Изменчивость черепа у малых (средиземноморских) слепышей Nannospalax // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Труды. Зоологического института РАН. Т. 306. Санкт-Петербург. С.142-179.

#### УДК 599-14

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА У МАЛЫХ (СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ) СЛЕПЫШЕЙ, NANNOSPALAX (RODENTIA)

### © А. Ю. Пузаченко

### Институт географии РАН, Москва, 109017 <u>puzak@newmai.ru</u>

Исследовали изменчивость 31 краниометрического признака у всех морфологических видов малых слепышей (Nannospalax Palmer, 1903: N. ehrenbergi, N. nehringi, N. leucodon). Результаты морфометрического анализа (многомерное шкалирование, кластерный анализ) соответствуют системе рода, предложенной В. А. Топачевским (1969). Подтверждена существенная морфологическая дифференциация между N. ehrenbergi и парой «N. nehringi- N. leucodon», и между N. nehringi и N. leucodon. Морфологически N. ehrenbergi ближе к N. nehringi, чем к N. leucodon. Географическая изменчивость обнаружена у N. nehringi и N. leucodon; географические формы соответствуют ранее описанным подвидам: N. l. leucodon, N. l. monticola, N. n. nehringa, N. n. cilicicus. Максимальные различия между морфологическими формами обнаружены по: максимальной и основной длине черепа, длине нёба и лицевого отдела, мастоидной ширине, скуловой ширине, ширине рострума, ширине основания черепа между fossae glenoidea, длине зубных рядов и др. Половой диморфизм у N. leucodon и N. ehrenbergi выражен слабо, а у N. n. nehringi затрагивает практически все отделы черепа. Показаны различия в проявлении диморфизма между географическими формами. Структура изменчивости в роде Nannospalax не остается постоянной и выражается в виде уменьшения числа независимых компонент изменчивости (размерности модели многомерного шкалирования) и снижении энтропии на нижних, наиболее молодых иерархических уровнях (вид, подвид).. Основная особенность палестинского слепыша N. ehrenbergi, для которого получены максимальные значения энтропии Шеннона, состоит в расширении базиса размерной изменчивости, затрагивающим сустав нижней челюсти, зубные ряды и ряд других функционально нагруженных структур. Высокие величины выровненности и низкие величины энтропии

Кульбака (модель равномерного распределения), полученные для этого вида служат указанием на удаленность «системы» от состояния равновесия.

В семействе в Spalacidae Gray, 1821 систематики выделяют один или два рода. После таксономической ревизии семейства В. А. Топачевским (Топачевский, 1969) в русскоязычной литературе принято разделять крупных и по ряду признаков черепа более специализированных к роющему образу жизни слепышей *Spalax* Güldenstäedt, 1770 и мелких относительно менее специализированных *Nannospalax* Palmer, 1903. В настоящее время этой точки зрения придерживаются многие, если не большинство систематиков (Павлинов, Россолимо, 1987; Corbet, Hill, 1986; Wilson, Reeder, 1993; Nowak, 1997; Mitchell-Jones et al., 1999 и др.). В то же время значительным числом исследователей род *Spalax* рассматривается как единственный рецентный род семейства (Honacki et al., 1982; Kivanç, 1988; Savič, Nevo, 1990; Harrison, Bates, 1991; Nevo et al., 1995).

системе, предложенной В. А. Топачевским, основанной только В на морфологических (краниальный и посткраниальный скелет) критериях и отчасти палеонтологических данных, род Nannospalax включает три вида: слепыш Неринга (N. nehringi Satunin 1898), белозубый слепыш (N. leucodon Nordmann 1840) и палестинский слепыш (N. ehrenbergi Nehring 1898). Слепышы Неринга и белозубый объединены в подрод Mesospalax Mehely 1909 и противопоставлены палестинскому слепышу, отнесенному к подроду *Microspalax* Nehring, 1897 (Топачевский, 1969). Разделение рода Nannospalax на два подрода не нашло широкого признания в силу неясности таксономических отношений между балканскими, малоазийскими и ближневосточными слепышами. Крайней точки зрения придерживаются исследователи, которые объединяют всех крупных слепышей этого рода в один вид или надвид Spalax leucodon, а мелких - в надвид S. ehrenbergi, возможно более чем с тремя десятками "биологических", "хромосомных" видов (Savič I., Soldatovic B., 1984; Savič, Nevo, 1990; Nevo, 1986; Nevo et al., 1995; Harrison, Bates, 1991).

Ареал белозубого слепыша расположен в юго-восточной Европе, слепыша Неринга - в Малой Азии и Закавказье, палестинского слепыша – в Малой Азии, на Ближнем Востоке и северо-востоке Африки (рис. 1). На юге центральной Турции ареалы последних двух видов перекрываются (Nevo et al., 1995).

Внутривидовая систематика рода весьма запутана. В литературе описано более 13 «морфологических» подвидов у *N. leucodon*, 7-9 у *N. nehringi* и 5 *N. ehrenbergi*. Значительную проблему при принятии той или иной таксономической схемы представляет широкий хромосомный полиморфизм («робертсоновский веер»), выявленный в 70-х-90-х годах у всех видов рода. Поэтому представления о видовой и внутривидовой таксономии слепышей во многом определяется тем, какой концепции вида придерживается тот или иной автор.

Несмотря на ряд серьезных морфометрических исследований, проведенных с применением методов многомерной статистики (Пешев и др., 1988; Auffray et al., 1999; Nevo et al., 1988; Nevo, Beiles, 1989; Corti et al.,1996 и др.), комплексного морфометрического анализа рода *Nannospalax* не проводилось.

В России объем коллекционных материалов по данной группе не велик. Только в самое последнее время в Зоологическом музее МГУ (ЗММГУ, Москва) была укомплектована коллекция, включающая всех представителей рода. Эта коллекция и коллекция Зоологического института РАН (ЗИН, Ст-Петербург) позволяют провести генерализованный анализ изменчивости черепа *Nannospalax*.

Основной задачей работы являлось систематическое описание краниологической изменчивости в роде *Nannospalax* от уровня «надвидовых» таксонов до уровня полового диморфизма. Так же была предпринята попытка количественного измерения морфологического разнообразия с использованием в качестве меры нормированной энтропии Шеннона. Поскольку предметом данной работы является морфологическая изменчивость, то в качестве базовой схемы была принята система рода по В. А.

Топачевскому. При этом, хотя такая гипотеза не исключена, в работе не предполагалось, что данная система отражает филогенетические связи внутри рода.

Содержание основной тестируемой гипотезы состояло в предположении единой структуры краниологической изменчивости для всех иерархических уровней от надвидового до субвидового. Альтернатива предполагает, что существуют, по крайней мере, некоторые структуры черепа, изменчивость которых специфически связана с каким либо конкретным уровнем иерархии.

#### Материалы и методы

Анализировали черепа 92 взрослых<sup>1</sup> особей, в том числе: 20 - *N. ehrenbergi* (12 самок и 8 самцов, 12 локалитетов), 37 – *N. nehringi* (20 самок и 17 самцов, 14 лкалитетов), 35 – *N. leucodon* (12 самок и 23 самца, 19 лкалитетов). На рис. 1 представлена кадастровая карта ареала рода, составленная на основе литературных данных и коллекционных сборов, хранящихся в ЗММГУ и ЗИН. Схема из 31 промера черепа приведена на рис. 2. Все измерения проводились штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Общая последовательность анализа данных подробно описана в нашей работе, посвященной исследованию изменчивости черепа обыкновенного слепыша (Пузаченко, 2001). В начале исследования выборка рассматривалась как однородная, т.е. не разбивалась на группы по видовой принадлежности, месту сбора или полу. Результат классификации – группы особей, после сопоставления с априорной классификацией (таксономической или известным полом особей), сравнивали между собой по каждому промеру с использованием непараметрического критерия Краскела-Уоллиса.

В этой работе под структурой изменчивости понимается количество и состав промеров и соответствующих им элементов и частей черепа, по которым наблюдается морфологическая дифференциация по абсолютным и/или относительным размерам и выраженность этой дифференциации на разных иерархических уровнях организации рода *Nannospalax*.

Основные этапы решения задачи описания изменчивости включают: 1) стандартизация переменных и получение матриц морфологических дистанций между всеми парами объектов (особей) на базе евклидовой метрики и ранговой корреляции Кендалла<sup>2</sup>; 2) оценка минимальной размерности в ходе процедуры неметрического многомерного шкалирования (начальная конфигурация – результат применения алгоритма

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Возраст оценивали по степени стертости моляров (Топачевский, 1969)

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Элементы ( $r_{ij}$ ) корреляционной матрицы преобразовывались в дистанции по формуле:  $D_{ii} = \sqrt{1 - r_{ii}}$ 

Торгенсена) и получение новых формальных переменных, содержащих основную информацию об изменчивости; 3) биологическая интерпретация новых переменных (анализ коэффициентов ранговой корреляции Спирмена,  $r_s$ ); 4) иерархическая классификация (метод UPGMA) с использованием переменных, полученных на этапе 2, тестирование «стохастической включая гипотезы 0 природе» изменчивости (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989; Пузаченко, 2001); 5) если необходимо, уточнение классификации в процедуре дискриминантный анализа (например, когда имеются, так называемые, «висячие» кластера из одного или немногих экземпляров), построение дискриминантных функций для идентификации особей неизвестного происхождения; 6) сопоставление методом перекрестных таблиц полученных классификаций с различными априорными схемами разделения объектов на группы.

