

УДК 599.323.4+591.485

АНАЛИЗ СХОДСТВА В СТРОЕНИИ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ТУШКАНЧИКООБРАЗНЫХ (RODENTIA, DIPODOIDEA)

© 2000 г. Е. Г. Потапова¹, А. Ю. Пузаченко²

¹ Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 117071

² Институт географии РАН, Москва 109017

Поступила в редакцию 05.01.99 г.

Представлена схема взаимоотношений разных групп тушканчикообразных, отражающая морфологическое сходство их нижней челюсти. Хорошо различающиеся между собой мышовки Sicistinae, прыгунчики Zapodinae и длинноухие тушканчики Euchoreutinae составляют отдельную группу. Наиболее значительно от других Dipodoidea отличаются гребнепалые тушканчики Paradipodinae, занявшие обособленное положение. Различия между пятипальными Allactaginae и трехпальными Dipodinae тушканчиками, наоборот, оказались менее существенными, чем можно было ожидать. Это легко объяснить широким перекрыванием спектров изменчивости нижней челюсти этих таксонов. Так, *Stylodipus* и *Dipus* по форме челюсти близки к Allactaginae, а пятипальные тушканчики с увеличенными слуховыми барабанами (*A. bobrinskii*, *A. nataliae* и *A. bullata*) тяготеют к Dipodinae. Cardiocraniinae, с одной стороны, морфологически близки к Dipodinae, а, с другой, – к Euchoreutinae и Zapodinae.

В предыдущей работе мы показали (Потапова, 2000), что для каждого подсемейства Dipodoidea (в трактовке Шенброта, 1992) характерен особый морфотип нижней челюсти. Большинство диагностических признаков морфотипов представляет собой качественную (балльную) оценку размерных параметров. Такая оценка не учитывает изменчивости признаков внутри таксона и потому не отражает всей реальной картины разнообразия нижней челюсти. Морфотипы характеризуют основные направления ее преобразований у тушканчикообразных и не позволяют провести сравнение челюсти на уровне видов, родов и, строго говоря, даже подсемейств.

Цель данной работы заключается в том, чтобы оценить степень подобия нижней челюсти у разных видов и подсемейств тушканчикообразных. Для этого мы измерили расстояния между точками, которые, с одной стороны, описывают форму челюсти, так как лежат на перегибах ее контура, а с другой – отражают ее особенности, как механической конструкции, поскольку изменение положения этих точек друг относительно друга ведет к определенным функциональным следствиям. Выбранные точки отражают взаиморасположение оси вращения челюсти, мест крепления мышц и режущих элементов челюстного аппарата. Выполненные промеры включают количественное выражение и тех параметров, которые использовались при выделении морфотипов. Наша задача заключалась в том, чтобы на основе полученных данных построить классификацию видов и подсемейств, которая бы отражала сходство и различия формы нижней челюсти этих таксонов, причем формы, описанной выбранными

точками, а также сравнить полученную классификацию подсемейств с предложенной ранее классификацией морфотипов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы из коллекций Зоологического музея МГУ. Проанализированы следующие виды: *Zapus hudsonius* (3 экз.), *Z. trinotatus* (1), *Napaeozapus insignis* (2), *Sicista betulina* (3), *S. pseudonapaea* (6), *Pygeretmus platyurus* (3), *P. zhitkovi* (8), *P. pumilio* (8), *Allactaga elater* (6), *A. vinogradovi* (5), *A. sibirica* (11), *A. major* (9), *A. bullata* (11), *A. nataliae* (9), *Allactodipus bobrinskii* (11), *Dipus sagitta* (14), *Stylodipus telum* (8), *Eremodipus lichtensteini* (13), *Jaculus blanfordi* (9), *Paradipus ctenodactylus* (28), *Cardiocranium paradoxus* (6), *Salpingotus crassicauda* (5), *S. kozlovi* (1), *S. pallidus* (1), *Euchoreutes naso* (22).

На челюсти измерили расстояние от ряда точек (рис. 1А), до наиболее высокой точки сочленовой головки (0). Это вершина резца (1) и верхний край его альвеолы (2); передняя и задняя точки жевательной поверхности (3 и 6) и альвеолярного края (4 и 7) коренных, соответственно; передняя точка площадки в основании массивных гребней (5); вершина венечного отростка (8), наиболее глубокая точка венечной вырезки (9); наиболее глубокая точка задней вырезки нижней челюсти (10); вершины верхнего (11) и нижнего (12) углов углового отростка; точка перегиба нижнего края челюсти (14); вершины альвеолярного бугра (13) и симфизного угла (15). Кроме того, измерены длина диастемы (2–4); коронарная (3–6) и альвеолярная (4–7) длина зубно-

го ряда; глубина задней вырезки (10–11); расстояние от вершины нижнего угла *pr. angularis* до заднего альвеолярного края коренных (7–12); и от симфизного угла до вершины массетерных гребней (5–15); минимальная ширина восходящей ветви нижней челюсти (*мшвв*) (рис. 1Б) и ширина ее основания, измеренная от точки отхождения ветви от тела челюсти (*швв*); высота челюсти от точки перегиба нижнего края (*вч*); максимальная высота тела челюсти (*мвч*) и наибольшее расстояние от массетерного гребня до альвеолярного края коренных (*мас*); длина сочленовной головки (*дсг*); длина черепа от верхнего края альвеолы верхних резцов до мышцелка (*кбд*) и длина слуховых барабанов (*дсб*).

Методические проблемы, возникающие при анализе структуры разнообразия морфологических объектов, и пути их разрешения будут рассмотрены в специальной работе. В данном сообщении мы ограничились конкретной и более узкой задачей – сравнить заранее заданные объекты (особи, виды и подсемейства).

Анализ данных включал несколько этапов: 1) изучение сопряженности изменчивости признаков и их классификацию, 2) анализ внутренней структуры морфологического разнообразия путем классификации особей в совокупной выборке, 3) классификацию видов и подсемейств.

Как показало проведенное тестирование, из-за значительных различий в размерах и пропорциях челюстей у рассматриваемых объектов распределение метрических признаков в совокупной выборке не нормально и не может быть нормализовано чаще всего в силу полимодальности. Поэтому и для анализа изменчивости варьирования отдельных признаков, и для анализа изменчивости особей мы применили непараметрический метод многомерного шкалирования (Дейвисон, 1988; Краскел, 1986; Shepard, 1962, Kruskal, 1964). Классификация объектов проведена методами кластерного анализа.

При обоих вариантах анализа данных дистанцию между парами признаков или особей оценивали по величине ранговой корреляции, которая позволяет оценить дистанцию между объектами без учета абсолютных значений признаков. Был выбран коэффициент ранговой корреляции γ (Goodman & Kruskal, 1954), поскольку при его расчете не принимаются во внимание одинаковые значения промеров, которые могут возникать из-за неточности измерений, особенно для признаков с близкими и малыми по абсолютной величине значениями (Sokal, Rohlf, 1981).

