена.

Сообщества грызунов Евразии включают 20 видов *Apodemus* Kaup (Muridae) [Wilson, Reeder, 2005; IUCN, 2024], образующих в зонах перекрывания ареалов благодаря экологиче-

скому сходству множество таксоценов [Костенко, 2000; Межжерин и др., 2002; Громов, Ербаева, 2005; Li et al., 2023]. Один из этих видов, полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, характеризуется такой экспансией ареала, экологические и экономические последствия которой заставили внести его в десятку важнейших объектов экологических исследований России [Нурмагонбетова и др., 2016]. Наиболее просто эту экспансию объяснить, казалось бы, очевидным влиянием глобального потепления или антропогенной деградацией лесов [Неронов и др., 2001; Хляп, Варшавский, 2010; Latinne et al., 2020; Petrosyan et al., 2023]. Однако, несмотря на сходство видов *Apodemus* по многим характеристикам, ареалы других 19 стабильны или сокращаются [IUCN, 2024], а популяции редко бывают так же многочисленны, как у полевой мыши [Halle, 1993; Костенко, 2000; Межжерин и др., 2002; Громов, Ербаева, 2005; Li et al., 2023]. Этот контраст предполагает значительный вклад конкуренции между сосуществующими видами *Apodemus* в динамику образуемых ими таксоценов, механизм которой остается неясен.

Экспансия ареала полевой мыши увеличивает и без того обширную зону его перекрывания с ареалом восточноазиатской *A. peninsulae* Thomas, в том числе с образованием множества новых изолятов [Тихонова и др., 1992; Костенко, 2000; Павлинов, Лисовский, 2012; Переверзева и др., 2016; Petrosyan et al., 2023]. Эти виды, несмотря на ландшафтные предпочтения, интенсивно используют общие местообитания [Костенко, Нестеренко, 1989; Костенко, 2000; Павлинов, Лисовский, 2012]. Также нет между ними очевидных различий в использовании семян, считающихся основой диеты [Li et al., 2023]. А использование животной пищи, прежде всего беспозвоночных, достигающих в диетах *Apodemus* более 50 % [Halle, 1993; Reutter et al., 2005], характерно и для полевой мыши, и для восточноазиатской [Babińska-Werka, Garbarczyk, 1981; DaHang., 2015; Tulis et al., 2023]. Все данные по питанию видов *Apodemus* с очевидностью указывают на трофический оппортунизм, исключающий возможность их трофической дифференциации в условиях общих местообитаний. Налицо, таким образом, все слагаемые трофической конкуренции меж-

ду полевой и восточноазиатской мышами, об их неравенстве в которой ничего не известно. Таким образом, чем обусловлена трансформация этого таксоцена, включающая экспансию ареала полевой мыши, глобальными изменениями или влиянием этих видов друг на друга, и по какому механизму идет, мы в действительности не знаем.

В отсутствие трофической дифференциации конкурентное неравенство при таких различиях в динамике популяций и ареалов, как у полевой и восточноазиатской мышей, определяется разной эффективностью ассимиляции пищи [Воронцов, 1967; Шереметьев, 2023]. Эти виды настолько близки по многим характеристикам, что отнесены в итоге к одной филогенетической кладе в составе рода *Apodemus* [Wilson, Reeder, 2005]. При таком сходстве различия в эффективности пищеварительной системы сравниваемых видов оцениваются в основном метрически [Clauss et al., 2008]. В этих оценках у *Apodemus* наибольшее значение имеет длина функционально различных отделов кишечника, по сравнению с которым зубная система показывает минимальные, а желудок ситуативные различия [Воронцов, 1967]. Поэтому основной целью нашей работы являются сравнительная оценка длины отделов кишечника полевой и восточноазиатской мышей в аспекте конкурентного неравенства этих видов и анализ роли этого неравенства в динамике их таксоцена.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все исследованные особи полевой ($n = 59$) и восточноазиатской ($n = 55$) мышей отловлены в одном типе местообитаний, в одно время и в одном месте (вторичный лес, окрестности г. Владивостока, конец сентября – начало октября 2021 г.). Внутривыборочная изменчивость, определяемая вероятным влиянием возрастных и половых особенностей кишечника [Воронцов, 1967; Емельянова, 2013; McKenney et al., 2023], исключена отбраковкой неразмножающихся сеголеток и разделением выборок по полу. С той же целью для каждой особи рассчитаны индексы отношения длины отделов кишечника к длине тела. Фиксаторы не применялись. Длина тела измерена штангенциркулем. Отделы кишечника (тонкий, толстый и отдельно аппендикс), извлеченно-

