

УДК 599.322

ГЕОГРАФІЧНА МІНЛИВІСТЬ КРАНІОЛОГІЧНИХ ОЗНАК ХОВРАХА МАЛОГО (*SPERMOPHILUS PYGMAEUS*, SCIURIDAE, RODENTIA) ФАУНИ УКРАЇНИ

О. Лашкова, Н. Філіпчук, Я. Навоженко, І. Дзеверін

Географічна мінливість краніологічних ознак ховраха малого (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) фауни України. - ¹О. Лашкова, ²Н. Філіпчук, ²Я. Навоженко, ¹І. Дзеверін. - Досліджено відмінності між різними популяціями *S. pygmaeus* української ділянки ареалу виду. З'ясовано, що значення всіх краніометричних ознак, за винятком довжини мандибули, вірогідно більші в особин із полтавської популяції порівняно з особинами з двох інших популяцій. Кримська та херсонська популяції за вказаними ознаками майже не відрізняються. Окрім географічних відмінностей, виявлено значну індивідуальну мінливість та статевий диморфізм, котрі можуть істотно впливати на характер географічної мінливості.

Ключові слова: *Spermophilus pygmaeus*, краніологічні ознаки, географічна мінливість, Україна.

Адреса: ¹Інститут зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України, вул. Б.Хмельницького, 15, Київ, 01601; ²Національний педагогічний університет імені М.П.Драгоманова, вул. Пирогова, 9, Київ, 01601

Geographic variation of craniological characters in *Spermophilus pygmaeus* (Sciuridae, Rodentia) from Ukraine fauna. - ¹O. Lashkova, ²N. Filipchuk, ²I. Navozenko, ¹I. Dzeverin. - Interpopulation differences for some populations of *S. pygmaeus* from ukrainian part of the specific geographic range are studied. Values of craniometric characters (excepting mandibular length) are significantly greater in the specimens from Poltava population than in the specimens from the other populations. The populations from Crimea and Kherson regions slightly differ from one another. Furthermore, individual variation and sexual dimorphism that can influence the pattern of geographic variation were revealed.

Key words: *Spermophilus pygmaeus*, craniological characters, geographic variation, Ukraine.

Address: ¹Schmalhausen Institute of Zoology, Bogdan Khmelnytskyi str. 15, 01601 Kiev, Ukraine; ²National Pedagogical Dragomanov University, Pirogov str. 9, 01601 Kiev, Ukraine

Вступ

Spermophilus pygmaeus (Pallas, 1778) – ховрах малий – один із чотирьох видів роду *Spermophilus* F. Cuvier, 1825 (Sciuridae, Rodentia), що належать до складу фауни України. Таксономію та еволюцію цієї складної та, ймовірно, гетерогенної групи інтенсивно досліджують останнім часом, застосовуючи морфометричні, молекулярні та палеонтологічні дані [5, 8, 9]. В Україні ховрах малий представлений одним підвидом – *S. p. brauneri* (Martino, 1917). Основну частину ареалу виду в межах території України займає степове Лівобережжя, включаючи територію АР Крим [6, 7]. Північна межа ареалу (лісостепова зона) нестійка і визначається динамічною зоною контакту ареалу із *S. suslicus*, з яким він здатен до гібридизації [2, 3]. Проте, в останні десятиліття на сході України ховрах малий, як і крапчастий, змінив свій ареал через збільшення рівня фрагментації їх популяцій в зв'язку з вимиранням локальних колоній, що призвело до збільшення географічної відстані між вказаними видами [4].

Метою дослідження стало вивчення географічної мінливості краніологічних ознак ховраха малого на вказаній ділянці його ареалу в Україні.

Матеріал і методика дослідження

Матеріалом послужила колекція черепів (98 екз.), зібрана при проведенні досліджень морфологічних особливостей географічних популяцій ховраха малого в Автономній республіці Крим, Полтавській, та Херсонській областях. Матеріал було зібрано в 1972 році.

Були використані такі краніологічні ознаки: CRL – загальна довжина черепа; CBL – конділобазальна довжина; ZB – вилична ширина; IOB – ширина міжорбітального звуження; CRB – базальна ширина; ROH – висота роstrума; BULL – довжина слухових барабанів; DENLU – довжина верхнього ряду зубів; DENLL – довжина нижнього ряду зубів; MANDL – довжина нижньої щелепи; MANDH – висота нижньої щелепи., CRH – висота базальної частини черепа; ROL –

довжина рострума. Проміри здійснені за допомогою штангенциркуля з точністю 0,1 мм.

