Науковий вісник Ужгородського університету
Серія Біологія, Випуск 37, 2014: 10–13
© Лашкова Е. И., и др., 2014

УДК 599.323.43

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ ПРИ АНАЛИЗЕ КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГРУППЫ ВИДОВ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК *MICROTUS (SUPERSPECIES ARVALIS)*

Лашкова Е. И., Рашевская А. В., Межжерин С. В.

Использование метода геометрической морфометрии при анализе краниометрической изменчивости группы видов обыкновенных полевок* Microtus *(superspecies* arvalis*) (Rodentia, Microtidae) – Лашкова Е. И., Рашевская А. В., Межжерин С. В. – *Анализ межвидовой изменчивости трех видов обыкновенных полевок надвидовой группы Microtus (superspecies arvalis), состоящей из (M. levis, M. arvalis, M. obscurus) показывает, что по показателям формы черепа эти три вида достоверно отличаются друг от друга. При этом по точкам дорсальной поверхности черепа диагностичность трех видов составляет 78,5% правильных определений, а по точкам вентральной поверхности – 92,9%. Это обусловлено тем, что ключевыми в диагностике этих видов являются размеры и расположение зубного ряда и резцовых отверстий. Таким образом, как и при использовании стандартных краниометрических промеров, с помощью приемов геометрической морфометрии не удалось достигнуть 100% уровня диагностики.*

Ключевые слова: *виды-двойники, Microtus (superspecies arvalis), геометрическая морфометрия, диагностика видов, краниометрическая изменчивость*

Адрес: *Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН, ул. Б. Хмельницкого 15. 01030, Киев. Украина*

The analysis of the interspecific variation in three species of Microtus (superspecies arvalis), namely M. levis, M. arvalis, M. obscurus has shown that these three types differ significantly from each other in skull shape. 78.5% correct definitions were obtained using dorsal landmarks, and 92.9% using ventral landmarks. This is because the size and location of foramina incisivi and toothrow are the most significant in diagnostics of these species. In any case, neither using the standard craniometric measurements nor using geometric morphometric techniques could reach the 100% success of diagnostics.

Key words: *sibling species, Microtus (superspecies arvalis), geometric morphometrics, species identification, skull characters*

Address. *Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, Kchmelnitskoho str. 15, 01030, Kiev, Ukraine*

Введение

Вопрос реальности криптических видов, которые четко отличаются по генетическим параметрам и при этом не могут быть на 100% диагностированы по фенотипическим (в том числе, морфометрическим) признакам, имеет не только практическое, но и теоретическое значение и касается критериев вида и проблемы видов-двойников. Одной из немногих групп «скрытых» видов среди млекопитающих Украины считается надвидовой комплекс *Microtus* (superspecies *arvalis*), включающий три вида: обыкновенную полевку *M. arvalis,* восточноевропейскую полевку *M. levis* и алтайскую полевку *M. obscurus* (Межжерин, Лашкова, 2013). Попытки некоторых исследователей (Masing, 1999; Zagorodnjuk et al, 1991; см. обзоры: Малыгин, 1983; Тесленко, 1986) использовать качественные признаки черепа (форму резцовых отверстий, наклон первого коренного зуба, глубину задненебных углублений, форму вырезки затылочной кости между мыщелками, форму теменной и носовых костей, форму медиального края слуховых барабанов, выраженности заглазничных выступов и особенности окраски меха) показали, что различия между видами *M. arvalis и M. levis* на сериях имеют место, но все эти признаки не являются диагностичными на уровне отдельных особей. Их недостатками является значительная возрастная и индивидуальная изменчивость, приводящие к тому, что варианты указанных признаков встречаются у обоих видов, хотя и с разной частотой.

Также не позволило достичь 100% успеха использование стандартных краниометрических показателей, как по отдельным признакам, так и в комплексе (Тесленко, 1986; Песков и др., 1997; Загороднюк, 2008; Миронова, 2011; Лашкова и др., 2015, и др.). Метод, по утверждению авторов, дающий 100% правильных определений по четырем краниометрическим признакам (Markov, Kocheva, 2007; Markov et al, 2009) был нами ранее

использован для определения черепов полевок с территории Украины, но оказался нерезультативным (Лашкова и др., 2015).