го и расправлennого на плоской влажной поверхности с масштабной линейкой, измерены по фотоснимкам камеры Panasonic Lumix DMC-FZ50 с помощью морфометрической программы tpsDig2.31 [Rohlf, 2000]. Оценка общих различий между выборками и вклада параметров кишечника в эти различия выполнена в процедуре стандартного дискриминантного анализа. Различия оценивались по квадрату дистанции Махаланобиса между центroidами выборок в пространстве дискриминантных функций, вклад – по стандартизованным коэффициентам первой пары функций. Достоверность дистанций по отдельным параметрам оценена по индексу Краскела–Уоллиса. Для всех индексов $p < 0,05$. Вычисления выполнены в Statistica 13 [TIBCO Software, 2017].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Более чем 90 % межвыборочной дисперсии как собственных значений длины, так и индексов отделов кишечника определяют первую пару канонических переменных. Во всех случаях наибольший вклад в первую переменную у толстого кишечника, во вторую –

у тонкого, а минимальным всегда остается вклад аппендикса (табл. 1).

У самок обоих видов длина всех отделов кишечника в абсолютном выражении достоверно больше, чем у самцов (табл. 2), а в относительном – только по индексам аппендикса и толстого кишечника (рис. 1). Однако дистанции по Махаланобису между выборками самок и самцов в пространстве первой пары канонических переменных (рис. 2) по индексам кишечника у обоих видов достоверны (табл. 3). Межполовые различия в индексах, достигающие 15 %, недостоверны только по аппендиксу у полевой мыши (табл. 4). Существенные различия и по абсолютным значениям: до 13,3 % – у восточноазиатской мыши и до 10 % – у полевой (см. табл. 2). Хотя у последней по длине аппендикса и толстого кишечника они недостоверны (см. табл. 4).

Существенные межполовые различия позволяют оценивать развитие отделов кишечника у сравниваемых видов только с использованием разделенных по полу выборок. У самок полевой мыши длина всех отделов кишечника меньше, чем у самок восточноазиатской (см. табл. 2, рис. 1). Межвидовые

Таблица 1
Вклад межвыборочной дисперсии длины и индексов отделов кишечника полевой и восточноазиатской мышей в первую пару канонических переменных (F_1 и F_2)

| Отдел кишечника | Собственное значение | | Индекс | |
|-------------------|----------------------|-------|--------|-------|
| | F_1 | F_2 | F_1 | F_2 |
| Тонкий | -0,52 | 1,27 | -0,34 | 1,31 |
| Аппендикс | 0,23 | -0,41 | 0,14 | -0,23 |
| Толстый | 1,17 | -0,28 | 1,13 | -0,50 |
| Кумулятивная доля | 0,92 | | 0,95 | |

Таблица 2
Длина тела и основных отделов кишечника ($M \pm SE/\text{min-max}$; мм) полевой и восточноазиатской мышей

| Собственное значение | Полевая мышь | | Восточноазиатская мышь | |
|----------------------|--------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|
| | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ |
| Длина тела | $107,4 \pm 13,1$ 77,9–124,0 | $98,14 \pm 9,9$ 82,0–110,5 | $105,03 \pm 10,24$ 76,8–119,6 | $102,39 \pm 7,16$ 89,6–116,8 |
| Тонкий кишечник | $317,9 \pm 7,9$ 254,3–382,3 | $351,6 \pm 15,9$ 252–443,54 | $330,79 \pm 10,06$ 246,7–392,4 | $365,1 \pm 9,1$ 305,6–416,5 |
| Аппендикс | $47,2 \pm 1,6$ 36,8–60,9 | $47,52 \pm 2,70$ 31,6–64,7 | $47,7 \pm 2,0$ 34,8–65,8 | $55,1 \pm 2,6$ 38,5–67,4 |
| Толстый кишечник | $113,0 \pm 4,1$ 91,9–151,3 | $115,9 \pm 5,7$ 84,4–148,3 | $126,96 \pm 5,03$ 84,90–160,01 | $141,7 \pm 3,4$ 114,2–162,7 |