В отличие от нашей ранней работы (Пузаченко, 2001) здесь был применен другой метод оценки минимальной размерности для модели многомерного шкалирования (Куприянова и др., 2003). В начале вычислялись стрессы (мера соответствия модели исходным данным) для матрицы с нормально распределенными дистанциями. Размерность (число осей многомерного шкалирования) изменяли от 1 до 15. Затем вычисляли 15 аналогичных значений стрессов для матрицы реальных морфологических дистанций. При прочих равных, наилучшему решению задачи многомерного шкалирования должно соответствовать минимальное значение стресса. Последнее означает, что в пространстве с данной размерностью, которое существенно меньше, чем переменных-признаков, число исходных достигается максимально точное воспроизведение взаимоположения объектов относительно матрицы исходных дистанций. Основная проблема на пути поиска оптимальной размерности состоит в том, что стресс монотонно, практически гладко убывает с ростом размерности. Основная идея нашего метода состоит в том, что наблюдаемые значения стрессов сравниваются с формальным стандартным эталоном для данного числа осей. Эталоном являются стрессы для матрицы

со случайно варьирующими дистанциями. При равных условиях стандартизации переменных величина стресса всегда максимальна для стохастической модели и остается практически неизменной для выборок, содержащих более 30 объектов-наблюдений (Пузаченко, 2001).

Сравнение проводится методом линейной регрессии, в которой независимая переменная представлена набором стрессов для стохастической модели. Затем на графике стандартизованных отклонений от модели регрессии ищется глобальный минимум. Соответствующая ему размерность является искомой (Рис. 3). Использование стандартизованных отклонений позволяет дать статистическую оценку полученному результату.

Наряду с глобальным минимумом могут существовать и локальные минимумы. В случае их хорошей визуальной выраженности (рис. 3 *a*) целесообразно рассмотреть гипотезу о присутствии в выборке иерархии. Число осей шкалирования не может быть больше числа исходных переменных. Соответственно, данный метод осмысленно применим лишь тогда, когда число признаков больше 6-10.

Кроме иерархического кластерного анализа в ряде случаев мы применяли классический вариант дивизионной классификации методом «*k*-средних» (Hartigan, Wong, 1979). Выбор оптимального числа классов базировался на оценке «средней доли внутриклассовой дисперсии», рассчитанной относительно «средней» полной дисперсии по каждой переменной (там же). При прочих равных условиях оптимальному числу кластеров должен соответствовать минимум этой величины. Эта задача по структуре аналогична поиску минимальной размерности и решалась нами аналогично. Здесь вместо «эталонных» стрессов вычисляли значения показателя (2-15 кластеров) для модели с нормально распределенными данными, а затем, в модели линейной регрессии определяли глобальный минимум стандартизованных отклонений.

Количественный показатель морфологического разнообразия – мера энтропия Шеннона вычислялась для каждой из осей многомерного шкалирования при числе градаций переменной  $k = \log_2(n)$  (*n*- объем выборки). В силу ортогональности осей, конечная величина разнообразия вычислялось как простая сумма по всем осям. Объемы кластеров, выделенных в результате классификации выборки, существенно различались. Вследствие этого величина меры Шеннона оказалась несопоставимой для разных выборок одного иерархического уровня классификации ( $k_i$ - $k_j$ >1, где і и ј разные кластеры). Поэтому в работе использовался нормированный на  $\log_2(k)$  безразмерный показатель – выравненность (E):  $E = \left[\sum_{1}^{m} H_m\right] / m \log_2 k$ , где  $H_m$  – энтропия, m – число осей шкалирования

(размерность).

Мерой расхождения двух распределений может служить средняя информация для различения двух альтернативных гипотез - энтропия Кульбака:  $J = \sum p_i log(\frac{p_i}{P_i})$ , где  $p_i -$ наблюдаемая оценка частоты встречаемости *i*-го значения признака,  $P_i$  – аналогичная оценка для модельного распределения.

В качестве моделей в данной работе использовали нормальное и равномерное распределения. Нормальное распределение рассматривалось как «равновесное», т.е. характеризующее стабильное стояние «признака» при наличии ограничений на изменчивость. Равномерное распределение, для которого приблизительно равны частоты всех вариантов значений «признака», напротив, рассматривалось как «не равновесное», без существенного ограничения на изменчивость. Информационное разнообразие (энтропия Шеннона) и выровненность максимальны в случае, когда распределение значений «признака» близко к равномерному и стремятся, в случае нормального распределения, к возможному в данных условиях минимуму. Чем выше эксцесс распределения, тем ниже энтропия Шеннона и выровненность.

#### Результаты

В случае матрицы евклидовых дистанций оценка оптимальной размерности модели шкалирования равна 5 (рис. 3), а для матрицы коэффициентов корреляций Кендалла – 3. Качество воспроизведения дистанций между особями (доля воспроизведенной дисперсии дистанций) составила, соответственно, 99 и 78%. Большинство промеров сильно и отрицательно скоррелированы с осью D1 (Табл. 1). Ось D2 в основном воспроизводит изменчивость ширины рострума (RSMEW) и ширины верхних резцов (INCW) и значительную часть изменчивости длины суставной ямки (FRCNL) и некоторых промеров рострального отдела черепа. Ось D3 воспроизводит часть изменчивости высоты предглазничного отверстия (FRNFRH); ось D4 содержит информацию об изменчивости зубных рядов, а D5 – длины сочленовной головки (CONDL). По условию метода, выделенные компоненты изменчивости, в том числе и для одних и тех же промеров, независимы.

Для относительных значений промеров (нормировка на максимальную длину черепа, ML) были получены коэффициенты корреляции Спирмена с осями шкалирования корреляционной матрицы (K1-3, Taбл.1). Корреляционная метрика учитывает изменчивость пропорций или соотношений между промерами. Первая ось K1 в основном несет информацию об изменчивости ширины и отчасти высоты рострума, длины верхнего зубного ряда и основной длины черепа. Ось K2 воспроизводит аналогичную изменчивость FRCNL и в меньшей степени ряда других промеров. Третья ось коррелирует с пропорциями минимальной ширины рострума (RSMIW), ширины сочленовной головки (CONDW) и длиной лицевого отдела черепа (FCL). Ось K3 сильно скоррелирована с абсолютными значениями промеров, что свидетельствует о том, что именно она описывает аллометрическую изменчивость. В то же время первая и основная по значимости ось практически не коррелирует с самими промерами и воспроизводит, соответственно, в основном независимую от размеров изометрическую изменчивость.

В результате классификации выделено два иерархических уровня. И три кластера (рис. 4).

По Краскела-Уоллиса (непараметрический результатам теста аналог дисперсионного анализа) было показано, что первый иерархический уровень детерминируется в основном осями шкалирования D1, K1 и K2. Соответственно, на первом иерархическом уровне классификации статистически значимые различия между 1м кластером с одной стороны и кластерами 2 и 3 с другой, выявлены по всем промерам. Относительно слабо (но все же статистически значимо при p < 0.01) они различаются только по длине зубных рядов и высоте предглазничного отверстия. Максимальные различия выявлены по: скуловой ширине, ширине основания черепа (FRCNMIW, FRCNMEW, FRCHMAW), мастоидной ширине, длине нижней челюсти, высоте черепа, длине диастем, ширине рострума (RSMEW, RSMAW) и его максимальной высоте (RSMAH), длине рострума и длине носовых костей, длине лицевого отдела (FCL, NFPL) и длине черепа (ML, BL, PL). По относительным значениям признаков (индексам) различия между кластерами при p<0.01 обнаружены для 12 промеров. Среди них наибольшее значение имеют скуловая ширина, зубные ряды, длина диастем, длина рострума, высота нижней челюсти.

Второй уровень иерархической классификации детерминируется в основном осями D2, D4, D1, D3 (в порядке убывания значимости) и K1-2. Кластеры 2 и 3 статистически значимо (p<0.01) различаются по: ширине резцов, ширине рострума в средней части, длине суставной поверхности, ширине сочленовной головки, длине костного нёба, нижней диастеме и зубным рядам. Среди индексов максимальные различия демонстрируют: относительная ширина и высота рострума (RSMEW, RSMAW, RSMEH), ширина резцов, FRCNL, длина твердого нёба, ширина сочленовной головки, длина челюсти.

Дискриминантный анализ на осях шкалирования D1-4, K1-2 продемонстрировал хорошее (λ Вилкоксона 0.05) качество разделения всех трех кластеров (рис.4 *б*). С первой,

основной дифференцирующей канонической переменной (R1) в наибольшей степени коррелируют оси D2 (*r*=0.82), K1 (*r*=-0.69), K2 (*r*=-0.5), а со второй (R2) – D1 (*r*=-0.93) и K3 (*r*=0.59).

