

УДК 599.323.4:576.3123

КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МЫШЕВИДНЫХ ХОМЯЧКОВ РОДА *CALOMYSCUS* (CRICETIDAE)

© 1998 г. В. С. Лебедев¹, И. Я. Павлинов², М. Н. Мейер³, В. Г. Маликов³

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 117071

²Зоологический музей МГУ, Москва 103009,

³Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

Поступила в редакцию 10.04.97 г.

С помощью многомерного дискриминантного анализа исследованы краниологические различия между формами хомячков рода *Calomyscus* Thomas, 1905 из Туркмении, северного Ирана и Нахичевани. Выделено 5 основных групп популяций, 3 из которых соответствуют ранее описанным из Туркмении кариоморфам, 2 другие относятся к *C. urartensis* и *C. bailwardi grandis*. Для каждой из них установлены диагностические признаки, обсуждаются вопросы географического распространения.

Систематика рода *Calomyscus* весьма запутана. В настоящее время в этом роде описано 9 номинальных форм, из которых не менее шести рассматриваются в качестве видов (Воронцов и др., 1979; Musser, Carleton, 1993; Павлинов и др., 1995). Из районов, прилегающих к южному Прикаспию, описано три вида и один подвид: *C. mystax* Kaschkarov, 1925 с Большого Балхана, *C. elburzensis* Goodwin, 1939 из иранского Хорасана, *C. urartensis* Vorontsov, Kartavtseva, 1979 из Нахичевани и *C. bailwardi grandis* Schlitter, Setzer, 1973 из окрестностей Тегерана (Кашкаров, 1925; Goodwin, 1939; Schlitter, Setzer, 1973; Воронцов и др., 1979). Последние авторы рассматривают *C. elburzensis* как подвид *C. mystax*. *C. grandis* предлагалось выделить в отдельный вид (Lebedev, Pavlinov, 1995).

Недавно было установлено, что мышевидные хомячки, распространенные в горах Туркменистана, представлены тремя четко дифференцированными хромосомными формами (Графодатский и др., 1989). Результаты кариологического и гибридологического анализа позволяют считать, что на территории Туркмении обитают по крайней мере два вида хомячков рода, а именно: *C. mystax sensu stricto* ($2n = 44$, $NF = 50$), встречающийся на Большом Балхане, и новый вид ($2n = 44$, $NF = 62$), распространенный в центральном и восточном Копетдаге, а также в западном Бадхызе. Таксономический статус третьей кариоморфы ($2n = 30$), населяющей западный и частично центральный Копетдаг, а также Малый Балхан, пока окончательно не установлен (Мейер, Маликов, 1995). Вместе с тем, краниологические различия между хромосомными формами были до настоящего времени не изучены, что затрудняет их диагностику на музейном материале и, следовательно, включение его в исследования по систематике рода. Кроме того, остаются неясными отношения

между найденными в Туркмении хромосомными формами и популяциями *Calomyscus* из северного Ирана, где мышевидные хомячки широко распространены в горных районах (Lay, 1967). Эта проблема может быть решена на основе сопоставления групп, получаемых по краниологическим и кариологическим данным.

В настоящей статье предпринята попытка такого анализа. В задачи работы входило: а) проведение краниометрического анализа представителей *Calomyscus* из региона южного Прикаспия, на основании этих данных определить число форм, обитающих на данной территории, и проанализировать их соответствие кариоморфам, б) дополнение картины распространения хромосомных форм на ареале рода; в) выделение с помощью дискриминантного анализа комплексов признаков, позволяющих эффективно разделять хромосомные формы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основу исследования составила выборка из 195 экз. *Calomyscus*, пойманных на рассматриваемых в этой работе территориях и хранящихся в коллекциях Американского музея естественной истории (Нью-Йорк), Зоологического института РАН (С.-Петербург), Зоологического музея МГУ, Национального музея естественной истории (Вашингтон), Музея естественной истории Филда (Чикаго). В эту выборку вошли только взрослые экземпляры со стертой жевательной поверхностью коренных зубов. Результаты основаны главным образом на данных от 142 экз., представляющих 29 географических точек (см. табл. 1, рис. 1). Из них 35 экз. были кариотипически датированы - прямо или косвенно (путем определения кариотипов потомков). Обозначения

Таблица 1. Географическое происхождение и объем выборок представителей рода *Calomyscus*