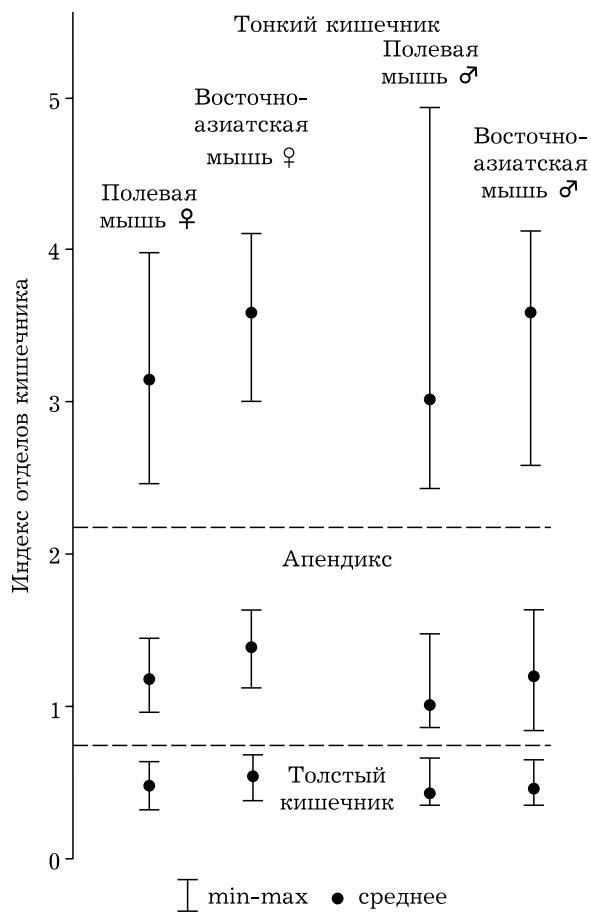


Рис. 1. Индексы основных отделов кишечника самок и самцов полевой и восточноазиатской мышей

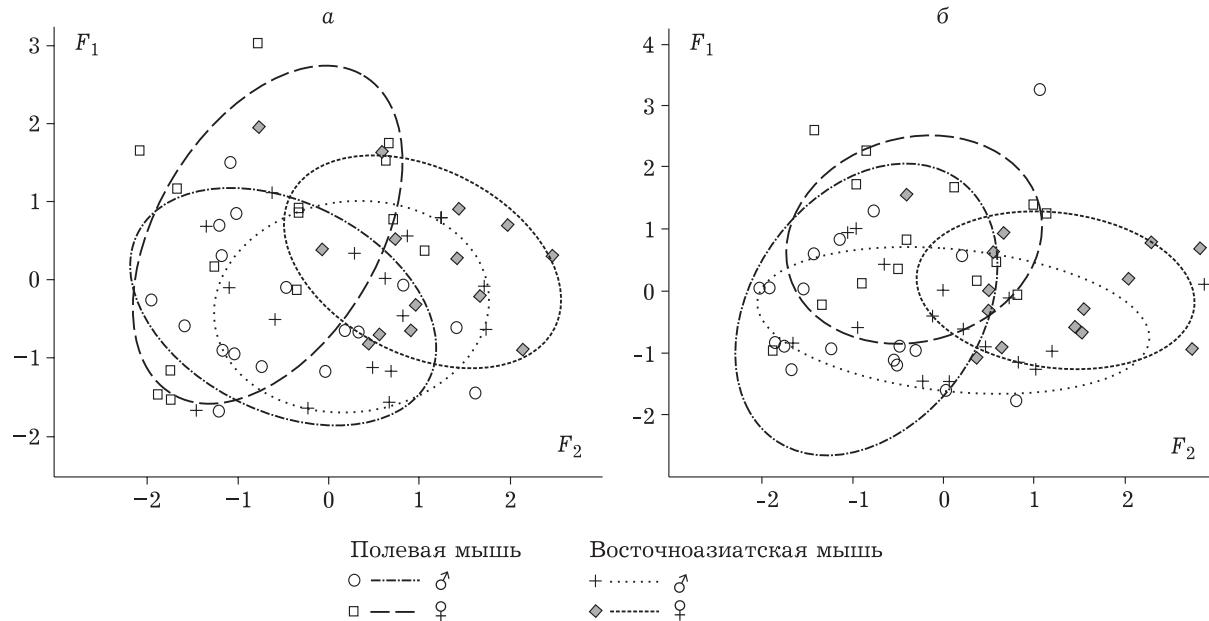


Рис. 2. Эллипсы 95%-го рассеяния самок и самцов полевой и восточноазиатской мышей в пространстве первой пары канонических переменных (F_1 и F_2), определяемых собственными значениями размера (а) и индексами (б) отделов кишечника

дистанции по Махаланобису между выборками самок больше межполовых (см. рис. 2) и достоверны как по собственным значениям параметров, так и по индексам (см. табл. 3). Наибольший вклад в различия между самками, достигающие 18,2 %, вносит длина толстого кишечника (см. табл. 2). Различия между ними по индексам меньше: тонкий кишечник — нет различий, аппендиц — на 11,2 %, толстый кишечник — на 15,1 % (см. рис. 1). И достоверных значений достигают только последние. У самцов аналогичные различия, достоверные только по индексам (см. табл. 3 и 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Слабые различия по средней длине тела при широких пределах ее индивидуальной изменчивости между полевой и восточноазиатской мышами соответствуют приведенным в литературе данным [Костенко, 1984]. Поэтому наиболее показательными следует считать различия по индексам кишечника, которые в основном соответствуют различиям и по собственным значениям этих параметров.