Проверка (методом перекрестных таблиц) соответствия формальной классификации (рис. 4 *a*) видовой системе рода, предложенной В. А. Топачевским, продемонстрировала их практически полное совпадение. Кластер 1 идентифицирован как *N. ehrenbergi*, кластер 2 - *N. leucodon*, 3 - *N. nehringi*. Лишь три экземпляра, попавшие в кластер 3, оказались принадлежащими белозубому слепышу, а не слепышу Неринга.

В иерархической классификации *N. ehrenbergi* с одной стороны, и *N. nehringi*, *N. leucodon* с другой, относительно обособлены. Такая конфигурация формально соответствует подродовой системе, принятой В. А. Топачевским. Однако, данная схема разделения рода может не иметь прямого отношения к филогении, отражая лишь взаимоположение выборок в конкретном морфологическом пространстве. В табл. 2 приведена дискриминантная функция, позволяющая в 96.7% (объем обучающей выборки – 90) верно определять видовую принадлежность.

По формальным соображениям, в классификации, представленной на рис. 4 *a*, может существовать и еще один-два иерархических уровня в интервале межкластерных дистанций от 0.15 до 0.18. На этом интервале, по-видимому, происходит дихотомия внутри *N. leucodon* (2-й кластер) и *N. nehringi* (3-й) кластер. Однако, в рамках данной классификации не удается протестировать эту гипотезу.

«Оптимальное» число классов, полученное в рамках дивизионной классификации методом *k*-средних, равно 4. При этом 2 из них соответствовали выборкам *N. ehrenbergi* и *N. leucodon*, а 2 – преимущественно самкам или самцам *N. nehringi*. Таким образом, если дихотомия (половой диморфизм) внутри выборки слепыша Неринга независимо подтверждается результатом дивизионной классификации, то для белозубого слепыша такого подтверждения нет. Поэтому далее выборки белозубого слепыша, слепыша

Неринга и палестинского слепыша анализировали отдельно по стандартной схеме, начиная с оценки минимальной размерности. Ниже приведены основные результаты этого этапа анализа данных.

У белозубого слепыша доля воспроизведенной дисперсии составила 99% для матрицы евклидовых дистанций (размерность 3) и 76% - матрицы коэффициентов корреляций (размерность 5). С первой осью D1 сильно скоррелированы все промеры; вторая ось частично воспроизводит изменчивость длины верхнего зубного ряда, минимальной ширины рострума и резцов, длины нижней диастемы; третья частично связана с шириной основания черепа (FRCNMIW, FRCNMEW, FRCNMAW) и длиной сочленовной головки. Коэффициенты корреляции отдельных индексов с осями К1-3 не велики. Максимальные значения получены для промеров рострального отдела, включая ширину резцов, нижней диастемы (ось К1), ширины основания черепа (К2). На дендрограмме (рис. 5 *а*) четыре особи выборки далеко отстоят от основной группы и формально формируют первый уровень иерархии. На втором уровне выделяются две группы особей.

Проверка гипотез (географическая изменчивость, половой диморфизм) показала, что два крупных кластера имеют четкую локализацию в пространстве (рис. 5  $\delta$ ), а «висячий» кластер (на рис. 5 *a* обозначен цифрой 0) включает четырех самцов, три из которых близки к кластеру 1, а один - к кластеру 2. Оси К1 и D2, соответственно, отрицательно и положительно коррелируют, с географической широтой и с долготой ( $r_s$ : 0.57, 0.73, -0.66, -0.82).

За исключением одной особи (S-53625, Зоомузей МГУ, самка, локалитет: Югославия, Босния, Малован (Malovan); "*Spalax leucodon intermedia*"; коллектор Е. Martino), все представители 2-го кластера занимают восточную часть ареала белозубого слепыша, а представители 1-го кластера его центральную и западные части.

Различия между географическими формами обнаружены (при p < 0.05) по 9 промерам. В среднем экземпляры, относящиеся к первому кластеру, крупнее (включая длину зубных рядов). Представители второго кластера имеют относительно широкий и высокий рострум, широкие резцы, удлиненные носовые кости, расширенное основание черепа, удлиненные диастемы и мандибулу. По морфологической характеристике (мелкий и в определенном смысле «продвинутый») и ареалу второй кластер корреспондируется с 56-хромосомным подвидом *N. l. leucodon* Nordmann, 1940, а первый (относительно крупный и «архаичный») – с подвидом *N. l. monticola* Nehring, 1898 (Топачевский, 1969). В табл. 3 приведена дискриминантная функция для идентификации представителей географических форм (эффективность дискриминации около 96%).

Нижние уровни классификации выборки белозубого слепыша отражают присутствие слабого полового диморфизма. В первом кластере различия между полами при статистически низком уровнем значимости ( $p \approx 0.03$ -0.05) обнаружены по: длине нижней диастемы, рострума и минимальной высоте рострума. В пропорциях черепа диморфизм проявляется по минимальной высоте рострума (более высокий у самцов) и длине костного нёба, высоте черепа, зубного ряда, ширине основания черепа (FRCHMAW), по которым самки превосходят самцов. Во втором кластере статистически значимых различий между полами не обнаружено. В целом, по абсолютным размерам половой диморфизм черепа у белозубого слепыша выражен незначительно и в подавляющем большинстве случаев речь может идти лишь о не очень четкой тенденции, по которой самцы крупнее самок.

У слепыша Неринга оптимальная размерность шкалирования обеих матриц морфологических дистанций равна трем. Доля воспроизведенной дисперсии для матрицы евклидовых дистанций составила 99 и для матрицы коэффициентов корреляций - 90%. С первой осью D1 коррелируют большинство промеров за исключением длины зубных рядов и длины сочленовной головки (CONDL); ось D2 воспроизводит изменчивость

CONDL и частично нижнего зубного ряда, FRNFRH, NSMIL, а ось D3 – зубных рядов и длины сочленовной ямки (FRCNL). Ось K1 воспроизводит изменчивость пропорций лицевого отдела, зубных рядов, ширины основания черепа (FRCHMEW), ось K2 – CONDL, FRCNL, FRNFRH, ось K3 – высоты рострума, длины диастемы. Оси D2 и K2 коррелируют с географической широтой и долготой ( $r_s$ : -0.62, -0.56, -0.72, -0.70).

Результат классификации выборки слепыша Неринга изображен на рис. 6а. Классификация отражает, прежде всего, проявления полового диморфизма. На первом иерархическом уровне противопоставляются 8 крупных самцов и вся остальная часть выборки. На втором уровне так же обособляются самцы, которые противопоставляются преимущественно самкам.

Результат классификации только по осям шкалирования, коррелирующим с географическими координатами, разбивает выборку на два кластера (рис. 6 б), один из которых корреспондируется с подвидом *N. n. nehringi* Satunin, 1898 (= *N. n. armeniacus*, Закавказье, Северо-Восточная Турция: *terra tipyca* - юг Карского вилайета Турции, западнее города Игдыр и места впадения реки Арпачай (Ахурян) в реку Аракс). Второй кластер корреспондируется с подвидом *N. n. cilicicus* Mehely 1909 (= *N. n. anatolicus*, *N. n. turcicus*) (Топачевский, 1969).

На фоне сильного полового диморфизма географическая изменчивость проявляется слабо и по небольшому числу промеров. Северо-восточная горная форма характеризуется относительно крупными размерами. Наиболее существенно она выделяется по длине лицевого отдела, твердого нёба, зубных рядов и ширине основания черепа (FRCNMIW, FRCHMAW). Различия по последним двум промерам таковы, что у *N. n. nehringi* сочленовные поверхности располагаются под меньшим углом друг к другу, чем у *N. n. cilicicus*. Это неизбежно должно приводить к различиям в механике рытья и жевательных движений. В табл. 4 приведена дискриминантная функция для различения морфологических подвидов (процент дискриминации -97%).

Анализ полового диморфизма в пределах каждой из географических форм показал, что, по крайней мере, у *N. n. nehringi* он, вероятно, реализуется по схеме, описанной для обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Пузаченко, 2001). Как среди самцов, так и среди самок существует диморфизм размеров, чем, в частности, объясняется сложная структура дендрограммы на рис. 6а. Статистически значимые различия между крупными и мелкими самцами обнаружены по 24, а у самок по 7 промерам. По таким промерам как максимальная длина носовых костей, скуловая ширина, длина лицевого отдела, длина верхней диастемы и ряду других, четко выражен хиатус между крупными и мелкими самцами. У самок эта форма изменчивости проявляется значительно слабее.

Половой диморфизм внутри каждой из размерных форм выявлен, соответственно, по 27(крупные) и 11(мелкие) промерам. В наибольшей степени различия между полами выражены по скуловой ширине, ширине и высоте рострума (RSMEW, RSMAH) и его длине, длине лицевого отдела, длине диастемы.