На основе полученной матрицы дистанций в ходе многомерного шкалирования (МШ) была рассчитана минимальная размерность морфологического пространства. Под ней мы понимаем такое число искусственных переменных (осей

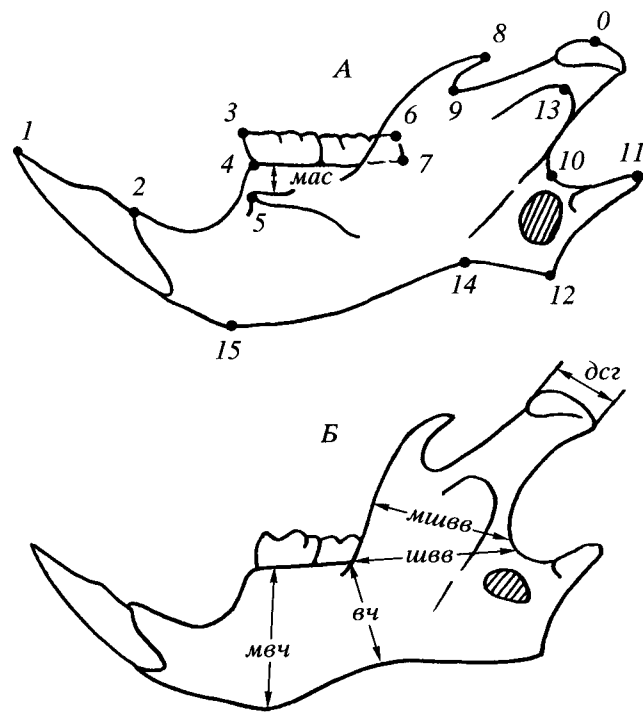


Рис. 1. Схема промеров нижней челюсти: А – расположение точек (0–15), Б – дополнительные промеры. Обозначения в тексте.

МШ), с помощью которых удастся воспроизводить основные отношения, существующие, с одной стороны, между изменчивостью промеров, а с другой, – между отдельными особями или их группировками. Выбор минимальной размерности проводили на основании: а) анализа динамики величины меры соответствия (стресса, формула 1 (Краскел, 1986)) и коэффициента отчуждения Гуттмана (Guttman, 1968) при изменении задаваемого числа осей МШ (Пузаченко Ю. и др., 1996), б) качества воспроизведения изменчивости дистанций в исходной матрице, выраженного в процентах воспроизведенной дисперсии исходных дистанций между объектами (признаками или особями).

Классификацию признаков и особей проводили, используя, с одной стороны, матрицу ранговых корреляций, а с другой, – оси МШ, рассматривая последние в качестве переменных. Хорошее совпадение классификаций расценивалось как косвенный критерий устойчивости результата классификации. Применяли, главным образом, метод невзвешенного группового “среднего” (UPGMA) (Айвазян и др., 1989), алгоритм которого не приводит к искажениям в дистанциях между классифицируемыми объектами (Уиллиамс, Ланс, 1986). Кроме того, использовали метод Уорда (Ward, 1963), который “сжимает” метриче-

ское пространство, в результате чего формируются более “четкие” кластеры.

Качество классификации особей формально оценивали по результату применения дискриминантного анализа (Дженрич, 1986), в котором переменными выступали оси МШ. Уточняли, насколько хорошо оси позволяют идентифицировать подсемейства и виды.

Чтобы сравнить между собой виды, в качестве их характеристик мы использовали значения медиан промеров. Для каждого вида рассчитали в одном случае медианы прямых промеров каждого признака, в другом – медианы значений осей МШ, описывающих расположение особей в морфологическом пространстве. Дистанции между видами рассчитывали так же как и дистанции между особями – на основе коэффициента ранговой корреляции γ , используя метрику $1 - r\gamma$, где $r\gamma$ – коэффициент ранговой корреляции γ . Были рассчитаны две матрицы дистанций: одна – на медианах значений промеров, вторая – на медианах значений осей МШ. Медиана для подсемейств рассчитана также двумя способами – как медиана медиан, входящих в подсемейство видов, и как медиана значений осей МШ, рассчитанных на совокупной выборке.

На основе матриц дистанций между видами в ходе многомерного шкалирования рассчитаны минимальная размерность и значение морфологического пространства, описывающего разнообразие нижней челюсти видов. Классификацию видов и подсемейств проводили методами кластерного анализа (UPGMA и Уорда), используя в качестве основы все рассчитанные матрицы дистанций.

Связь промеров с осями МШ, описывающими пространство особей или видов (соответственно), оценивали по величине ранговой корреляции Спирмена. В результате были выявлены те признаки, изменчивость которых наиболее полно воспроизводится этими осями и, в конечном итоге, определяет характер распределения особей в пространстве этих осей. Было обнаружено, что для одних и тех же промеров наиболее сильная

корреляция наблюдалась не с прямыми измерениями, а с их индексами, полученными от деления промеров на кондиллобазальную длину черепа. Это свидетельствует о том, что оси МШ воспроизводят в основном изменчивость пропорций челюсти относительно независимых от ее абсолютных размеров.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Классификация признаков нижней челюсти

В результате проведенных тестов было показано, что для описания признаков пространства методом многомерного шкалирования достаточно трех осей, которые в совокупности воспроизводят около 98% изменчивости дистанций между признаками в исходной матрице. Дисперсия по первой оси МШ равна 0.63, по второй – 0.25 и по третьей – 0.15. В пространстве 1-й и 2-й осей (рис. 2б) четко выделяются 5 групп, полностью соотносимых с кластерами, выделяемыми на классификационном дереве (рис. 2а). Относительно первой, наиболее информационно “нагруженной”, оси выделяются четыре группы признаков, одна из которых по второй оси распадается на две. Третья ось подчеркивает обособленность отдельных признаков (0–13, 0–10, 8–7, мас, 10–11).

Выделяемые группы признаков относительно независимы по изменчивости. Они отражают I) высоту венечного отростка (8–4, 8–7); II) степень развития альвеолярного бугра (0–13), III) высоту сочленовного отростка (0–10). Отдельную группу (IV) составили признаки, характеризующие продольную растянутость нижней челюсти. В нее вошли – диастема (2–3), ширина восходящей ветви (мшвв, швв) и длина сочленовной головки (дсг), а также продольные характеристики углового отростка – расстояние между его углами (11–12) и длина его верхнего угла (10–11). Последний признак наиболее обособлен. Остальные признаки образуют единую группу (V), в которой несколько выделяется (по третьей оси) положение массетерных гребней (мас). В эту группу вошли, главным образом, “вертикальные” промеры. Это рас-

Рис. 2. Классификация признаков (а) и их взаиморасположение в пространстве, образуемом осями МШ (б, в); это взаиморасположение отражает скореллированность их изменчивости. Римскими цифрами обозначены хорошо выделяемые группы признаков. I – 10–13 – расстояние до альвеолярного бугра, II – 8–7, 8–4 – положение вершины венечного отростка относительно переднего и заднего края коренных, III – всб – высота слухового барабана, дсб – длина слухового барабана, 0–10 – длина сочленовного отростка по заднему краю, IV – 10–11 – длина верхнего угла углового отростка, 11–12 – расстояние между углами углового отростка, дсг – длина сочленовной головки, мшвв, швв – минимальная ширина восходящей ветви и ширина ее основания, 2–3 – диастема, V – мас – вертикальное смещение площадки для *m. mass. medialis anterior*, 7–12 – удаленность нижнего угла от заднего края коренных, 0–11 – положение верхнего угла углового отростка относительно оси вращения, 0–8, 0–9 – положение венечного отростка относительно оси вращения челюсти, 11–14 – положение верхнего угла углового отростка относительно точки перегиба нижней челюсти, 0–14 – длина сочленовной ветви, 0–12 – положение нижнего угла относительно оси вращения (высота челюсти сзади), мвч, вч – максимальная высота челюсти и ее высота в зоне перегиба, 5–15 – расстояние между симфизным углом и массетерным выступом, кбд – длина черепа, 0–15 – расстояние до симфизного угла, 0–6, 0–7, 0–3, 0–4 – расстояние от оси вращения до передней и задней точек зубного ряда, 3–6, 4–7 – коронарная и альвеолярная длина зубного ряда, 0–2, 0–1 – расстояние до вершины и альвеолярного края резцов.