Эффективность ассимиляции белков и липидов, которых много в эндосперме и тканях животных, увеличивается с удлинением тонкого кишечника [Воронцов, 1967; Овчарен-

Таблица 3

Квадрат дистанции Махalanобиса между центроидами разделенных по полу выборок полевой и восточноазиатской мышей по размеру основных отделов кишечника

| Выборка | Полевая мышь | | Восточноазиатская мышь | |
|---------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|
| | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ |
| Полевая мышь ♀♀ | | 1,55 <i>p</i> = 0,01 | 3,2 <i>p</i> = 0 | 1,8 <i>p</i> = 0,01 |
| Полевая мышь ♂♂ | 1,1 <i>p</i> = 0,053 | | 4,2 <i>p</i> = 0 | 1,1 <i>p</i> = 0,03 |
| Восточноазиатская мышь ♀♀ | 3 <i>p</i> = 0,001 | 2,5 <i>p</i> = 0,001 | | 1,52 <i>p</i> = 0,02 |
| Восточноазиатская мышь ♂♂ | 1,7 <i>p</i> = 0,01 | 0,7 <i>p</i> = 0,124 | 1,1 <i>p</i> = 0,07 | |

П р и м е ч а н и е. Слева от диагонали – по собственным значениям параметров, справа – по индексам.

Таблица 4

Межполовые и межвидовые дистанции Краскела–Уоллиса по размеру отделов кишечника у полевой и восточноазиатской мышей

| Параметр | Межполовое различие | | Межвидовое различие | |
|---------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|
| | Полевая мышь | Восточноазиатская мышь | ♀♀ | ♂♂ |
| Длина тонкого кишечника | 4,2 <i>p</i> = 0,04 | 4,5 <i>p</i> = 0,03 | 0,2 <i>p</i> = 0,65 | 1,1 <i>p</i> = 0,3 |
| Длина аппендициса | 0,013 <i>p</i> = 0,9 | 3,8 <i>p</i> = 0,051 | 3,9 <i>p</i> = 0,048 | 0,07 <i>p</i> = 1 |
| Длина толстого кишечника | 0,09 <i>p</i> = 0,76 | 4,2 <i>p</i> = 0,04 | 9,8 <i>p</i> = 0,002 | 4,6 <i>p</i> = 0,03 |
| Индекс тонкого кишечника | 8,6 <i>p</i> = 0,03 | 7,3 <i>p</i> = 0,007 | 0,034 <i>p</i> = 0,9 | 2,7 <i>p</i> = 0,1 |
| Индекс аппендициса | 3,2 <i>p</i> = 0,07 | 4,7 <i>p</i> = 0,03 | 1,8 <i>p</i> = 0,2 | 0,7 <i>p</i> = 0,4 |
| Индекс толстого кишечника | 4,4 <i>p</i> = 0,04 | 7,3 <i>p</i> = 0,007 | 9,8 <i>p</i> = 0,002 | 5,8 <i>p</i> = 0,02 |

ко, Воронина, 2017]. Поэтому McKenney et al. [2023], отметив существенно более длинный тонкий кишечник у самок нескольких далеких видов, пришли к выводу о более эффективной ассимиляции животной пищи женским организмом, чем мужским. Точно такой же половой диморфизм найден как у более плотоядных, так и более растительноядных, чем *Apodemus*, видов [Перлов, Задальский, 2001; Емельянова, 2013; Chen et al., 2021]. И его проявление, которое можно считать стереотипным, у очень близких полевой и восточноазиатской мышей выражено сильнее межвидовых различий по длине тонкого кишечника.

Эффективность ассимиляции углеводов, составляющих основу растительной ткани, возрастает с удлинением толстого кишечника, включая аппендицис [Воронцов, 1967; Clauss et al., 2008; Овчаренко, Воронина, 2017].

Это показывает, что ассимиляция растительных тканей в кишечнике самок обоих сравниемых видов также более эффективна, чем у самцов, как семян и беспозвоночных. Однако этот половой диморфизм не заслоняет межвидовые различия. И главное заключение по представленным результатам – что растительные ткани, судя по различиям в длине толстого кишечника, у восточноазиатской мыши ассимилируются значительно эффективнее, чем у полевой.