В рамках генеральной классификации (рис.4), выборка *N. ehrenbergi* имеет сложную но, по-видимому, случайную структуру. Тот же результат был получен и при индивидуальном анализе выборки. Оптимальная размерность шкалирования для корреляционной матрицы равна 4, а для матрицы евклидовых дистанций экстремально велика и равна 7. Ось D1 в основном воспроизводит изменчивость длины черепа (ML, BL, PL, NFPL), длины нижней диастемы и челюсти в целом, ширины и высоты рострума (RSMEW, RSMAH, RSMIH), скуловой ширины. Ось D2 коррелирует ( $r_s>0.5$ ) с длинной верхних зубных рядов, длиной сочленовной ямки и сочленовной головки, ось D3 – с длиной носовых костей, длиной нижнего зубного ряда, ось D4 – с мастоидной шириной (MSW), D5 – с нижней диастемой, D6 – с шириной основания черепа (FRCNMIW), шириной сочленовной головки (CONDW) и шириной рострума (RSMAW), D7 – с шириной основания черепа (FRCNMEW). Ось K1 описывает изменчивость пропорций высоты и ширины рострума (RSMIH, RSMEW) и длины верхней диастемы, ось K2 –

длины сочленовной головки, ось КЗ – высоты рострума и ширины основания черепа (FRCNMEW, RSMEH) и К4 – высоты черепа (CPSH). Результаты многомерного шкалирования указывают на высокое (относительно двух других видов рода) морфологическое разнообразие выборки палестинского слепыша.

Географическая изменчивость на нашем материале не обнаружена. Половой диморфизм выражен несколько сильнее, чем у белозубого слепыша, но гораздо слабее, чем у слепыша Неринга. Самцы и самки отличаются в основном по минимальной и максимальной высоте и длине рострума.

Морфометрическая характеристика всех форм, выделенных в результате классификации, представлена в табл. 5. В ней даны статистики только тех промеров, по которым значимые различия выявлены между большинством форм.

В наибольшей степени дифференцирован *N. ehrenbergi*. Существенно дифференцированы слепыши белозубый и Неринга. У первого вида подвиды различаются между собой в большей степени, чем подвиды слепыша Неринга.

Таблица 6 обобщает результаты анализа структуры изменчивости черепа слепышей рода *Nannospalax*, которой структура изменчивости представлена для каждого иерархического уровня от рода до ровня популяций (половой диморфизм). Так как половой диморфизм у белозубого слепыша выражен слабо, этот аспект изменчивости вида не отражен в табл. 6.

На первом иерархическом уровне (род) дифференциация между *N. ehrenbergi* от пары «белозубый слепыш-слепыш Неринга» затрагивает все исследованные структуры черепа. Степень дифференциации заставляет серьезно отнестись к гипотезе о наличии двух подродов у *Nannospalax*. В 47%(14 промеров) случаев между *Microspalax* и *Mesospalax* показаны четкие отличия не только по абсолютным размерам, но и по пропорциям (форме) черепа.

На втором, «видовом» уровне иерархии дифференциация между белозубым слепышом и слепышом Неринга выражены существенно слабее, только по 16 (52%) промерам. В большей степени она затрагивает не общие размеры, а отдельные части черепа, такие как рострум, нижняя челюсть и др. Межвидовые различия пропорций черепа реализованы на существенно ином наборе промеров, чем на предыдущем иерархическом уровне. Относительное (по сравнению с изометрической изменчивостью) участие аллометрической изменчивости в дифференциации белозубого слепыша и слепыша Неринга больше чем при дифференциации подродов. На «подвидовом» уровне иерархии морфологическая дифференциация выражена всего по 6-9 (29-30%), промерам, из которых лишь немногие играют существенную роль на предыдущем уровне.

Не остается постоянным и качественный аспект структуры изменчивости. Для «подродового» и «видового» уровней иерархии обнаруживаются свои, специфические структуры черепа, изменчивость которых собственно и позволяет выделить их в качестве самостоятельных уровней. Фактически только три промера (ширина рострума в средней части, длина верхнего зубного ряда, длина носовых костей) играют ту или иную роль в морфологической дифференциации на всех рассмотренных уровнях. К ним можно добавить длину нижнего зубного ряда, длину сочленовной ямки и нижней диастемы, ширину основания черепа (FRCHMAW), участвующих в дифференциации на двух иерархических уровнях.

Именно в силу этого в рассматриваемом примере не существует возможности в рамках одной многомерной модели и соответствующей ей классификации описать все реально существующие иерархические уровни.

Внутрипопуляционный уровень изменчивости, составной частью которого является половой диморфизм, может затрагивать различное число элементов и структур черепа. Эта форма изменчивости практически отсутствует у белозубого слепыша, слабо выражена у палестинского слепыша и у анатолийского подвида слепыша Неринга. В то же

время у формы *N. n. nehringi* половому диморфизму подвержен практически весь череп. Черепа самцов и самок данного подвида различаются преимущественно по абсолютным размерам, а вклад аллометрической изменчивости сравнительно мал.

Помимо анализа собственно изменчивости, необходимо обратить внимание на те структуры черепа, которые демонстрируют стабильность на всех или большинстве иерархических уровней. В условиях существенного варьирования размеров черепа у *Nannospalax*, стабильность проявляется в сохранении пропорций (относительно длины черепа): мастоидной ширины, «назопариетальной длины» и расстояния между центрами сочленовных ямок (FRCNMEW). Соответствующие отношения фиксированы на уровне рода.

Далее рассмотрим результаты измерения морфологического разнообразия (табл. 7). На первом уровне очень высокое значение выровненности получено для палестинского слепыша, на втором – для слепыша Неринга, на третьем – для географических форм, сопоставляемых с подвидами *N. n. nehringi* и *N. l. monticola*.

Ha 7а,б показано типичное разнообразия, рис. изменение величин воспроизводимых осями многомерного шкалирования. Первая ось, как правило, воспроизводит основное разнообразие и характеризуется максимальной выровненностью и энтропией. Далее, по мере увеличения номера оси, выровненность и этропия падают. энтропия Кульбака как для модели нормального, так и для Параллельно растет равномерного распределений. Отклонение от равномерного распределения отражает снижение энтропии и, соответственно, выровненности. Отклонение от нормального распределения обусловлено ростом эксцесса распределения. Таким образом, последние оси описывают стабильные («равновесные) компоненты изменчивости, а первые (в основном первая) – сильно варьирующие, нестабильные («неравновесные») компоненты. Для модели, описывающей изменчивость формы черепа на уровне рода (рис. 76) энтропия Кульбака для равномерного распределения демонстрирует низкие значения, что связано с

существенно большей, по сравнению с размерной изменчивостью, изменчивостью формы черепа. Отметим, что во всех случая оценка разнообразия размеров черепа оказалась ниже, чем «формы» (табл. 7).

Приведенная схема отражает лишь общие закономерности, обусловленные, прежде всего, особенностями самого метода анализа. Отклонения от нее могут нести информацию, имеющую биологический смысл. На рис. 8а представлены распределения значений осей шкалирования, описывающих размерную изменчивость черепа палестинского слепыша. Здесь мы не видим четкой закономерности снижения выровненности (разнообразия) по мере роста номера оси. Разнообразие снижается от 2-й оси к 5-й, затем достигает максимума и вновь снижается на последней, 7-й оси. Первая ось характеризуется не самой высокой величиной энтропии. Энтропия Кульбака для равномерного распределения ожидаемо отрицательно коррелирует с выровненностью. Аналогичная мера для нормального распределения снижается от 1-й до 5-ой оси, а затем растет.

Согласно модели, сочетание высокой выровненности с низкой величиной энтропии Кулбака равномерного распределения рассматриваться может как индикатор неравновесного состояния, а минимальная выровненнность в сочетании минимумом энтропии Кульбака нормального распределения – как индикатор равновесного состояния. Таким образом, модель многомерного шкалирования позволяет выявить структуры черепа, которые, в основном определяют относительно высокое морфологическое разнообразие, обнаруженное для палестинского слепыша. Их отображают промеры, коррелирующие с осями D6 и D2: FCL, TDL, TUL, CONDW, FRCNL, FRCNMIW. Из перечня промеров следует, что у данного вида, относительно других слепышей рода, снижены ограничения на изменчивость (отдельные независимые ее компоненты, воспроизводимые осями D6 и D2) зубных рядов, челюстного сустава, угла между суставными поверхностями и длины лицевого отдела.

Ось 5 воспроизводит наиболее равновесную компоненту размерной изменчивости (минимум выровненности, минимум энтропии Кульбака для нормального распределения). Эта ось воспроизводит значительную часть изменчивости нижней диастемы, и промеров FRCNMEW, FRCNMAW.

Рисунок 8б иллюстрирует различия в воспроизведении осями МШ изменчивости формы черепа палестинского слепыша. В целом, разнообразие снижается по мере роста номера оси. Распределение значений первой оси соответствует модели равномерного и имеет максимальную энтропию и максимальную выровненность (1). Минимальная выровненность получена для третей оси.