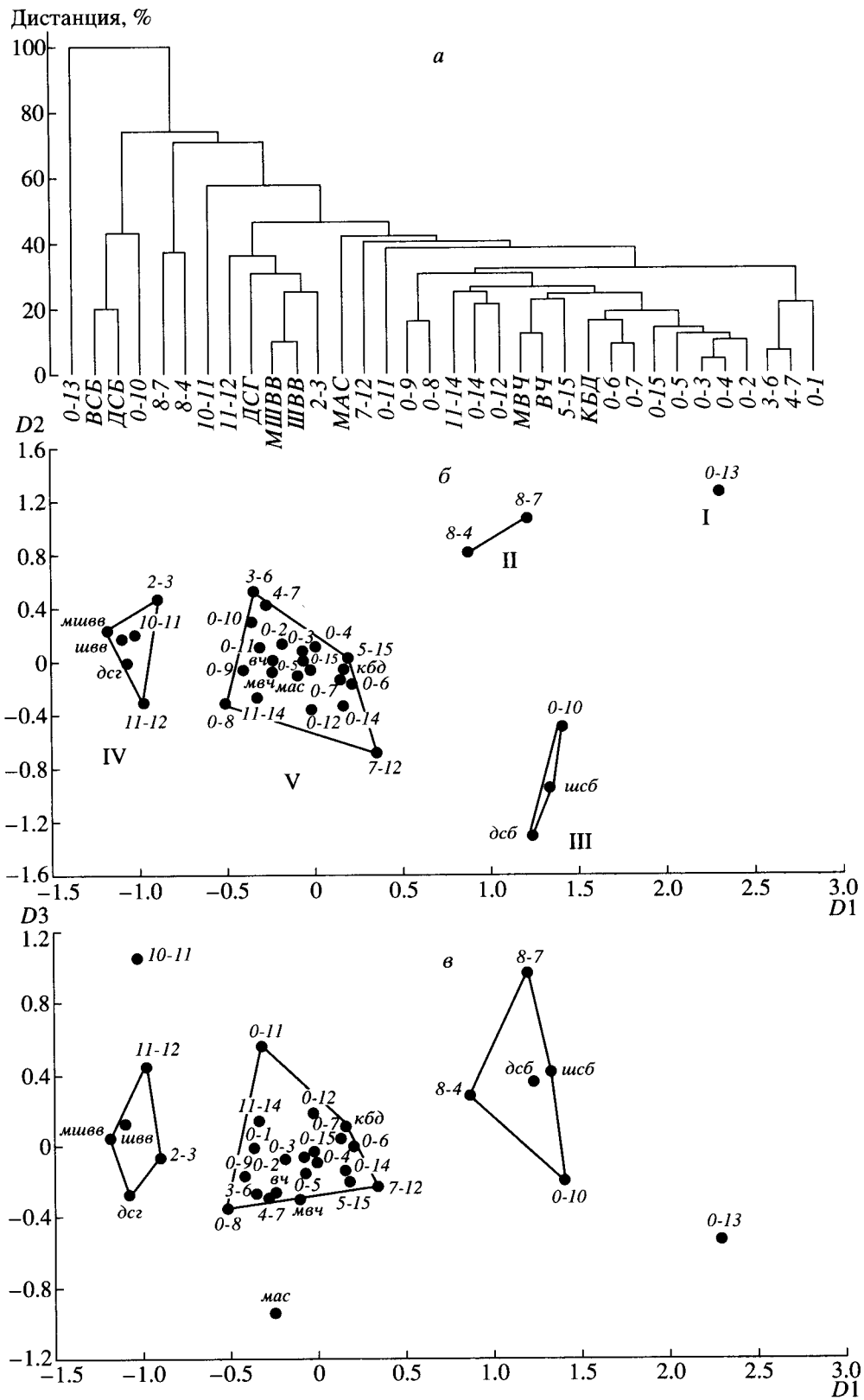


Таблица 1. Корреляция признаков с осями многомерного шкалирования (D1–D4), рассчитанными на основе анализа совокупной выборки *Dipodoidea* (коэффициент корреляции Спирмена – r_{sp})

Признак	D1	D2	D3	D4
<i>швв</i>	0.90	-0.09	0.34	-0.13
2–3	0.77	0.17	0.50	0.08
0–1	0.76	0.01	0.58	-0.11
0–8	0.75	-0.23	0.00	0.10
11–12	0.73	-0.13	-0.14	-0.19
<i>дсг</i>	0.73	-0.00	0.29	-0.15
11–14	0.68	-0.29	-0.06	-0.34
3–6	0.62	-0.04	0.51	-0.17
<i>мас</i>	0.53	-0.42	0.10	-0.08
<i>мвч</i>	0.51	-0.56	0.10	-0.34
10–11	0.48	0.26	-0.04	-0.07
0–3	0.47	-0.37	0.28	-0.19
0–15	0.38	-0.32	0.00	-0.22
0–5	0.36	-0.52	0.05	-0.09
0–12	0.25	0.03	-0.22	-0.29
5–15	0.14	-0.26	0.01	-0.38
0–11	0.11	0.43	0.09	-0.14
0–14	0.02	-0.47	-0.35	-0.21
0–6	-0.09	-0.37	-0.36	-0.13
7–12	-0.19	-0.69	-0.37	-0.08
8–7	-0.44	0.47	0.25	-0.33
8–4	-0.49	0.11	0.48	-0.33
0–13	-0.63	-0.09	0.17	-0.00
0–10	-0.73	-0.22	-0.39	0.04

стояния от оси вращения до переднего (0–3, 0–4) и заднего (0–6, 0–7) краев зубного ряда; до начала массетерных гребней (0–5), до симфизного угла (0–15) и до нижнего угла углового отростка (0–12), максимальная и минимальная высота тела челюсти (*ввч*, *вч*) и высота челюсти под (5–15) массетерным выступом. Отдельную подгруппу составляют немногочисленные “горизонтальные” промеры (расстояние от оси вращения до вершины (0–1) резца, коронарная (3–6) и альвеолярная (4–7) зубного ряда).