Остается еще одна возможность – привлечение методов геометрической морфометрии, основанной на использовании меток, расставляемых в анатомически определенных точках на черепе (Bookstein, 1996). Метод позволяет анализировать, прежде всего, форму, игнорируя размер. Он хорошо зарекомендовал себя при разделении близких видов млекопитающих по черепам (Evin et al, 2008; Sztencel-Jabłonka et al, 2009). Использование этого метода с целью диагностики обыкновенных полевок является вполне актуальным, особенно, если учесть, что анализ формы черепа представителей *Microtus* (superspecies *arvalis*) не проводился.

Материал и методы.

Материалом для исследования послужили черепа полевок из фонда отдела популяционной экологии Института зоологи им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, а также собранные одним из авторов на юго-западе Украины. Всего проанализировано 154 черепа с дорсальной стороны (70 особей *M. levis*, 43 особей *M. arvalis*, 41 особь *M. obscurus*) и 130 черепов с вентральной стороны (71 особь *M. levis*, 35 особей *M. arvalis*, 24 особей *M. obscurus*). Для анализа были отобраны черепа особей, чья видовая принадлежность была определена кариотипированием или электрофорезом белков, либо это были особи с территорий, где достоверно обитает только один из видов.

Черепа фотографировали со спинной и брюшной стороны, изображения обрабатывались с помощью программы TPSdig (Rohlf, 2013). Было использовано 10 меток на спинной стороне (рис. 1а) и 13 на брюшной (рис.1 б).

Таблица 1. Квадраты межгрупповых дистанций Махаланобиса, расчитанные по признакам дорсальной поверхности черепа. Все оценки достоверны на уровне $p < 0,001$.

Виды		1	2	3
M . levis	1	0	2,76	11,78
M. arvalis	2	2,76	0	7,48
M. obscurus	3	11,78	7,48	0

Таблица 2. Прогноз видовой принадлежности особей, основанный на модели канонического анализа по признакам дорсальной поверхности черепа.

Виды		%	1	2	3	В целом
M . levis	1	82,6	57	8	4	69
M. arvalis	2	65,1	10	28	5	43
M. obscurus	3	87,8	1	4	36	41
В целом		**79,1**	**68**	**40**	**45**	**153**

Примечание: строки – реальные группы, столбцы – прогноз.

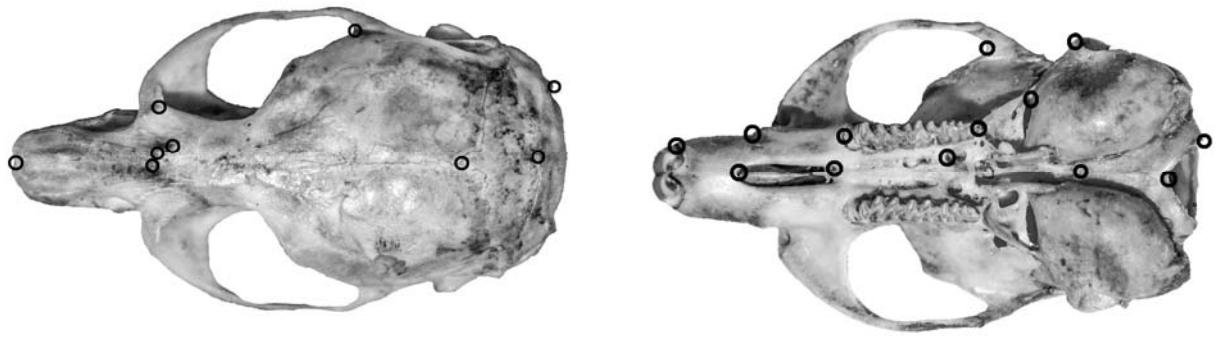
Таблица 3. Квадраты межгрупповых дистанций Махаланобиса, расчитанные по признакам вентральной поверхности черепа. Все оценки достоверны на уровне $p < 0,001$