Номер выборки	Географическое происхождение выборок	Кариотип	Число экземпляров	Число самок/число самцов
Туркмения:				
1	Ай-Дере	2л = 30	11	6/5
2	Багир	?	6	0/6
3	Большой Балхан (включая Арлан-Даг и Сигиз-Даг)	2л = 44А	12	8/4
4	Бадхыз (окрестности Джума-Джик, Пуль-и-Хатум, Зульфагар)	2л = 44В	6	2/3 (1?)
5	Гермаб	?	6	2/4
6	г. Душак-Эрикдаг (включая Чаек)	2л = 30	14	12/1(1?)
7	Дузлы-Тепе	7	3	2/1
8	Калининский	2л = 44В	2	1/1
9	Кельтычинар	7	2	?/1
10	Кергели (район Кара-Кала)	7	2	2/0
11	Кодж	7	3	1/2
12	Малый Балхан	2л = 30	2	1/1
13	Нохур (район Бахардена)	7	2	1/1
14	Сайван (район Бахардена)	7	2	2/0
15	Фирюза	2л = 44В	14	5/9
16	бассейн р. Чандырь	7	2	1/?
17	Чули	2л = 44В	5	1/4
18	горы Эрсарыбаба	2л = 44А	2	1/1
Иран, провинция Хорассан:				
19	Боджнурд	7	2	1/1
20	Дорунэ	7	3	2/1
21	Кашмер	?	2	0/2
22	Имам-Коли (район Кучана)	7	6	4/2
23	окрестности Мешхед	7	2	0/2
Иран, Центральная провинция:				
24	окрестности Семнан	7	2	1/1
Иран, провинция Тегеран:				
25	гора Демавенд (окрестности Тегерана)	7	8	4/3 (1?)
26	Ташам	7	3	3/0
Иран, провинция Азербайджан:				
27	Маку	7	2	2/0
Азербайджан, Нахичевань:				
28	Джюльфа	2л = 32	11	5/4(2?)
Афганистан, провинция Герат:				
29	окрестности Герат	7	5	1/4

хромосомных форм соответствуют принятым при первоописании (Графодатский и др., 1989): $2n = 30$ - западнокопетдагская форма, $2n = 44А$ - *C. mystax* (Большой Балхан), $2n = 44В$ - восточнокопетдагская форма.

В выборку включены черепа типовых экземпляров *C. elburzensis* Goodwin, 1939 и *C. b. grandis* Schlitter, Setzer, 1973, а также экземпляров

C. urartensis Vorontsov, Kartavtseva, 1979 из типового местообитания.

Для краниологического анализа промеряли следующие 19 признаков (рис. 2): окципито-назальная длина - *on*, длина носовых костей - *nas1*, ширина носовых костей *nas2*, межглазничная ширина *io*, скуловая ширина *zug*, наибольшая ширина мозговой капсулы *nc*, длина диастемы *dias*,