Були застосовані стандартні статистичні методи [1]. Для перевірки розподілу даних на нормальність був застосований критерій Лільєфорса. Опис міжвидової мінливості за комплексом ознак був проведений шляхом застосування аналізу головних компонент. Головні компоненти були визначені на основі кореляційної матриці та проінтерпретовані як моделі прихованих факторів, що визначають мінливість. Вірогідність регіональних та статевих відмінностей було перевірено за допомогою

двофакторного одновимірного дисперсійного аналізу.

Результати та обговорення

Результати базової статистичної обробки даних для об'єднаної вибірки представлені в табл. 1.

Результати тесту за критерієм Лільєфорса свідчать, що не всі ознаки ховрахів у дослідженій вибірці розподілені нормально. Через це для порівняння регіональних вибірок було застосовано непараметричний критерій Манна – Вітні.

Табл. 1. Статистичні характеристики краніометричних ознак ховраха малого

Table 1. Statistic estimates of craniometric characters in *S. pygmaeus*

Ознака	N	M	Min	Max	SD	SE
CRL	98	39,7	34,6	43,3	1,61	0,16
CBL	98	38,5	34,0	41,8	1,52	0,15
ZB	97	25,5	20,9	28,5	1,54	0,16
IOB	98	7,6	6,2	9,7	0,69	0,07
CRB	98	19,9	17,9	21,7	0,81	0,08
ROH	98	8,8	7,3	10,0	0,52	0,05
BULL	98	7,9	6,9	8,7	0,39	0,04
DENLU	98	9,5	8,1	10,3	0,42	0,04
DENLL	96	8,7	7,6	10,2	0,37	0,04
MANDL	96	26,4	23,2	29,4	1,56	0,16
MANDH	96	14,3	11,9	16,2	0,73	0,07
CRH	98	15,0	13,0	16,5	0,58	0,06
ROL	98	20,9	15,0	29,9	1,34	0,14

Примітка. N – кількість особин, M – середнє значення, Min – мінімальне значення, Max – максимальне значення, SD – стандартне відхилення, SE – стандартна похибка.

Табл.2. Результати перевірки даних за критерієм Лільєфорса

Table 2. Lilliefors test for the studied characters

Ознака	N	Max D
CRL	98	0,08
CBL	98	0,07
ZB	97	0,07
IOB	98	0,15**
CRB	98	0,08
ROH	98	0,11**
BULL	98	0,10*
DENLU	98	0,14**
DENLL	96	0,13**
MANDL	96	0,08
MANDH	96	0,10*
CRH	98	0,08
ROL	98	0,16**

Примітка. N – кількість особин, max D – максимальна відмінність між емпіричною та теоретичною кумулятивними функціями розподілу. Рівні значущості: (*) – <5%, (**) – <1%. Вірогідні відмінності виділено напівжирним шрифтом.

Порівняння за критерієм Манна – Вітні показало, що особини полтавської вибірки крупніші, ніж особини херсонської вибірки (вірогідна відмінність майже за всіма ознаками). Також за

багатьма ознаками полтавські особини крупніші за кримських. Кримська та херсонська вибірки близькі за розмірами, хоча й відрізняються за деякими ознаками. Дані наведені у табл. 3 – 5.

Табл. 3. Відмінності краниометричних ознак ховрахів кримської та полтавської вибірок

Table 3. Differences in craniometric characters between Crimea and Poltava samples of *S. pygmaeus*

Ознака	N1	N2	M1	M2	U	p
CRL	16	27	39,71	41,02	101,5	0,0032
CBL	16	27	38,31	39,71	99,0	0,0027
ZB	16	27	25,54	26,65	104,5	0,0042
IOB	16	27	7,88	7,86	196,5	0,6279
CRB	16	27	19,73	20,50	89,0	0,0010
ROH	16	27	8,70	9,16	123,5	0,0189
BULL	16	27	7,96	8,24	145,5	0,0763
DENLU	16	27	9,51	9,43	202,0	0,7373
DENLL	16	25	8,66	8,66	176,5	0,5342
MANDL	16	25	26,61	27,88	88,5	0,0022
MANDH	16	25	14,24	14,56	156,0	0,2481
CRH	16	27	14,51	15,32	63,0	0,0001
ROL	16	27	21,33	21,41	141,5	0,0607

Примітка. N1, N2 – кількості особин кримської та полтавської вибірок, M1, M2 – середні значення, U – статистика Манна – Вітні, p – рівень значущості. Вірогідні відмінності виділено напівжирним шрифтом.