Растения – основной трофический ресурс наземных экосистем [Bar-On et al., 2018], а главным направлением эволюции пищеварительной системы всех групп грызунов является рост эффективности ассимиляции растительной пищи на основе первично всеядного питания [Воронцов, 1967]. Эта тенденция обуславливает расширение трофической

ниши и доли конкурентов в важнейшем ресурсном фонде наземных экосистем в условиях кайнозойской ландшафтной перестройки и характерна для многих групп млекопитающих и птиц [Раутиан, Жерихин, 1997; Вислобокова, 2006; Molen, 2009; Еськов, 2014; Olsen, 2015; Шереметьев, 2023]. Таким образом, значительно более эффективная ассимиляция растительной пищи – бесспорное конкурентное преимущество восточноазиатской мыши по сравнению с полевой.

Молекулярно-генетические данные Suzuki et al. [2008] указывают на более раннее отделение полевой мыши от предковой, т. е. генерализованной, линии, чем у восточноазиатской. Эта хронология соответствует эволюционной тенденции специализации пищеварительной системы *Apodemus*, общей для грызунов [Воронцов, 1967]. Ее проявление у сравниваемых видов позволяет ранжировать восточноазиатскую мышь как более специализированного к использованию основного ресурсного фонда, т. е. более сильного, конкурента полевой мыши. Такое ранжирование соответствует представлениям о распределении конкурентов в континууме специалист – генералист [Hardy, Otto, 2014; Hardy et al., 2016]. Оно подтверждается более выраженной у полевой мыши тенденцией к синантропии [Истомин и др., 2013] и 100%-ми пиками ее популяций в тех же нарушенных лесах и в те же годы, когда восточноазиатская мышь не превышала 20 % в отловах [Солдатов и др., 1981–1989]. Тогда как в ненарушенных лесах популяционная динамика этих видов была противоположной [Костенко, Нестеренко, 1989; Костенко, 2000].

Становится очевидным в итоге, что экспансия ареала полевой мыши не обусловлена, а, скорее, противоречит ее слабой позиции в трофической конкуренции с восточноазиатской. Однако и согласиться с версией о росте успеха размножения и зимовки полевой мыши буквально из-за увеличения перепадов температуры, влажности и др. в ходе глобального потепления, предлагаемой Petrosyan et al. [2023], невозможно. И также неубедительна версия о доагрикультурном расширении ареала полевой мыши из-за антропогенной деградации лесов, не повлиявшей ни на один из 19 других видов *Apodemus* [Неронов и др., 2001; Хляп, Варшавский, 2010]. Уста-

новив, что обширный ареал полевой мыши Евразии образовался в микулинское межледниковые, A. Latinne et al. [2020] добавили противоречий в обсуждение этой проблемы. Потепление в то время, конечно, было, но не могло быть человека и деградации лесов, развитие которых, напротив, характерно для межледниковых [Мол, 2008; Сенатор, Моров, 2017; Yanina et al., 2018]. Или придется однажды экспансию ареала полевой мыши, ассоциированной преимущественно с открытыми ландшафтами и нарушенными лесами [Костенко, 2000], связывать с деградацией лесов, а другую – напротив, с развитием лесов. Все это встает на свои места в механизме трансформации таксоцена полевой и восточноазиатской мышей с привлечением пересекающихся эволюционно-экологических концепций филоценогенеза [Раутиан, Жерихин, 1997], осцилляции сообществ [Janz et al., 2006; Hardy, Otto, 2014; Hardy et al., 2016] и r/K-стратегий [MacArthur, Wilson, 1967]. Главное в них то, что более сильные конкуренты, специалисты [Воронцов, 1967; Раутиан, Жерихин, 1997] и K-стратеги [Шварц, 2004], остаются доминантами сообществ только в долгосрочно стабильных условиях. Поэтому генералисты и r-стратеги получают возможность увеличивать численность и расселяться только при деградации популяций их более сильных конкурентов, обусловленной как антропогенными, так и климатическими изменениями. Здесь важно вспомнить, что луга, к которым считается тяготеющей полевая мышь в зоне перекрывания ареала с восточноазиатской, это перманентно нарушенные леса [Куренцова, 1973]. Важна не специфика, а величина средовых изменений, любые из которых негативно влияют на доминанта сообщества [Раутиан, Жерихин, 1997]. Мы заключаем, таким образом, что различные средовые изменения микулинского и современного потеплений одинаково влияли не на полевую мышь, а на ее более сильного трофического конкурента, восточноазиатскую, так же, возможно, как на других *Apodemus* в зоне экспансии. В более долгосрочно стабильные периоды похолоданий, одно из которых заканчивается на наших глазах, в таксоцене этих видов доминирует восточноазиатская мышь как более сильный трофический конкурент. И в итоге реализуется основная эволю-