Далее рассмотрим, как изменяется морфологическое разнообразие на разных иерархических уровнях, которые в данном случае совпадают с таксономическими (рис. 9, 10). Из рисунка 9 следует, что по мере снижения иерархического уровня, от рода к подвиду, снижается размерность модели многомерного шкалирования (т.е. число независимых компонент изменчивости), которая определяет в основном величину энтропии. В случае размерной изменчивости зависимость близка к линейной. Из нее выпадает палестинский слепыш (подрод *Microspalax*), для которого получена «аномально» высокая величина разнообразия. На подвидовом уровне несколько выделяется *N.n.nehringi*, вероятно за счет высокого уровня полового диморфизма. Снижение разнообразия формы черепа не описывается линейной зависимостью из-за низкого значения размерности (разнообразия) на уровне рода. Максимальным разнообразием формы черепа характеризуется род *Mesospalax*, а внутри него белозубый слепышом и слепышом Неринга, а во втором, вероятно, различия между морфологическими подвидами белозубого слепыша.

Динамика выровненности и энтропии Кульбака не так очевидна (рис. 10). Генеральная тенденция состоит в росте выровненности, которая достигает максимума на видовом-подвидовом уровнях. Однако эта зависимость может рассматриваться лишь как тенденция. Энтропия Кулбака для нормального распределения имеет тенденцию к росту на нижних уровнях иерархии, в то время как эта же мера для равномерного распределения - несколько снижается.

#### Выводы и обсуждение

Результаты морфометрического анализа изменчивости черепа малых слепышей хорошо корреспондируются с системой рода, предложенной В. А. Топачевским (1969). Подтверждена существенная морфологическая дифференциация между палестинским слепышом и парой «белозубый слепыш - слепыш Неринга». В многомерном морфологическом пространстве слепыш Неринга оказывается ближе к палестинскому (относительная дистанция 65%), чем белозубый. Относительная дистанция между слепышом Неринга и белозубым высока и для иерархической классификации составляет 59%.

Палестинский слепыш резко выделяется по величине морфологического разнообразия на фоне слепыша Неринга и особенно белозубого слепыша. С учетом степени морфологической дифференциации это может служить указанием на его высокий таксономический ранг, в соответствии с таксономической гипотезой разделения рода на два подрода (Топачевский, 1969).

Географическая изменчивость обнаружена у белозубого слепыша и слепыша Неринга. Выделено четыре морфологические формы, имеющие четкую локализацию в географическом пространстве. У белозубого слепыша они соответствуют подвидам *N. l. leucodon* и *N. l. monticola*. Не исключена возможности существования и еще одной морфологической формы на западе видового ареала подобной *N. l. leucodon*.

У слепыша Неринга также выявлено две географические формы, соответствующие *N. n. nehringi* и *N. n. cilicicus*. Морфологическая дифференциация между *N. l. leucodon* и *N. l. monticola* выше, чем между *N. n. nehringi* и *N. n. cilicicus*. Однако этот результат может быть отчасти обусловлен разной степенью проявления полового диморфизма у белозубого слепыша и слепыша Неринга.

У белозубого слепыша половой диморфизм выражен сравнительно слабо. У палестинского слепыша данная форма изменчивости выражена сильнее, но значимо

проявляется только по трем признакам. У слепыша Неринга половой диморфизм затрагивает практически весь череп. Показаны отличия в проявлении диморфизма между географическими подвидами. Для всего рода в целом максимального развития половой диморфизм достигает у *N. n. nehringa*. Для этого подвида получены результаты предполагающие возможность существования еще одной формы популяционной изменчивости – внутриполового полиморфизма потому типу, который обнаружен у обыкновенного слепыша (Пузаченко, 2001). Данная гипотеза должна быть проверена на материале собранном в одной популяции, например, на серии, хранящейся в ЗИН.

Структура изменчивости в роде *Nannospalax* не остается постоянной по мере снижения иерархического уровня рассмотрения таксона: от рода к виду: наблюдается прогрессивное уменьшение числа элементов и частей черепа, по которым происходит морфологическая дифференциация.

В пределе этот процесс должен привести к эволюционному «тупику», в котором возможности преобразований черепа становятся маловероятны. Поскольку заведомо «корреляция» между разными частями черепа не абсолютна, то реализуется возможность последовательного, поэтапного приближения системы к равновесному состоянию. Элементы черепа, достигшие равновесного состояния, выступают в качестве условий, ограничивающих число потенциально возможных преобразований неравновесных элементов, которые на каждом уровне иерархии формируют своеобразный «базис изменчивости». Чем ниже иерархический уровень, тем уже данный базис, тем больше ограничений изменчивости. Эта зависимость явно прослеживается в виде уменьшения числа независимых компонент изменчивости (размерности модели многомерного шкалирования) и снижении энтропии на нижних, наиболее молодых иерархических уровнях (вид, подвид). Внешне это выглядит как «исчерпание разнообразия» в большинстве отдельных эволюционных линий.

В нашей ранней работе (Pavlinov et. al, 1993) на примере нескольких родов, относящихся к трем семействам грызунов было продемонстрировано присутствие базиса изменчивости, по крайней мере, на уровне «вид-подвид». В результате анализа внутрипопуляционной изменчивости обыкновенного слепыша (S. microphthalmus), было показано (Пузаченко, 2001), что одни и те же структуры черепа оказываются задействованы В разных формах изменчивости начиная OT индивидуальной онтогенетической и заканчивая полиморфизмом размера черепа внутри каждого пола. В целом, перечисленные факты есть частные случаи параллелизма в проявлении изменчивости на разных уровнях иерархии организации таксона, показанного ранее для географической изменчивости (Россолимо, 1984).

Формально, структура или базис изменчивости (число независимых компонент изменчивости) может сохраняться на всех иерархических уровнях только в отсутствие ограничений разнообразия или, что более реально, при слабом ограничении (только по масштабу изменчивости). Это состояние допустимому будет соответствовать максимально возможной для таксона, как «системы», удаленности от состояния равновесия и слабой внутритаксономической дифференцировки. Сохранение структуры изменчивости предполагает возможность описания всей иерархии в рамках одной формальной многомерной модели, например, такой как модель многомерного шкалирования. В рассмотренном нами примере в рамках одной модели у Nannospalax удается описать не более двух ближайших уровней иерархии, что явно указывает на нарушение базиса изменчивости.

Возможность схемы эволюционных преобразований, характеризующейся прогрессирующим снижением потенциальной возможности морфологической изменчивости, подтверждается результатами анализа эволюционных преобразований зубов в направлении роста гипсодонтии у представителей рода *Borsodia* (предки современных пеструшек) (Тесаков, Пузаченко, неопубликованные данные).

В целом обнаруженная тенденция в изменчивость выровненности на разных уровнях иерархии свидетельствует в пользу гипотезы о бо́льшем отклонении от равновесного состояния «систем» на нижних (относительно молодых) уровнях (вид, подвид) по сравнению с верхним (более древними). Другими словами, род, как «система» находится в состоянии более приближенном к равновесию, чем подрод, вид и т.д. Эволюция на нижних иерархических уровнях не привела пока к серьезным перестройкам на уровне рода.

Наряду с эволюционным процессом, «целью» которого является самопроизвольное достижение системой состояния равновесия (в соответствие со вторым началом термодинамики), обязательно должен существовать процесс, обеспечивающий выход из «тупика равновесия» на основе случайной изменчивости, ограниченной «условиями» (подробнее см. Хазен, 2000 и др.). Для биологических самоорганизующихся систем «условия», определяющие разнообразие, связаны, прежде всего, с наследственностью, эпигенетическими ограничениями в онтогенезе (Черданцев, 2003) и с разнообразием Основная особенность палестинского слепыша состоит в окружающей среды. расширении базиса размерной изменчивости, затрагивающем сустав нижней челюсти, зубные ряды и ряд других функционально нагруженных структур. Поэтому нельзя исключить, что относительно высокое морфологическое разнообразие в данном случае обусловлено частичным снятием ограничений на изменчивость и отражает протекающие в таксоне эволюционные процессы. Высокие величины выровненности и низкие величины энтропии Кульбака, полученные для этого вида формально служат указанием на удаленность «системы» от состояния равновесия.