Из всех качественных характеристик нижней челюсти, выбранных ранее (Потапова, 2000) для описания морфотипов, только глубина ямки для крепления височного мускула не нашла отражение в промерах. Остальные ключевые для выделения морфотипов особенности (высота сочленовного и венечного отростков, размеры альвеолярного бугра, детали строения углового отростка, положение массетерных гребней, характеристики

продольной растянутости челюсти) представлены несколькими промерами. В полученной классификации (рис. 2) признаки, отражающие высоту венечного и сочленовного отростков, размеры альвеолярного бугра и продольную вытянутость челюсти образовали самостоятельные кластеры. Промеры, связанные с положением массетерных гребней, отдельную группу не составили, но все вошли в четвертый кластер. Промеры, описывающие конфигурацию углового отростка, оказались наиболее независимыми друг от друга и попали в разные кластерные группы. Как и следовало ожидать, с размерами слуховых барабанов связана высота сочленовного отростка.

Таким образом, выделенные группировки количественных признаков в значительной степени соответствуют тем качественным характеристикам нижней челюсти, которые были использованы для идентификации морфотипов. Это означает, что диагностические признаки морфотипов относительно независимы в своей изменчивости и в целом адекватно описывают структуру морфологического разнообразия признакового пространства. В связи с этим можно ожидать, что классификация подсемейств, получаемая в ходе анализа размерных признаков, отражает классификацию морфотипов, выделенных по качественным признакам.

Классификация особей, видов и подсемейств тушканчикообразных, отражающая подобие нижней челюсти этих таксонов

Классификация особей

Классификация экземпляров совокупной выборки *Dipodoidea* дает представление о внутренней структурированности морфологического разнообразия нижней челюсти. В ходе проведенного анализа было показано, что для описания изменчивости дистанций между особями достаточно четырех осей, которые воспроизводят около 97% этой изменчивости. На первую ось приходится 60% дисперсии, на вторую – 19%, на третью – 13% и на четвертую – 8%.

В табл. 1 приведена корреляция относительной величины признаков с этими осями. С первой осью коррелируют признаки, отражающие продольную растянутость нижней челюсти (ширину ее восходящей ветви – *швв*, *мшвв*, общую длину челюсти – 0–1, 0–2, длину диастемы – 2–3 и зубного ряда 3–6, продольные размеры углового отростка – 10–11, 11–12, 11–14), а также размеры сочленовного 0–10, и альвеолярного 0–13 отростков, и, частично, высоту челюсти – *мас*, *мвч*. Вторая ось описывает положение массетерных гребней (0–5), высоту углового отростка (7–12) и высоту челюсти (*вч*). С третьей осью, так же как и с первой, связаны продольные размеры челюс-

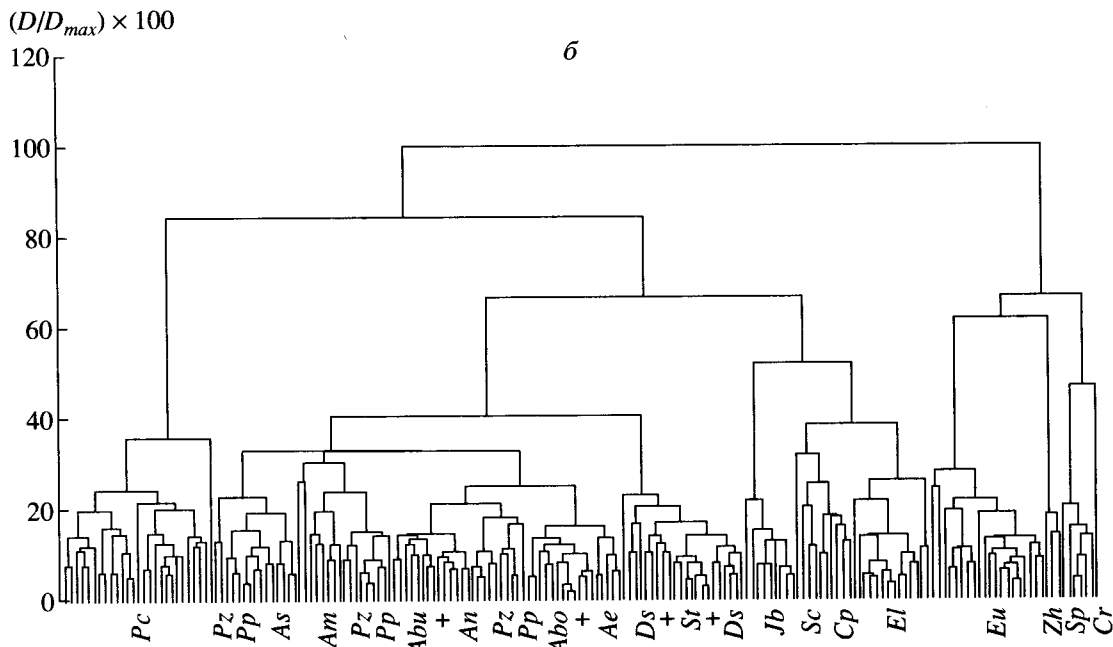
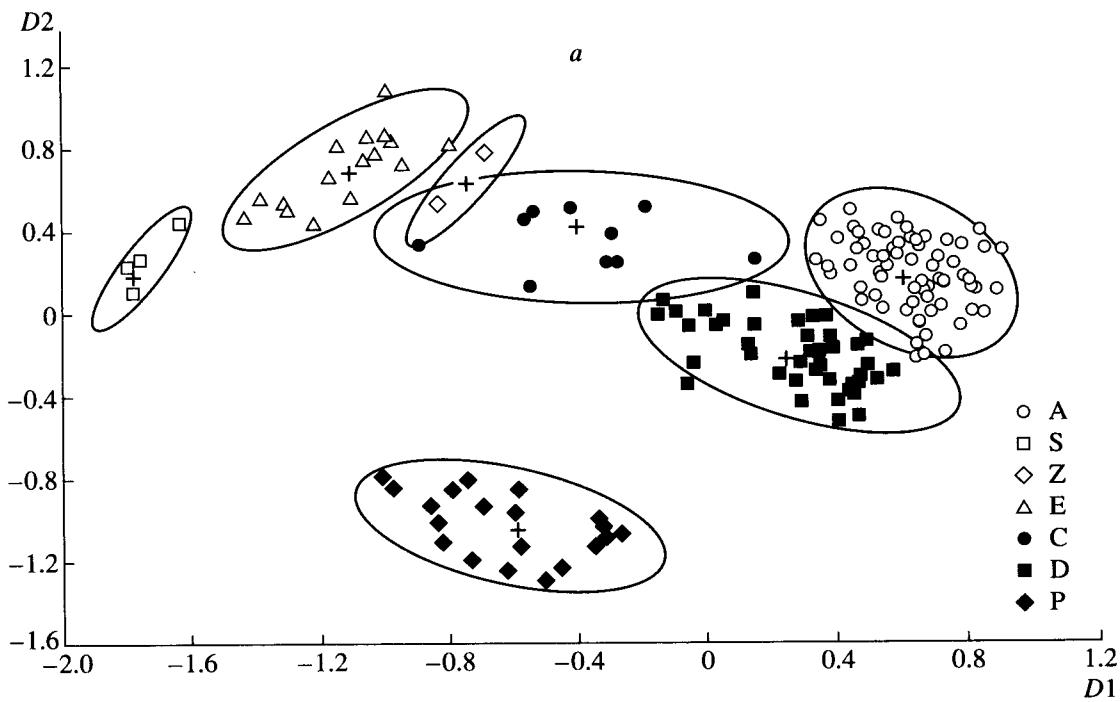


Рис. 3. Распределение особей Dipodoidea в пространстве первой и второй осей МШ (а) и их классификация (б – метод UPGMA). Отмечено положение медианы для каждой группы.