ционная тенденция *Apodemus* – рост трофической специализации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Между полевой и восточноазиатской мышами в сообща используемых местообитаниях нет трофической дифференциации. Крайняя филогенетическая близость этих видов в оценке их неравенства в трофической конкуренции позволяет опираться только на метрические характеристики пищеварительной системы. Межвидовые различия в эффективности асимиляции преимущественно белково-липидной пищи, определяемой размером тонкого кишечника, несущественны на фоне его стереотипных межполовых различий. По эффективности асимиляции углеводов, составляющих основу растительных тканей, восточноазиатская мышь существенно превосходит полевую и является, таким образом, сильнейшим трофическим конкурентом в таксоцене этих видов. Поэтому экспансия ареала полевой мыши не является прямым следствием трофической конкуренции, так же как глобального потепления и деградации лесов в Евразии. Эти средовые изменения негативно влияют на более сильного конкурента, ресурсный фонд которого остается в распоряжении полевой мыши как более слабого конкурента. Экспансия ареала полевой мыши, как современная, так и в предшествовавшее межледниковые, проходила в разных условиях, общим следствием которых могло быть такое освобождение ресурсного фонда для полевой мыши. Таким образом, обе экспансии можно считать неконкурентными фазами трансформации этого таксоцена, основное направление которой соответствует общей для грызунов тенденции трофической специализации.

Благодарности

Благодарим наших коллег из Института экологии растений и животных УрО РАН за критику, позволившую существенно улучшить презентацию работы.

Вклад авторов

Полевые и камеральные работы – Шереметьев И. С., Демченко В. И., Шереметьева И. Н., Нестеренко В. А.; результаты – Демченко В. И., И. Н. Шереметьева; обсуждение – И. С. Шереметьев, Демченко В. И., Нестеренко В. А.; идея, план и оформление – Шереметьев И. С.

Финансирование

Госзадание Министерства науки и высшего образования РФ (темы НИР ФГБУН Федеральный научный центр биоразнообразия Дальневосточного отделения Российской академии наук № 121031500274-4 “Эволюционные аспекты формирования наземной биоты востока Азии” и № 121031000153-7 “Современные и позднеплейстоценовые сообщества сообществ позвоночных животных Восточной Азии”).

Соблюдение этических стандартов

Исследования животных разрешены и соответствуют Положению по биоэтике ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (протокол № 1 от 20 мая 2021). Исследования человека не проводились.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Вислобокова И. А. Историческое развитие парнопалых Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое. Эволюция биосфера и биоразнообразия. М.: КМК, 2006. С. 416–438.
- Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. 240 с.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 2005. 239 с.
- Емельянова А. А. Возрастная, половая, хронографическая изменчивость морфофункциональных показателей развития кишечника европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus*) // Вестн. ТвГУ. 2013. Т. 30, № 7. С. 17–35.
- Еськов К. Ю. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней. М.: ЭНАС, 2014. 312 с.
- Истомин А. В., Кораблев Н. П., Кораблев М. П. Особенности популяционной биологии некоторых чужеродных видов млекопитающих в зоне южной тайги европейской части России // Вестн. ПсковГУ. 2013. № 2. С. 16–28.
- Костенко В. А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.
- Костенко В. А. Отряд Rodentia – Грызуны. Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. М.: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. С. 118–215.
- Костенко В. А., Нестеренко В. А. Особенности территориального распределения грызунов в Южном Приморье. Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 54–71.
- Куренцова Г. Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. 282 с.
- Межжерин С. В., Лашкова Е. И., Товпинец Н. Н. Географическое распространение, численность и биотопическое распределение лесных мышей рода *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) на территории Украины // Вестн. зоологии. 2002. № 36. С. 39–49.