Табл.4. Відмінності краниометричних ознак ховрахів полтавської та херсонської вибірок

Table 4. Differences in craniometric characters between Poltava and Kherson samples of *S. pygmaeus*

Ознака	N1	N2	M1	M2	U	p
CRL	27	55	41,02	39,02	171,5	<0,0001
CBL	27	55	39,71	37,97	232,5	<0,0001
ZB	27	54	26,65	24,92	236,5	<0,0001
IOB	27	55	7,86	7,34	372,5	0,0002
CRB	27	55	20,50	19,74	297,5	<0,0001
ROH	27	55	9,16	8,66	306,5	<0,0001
BULL	27	55	8,24	7,79	204,5	<0,0001
DENLU	27	55	9,43	9,55	697,5	0,6590
DENLL	25	55	8,66	8,71	655,5	0,7414
MANDL	25	55	27,88	25,71	153,5	<0,0001
MANDH	25	55	14,56	14,14	381,5	0,0012
CRH	27	55	15,32	15,06	533,5	0,0386
ROL	27	55	21,41	20,53	321,0	<0,0001

Примітка. N1, N2 – кількості особин полтавської та херсонської вибірок, M1, M2 – середні значення, U – статистика Манна – Вітні, p – рівень значущості. Вірогідні відмінності виділено напівжирним шрифтом.

Табл. 5. Відмінності краниометричних ознак ховрахів кримської та херсонської вибірок

Table 5. Differences in craniometric characters between Crimea and Kherson samples of *S. pygmaeus*

Ознака	N1	N2	M1	M2	U	p
CRL	16	55	39,71	39,02	328,0	0,1258
CBL	16	55	38,31	37,97	388,5	0,4822
ZB	16	54	25,54	24,92	316,0	0,1067
IOB	16	55	7,88	7,34	288,5	0,0362
CRB	16	55	19,73	19,74	435,0	0,9511
ROH	16	55	8,70	8,66	403,5	0,6187
BULL	16	55	7,96	7,79	294,0	0,0445
DENLU	16	55	9,51	9,55	438,5	0,9837
DENLL	16	55	8,66	8,71	401,0	0,5996
MANDL	16	55	26,61	25,71	248,5	0,0075
MANDH	16	55	14,24	14,14	363,0	0,2956
CRH	16	55	14,51	15,06	206,0	0,0010
ROL	16	55	21,33	20,53	371,0	0,3493

Примітка. N1, N2 – кількості особин кримської та херсонської вибірок, M1, M2 – середні значення, U – статистика Манна – Вітні, p – рівень значущості. Вірогідні відмінності виділено напівжирним шрифтом.

Для подальшого аналізу мінливості досліджуваних ознак ми застосували головні компоненти. Аналіз головних компонент показав, що на I головну компоненту припадає 51,9% загальної дисперсії, на II – 13,3%, на III – 8,0%, на IV – 6,7%, на V – 4,2%. Оскільки достатня кількість інформації про мінливість краніометричних ознак (84,1%) представлена

цими першими компонентами, в подальшому обмежимо розглядом саме їх. В табл. 6 представлені факторні навантаження, що характеризують зв'язок між головними компонентами та кожною з ознак. Якщо навантаження є більшим, то ознака більшою мірою зумовлена даним фактором.