Подсемейства: А – Allactaginae, С – Cardiocraniinae, D – Dipodinae, E – Euchoreutinae, P – Paradipodinae, S – Sicistinae, Z – Zapodinae; виды: Abu – *Allactaga bullata*, Abo – *Alactodipus bobrinskii*, Ae – *A. elater*, Am – *A. major*, An – *A. nataliae*, As – *A. sibirica*, Cm – *Cricetulus migratorius*, Cp – *Cardiocranius paradoxus*, Ds – *Dipus sagitta*, El – *Eremodipus lichtensteini*, Eu – *Euchoreutes naso*, Pc – *Paradipus ctenodactylus*, Pp – *Pygeretmus pumilio*, Pz – *P. zhitkovi*, Sc – *Salpingotus crassicauda*, Sp – *Sicista pseudonapaea*, St – *Stylodipus telum*, Jb – *Jaculus blanfordi*, Zh – *Zapus hudsonius*, Zt – *Z. trinotatus*.

ти (ее длина 0–1, длина диастемы 2–3 и зубного ряда 3–6). Четвертая не связана строго ни с одним из признаков. Кроме того, есть признаки, изменчивость которых плохо воспроизводится всеми осями МШ и которые, тем самым, слабо отражаются в морфологической классификации объек-

тов. Это промеры, отражающие наклон восходящей ветви (0–3, 0–6), положение углового отростка (0–11, 0–12) и симфизного угла (0–15, 5–15).

Таким образом, расположение особей в пространстве двух осей (рис. 3а) отражает по первой оси увеличение растянутости челюсти и альвео-

Таблица 2. Классификационная матрица, построенная на осях МШ, которая отражает качество индентификации видов (в % и в абсолютных цифрах)

Вид	%	Sp	Zh	Eu	Cp	Sc	Ds	St	El	Jb	Pc	Ae	As	Pp	Pz	Abo	Abu	An	Am
Sp	100	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zh	100	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eu	100	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cp	100	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sc	100	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ds	86	0	0	0	0	0	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
St	38	0	0	0	0	0	5	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
El	100	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Jb	100	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pc	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	27	0	0	0	0	0	0	0	0
Ae	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0
As	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0
Pp	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	0	0	0	0
Pz	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	3	0	0	0	0
Abo	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	1	0
Abu	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	0
An	78	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	7	0
Am	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Всего	89	6	3	20	6	5	17	5	13	9	27	4	12	9	6	12	12	9	9

Примечание. Abu – *Allactaga bullata*, Abo – *Alactodipus bobrinskii*, Ae – *A. elater*, Am – *A. major*, An – *A. nataliae*, As – *A. sibirica*, Cp – *Cardiocranius paradoxus*, Ds – *Dipus sagitta*, El – *Eremodipus lichtensteini*, Eu – *Euchoreutes naso*, Pc – *Paradipus ctenodactylus*, Pp – *Pygeretmus pumilio*, Pz – *P. zhitkovi*, Sc – *Salplingotus crassicauda*, Sp – *Sicista pseudonapaea*, St – *Stylodipus telum*, Jb – *Jaculus blanfordi*, Zh – *Zapus hudsonius*.

лярного бугра и уменьшение размеров сочленовного и венечного отростка, а по второй оси – уменьшение высоты челюсти и изменение конструкции углового отростка.

Распределение особей в этом пространстве достаточно хорошо согласуется с таксономической структурой надсемейства (рис. 3а). Проверка методом дискриминантного анализа показала достаточно высокое качество идентификации подсемейств и видов. Для подсемейств точность определения составила около 97%. Ошибочно были определены лишь 5 особей из 185. Один экземпляр из *Cardiocraniinae* отнесен к *Dipodinae*, и наоборот, 3 экз. *Allactaginae* отнесены к *Dipodinae*. Виды воспроизводятся с несколько меньшей точностью (89%) (табл. 2). Наиболее плохо дифференцируются пары *Stylodipus* и *Dipus* и виды рода *Pygeretmus*. Кроме того, небольшие “обмены” (по 1–2 экз.) наблюдаются между видами пятипалых тушканчиков с крупными слуховыми барабанами. По одному экземпляру *A. bobrinskii* и *A. bullata* отнесены к *A. nataliae*, две особи которого, со своей стороны, определены как *A. bullata* (табл. 2).

Кластерный анализ, проведенный на осях МШ, также не дает четко выраженных видовых

кластеров. Упорядочивание совокупной выборки на высоких уровнях классификации практически абсолютно соответствует разделению надсемейства на подсемейства. На уровне 50% максимальной дистанции можно выделить шесть кластеров. Три из них, соответствующие *Sicistinae*, *Zapodinae* и *Euchoreutinae*, объединены в одну группу, в которой наиболее обособлены мышовки. Самостоятельными ветвями представлены *Paradipodinae*, *Allactaginae* и *Cardiocraniinae*. И только *Dipodinae* не образуют отдельного кластера. Они разделены на две группы. Наиболее генерализованные из них (*S. telum*, *D. sagitta*) входят в один кластер с *Allactaginae*, а высокоспециализированные (*E. lichtensteini*, *J. blanfordi*) объединяются с *Cardiocraniinae*. Причем *Jaculus*, по сути дела, образует самостоятельную ветвь, тогда как *Eremodipus* попадает в одну группу с карликовыми тушканчиками.

Классификация видов

Для описания взаиморасположения видов оказалось достаточно трех осей МШ (рис. 4). Набор признаков, коррелирующих с этими осями, более широк (табл. 3), и их связь с осями более глубокая (r_{sp} для ряда признаков достигает 0.96). Дополни-

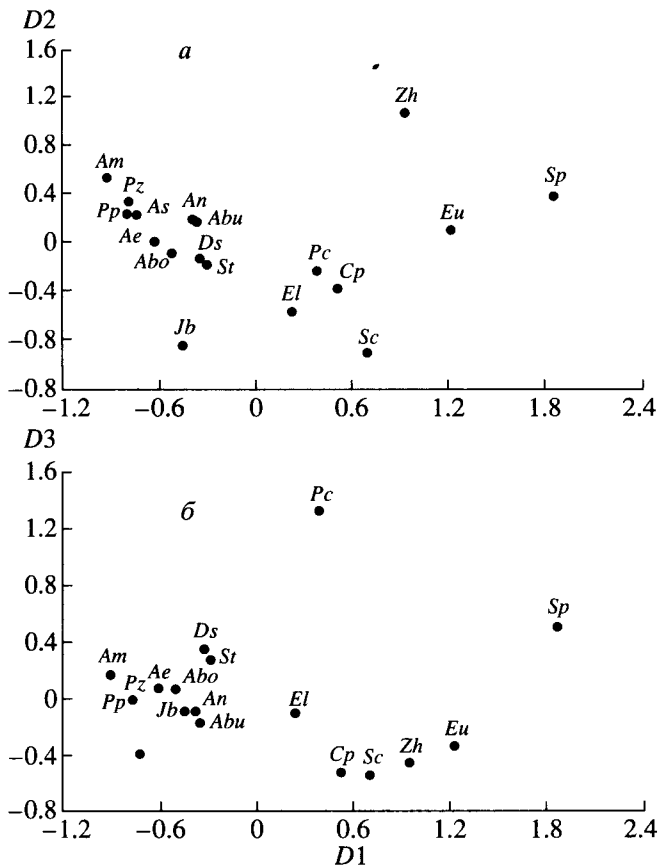


Рис. 4. Распределение видов Dipodoidea в трехмерном пространстве осей многомерного шкалирования, рассчитанных на основе матрицы дистанций, отражающей ранговую корреляцию медиан признаков каждого вида (полученной из матрицы ранговых коэффициентов корреляций гамма по медианам признаков каждого вида). Обозначения как на рис. 3.