- Мол И. Определение временных интервалов. Изменение климата и ландшафтов Европы в последнее оледенение: обзор данных. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: КМК, 2008. С. 73–90.
- Неронов В. М., Хляп Л. А., Тупикова Н. В., Варшавский А. А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология, 2001. № 5. С. 355–362. [Neronov V. M., Khlyap L. A., Tupikova N. V., Warshavsky A. A. Formation of Rodent Communities in Arable Lands of Northern Eurasia // Rus. J. Ecol. 2001. Vol. 32, N 5. P. 326–333. <https://doi.org/10.1023/A:101192226754>]
- Нурмагонбетова С. С., Сидоров Г. Н., Дериглазов И. В., Сидорова Д. Г., Путин А. В., Скотников А. Л. Роль полевой мыши в циркуляции возбудителей туляремии и других природно-очаговых инфекций в Омской области // Вестн. ОмГАУ. 2016. № 2. С. 93–99.
- Овчаренко Н. Д., Воронина И. Ю. Физиология пищеварения человека и животных: норма и патология. Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2017. 196 с.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. Млекопитающие России: системат.-геогр. справочник. М.: КМК, 2012. 604 с.
- Переверзева В. В., Примак А. А., Павленко М. В., Докучаев Н. Е., Евдокимова А. А. Генетические особенности и возможные источники формирования изолированных популяций полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 на территории Магаданской области // Рос. журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 93–109.
- Перлов А. С., Задальский С. В. Возрастные различия морфологических показателей и проявление полового диморфизма у сивучей в постнатальном онтогенезе // Изв. ТИНРО. 2001. № 1–3. С. 940–962.
- Раутиан А. С., Жерихин В. В. Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58, № 4. С. 20–47.
- Сенатор С. А., Моров В. П. Географические условия и развитие растительного покрова Среднего Поволжья и прилегающих территорий в плейстоцене // Изв. СНЦ РАН. 2017. № 2–1. С. 56–62.
- Солдатов Г. М., Винокур Б. С., Дружинин М. М., Лошаков В. Е., Шереметьев С. А., Давыдова В. Н., Литвинов М. Н., Сафонова Л. И. Артамонов С. Д. Численность мышевидных грызунов в Приморском крае в 1980–1988 гг. и ее прогноз на 1981–1989 гг. Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах. Владивосток: Дальнаука, 1981–1989. 70 с.
- Тихонова Г. Н., Карасева Е. В., Богомолов П. Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30–40 лет. Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Наука, 1992. С. 301–322.
- Хляп Л. А., Варшавский А. А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. Т. 3, № 3. С. 73–91.
- Шварц Е. А. Сохранение биоразнообразия сообщества и экосистемы. М.: КМК, 2004. 112 с.
- Шереметьев И. С. Уровни трофической специализации гусей, леммингов и жвачных в аспекте трансформации сообществ арктических травоядных // Сиб. экол. журн. 2023. Т. 30, № 6. С. 804–816. <https://doi.org/10.1134/S1995425523060185> [Sheremetev I. S. Trophic Specialisation Levels of Geese, Lemmings, and Ruminants with Regard to the Transformation of Arctic Herbivore Communities // Contemporary Problems of Ecology. 2023. Vol. 16, N 6. P. 734–744. <https://doi.org/10.1134/S1995425523060185>]
- Akesson A., Curtsdotter A., Eklof A., Ebenman B., Norberg J., Barabas G. The importance of species interactions in eco-evolutionary community dynamics under climate change // Nat. Commun. 2021. N 12. P. e4759. <https://doi.org/10.1038%2Fs41467-021-24977-x>
- Babińska-Werka J., Garbarczyk H. Animal components of the diet of the striped field mouse under urban conditions // Acta Theriol. 1981. Vol. 26. P. 301–318.
- Bar-On Y. M., Phillips R., Milo R. The biomass distribution on Earth // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2018. Vol. 115, N 25. P. 6506–6511. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115>
- Chen X., Hu B., Huang L., Cheng C., Liu H., Hu J., Hu S., Han C., He H., Kang B., Xu H., Zhang R., Wang J., Li L. The differences in intestinal growth and microorganisms between male and female ducks // Poult. Sci. 2021. Vol. 100, N 2. P. 1167–1177. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2020.10.051>
- Clauss M., Kaiser T., Hummel J. Morphophysiological adaptation of browsing and grazing mammals. The Ecology of Browsing and Grazing. Berlin: Springer-Verlag, 2008. P. 47–88.
- DaHang F. Food Selection of *Apodemus peninsulae* under artificial rearing conditions // Animal Husbandry and Feed Sci. 2015. Vol. 7, N 5. P. 290–291.
- Freckleton R. P., Watkinson A. R. Asymmetric competition between plant species // Functional Ecol. 2001. Vol. 15, N 5. P. 615–623. <https://www.jstor.org/stable/826687>
- Halle S. Wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) as pioneers of recolonization in a reclaimed area // Oecologia. 1993. Vol. 94, N 5. P. 120–127. <https://doi.org/10.1007/BF00317312>
- Hardy N. B., Otto S. P. Specialization and generalization in the diversification of phytophagous insects: tests of the musical chairs and oscillation hypotheses // Proc. Biol. Sci. 2014. Vol. 22, N 281. P. 20132960. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2960>
- Hardy N., Peterson D., Normark B. Nonadaptive radiation: Pervasive diet specialization by drift in scale insects? // Evolution. 2016. Vol. 70, N 10. P. 2421–2428. <https://doi.org/10.1111/evo.13036>
- Ims R. A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // BioScience. 2005. Vol. 55, N 4. P. 311–322. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0311:TICITE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0311:TICITE]2.0.CO;2)
- IUCN Red list: *Apodemus* <https://www.iucnredlist.org/search?query=Apodemus&searchType=species> (Загружено 05.02.2024).
- Janz N., Nylin S., Wahlberg N. Diversity begets diversity: host expansions and the diversification of plant-feeding insects // BMC Ecol. Evol. 2006. N 6. P. e4. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-6-4>
- Lang J. M., Benbow M. E. Species interactions and competition // Nat. Ed. Know. 2013. Vol. 4, N 4. P. e8. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/species-interactions-and-competition-102131429>
- Latinne A., Navascués M., Pavlenko M., Kartavtseva I., Ulrich R. G., Tiouchichine M.-L., Catteau G., Sakka H., Quéré J.-P., Chelomina G., Bogdanov A., Stanko M., Hang L., Neumann K., Henttonen H., Michaux J. Phylogeography of the striped field mouse, *Apodemus agrarius* (Rodentia: Muridae), throughout its distri-