Табл. 6. Навантаження на головні компоненти
Table 6. Factor loadings

Ознака	Головні компоненти				
	I	II	III	IV	V
CRL	-0,94	-0,02	0,02	-0,01	0,17
CBL	-0,95	-0,04	0,00	-0,00	0,15
ZB	-0,92	-0,15	0,04	-0,15	0,07
IOB	-0,60	0,18	0,44	0,45	-0,16
CRB	-0,87	-0,08	-0,10	-0,23	-0,02
ROH	-0,70	-0,31	-0,10	0,35	0,29
BULL	-0,74	0,14	-0,09	-0,43	-0,31
DENLU	-0,10	0,88	-0,12	-0,05	-0,08
DENLL	-0,10	0,85	-0,17	0,08	0,34
MANDL	-0,87	-0,01	0,09	-0,12	0,14
MANDH	-0,78	0,03	-0,08	-0,11	-0,13
CRH	-0,31	-0,12	-0,84	0,35	-0,19
ROL	-0,69	0,18	0,23	0,35	-0,31

Примітка. Навантаження, більші 0,7 за абсолютним значенням, позначені напівжирним шрифтом.

Найбільші навантаження на I компоненту мають ознаки, які характеризують загальні розміри черепа: загальна довжина, конділобазальна довжина, вилічна ширина, ширина базальної частини черепа, довжина та висота мандибули, а також довжина слухових капсул. Найбільше навантаження на II компоненту мають довжина верхнього та нижнього рядів молярів. Єдиний значний внесок у значення III компоненти робить висота базальної частини черепа. I компоненту можна інтерпретувати як показник загальних розмірів черепа ховрахів (що більше її значення, то менше загальний розмір), а інші головні компоненти – як характеристики варіювання форми черепа; така ситуація є типовою для морфометричних досліджень.

За даними аналізу головних компонент була побудована скатер-діаграма розподілу особин в досліджуваних популяціях виду в просторі першої та другої головних компонент (рис. 1). I головну компоненту можна проінтерпретувати так: із збільшенням її значень (на графіку це напрямом зліва направо) поступово зменшуються розміри загальної та конділобазальної довжини, вилічної ширини, ширина базальної частини черепа, довжина та висота мандибули, довжина слухових капсул. Зміна значень II головної компоненти в напрямку знизу вгору (на графіку) означає зменшення довжини зубних рядів. Можна

стверджувати, що особини з полтавської вибірки є в середньому дещо крупнішими за інших.

З рис. 2 видно, що особини другої вибірки (Полтавська область) більш відокремлені від двох інших за основними розмірними показниками черепа, хоча область перекривання досить значна. Кримська та херсонська вибірки більш схожі між собою.

В той же час за пропорціями черепа помітно відрізняється кримська вибірка. Зокрема, черепи кримських особин відносно нижчі. Особливості форми черепа можна проілюструвати розкидом значень III головної компоненти (до речі, найбільший внесок у значення III компоненти робить висота базальної частини черепа) (рис. 3).

Результати дисперсійного аналізу п'яти головних компонент представлено в табл. 7.

Найбільш значущою є регіональна та статеві мінливість значень I головної компоненти. Вірогідними є відмінності 1) у розмірах черепа самців та самок; 2) у розмірах черепа ховрахів Криму, Полтавської та Херсонської областей; 3) у характері статевого диморфізму: схоже, самці відрізняються від самок у різних регіонах дещо різними комплексами ознак. Форма черепа менш мінлива, ніж розмір черепа. Вірогідною є регіональна мінливість III компоненти і статеві – IV компоненти. Структуру мінливості, що спостерігається, зображено на рис. 4. Індивідуальна мінливість невідомої природи й

походження явно більша, ніж мінливість, пов'язана з регіоном чи статтю.