тельно корреляция с первой осью проявилась у признаков, отражающих размеры венечного отростка (8-4), положение начала массетерных гребней (0-5), а также наклон и размеры сочленовного отростка (0-3). В результате распределение видов по первой оси отражает уменьшение продольной растянутости нижней челюсти (*мишвв*, *дсг*, 0-1, 3-6, 2-3, 11-12, 10-11) и размеров альвеолярного бугра (0-13), каудальное смещение начала массетерных гребней (0-5), увеличение размеров венечного отростка (0-8, 8-7) и длины сочленовного отростка (0-10). Вторая ось отражает уменьшение наклона сочленовного отростка (0-6), удлинение диастемы и зубного ряда, а также увеличение расстояния между вершиной венечного отростка и передней точкой зубного ряда (8-4). Последнее может быть связано как с увеличением размеров отростка, так с удлинением зубного ряда. Третья ось связана, в основном, с высотой челюсти (*мас*, *мвч*).

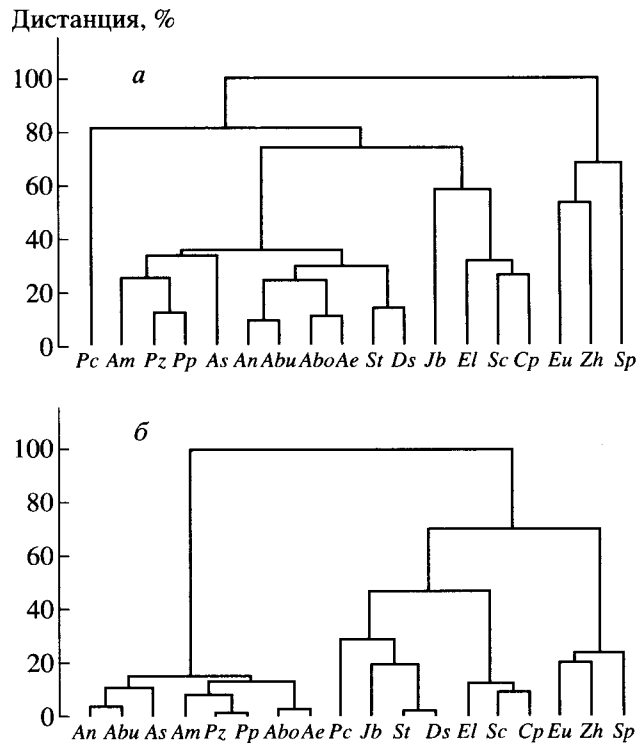


Рис. 5. Классификации видов Dipodoidea: а – метод UPGMA, непосредственно на матрице дистанций между видами, отражающей ранговую корреляцию медиан признаков; б – метод Уорда, в качестве переменных использованы оси МШ. Обозначения как на рис. 3.

Классификации видов, построенные на основе анализа матрицы дистанций и на осях МШ, практически идентичны. Кластеры, выявляемые на высоких уровнях ветвления, соответствуют подсемействам, взаимоотношение которых аналогично тому, которое сложилось при классификации особей (рис. 5).

На уровне видов выделяются несколько очень близких друг к другу пар. Среди Allactaginae это *A. nataliae* и *A. bullata*, *P. pumilio* и *P. zhitkovi*, а также *A. elater* и *A. bobrinskii* (табл. 4). Эти пары входят в группировки более высокого порядка. Одну составляют виды с крупными слуховыми барабанами (*A. nataliae*, *A. bullata*, *A. bobrinskii*) и *A. elater*, в другую вошли *A. major* и виды р. *Pygeretmus*, третья представлена *A. sibirica*.

Среди Dipodinae очень близки друг к другу *Dipus* и *Stylodipus*. Их сходство с пятипальными тушканчиками больше, чем с другими трехпальными тушканчиками. Это находит отражение на дендрограмме, где они объединены в один кластер с пятипальными тушканчиками с крупными слуховыми барабанами. *Jaculus* достаточно обособлен от всех тушканчиковых. Наибольшее сходство, хотя и довольно отдаленное, он проявляет как с Dipodinae, так и с Allactaginae. Причем он практически в

Таблица 3. Признаки, относительная величина которых сильно коррелирует (r Спирмена >0.5) с осями многомерного шкалирования, описывающими распределение видов *Dipodoidea*

Ось МШ	Признаки	
	с положительной корреляцией	с отрицательной корреляцией
Первая	<u>0-10</u> , <u>0-13</u>	<u>мышв</u> , <u>дсг</u> , 0-1, <u>мвч</u> , <u>0-8</u> , <u>2-3</u> , <u>11-12</u> , <u>мас</u> , 3-6, <u>0-3</u> , <u>10-11</u> , 0-5, 8-7
Вторая	2-3, 3-6, 0-1, 8-4	<u>0-6</u> , 0-10
Третья	<u>мас</u> , <u>мвч</u>	

Примечание. Подчеркнуты признаки, изменчивость которых воспроизводится, главным образом, данной осью.

равной степени близок к *Eremodipus* и *Styloidipus*, и к паре *Alactodipus* – *A. elater* (табл. 4), в связи с чем его положение на дендрограмме неустойчиво и меняется в зависимости от применяемого метода. *Eremodipus* оказывается ближе к карликовым тушканчикам (особенно к *Cardiocranius*), чем к представителям своего подсемейства. Карлико-

вые тушканчики, если не считать их близости с *Eremodipus*, далеки от всех *Dipodoidea*.

Гребнепалые тушканчики занимают обособленное положение и одинаково далеко удалены от всех *Dipodoidea*. Наибольшее сходство они, как и карликовые тушканчики, проявляют с трехпальными тушканчиками, но в отличие от первых они более близки к генерализованным видам.

Наиболее обособлены мышовки, прыгунчики, длинноухие тушканчики и гребнепалые тушканчики.

В классификации, полученной методом Уорда на осях МШ, прежде всего изменены связи на высоких уровнях классификации. Пятипалые тушканчики *Allactaginae* на этой схеме противопоставляются остальным *Dipodoidea*. Гребнепалые тушканчики *Paradipodinae*, наоборот, утрачивают свою обособленность и вместе с трехпальными тушканчиками *Dipodinae* образуют самостоятельную группу, которая на более высоком уровне объединяется с карликовыми тушканчиками. В отдельную группу входят тушканчиковобразные с высоким венечным отростком (мышовки, прыгунчики и длинноухие тушканчики).