- bution range in the Palaearctic region // Mamm. Biol. 2020. Vol. 100. P. 19–31. <https://doi.org/10.1007/s42991-019-00001-0>
- Li D., Zhang C., Cao Y., Gao M., Chang S., Xu M., Jin Z., Ni H. Food preference strategy of four sympatric rodents in a temperate forest in northeast China // Zoo Keys. 2023. Vol. 1158. P. 163–177. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1158.96886>
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967. 203 p.
- McKenney E. A., Hale A. R., Anderson J., Larsen R., Grant C., Dunn R. R. Hidden diversity: comparative functional morphology of humans and other species // Peer J. 2023. N 11. P. e15148. <https://doi.org/10.7717/peerj.15148>
- Molen M. The evolution of the horse // J. Creation. 2009. Vol. 23, N 2. P. 59–63.
- Olsen A. M. Exceptional avian herbivores: multiple transitions toward herbivory in the bird order Anseriformes and its correlation with body mass // Ecol. Evolut. 2015. Vol. 5, N 21. P. 5016–5032. <https://doi.org/10.1002/ece3.1787>
- Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // Nature. 2003. N 421. P. 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range dynamics of striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under global climate change based on ensemble species distribution models // Biology. 2023. Vol. 12, N 7. P. 1034. <https://doi.org/10.3390/biology12071034>
- Reutter B. A., Bertouille E., Vogel P. The diet of the Alpine mouse *Apodemus alpicola* in the Swiss Alps // Mamm. Biol. 2005. Vol. 70. P. 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2004.09.002>
- Rohlf F. J. tpsUtil – TPS utility program. N. Y.: State Univ. at Stony Brook, 2000. <http://life.bio.sunysb.edu/morph>
- Schoener T. W. The Newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics // Science. 2011. Vol. 331, N. 6016. P. 426–429. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1193954>
- Suzuki H., Filippucci M. G., Chelomina G. N., Sato J. J., Serizawa K., Nevo E. Biogeographic view of *Apodemus* in Asia and Europe inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences // Biochem. Genet. 2008. N 46. P. 329–346. <https://doi.org/10.1007/s10528-008-9149-7>
- TIBCO Software Inc.: Statistica 13. 2017. <http://statistica.io>
- Tulis F., Ševčík M., Jánošíková R., Baláž I., Ambros M., Zvaríková L., Horváth G. The impact of the striped field mouse's range expansion on communities of native small mammals // Sci. Rep. 2023. Vol. 13. P. 753. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26919-z>
- Wilson D. E., Reeder D. M. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins Univ. Press, 2005. 2142 p.
- Yanina T., Sorokin V., Bezrodnykh Y., Romanyuk B. Late Pleistocene climatic events reflected in the Caspian Sea geological history (based on drilling data) // Quartar. Int. 2018. Vol. 465. P. 130–141. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.08.003>

Role of digestive system specialization in trophic competition between striped field mouse and Korean field mouse

I. S. SHEREMETEV, V. I. DEMCHENKO, I. N. SHEREMETEVA, V. A. NESTERENKO

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS,
Russian Academy of Sciences
159/1, 100-Letiya Vladivostoka ave., Vladivostok, 690022, Russia
E-mail: shереметев@biosoil.ru

The role of interspecific competition in biotic communities is poorly understood. The study deals with transformation of the Korean field mouse/stripped field mouse taxocene, which includes range expansion of the second one during global environmental change. The main goal is a comparative estimation of main intestine divisions' length in these species to define their competitive asymmetry and to understand its role in the taxocene dynamics. We show that the assimilation carbohydrates prevailing in plant tissue is significantly more effective in the Korean field mouse intestine than in the stripped field mouse intestine, while their difference in the protein and lipid assimilation was low. We conclude that the Korean field mouse is the stronger trophic competitor in the taxocene, and the competition play an important role in its transformation. However, neither competition nor global change can directly influence range expansion of the stripped field mouse separately. A interactive mechanism of their influences on the Korean field mouse/stripped field mouse taxocene transformation is discussed.

Key words: competition, digestive tract, specialization, functional morphology, *Apodemus*.