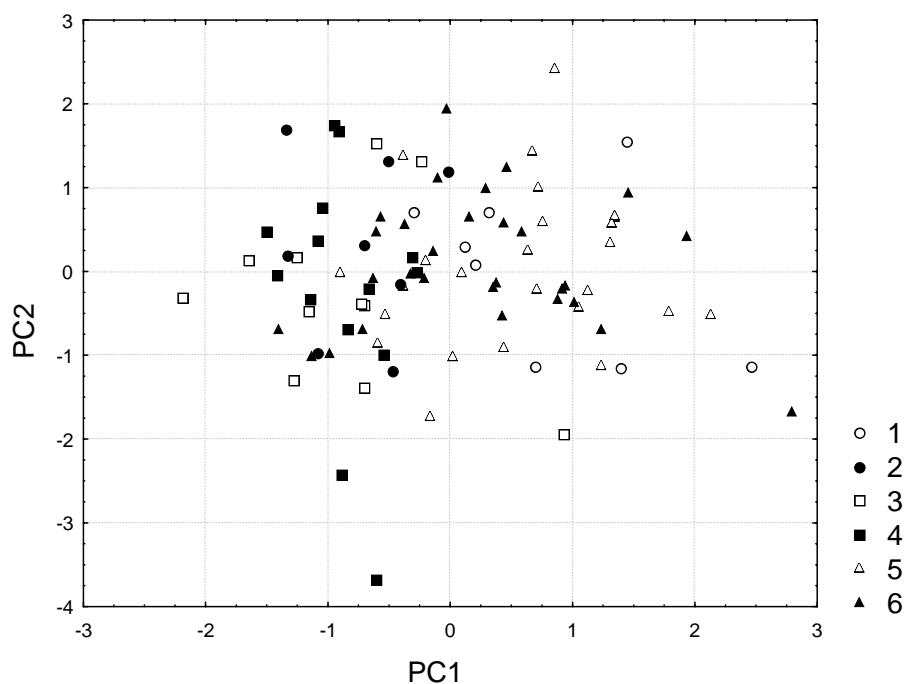


Рис. 1. Розподіл особин ховрахів у просторі I та II головних компонент.

Fig. 1. Scatter plot of principal components scores (component I versus II)

1 – Крим, самки. 2 – Крим, самці. 3 – Полтавська обл., самки. 4 – Полтавська обл., самці. 5 – Херсонська обл., самки. 6 – Херсонська обл., самці.

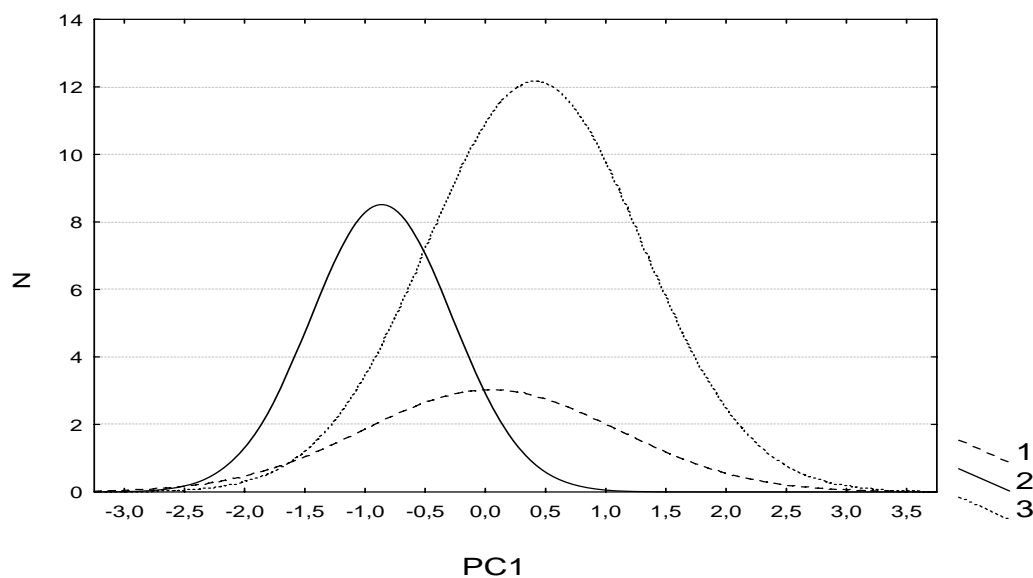


Рис. 2. Розкид значень I головної компоненти в ховрахів з різних регіонів (апроксимація нормальним розподілом)

Fig. 2. Normal approximations for distributions of scores of principal component I in samples from different regions

1 – Крим. 2 – Полтавська обл. 3 – Херсонська обл. PC1 – значення I головної компоненти, N – кількість особин