Эта гипотеза соответствует результату исследования строения зубов *N. ehrenbergi* (Butler et al., 1993), которое продемонстрировало относительно высокий уровень внутривидовой (межпопуляционной) дифференциации, сформировавшийся за период около 1.2 млн. лет (Tchernov, 1987). Вопреки мнению В. А. Топачевского (1969), по

сравнению с другими представителями рода строение зубной системы палестинского слепыша не является примитивным (Savič, Nevo, 1990). Конкретные проявления современных микроэволюционных процессов и внутривидовой дифференциации описаны для этого вида в многочисленных работах международного коллектива исследователей под руководством Е. Nevo (Nevo, 1986; Nevo et al., 1988; 1995, Nevo, Beiles, 1989; Savič, Nevo, 1990 и др.). В самое последнее время в рамках таксона «палестинский слепыш» выделено 3 вида (*S. golani, S. carmeli, S. judaei*: Nevo et al., ,2001).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 01-05-65448, 02-04-48458).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Кастлер Г.*, 1960. Азбука теории информации// Теория информации в биологии, М.: Иностранная лит-ра. С. 9-53.
- Куприянова И. Ф, Пузаченко А. Ю., Агаджанян А. К., 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, Sorex araneus (Insectivora)// Зоол. журн. Т. 82. Вып. 7. С. 839-851.
- *Олдендерфер М.С., Блэшфилд Р.К.*, 1989. Кластерный анализ// Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: финансы и статистика. С. 139-214.
- *Орлов В.Н., Булатова Н.Ш.*, 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 405 с.
- *Павлинов И.Я., Россолимо О.Л.*, 1987. Систематика млекопитающих СССР. //Сб. тр. Зоол. музея МГУ. XXV. М.: Изд. МГУ. 284 с.
- Пешев Д., Митев Д., Пешева М., 1988. Краниологични изследвания и полов диморфизъм при сляпото куче на Неринг Nannospalax nehringi Satunin (Spalacidae, Rodentia) от СССР// Научн. Труд. Т. 26. Кн.6. Биология. С. 225-231.
- *Пузаченко А. Ю.*, 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1.Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов// Зоол. журн. Т. 80. Вып. 3. 2001. С. 1-15.
- *Россолимо О. Л.*, 1984. Сравнительный анализ географической изменчивости млекопитающих. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: Изд-во МГУ. 635 с.
- *Топачевский В.А.*, 1969. Слепышовые. Фауна СССР. Млекопитающие. // Л.:Изд. АН СССР, III. Вып. 3. 247 с.
- *Хазен А. М.*, 2000. Разум природы и разум человека. М.:Изд-во «Мособлупрполиграфиздат». 606 с.

Черданцев В. Г., 2003. Морфогенез и эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК.

- Auffray J.-C., Renaud S., Alidert P., Nevo E., 1999. Developmental stability and adaptive radiation in the Spalax ehrenbergi superspecies in the Near-East// J. Evol. Biol. 12. P. 207-221.
- Butler P. M., Nevo E., Beiles A., Simson S., 1993. Variations of molar morphology in the Spalax ehrenbergi superspecies: adaptive and phylogenetic significance//J. Zool. Lond. 229. P. 191-216.
- Corbet G. B., Hill J. E., 1986. A world list of mammalian species. L.: British Mus. (Nat. Hist.). 254 p.
- Corti M., Fadda C., Simson S., Nevo E., 1996. Size and shape variation in the mandible of the fossorial rodent Spalax ehrenbergi/ Ed. by Marcus L. F. et al. Advances in Morphometrics. N.-Y. Plenum Press. P. 303-320.
- Harrison D.L., Bates P.J.J., 1991. The mammals of Arabia. 2-nd edition. L.: Harrison Zool. Mus. 354 p.
- Hartigan J A, Wong M A., 1979. Algorithm AS136: A K-means clustering algorithm//Appl. Statist. 28. P. 100-108.
- Honacki J. H., Kinman K. E., Koeppl J. W., 1982. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Kansas.: Allen Press, Lawrence. 694 p.
- *Kivanç E.* 1988. Geographic variations of Turkish *Spalax* species (Spalacidae, Rodentia, Mammalia). Ankara: Ankara Univ. 88 p.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanovicz W., Krištufek D., Reijnders P.J.H., et al., 1999. The Atlas of European Mammals // L., Hong Kong: Academic Press, T & AD Poyser Ltd, Midas Printing Ltd. 484 p.
- Nevo E., 1986. Mechanisms of adaptive speciation at the molecular and organismal levels. Evolutionary Processes and Theory/ Ed. by Karlin S. and Nevo E., N.-Y.: Academic Press. P. 439-474.

- Nevo E., Beiles A., 1989. Sexual selection and natural selection in body size differentiation of subterranean mole rats// J. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 27. P. 263-269.
- Nevo E., Filipucci M. G., Redi C., Simson S., Heth G., Beiles A., 1995. Karyotype and genetic evolution in speciation of subterranean mole rats of the genus Sapalax in Turkey// Biol. J. Linnean Soc. V. 54. P. 203–229.
- Nevo E., Ivanitskaya E., Beiles A., 2001. Adaptive radiation of blind subterranean mole rats: Naming and revisiting the four sibling species of the Spalax ehrenbergi superspecies in Israel Backhuys Publishers Leiden .200 pp.
- *Nev, E., Tchernov E, Beiles* A. 1988. Morphometrics of speciating mole rats: adaptive differenciation in ecological speciation// Z. Zool. Syst. Evolut-Forsch 26. P. 286-314.
- Nowak R. M., 1997. Walker's Mammals of the World. Online, version 5.1. Baltimore, Maryland:TheJohnsHopkinsUniversityPress..http://www.press.jhu.edu/books/walkersmammals of the world/w-contents.html.
- Pavlinov I.Ja., Puzachenko A. Yu., Rossolimo O.L., Schenbrot G.I., 1993. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia)// Zh. Obsh. Biol.,1993. V. 54. N.3. P. 347-351
- Savič I., Nevo, E. 1990. The Spalacidae: Evolutionary history, speciation, and population biology/ Eds. by Nevo E., Reig A. O. Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels. N.-Y.: Alan R. Liss. P. 129-153.
- Savič I., Soldatovič B., 1984. Karyotipe evolution and taxonomy of genus Nannospalax Palmer, 1903, Mammalia, in Europe // Посеб. Изд. Срп. Акад. Наука и уметп. Од. прир. мат. наука. 560. 59. 104 р.
- *Tchernov E.*, 1987. The age of the 'Ubeidiya Formation', an early Pleistocene hominid site in the Jordan Valley, Israel//Isr. J. Earth Sci. V. 36. P. 3-30.

Wilson D. E., Reeder D. A. M. (eds), 1993. Mammal species of the world. A taxonomic and

geographical reference. 2d ed. Washington: Smiths. Inst. Press. 1206 p.

### Таблица 1

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между осями многомерного шкалирования и абсолютными промерами (D1-5) или нормированными на максимальную длину (K1-3).

Промер	D1	D2	D3	D4	D5	K1	K2	K3
MSW	-0.72	0.08	0.31	0.08	-0.10	0.17	-0.11	-0.20
SKW	-0.74	0.26	0.35	0.08	-0.03	-0.16	-0.17	0.42
RSMIW	-0.47	0.27	0.38	-0.36	0.22	-0.28	0.27	-0.59
RSMEW	-0.56	0.64	0.11	0.08	0.00	-0.74	-0.30	0.06
RSMAW	-0.64	0.46	0.18	0.13	0.04	-0.58	-0.29	-0.11
RSMIH	-0.66	0.34	0.39	0.02	0.13	-0.49	0.13	0.05
RSMEH	-0.60	0.49	0.15	0.03	0.05	-0.57	-0.21	-0.17
RSMAH	-0.67	0.31	0.25	-0.02	-0.03	-0.30	-0.20	-0.13
NSMIL	-0.78	-0.09	0.16	-0.06	0.13	0.34	-0.23	-0.14
NSMAL	-0.76	-0.03	0.29	-0.09	0.04	0.33	0.02	-0.26
RSL	-0.70	0.17	0.30	-0.04	-0.06	-0.01	-0.09	0.11
FCL	-0.78	0.11	0.33	0.06	0.00	0.19	0.04	0.49
ML	-0.76	0.13	0.38	0.10	-0.04	0.10	0.15	0.13
BL	-0.78	0.13	0.39	0.08	-0.03	0.59	0.07	0.25
PL	-0.84	-0.06	0.32	0.06	0.02	-0.01	0.05	0.37
DUL	-0.76	0.18	0.32	-0.00	0.10	0.35	-0.24	0.00
CPSH	-0.83	-0.01	0.23	0.04	-0.00	0.27	0.02	0.02
NFPL	-0.80	0.12	0.33	0.04	0.03	0.31	0.04	-0.46
TUL	-0.58	-0.35	0.39	0.44	-0.14	-0.64	-0.36	-0.11
INCW	-0.52	0.63	0.05	0.12	0.01	-0.06	-0.32	-0.35
FRCNMIW	-0.73	0.12	0.12	0.13	0.22	-0.14	-0.31	-0.16
FRCNMEW	-0.76	0.13	0.18	0.16	0.08	0.03	-0.24	0.05
FRCHMAW	-0.74	0.10	0.24	0.13	-0.16	-0.49	-0.36	0.23
FRCNL	-0.55	0.50	0.13	0.30	-0.27	0.16	0.44	-0.35
FRNFRH	-0.51	-0.07	0.51	-0.19	-0.29	-0.24	0.31	-0.48
MNDH	-0.55	0.18	0.49	-0.15	0.29	0.36	0.08	-0.13
MNDL	-0.80	0.06	0.36	0.02	0.03	0.17	-0.02	0.12
DDL	-0.71	-0.02	0.27	-0.09	0.29	0.13	-0.10	-0.66
TDL	-0.58	-0.39	0.22	0.42	-0.09	-0.21	0.15	-0.27
CONDL	-0.53	0.31	0.36	-0.13	-0.42	0.37	0.23	0.01
CONDW	-0.73	-0.13	0.30	-0.07	-0.05	0.35	0.12	0.52
						•		