Виды		1	2	3
M . levis	1	0	9,47	10,83
M. arvalis	2	9,47	0	14,77
M. obscurus	3	10,83	14,78	0

Таблица 4. Прогноз видовой принадлежности особей, основанный на модели канонического анализа по признакам вентральной поверхности черепа

Виды		%	1	2	3	В целом
M . levis	1	91,5	65	2	4	71
M. arvalis	2	93,3	3	42	0	45
M. obscurus	3	95,8	0	1	23	24
В целом		**92,8**	**68**	**45**	**27**	**140**

Примечание: строки – реальные группы, столбцы – прогноз.



А. **Б.**

Рис. 1. Расположение использованных меток на черепе: А – дорсальная поверхность, Б – вентральная поверхность.

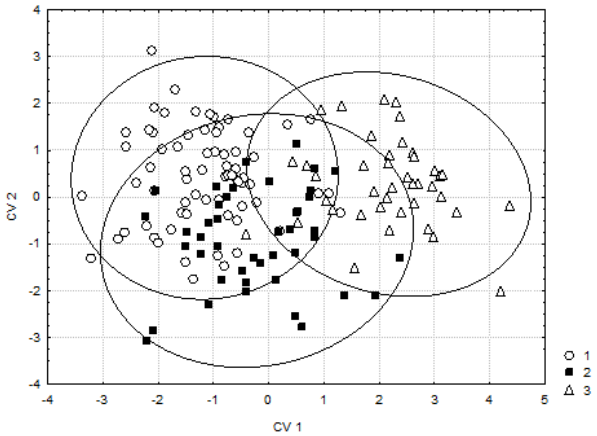


Рис. 2. Распределение особей трех видов полевок в пространстве канонических переменных по точкам дорсальной поверхности черепа (обозначены 95%-ные доверительные границы). 1 - *M. levis,* 2 - *M. arvalis*, 3 - *M. obscurus.*

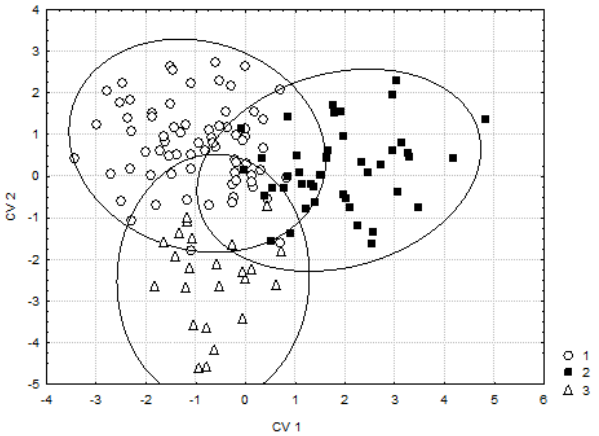


Рис. 3. Распределение особей трех видов полевок в пространстве канонических переменных по точкам вентральной поверхности черепа (обозначены 95%-ные доверительные границы). 1 - *M. levis,* 2 - *M. arvalis*, 3 - *M. obscurus.*

Все вычисления, кроме коррекции на множественные сравнения, произведены в программах Statistica (StatSoft, 2011) и PAST version 2.17c (Hammer et al., 2001).

Половую принадлежность особей не учитывали, поскольку половые различия для этих видов, с одной стороны, невелики, с другой — подвержены географической изменчивости и зависят от возраста.

Результаты и их обсуждение.

Канонический анализ различий между *M. levis*, *M. arvalis* и *M. obscurus* по признакам дорсальной поверхности черепа показал (табл. 1), что межгрупповые различия статистически достоверны (лямбда Уилкса равна 0.24, F (40, 262) = 6.7; $p < 0.001$). Это может служить доказательством существования морфологических различий между видами. При этом отличие алтайской полевки от двух других наибольшее. Соответственно, меньше различаются восточноевропейская и обыкновенная полевки. Тенденция выглядит достаточно неожиданной, поскольку виды *M. arvalis* и *M. obscurus* генетически гораздо ближе друг к другу, чем оба к *M. levis.* При этом средний прогноз определения видовой принадлежности особей трех видов по точкам дорсальной поверхности составил 79,1%, минимальный был получен для *M. arvalis* – 65,1%, максимальный наблюдался у *M. obscurus* – 87,6% (табл. 2).