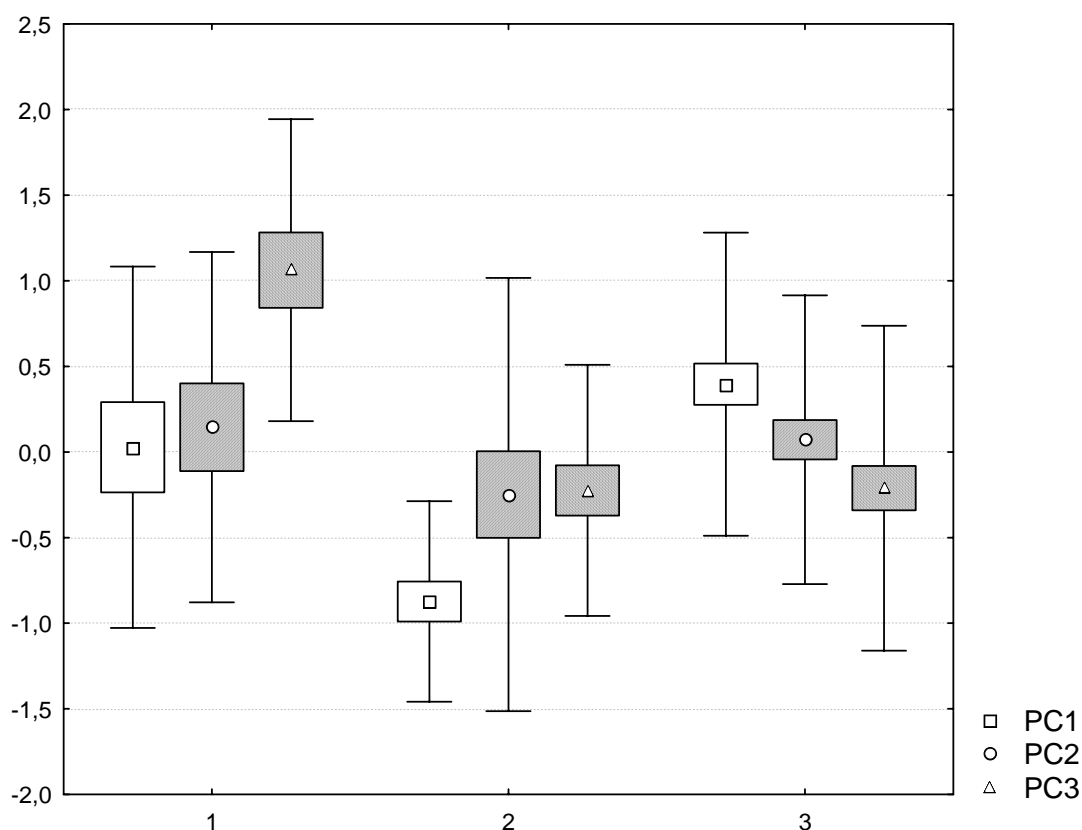


Рис. 3. Значення трьох головних компонент у ховрахів з різних регіонів

Fig. 3. The scores of three principal component in samples of *S. pygmaeus* from different regions

1 – Крим. 2 – Полтавська обл. 3 – Херсонська обл. PC1, PC2, PC3 – головні компоненти. Прямокутники – середні значення \pm стандартні похибки. Лінії – середні значення \pm стандартні відхилення.

Табл. 7. Дисперсійний аналіз регіональних та статевих відмінностей ховрахів

Table 7. Two-way ANOVA for region and sex variation in *S. pygmaeus*

Фактор	Факторіальні ступені свободи	Значення F-статистики, оцінені для головних компонент				
		I	II	III	IV	V
Регіон	2	22,01***	1,05	13,95***	0,17	0,19
Стать	1	7,56**	0,15	2,19	5,25*	0,18
Взаємодія	2	4,85*	0,12	0,88	2,01	0,27

Примітка. Залишкова мінливість має 89 ступенів свободи. Рівні значущості: (***) – $<0,1\%$. (**) – $<1\%$. (*) – $<5\%$.

Загалом, статистичний опис дослідженої вибірки демонструє, що, окрім географічних відмінностей, у ховрахів наявні значна індивідуальна мінливість і статевий диморфізм.

Ця мінливість може впливати на географічні особливості, тому її треба враховувати в дослідженні тварин цього виду.