Здесь и далее в тексте D1... оси многомерного шкалирования для матрицы евклидовых дистанций, К1... - аналогичные оси для матрицы коэффициентов корреляции Кендалла

### Таблица 2

Дискриминантная функция (λ Вилкоксона - 0.048) для разделения трех видов рода Nannospalax

Параметр	Коэффициенты								
	N. ehrenbergi	N. leucodon	N. nehringi						
INCW	8.31	12.07	7.78						
RSMEW	11.32	18.60	10.95						
PL	-6.86	-9.82	-6.65						
FRCHMAW	12.21	14.51	15.50						
FRCNMIW	20.50	24.21	22.88						
Коэффициент	-259.77	-389.85	-361.02						

Таблица З

Дискриминантная функция (λ Вилкоксона - 0.31) для разделения морфологических форм *N. leucodon* 

Параметр	Коэффициенты						
	N. l. monticola	N. l. leucodon					
TUL	36.98	32.33					
FRCHMAW	16.91	16.25					
Коэффициент	-338.38	-287.87					

### Таблица 4

Дискриминантная функция (λ Вилкоксона - 0.29) для разделения морфологических форм *N. nehringi* 

Параметр	Коэффициенты							
	N. n. cilicicus	N. n. nehringi						
FRCHMAW	33.23	27.99						
DDL	-8.77	-2.66						
TDL	52.41	59.66						
Коэффициент	-536.87	-520.37						

Таблица 5									
Морфометрич	еская характерист	гика видов и геогр	рафических форм	і (подвидов) рода Л	Iannospalax (M±m, N	<i>lin-Max</i> , N – объем	выборки)		
Промор	N. ehrenbergi	N. nehringi	N. leucodon	N. l. leucodon	N. l. monticola	N. n. cilicicus	N. n. nehringi		
промер	( <i>N</i> =20)	( <i>N</i> =38)	( <i>N</i> =34)	( <i>N</i> =20)	( <i>N</i> =14)	( <i>N</i> =9)	( <i>N</i> =29)		
MI	42.59±0.45	50.48±0.50	49.73±0.59	48.06±0.58	$51.85 \pm 0.85$	48.76±0.83	50.93±0.57		
IVIL	40.0-47.1	45.7-57.0	44.1-58.3	44.1-53.5	47.4-58.3	45.7-51.6	45.7-57.0		
זס	34.61±0.37	41.35±0.45	$40.65 \pm 0.48$	39.41±0.46	42.22±0.77	39.97±0.76	41.71±0.52		
DL	32.6-38.4	36.8-47.0	36.7-48.0	36.7-45.0	38.50-48.0	37.1-42.8	36.8-47.0		
ECI	22.03±0.32	27.88±0.45	27.07±0.52	25.84±0.49	$28.82 \pm 0.86$	25.82±0.56	28.52±0.51		
ГСL	19.8-24.7	23.1-34.5	21.6-35.3	21.6-30.7	25.0-35.3	23.1-27.8	24.3-34.5		
DI	21.82±0.25	27.36±0.38	25.51±0.30	24.84±0.28	25.45±0.52	25.50±0.53	27.93±0.41		
PL	20.4-24.2	23.5-31.8	22.4-30.1	22.4-28.5	23.4-30.1	23.5-27.9	24.2-31.8		
TIII	7.44±0.07	8.21±0.09	7.74±0.10	7.36±0.06	8.22±0.14	7.81±0.18	8.33±0.10		
IUL	6.8-7.95	6.7-9.6	6.9-9.2	6.9-7.9	7.0-9.2	6.7-8.6	7.1-9.6		
TDI	7.16±0.08	7.39±0.07	7.57±0.06	7.23±0.05	7.62±0.13	7.27±0.12	$7.66 \pm 0.06$		
IDL	6.35-8.0	6.7-8.5	6.7-8.3	6.7-7.6	7.0-8.5	6.7-7.8	7.0-8.3		
лш	14.35±0.25	18.25±0.27	$17.88 \pm 0.24$	17.69±0.29	18.5±0.42	17.18±0.42	18.53±0.30		
DUL	12.7-16.7	15.6-21.5	15.6-21.5	15.7-21.5	15.6-21.2	15.6-19.0	15.8-21.5		
וחח	6.07±0.11	7.93±0.12	7.38±0.09	7.51±0.10	7.19±0.16	7.30±0.15	8.12±0.13		
DDL	5.25-6.8	6.5-9.5	6.2-8.4	6.5-8.3	6.2-8.4	6.5-8.1	7.0-9.5		
INCW	6.05±0.10	6.93±0.07	7.86±0.10	7.85±0.13	7.86±0.16	6.81±0.13	$6.96 \pm 0.08$		
INC W	5.4-7.0	6.2-8.0	7.1-9.3	7.1-8.7	7.1-9.3	6.4-7.4	6.2-8.0		
MSW	21.60±0.20	25.63±0.22	25.21±0.29	24.44±0.29	26.19±0.42	25.14±0.36	25.76±0.26		
IVIS W	20.5-23.3	21.5-28.2	22.7-29.5	22.7-27.4	24.1-29.5	23.5-26.7	21.5-28.2		
SKW	29.38±0.41	36.79±0.43	36.63±0.43	35.44±0.35	38.15±0.71	36.43±0.75	36.88±0.51		
SKW	27.2-32.9	33.0-42.0	32.3-43.7	32.3-38.5	34.3-43.7	34.0-38.8	33.0-42.0		
DSMEW	8.33±0.13	$9.78 \pm 0.08$	$10.79 \pm 0.12$	10.64±0.14	11.0±0.22	<u>9.82</u> ±0.18	<u>9.77</u> ±0.09		
KSIVIE W	7.5-9.3	9.0-10.9	9.5-13.0	9.5-12.3	10.1-13.0	9.1-10.4	9.0-10.9		
FRONMIN	14.96±0.14	17.60±0.17	$17.52 \pm 0.12$	17.47±0.15	17.60±0.19	16.66±0.23	$17.89 \pm 0.18$		
	13.6-16.2	15.8-20.2	16.3-18.7	16.3-18.7	16.5-18.7	15.8-17.95	16.15-2±0.2		
FDCUMAW	17.60±0.22	21.85±0.16	21.25±0.20	20.71±0.20	21.95±0.31	22.77±0.23	21.6±0.16		
TAUTIMAW	16.0-2±0.1	20.0-23.5	19.1-23.8	19.1-23.0	20.0-23.8	21.7-23.5	20-0-23.5		
EDCNI	7.52±0.18	9.20±0.10	$10.06 \pm 0.13$	9.71±0.14	10.50±0.2	9.21±0.24	9.19±0.11		
FKUNL	6.4-9.1	7.7-10.5	8.9-11.8	8.9-11.4	9.5-11.80	8.3-10.4	7.7-10.5		

Характеристика изменчивости черепа в роде *Nannospalax* по абсолютным и относительным значениям промеров

Промеры	Иерархический уровень												
	Под	Ви	до-		Полрилорой			Популяционный					
	дов	BC	ой		подыи	довои		(половой диморфизм			зм)		
					N. leucodon		N. nehringi		1		2		3
	Α	R	Α	R	Α	R	Α	R	А	R	Α	Α	R
MSW	++				+							++	
SKW	++	++			+			+			+	++	+
RSMIW	++	++				++		++			+	+	
RSMEW	++		++	++		+		++			+	++	
RSMAW	++		+	++								++	
RSMIH	++					+			++	+		++	
RSMEH	++		+	++				+				+	
RSMAH	++					+		+	+			++	
NSMIL	++		+			+	+					++	
NSMAL	++			+								++	
RSL	++	+							+		+	++	
FCL	++	++			+			+			+	++	++
ML	++				+						+	++	
BL	++				+						+	++	
PL	++	+	++	++				+			+	++	
DUL	++	++				++					+	++	++
CPSH	++	+	+			++						++	
NFPL	++				+						+	++	
TUL	++	++	++	+	++		+						++
INCW	++		++	++		++							
FRCNMIW	++					+	+					+	
FRCNMEW	++											+	
FRCHMAW	++	+			+		+	+				++	+
FRCNL	++	++	++	++	++								
FRNFRH	+	+	+	+				+				+	
MNDH	++	++	+									++	
MNDL	++		++	++		++					+	++	
DDL	++	++	++	+			+					++	
TDL	+	++	++				+						++
CONDL	++		++			+						+	+
CONDW	++		++	++								++	
Доля	100	47	50	40	20	27	10	20	10	2	25	0.4	22
промеров, %	100	47	52	40	29	51	19	30	10	3	35	94	23
Число	21	14	1.0	10	0	11	(	0	2	1	11	27	-
ппромеров	31	14	16	12	9	11	6	9	3	1	11	27	1