Классификация подсемейств

Классификация подсемейств (рис. 6, табл. 5), по сути дела, соответствует схеме иерархических отношений морфотипов. Отдельный кластер образуют мышовки *Sicistinae*, прыгунчики *Zapodinae* и длинноухие тушканчики *Euchoreutinae*, которые представляют собой самостоятельные, но достаточно близкие ветви. Наиболее сходными между собой оказались трехпалые *Dipodinae* и пятипалые *Allactaginae* тушканчики. А наиболее обособленное положение заняли гребнепалые тушканчики *Paradipodinae*, которые практически одинаково удалены от всех подсемейств *Dipodoidea* (табл. 5). Определенное сходство они демонстрируют лишь с *Dipodinae*. Неустойчивое положение на дендрограммах занимают карликовые тушканчики *Cardiocraniinae*. Они довольно близки к *Dipodinae*, но заметно отличаются от остальных настоящих тушканчиков, особенно от *Paradipodinae*, и в то же время они достаточно близки к длинноухим тушканчикам и прыгунчикам, но далеки от мышовок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ позволяет оценить степень морфологического сходства нижней челюсти в разных группах *Dipodoidea*. На уровне подсемейств классификационные схемы, полученные на основе сравнения экземпляров, видов или подсемейств практически идентичны и представлены двумя вариантами, в зависимости от использованного метода (UPGMA или Уорда).

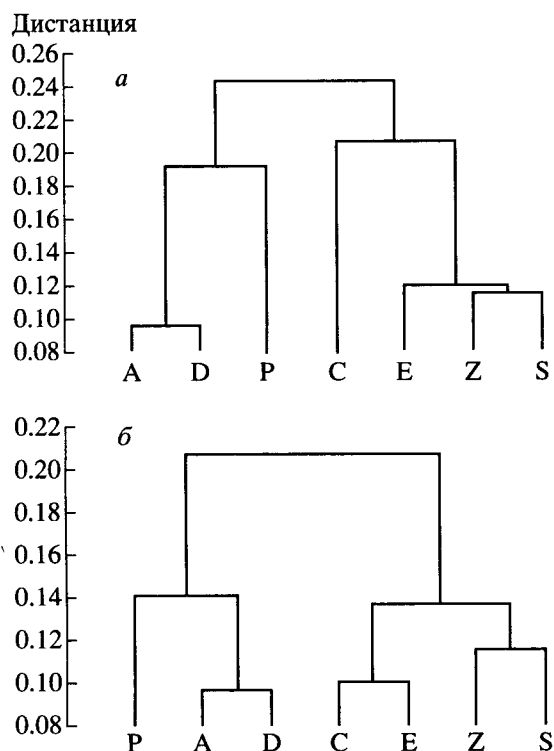


Рис. 6. Классификации подсемейств *Dipodoidea* на основе матрицы дистанций ранговых корреляций. Медианы для каждого подсемейства рассчитаны по осям МШ: *a* – как медиана медиан входящих в подсемейство видов, *b* – как медиана для особей данного подсемейства по совокупной выборке. Обозначения как на рис. 3.

Таблица 4. Евклидовы дистанции между видами Dipodoidea (в процентах от максимального значения)

Вид	Sp	Z	E	C	Sc	D	St	El	Jb	Pc	A	As	P	Pz	Abo	Abu	An	Am
Sp																		
Zh	52																	
Eu	47	38																
Cp	68	51	41															
Sc	75	61	46	19														
Ds	88	66	69	56	60													
St	87	63	66	49	53	10												
El	80	64	49	20	26	35	31											
Jb	93	75	65	48	41	41	35	35										
Pc	66	78	64	71	69	40	37	50	60									
Ae	93	69	68	56	66	21	21	45	37	57								
As	88	70	70	60	69	28	31	51	55	62	26							
Pp	97	75	73	64	72	28	28	53	48	64	12	19						
Pz	91	68	70	63	74	32	30	54	53	61	20	22	9					
Abo	88	66	67	50	59	20	18	38	32	52	8	33	18	24				
Abu	83	62	58	48	57	22	24	38	45	61	18	17	20	25	22			
An	80	60	54	48	58	24	20	39	39	56	15	21	17	20	15	7		
Am	10	69	79	69	80	39	40	62	59	74	23	32	19	18	26	30	23	

Мышовки Sicistinae, прыгунчики Zapusinae и длинноухие тушканчики Euchoreutinae составляют отдельную группу. Их нижняя челюсть имеет наиболее генерализованное строение. Именно в эту группу попадает *Cricetulus migratorius*, строение челюсти которого можно рассматривать как типичное (генерализованное) для хомяковых Cricetinae. Все три подсемейства по строению челюсти хорошо различаются, но мышовки, пожалуй, чуть больше удалены от двух других групп (рис. 4, 5).

Гребнепалые тушканчики по строению челюсти отличаются одинаково хорошо от всех остальных тушканчиков и потому на классификационных схемах занимают обособленное положение. Наибольшее сходство, хотя и достаточно далекое, они обнаруживают с трехпальными тушканчиками Dipodinae (рис. 5, 6, табл. 4, 5), причем с наиболее генерализованными их представителями (*Stylodipus*, *Dipus*). В связи с этим вопрос о происхождении морфотипа VI (Paradipodinae) решается практически однозначно. Он может быть выведен только из морфотипа V (Dipodinae) или может являться независимой ветвью, берущей начало от основания ствола Dipodoidea.

Второй неожиданностью можно считать проявившуюся уникальность карликовых тушканчиков. Наиболее сходны они с трехпальными тушканчиками, причем, в отличие от Paradipodinae, с наиболее продвинутыми (специализированными) из них (*Eremodipus* и отчасти с *Jaculus*). Но при этом

Cardiocraniinae обнаруживают сходство с длинноухими тушканчиками и немного с прыгунчиками. Эта двойственность конструкции нижней челюсти карликовых тушканчиков находит отражение в их обособленном положении на дендрограммах. [Если сказанное оценивать с точки зрения взаимосвязи морфотипов, то становится ясно, что морфотип V (Cardiocraniinae) представляет собой самостоятельную линию развития, сходство которой с морфотипом IV (*Eremodipus*) конвергентно, а сходство с морфотипом III (*Euchoreutinae*) основано на плезиоморфных признаках.]

Различия между пятипальными Allactaginae и трехпальными Dipodinae тушканчиками, наоборот, оказались менее существенными, чем можно было ожидать. Это можно объяснить наличием встречной изменчивости внутри каждой группы и перекрыванием морфологических рядов (Потапова, 2000). Так, пятипальные тушканчики с крупными барабанами по пропорциям челюсти сближаются с Dipodinae, а *Dipus* и *Stylodipus* попадают в зону изменчивости Allactaginae. В результате границы между Dipodinae и Allactaginae оказываются размытыми, а совокупное сходство этих групп оказывается самым значительным, несмотря на то, что объективно нижняя челюсть пятипальных тушканчиков наиболее заметно отличается от челюсти всех остальных Dipodoidea. Наиболее сложные отношения сродства с другими группами (подсемействами) складываются у трехпалых тушканчиков. Их наиболее генерализованные

Таблица 5. Дистанции Евклида между подсемействами (в процентах от максимального значения), рассчитанные в ходе кластерного анализа матрицы дистанций ранговых корреляций медиан признаков

	S	Z	E	C	D	P	A
S		30	32	71	100	60	76
Z	53		30	39	53	64	50
E	55	48		49	73	50	48
C	86	63	49		52	67	64
D	97	74	74	48		48	24
P	74	83	78	78	54		50
A	100	68	78	67	34	69	

Примечание. Над диагональю – медиана для каждого подсемейства рассчитана на основе медиан входящих в него видов (для рис. 6а), под диагональю – медианы для подсемейств, рассчитаны по осям МШ (для рис. 6б). Обозначения подсемейств как на рис. 3.