Давая сравнительную характеристику черепа трех видов полевок, следует отметить, что у восточноевропейской полевки самый широкий череп в области слуховых барабанов, а у алтайской полевки – самые короткие межчелюстные кости, лишь незначительно выступающие за край носовых костей. Отличия алтайской полевки от двух других видов по длине межчелюстных костей и их взаимному расположению с носовыми костями были отмечены ранее (Малыгин, 1983; Masing, 1999) и полностью подтвердилось нашими данными.

Распределение особей трех видов полевок в пространстве канонических переменных по точкам дорсальной стороны черепа выглядит следующим образом (рис. 2). При этом на первую каноническую переменную приходится 85,4% общей дисперсии, на вторую — 14,6% общей дисперсии.

Канонический анализ данных, полученных по точкам на вентральной стороне черепа привел к результатам, сходными с полученными для дорсальной стороны: межгрупповые различия в высшей степени статистически достоверны (лямбда Уилкса равна 0.14, F (52, 224) = 7.20, $p < 0.001$) (табл. 3). При этом каждый из видов отличается от любого из двух остальных видов.

Что касается прогноза видовой принадлежности особей, основанного на модели канонического анализа по точкам вентральной поверхности черепа, то его средний уровень 92,8% был существенно выше, чем при оценке по точкам дорсальной поверхности. При этом максимальный уровень точности определения был достигнут у *M. obscurus* – 95,8%, а минимальный у *M. levis* – 91,5%. Отличия между всеми тремя видами гораздо в большей степени проявлялись по признакам вентральной стороны черепа, что вполне ожидаемо: размеры и расположение резцовых отверстий и зубного ряда традиционно являются основными признаками при диагностике этих видов.

График распределения точек в пространстве канонических переменных, полученных на точках на вентральной части черепа, представлен на рис. 4. В этой ситуации нагрузки на канонические переменные выглядят более выровненными: на первую приходится 57,9% общей дисперсии, на вторую — 42,1% .

Таким образом, проведенный дискриминантный анализ на основе признаков черепа, исполь-

зуемых в геометрической морфометрии также не позволил достичь 100% уровня диагностики как ни для одного из видов, так ни по одной из двух групп признаков. При этом необходимо обратить внимание на то обстоятельство, что уровень дискриминации признаков верхней и нижней сторон черепа заметно отличается. Признаки нижней стороны черепа оказались более надежными для различения этих видов, что в какой-то степени доказывает и предыдущая практика использования отдельных признаков (Masing, 1999). Это обусловлено тем, что ключевыми в диагностике этих видов являются размеры и расположение резцовых отверстий и зубного ряда. К сожалению, один из значимых для диагностики признаков – форма носовых костей – не был исследован в данной работе.

Следует подчеркнуть, что использование методов геометрической морфометрии в данном случае не превышает уровня разрешающей способности дискриминантного анализа, базирующегося на традиционных промерах черепа. Так, дискриминантный анализ по стандартному набору признаков на тех же самых черепах, проведенный ранее (Лашкова и др., 2015), показывает уровень диагностики 84%, что является промежуточным значением для методов геометрической морфометрии. Что касается данных других исследователей, изучавших возможности дискриминации видов *M. levis* и *M. arvalis* по краниометрическим признакам, то для изученных ими регионов были получены приблизительно такие же результаты (Малыгин, Пантелейчук Сантуш Луиш, 1996; Миронова, 2011; Песков и др., 1997), во всех случаях, кроме одного, где идентификация составила 100% (Markov, Kocheva, 2007; Markov et al, 2009).