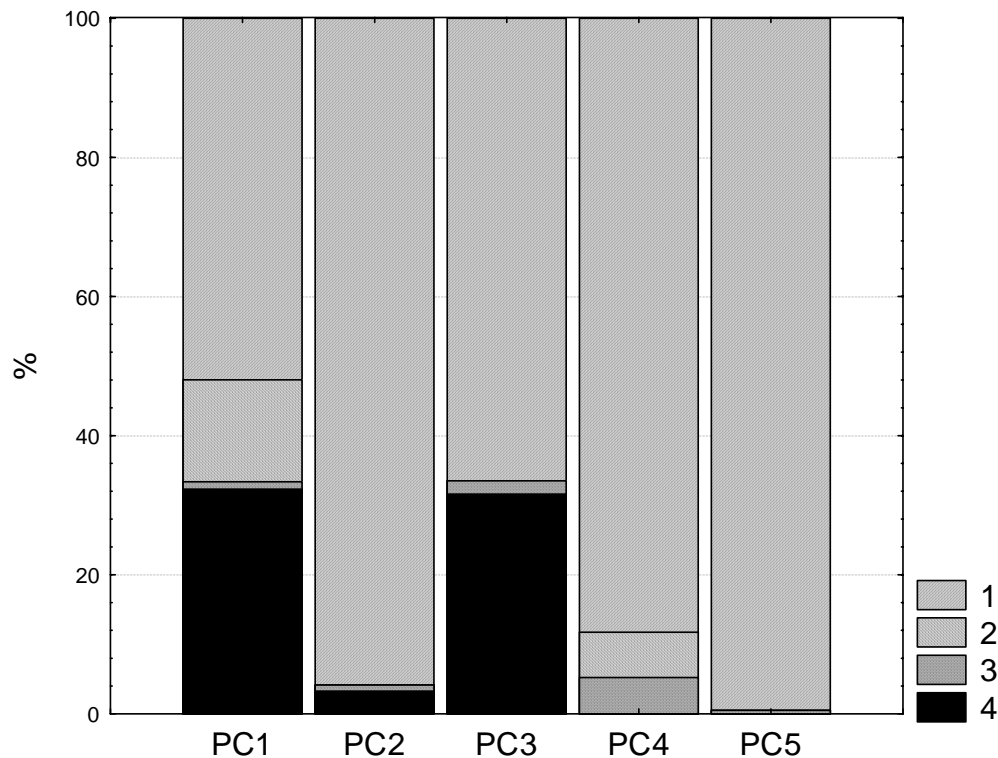


Рис. 4. Складові частини дисперсій головних компонент

Fig. 4. Components of variances estimated for principal component scores

PC1 – PC5 – головні компоненти I – V. 1 – залишкова дисперсія. 2 – дисперсія взаємного впливу регіональної та статеві належності. 3 – статеві дисперсія. 4 – регіональна дисперсія. Вісь ординат – відсотки дисперсій.

1. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
2. Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Род *Citellus* // Наземные беличьи (Marmotinae). – М.-Л.: Наука, 1965. – С. 160-325.
3. Денисов В.П., Стойко Т. Г. Экспериментальная гибридизация малого и крапчатого сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall., *C. suslicus* Guld.) // Журн. общ. биол. – 1984. – № 6. – С. 847-852.
4. Загороднюк І., Кондратенко О. Сучасне поширення і стан популяцій ховрахів (*Spermophilus*) на сході України // Теріофауна сходу України. – Луганськ, 2006. – С. 211-214. – (Серія: Праці Теріологічної школи, випуск 7).
5. Попова Л.В. Еволюція плейстоценових представників номінативного підроду роду *Spermophilus* і палеогеографічні події // Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. – Київ. – 2007. – С. 367-372.
6. Сокур І.Г. Ссавці фауни України та їх господарське значення. – Київ: Держпедвидав, 1963. – 211с.
7. Сокур И.Т., Дворников М.В., Лобков В.А., Полушина Н.А., Реут Ю.А., Токарский В.А., Филичук Н.С. Наземные беличьи Украины (современное состояние, особенности экологии, рациональное использование и охрана) // Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана. – К.: Наук.думка., 1988. – С.51-63.
8. Herron M.D., Castoe T.A., Parkinson C.L. Sciurid phylogeny and the paraphyly of Holarctic ground squirrels (*Spermophilus*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – V. 31. – P. 1015-1030.
9. Gündüz İ., Jaarola M., Tez C., Yenyurt C., Polly P.D., Searle J.B. Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Sciuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2007. – V. 43. – P. 916-935.

Отримано: 3 вересня 2008 р.

Прийнято до друку: 17 квітня 2009 р.