представители схожи с Allactaginae, и с ними же наиболее близки Paradipodinae, тогда как наиболее специализированные члены подсемейства практически идентичны с Cardiocraniinae.

Такое переплетение сходства и различий в конструкции челюсти является причиной того, что разные методы дают разные классификации. Положение и взаимоотношение мышовок, прыгунчиков и длинноухих тушканчиков остается одинаковым. Они, как правило, противопоставляются остальным Dipodoidea и представлены тремя независимыми ветвями, достаточно сходными, но и достаточно различными.

В классификации настоящих тушканчиков методом UPGMA подчеркивается обособленность гребнепалых и карликовых тушканчиков, а сходство между пятипалыми и трехпалыми тушканчиками оказывается, наоборот, завышенным. Dipodinae не образуют своего кластера. Их наиболее генерализованные представители объединяются в одну группу с Allactaginae, а специализированные Dipodinae располагаются либо отдельно (*Jaculus*), либо отходят к карликовым тушканчикам.

Схема взаимоотношений подсемейств, полученная методом Уорда, больше соответствует тем представлениям о сходстве нижней челюсти разных групп Dipodoidea, которые складываются при сравнении челюсти на качественном уровне. Действительно, наиболее отличаются по строению челюсти пятипалые тушканчики, а все остальные в той или иной мере сходны между собой. Обособленное положение занимают, как и в предыдущем случае, подсемейства с генерализованным строением челюсти. Они образуют отдельный кластер из трех независимых ветвей. Остальные подсемейства относятся, по сути дела, к одной морфологической группе. Ее основу со-

ставляют Dipodinae, которые все, за исключением *Eremodipus*, объединены в один кластер. К ним примыкают гребнепалые тушканчики, имеющие сходство с наиболее генерализованными членами подсемейства. Карликовые тушканчики, будучи группой своеобразной и морфологически продвинутой, вместе с *Eremodipus* образуют отдельную подгруппу в этом крупном кластере. Иными словами, этот метод подчеркивает другую сторону отношений настоящих тушканчиков (*Dipodidae*) – уникальность челюсти пятипалых тушканчиков и единство морфологического облика челюсти трехпалых, гребнепалых и карликовых тушканчиков.

Поскольку каждое подсемейство тушканчиковых характеризуется особым морфотипом нижней челюсти (Потапова, 2000), картина взаимоотношения этих таксонов, представленная на диаграммах, отражает сходственные отношения морфотипов. Нетрудно видеть, что именно схема Уорда наиболее близка к представлениям о трансформациях морфотипов, тогда как классификация, полученная методом UPGMA, вполне соответствует схеме, отражающей сходство морфотипов по проценту совпадений признаков или по комбинаторному сходству морфотипов.

Как было показано, признаки, которые определяют выявленные взаимоотношения, в конечном счете характеризуют продольную растянутость челюсти, высоту венечного и сочленовного отростков, развитие альвеолярного бугра, подъем углового отростка и его расположение относительно зубного ряда, а также положение массивных гребней. Сходные параметры, но выраженные (на качественном уровне) в качественном виде, легли в основу выделения морфотипов (Потапова, 2000). Примечательно, что такие важные и в структурном, и в функциональном плане характеристики челюсти, как расстояние от оси вращения до режущих элементов зубной системы, углового отростка, симфизного угла не нашли отражения в морфологической классификации объектов. Изменчивость функционально значимых особенностей нижней челюсти внутри Dipodoidea будет рассмотрена в следующем сообщении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность сотрудникам Зоологического музея МГУ за предоставление материала и глубокую благодарность И.Я. Павлинову за ценные замечания и советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 99-04-48136, № 96-15-98115 и № 98-05-64687).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д., 1989. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика. С. 1–607.
- Дейвисон М., 1988. Многомерное шкалирование. М.: Финансы и статистика. 254 с.
- Дженрич Р.И., 1986. Пошаговый дискриминантный анализ // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. С. 94–113.
- Краскел Дж.Б., 1986. Многомерное шкалирование и другие методы поиска структуры // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. С. 301–347.
- Кулаичев А.П., 1995. Анализ данных и представление результатов в системе STADIA 5.0 руководство пользователя // НПО Информатика и компьютеры. М. С. 1–165.
- Потапова Е.Г., 2000. Строение и морфологическое разнообразие нижней челюсти тушканчиков (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 8.
- Пузаченко Ю.Г., Придня М.В., Мартин В., Санковский А.Г., 1996. Отображение видовых экологических ниш для сообществ смешанных лесов бассейна р. Хаббард-Брук (Белые горы, Новая Англия, Северная Америка) // Экология. № 6. С. 403–409.
- Уиллиамс У.Т., Ланс Дж.Н., 1986. Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. С. 269–300.
- Шенбром Г.И., 1992. Кладоистический подход к анализу филогенетических отношений тушканчиков (Rodentia, Dipodoidea) // Филогенетика млекопитающих. Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 29. М.: Изд-во МГУ. С. 176–200.
- Goodman L.A., Kruskal W.H., 1954. Measures of association for cross-classifications // J. Am. Stat. As. V. 49. P. 732–764.
- Guttman L., 1968. A general nonmetric technique for finding the smallest coordinate space for a configuration of points // Psychometrika. V. 33. P. 469–504.
- Kruskal J. B., 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis // Psychometrika. V. 29. № 1. P. 1–27.
- Shepard B. N., 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // Psychometrika. V. 27. № 2. P. 125–140; № 3. P. 219–246.
- Sokal R.R., Rohlf F.J., 1981. Biometry. N. Y.: Freeman & Co. 859 p.
- Ward J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. of the American Statistical Association. V. 58. P. 236.

ANALYSIS OF SIMILARITY IN STRUCTURE OF MANDIBLE IN DIPODOIDEA (RODENTIA)

E. G. Potapova, A. Yu. Puzachenko

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 117071, Russia

A diagram of interrelations between various groups within the superfamily Dipodoidea showing a morphological diversity of the jerboa mandible morphology is presented. Sicistinae, Zaponinae, and Euchoreutinae comprise a separate group. Another group is represented by Paradipodinae whose distinctions from the other Dipodoidea turned out to be more substantial than might be expected. Paradipodinae appear to be closest to Dipodinae. Whereas the differences between Allactaginae and Dipodinae turned out to be less significant as compared with expected ones. This fact is attributable to the parallel variability within these two taxa. In terms of mandible shape, *Stylodipus* is similar to Allactaginae, while five-toed jerboas with enlarged auditory bulla (*Allactaga bobrinskii*, *A. nataliae*, and *A. bullata*) tend to be similar to Dipodinae. Cardiocraniidae, with respect to its morphological parameters, closely resemble Dipodinae.