Подводя итог, можно утверждать, что для видов группы *Microtus* (superspecies *arvalis*), состоящей из трех видов серых полевок *M. levis*, *M. arvalis*, *M. obscurus*, можно считать правильным утверждение, что речь идет о криптических видах. Этот вывод распространяется не только на парапатрические и гибридизирующие виды *M. arvalis* и *M. obscurus*, морфологические различия между которыми, может быть, в большей степени связаны с географической изменчивостью, но и о симпатрических видах *M. levis* и *M. arvalis*. Причины такого рода скрытой дивергенции на уровне морфологических признаков две: это, во-первых, относительно невысокая степень генетической дивергенции по сравнению, например, с близкими видами мышей, у которых диагностические морфологические различия присутствуют, и, во-вторых, консервативностью формирования краниометрических признаков у полевок в целом.

Благодарности

Авторы признательны В.Н. Пескову и И.А. Синявской за предоставленный материал и помощь в работе, И.И. Дзеверину за помощь в статистической обработке данных.

1. *Лашкова Е. И., Рашевская А. В., Межжерин С. В.* Дискриминация видов-двойников обыкновенных полевок (*Microtus* (superspecies *arvalis*) (Pallas 1778) и *Microtus levis* (Miller, 1908) по краниометрическим признакам на материалах из Украины \\ Науковий вісник Ужгородського університету. Сер. Біол. 2015. Вип.
2. *Малыгин В.М.* Систематика обыкновенной полевки. М.: Наука. 1983. 206 с.
3. *Малыгин В.М, Пантелейчук Сантуш Луиш Т.М.* Морфологиеские критерии определения голотипов таксонов //Доклады Академии наук. 1996. Т. 348, №2. С. 282-286.
4. *Миронова Т. А.* Краниологическая дифференциация геномных форм серых полевок // Автореф. Iисс. канд. биол. уаук. М. 2011. 26 с.
5. *Межжерин С. В., Зыков А. Е., Морозов-Леонов С. Ю.* Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок Arvicolidae Палеарктики // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 28-33.
6. *Межжерін С.В., Лашкова О.І.* Ссавці України. Довідник-визначник. К. : Наук. думка, 2013. 356 с.
7. *Песков В.Н., Емельянов И.Г., Тесленко С.В.* Дискриминантный анализ морфологической дифференциации *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* // Вестник зоологии 1997. Т. 31, № 5–6. С. 100–103.
8. *Тесленко С.В.* Распространение и морфо-экологическая характеристика видов-двойников обыкновенной полевки на территории Украины // Автореф дис. канд. наук. Киев, 1986. 16 с.
9. *Bookstein F. L.* Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis // Bull Math Biol. 1996. T. **58**, N 2. P. 313-365.
10. *Evin A., Baylac M., Ruedi M, Mucedda M., Pons J.-M.* Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal // Biol. J. Lin. Soc., 2008. V. 95. P. 529–538.
11. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P. D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. Suppl. 1. 9 p.
12. *Markov G., Kocheva M.* Craniometric characteristics and differentiation of the sibling vole species *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemeriodinalis.* Acta Zool. Bulg., 2007. V. 59, N 2. P. 145-152.
13. *Markov G., Yiğit N., Çolak E, Kocheva M.* A refined method for craniometrical identification of the sibling vole species *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemeridionalis* in Europe and the Asiatic part of Turkey // North-Western J. Zool. 2009. V. 5, No. 1. P. 1-7
14. *Masing M.* The skull of *Microtus levis* (Arvicolinae, Rodentia) // Folia Theriol. Estonica. 1999. V. 4. P. 76-90
15. *Rohlf F. J.* tps Dig – 2013 – http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-dataacq.html
16. StatSoft. STATISTICA / StatSoft, Inc. – 2011. – http://www.statsoft.com
17. *Sztencel-Jabłonka A., Gareth Jones G., Bogdanowicz W.* Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* — a 3D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction \\ Acta Chiropterologica. 2009. V. 11, N 1. P. 113–126,
18. *Zagorodnjuk I, Masing M. Peskov V.* Põld-uruhiire teisikliigid Eestis // Eesti Loodus. 1991. V. 11. P. 674 - 678.

Отримано: 8 липня 2014 р.
Прийнято до друку: 9 вересня 2014 р.