### Таблица 7

Иерархический уровень организации	k	$m_D$	$m_K$	$E_D$	$J^{\scriptscriptstyle D}_{\scriptscriptstyle norm}$	$J^{\scriptscriptstyle D}_{\scriptscriptstyle uniform}$	$E_K$	$J^{\scriptscriptstyle K}_{\scriptscriptstyle norm}$	$J_{\mathit{uniform}}^{\mathit{K}}$
Nannospalax	6	5	3	0.75	0.04	0.31	0.85	0.06	0.16
Подрод									
N. ehrenbergi	4	7	4	0.87	0.05	0.12	0.92	0.04	0.07
N. nehringi, N. leucodon	6	4	5	0.76	0.12	0.44	0.84	0.09	0.19
Вид									
N. nehrengi	5	3	3	0.86	0.07	0.13	0.91	0.07	0.07
N. leucodon	5	3	5	0.79	0.11	0.27	0.90	0.06	0.12
Подвид									
N. l. leucodon	4	2	4	0.78	0.05	0.28	0.87	0.04	0.12
N. l. monticola	4	2	2	0.85	0.18	0.25	0.91	0.12	0.15
N. n. nehringi	5	4	2	0.85	0.06	0.19	0.92	0.05	0.09

Оценка морфологического разнообразия в роде Nannospalax.

k – число градаций,  $m_D$  и  $m_K$  – размерность для матрицы евклидовых дистанций и корреляционной матрицы,  $E_D$  и  $E_K$  – выровненность, оцененная по матрице евклидовых дистанций (разнообразие размера черепа) и корреляционной матрице (разнообразие формы черепа), соответственно.  $J_{norm}^D$ ,  $J_{uniform}^D$ ,  $J_{uniform}^K$ ,  $J_{uniform}^K$ ,  $J_{uniform}^K$  – средняя на ось энтропия Кульбака для моделей нормального и равномерного распределений.

### Подписи к рисункам ст. Пузаченко А. Ю. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЧЕРЕПА У МАЛЫХ (СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ) СЛЕПЫШЕЙ .....

Рисунок 1. Кадастровая карта ареала (226 местонахождений) рода Nannospalax: 1- N. ehrenbergi, 2 - N. leucodon, 3 - N. nehringi. Кружками отмечены места сбора экземпляров, вошедших в анализ.

Рис. 2. Схема промеров черепа малых слепышей: 1- высота черепа (CPSH), 2- длина верхнего зубного ряда (TUL), 3 - длина верхней диастемы (DUL), 4- высота предглазнично отверстия (FRNFRH), 5, 6, 7- высота рострума в средней части (RSMEH), максимальная (RSMAH) и минимальная (RSMIH), 8 - скуловая ширина (SKW), 9 - мастоидная ширина (MSW), 10 - максимальная длина черепа (ML), 11 - длина лицевого отдела (FCL), 12 - длина рострума (RSL), 13, 14, 15 - ширина рострума минимальная (RSMIW), в средней части (RSMEW), максимальная (RSMAW), 16, 17 - длина носовых костей минимальная (по шву, NSMIL), максимальная (NSMAL), 18 - «назо-париетальная» длина черепа (NFPL), 19 - основная длина черепа (BL), 20 - длина твердого нёба (PL), 21 - длина сочленовной ямки (FRCNL), 22 - совместная ширина верхних резцов (INCW), 23, 24, 25 - ширина основания черепа между сочленовными ямками (минимальная - FRCNMIW, средняя – FRCNMEW, максимальна – FRCHMAW), 26, 27 - длина (MNDL) и высота нижней челюсти (MNDH), 28 - длина нижнего зубного ряда (TDL), 29 - длина нижней диастемы (DDL), 30, 31 - длина (CONDL) и ширина (CONDW) сочленовной головки.

Рис. 3. Оценка минимальной размерности для матрицы евклидовых дистанций в процедуре многомерного шкалирования. а – изменения показателя «стресса» в зависимости от числа осей (D) многомерного шкалирования: 1- наблюдаемые «стрессы», 2 – аппроксимированные значения в модели линейной регрессии, 3 – стрессы для модели стохастической изменчивости (правая ось ординат). б – стандартизованные отклонения (Std.err.) для модели линейной регрессии. На рис. 3б виден глобальный минимум стандартизованных отклонений при размерности D=5 (p<0.05) и один локальный (D =1).

Рис. 4. Классификация выборки *Nannospalax* и взаимоположение кластеров в пространстве канонических переменных. *a* – классификация с использованием в качестве переменных осей многомерного шкалирования; dist – дистанции, *1-3* – кластера. *б* – положение кластеров в пространстве первых двух канонических переменных (R1, R2).

Рис. 5 Результаты классификации выборки *N. leucodon. а* – классификация с использованием в качестве переменных осей многомерного шкалирования; dist,% – относительная дистанция, *1* и *2* – кластеры, соответствующие *N. l. monticola* и *N. l.* 

*leucodon*, 0 – «висячий кластер». б – распространение представителей кластеров 1 и 2 в ареале белозубого слепыша.

Рис. 6. Результаты классификации выборки *N. nehringi.* а– классификация с использованием в качестве переменных осей многомерного шкалирования: m – самцы, f – самки, *1-3* кластеры.  $\delta$  – распространение двух морфологических форм (*1*, *2*), выделенных по результатам классификации с использованием только тех осей шкалирования, которые коррелируют с географическими координатами: *1* – *N. n. cilicicus*, 2 - N. *n. nehringi.* 

Рис. 7. Распределения значений осей многомерного шкалирования в модели, полученной для всей выборки (род *Nannospalax*), динамика выровненности (*E*) и энтропии Кульбака для нормального ( $J^{D}_{norm}$ ,  $J^{K}_{norm}$ ) и равномерного( $J^{D}_{uniform}$ ,  $J^{K}_{uniform}$ ) распределений: *a* – модель, описывающая изменчивость размеров черепа (*D1-D5* – оси МШ); б – модель, описывающая изменчивость формы черепа (K1-K3 - оси МШ. DIM – порядковый номер оси многомерного шкалирования.

Рис. 8. Распределения значений осей многомерного шкалирования в модели, полученной для выборки слепыша Еринберга, динамика выровненности (*E*) и энтропии Кульбака для модели нормального ( $J^{D}_{norm}$ ,  $J^{K}_{norm}$ ) и равномерного( $J^{D}_{uniform}$ ,  $J^{K}_{uniform}$ ) распределений: *a* – модель, описывающая изменчивость размеров черепа (*D1-D7* – оси МШ); б – модель, описывающая изменчивость формы черепа (K1-K4 - оси МШ. DIM – порядковый номер оси многомерного шкалирования.

Рис.9. Изменение размерности модели многомерного шкалирования, отражающее динамику разнообразия на разных иерархических уровнях (от рода до подвида): a – размерность моделей, описывающих изменчивость размеров черепа,  $\delta$  – размерность моделей, описывающих изменчивость дормы черепа.  $D_{dim}$ ,  $K_{dim}$ - размерность (число осей) в моделях многомерного шкалирования для изменчивости размеров и формы, соответственно.

Рис. 10. Выровненность ( $E_D, E_K$ ) и энтропии Кульбака для соответствующих моделей нормального ( $J^D_{norm}, J^K_{norm}$ ) и равномерного( $J^D_{uniform}, J^K_{uniform}$ ) распределений на разных иерархических уровнях (от *рода* до *подвида*): *а*, *в* – изменчивость размеров черепа, *б*, *г* – изменчивость формы черепа.

## VARIABILITY OF THE SKULL IN THE LESSER (MIDTERRANEAN) MOLE RATS, NANNOSPALAX (RODENTIA)

### A. Yu. Puzachenko

### Institute of Geography RAS, Moscow, 109017

We have studied variability of 31 cranial characters in three morphological species of lesser (midteranean) mole rats (Rodentia, Spalacidae, Nannospalax Palmer, 1903: N. ehrenbergi, N. nehringi, N. leucodon). The results of nonparametric multivariate morphometric analyses (multidimensional scaling, cluster analyses) correspond with the taxonomic system by Topachevskii (1969). The significant morphological difference between N. ehrenbergi and pair «N. nehringi - N. leucodon», and also between N. nehringi and N. leucodon is confirmed. N. ehrenbergi is close to N. nehringi than to N. leucodon in the multidimensional morphological space. Geographical variability is discovered at N. nehringi and N. *leucodon*. These geographical forms correspond the subspecies (N. l. leucodon, N. l. monticola, N. n. nehringi, N. n. cilicicus) described before. The highest differences have been found in: maximal and basal length of skull, length of palate and facial part, mastoid width, zygomatic width, rostrum width, width of base of skull between *fossae glenoidea*, length of tooth rows and some others. The sexual dimorphism in N. leucodon and N. ehrenbergi is weakly marked, but in N. n. *nehringi* it is discovered in practically all parts of the skull. Differences in such dimorphism are found between geographical forms. Pattern of variability in genera Nannospalax is not stable. There are quick decrease of number of varying measures, decrease both Shannon's entropy and dimensionality of morphological space from the top to the low hierarchical levels («exhausting of morphological diversity»).