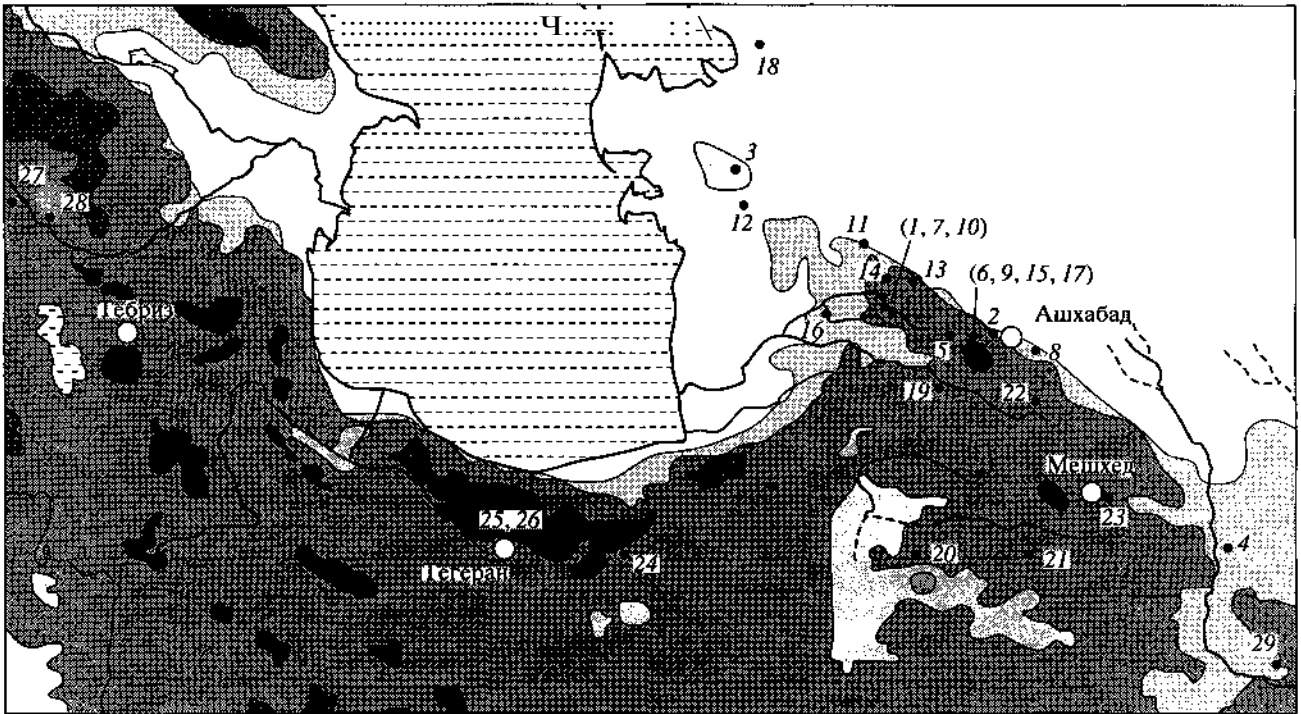


Рис. 1. Географическое происхождение основных выборок хомяков рода *Calomyscus*. Названия точек см. в табл. 1.

расстояние между передним краем M^1 и затылочным мышелком *mlco*, расстояние между наружными краями M^1 *mlml*, ширина неба (на уровне МЗ) *pa*, расстояние между внутренними краями слуховых проходов *tas*, длина резцовых отверстий *infl*, ширина резцовых отверстий *infl*, длина верхнего зубного ряда *to*, ширина задненебной вырезки *mpf*, ширина слухового барабана (до края слухового прохода) *bu*, высота восходящей ветви нижней челюсти *mand*, высота роостра *rost*, высота мозговой капсулы *nc2*.

Чтобы исключить влияние фактора аллометрического роста на результаты, предварительно была проведена соответствующая трансформация данных, позволившая в значительной степени устранить вклад возрастной и/или размерной изменчивости в различия между выборками. При этом предполагалось выполнение для всех признаков соотношения простой аллометрии $\log X_i = A_i(\log S + B_i)$ (где X_i - размер той или иной структуры, A_i - ее константа роста, B_i - обобщенный показатель размера, B_i - постоянная), а также отсутствие существенных различий между популяциями по параметру A_i . В качестве показателя общего размера S брали окципито-назальную длину. Константы A_i для всех переменных определяли как параметры линейной регрессии $\log X_i$ на $\log 5$, основываясь на обобщенной внутривыборочной ковариационной матрице (Thorpe, 1976).

Затем, исходя из уравнения простой аллометрии, для каждого экземпляра вычисляли ожидаемое значение логарифмов промеров $\log X_{oi}$ для стандартного размера S_0 : $\log X_{oi} = A_i \log S_0 - \log S + \log X_i$. В качестве стандартного размера была использована величина окципито-назальной длины, равная 25 мм, что близко к среднему значению этого промера для всех исследованных экземпляров.

Предварительно все выборки тестировали на однородность, вычисляя дистанцию Махаланобиса от каждого экземпляра до группового центра. В результате этого из исходного анализа были исключены выборка из Шахабада (северо-западный Хорасан) и 2 экз. из выборки из окрестностей Буджнурда (в том числе типовой экземпляр *C. elburzensis*).

Для проверки значимости различий между полами в пределах выборок с $n > 6$ использован двухфакторный дисперсионный анализ. Результаты показали, что в пределах исходных выборок отсутствуют достоверные различия между полами, поэтому самцы и самки во всех процедурах рассматривались совместно.

Для проверки значимости различий между выделенными группами выборок по отдельным признакам использован однофакторный дисперсионный анализ. Для оценки различий между выборками по совокупности признаков и независимого

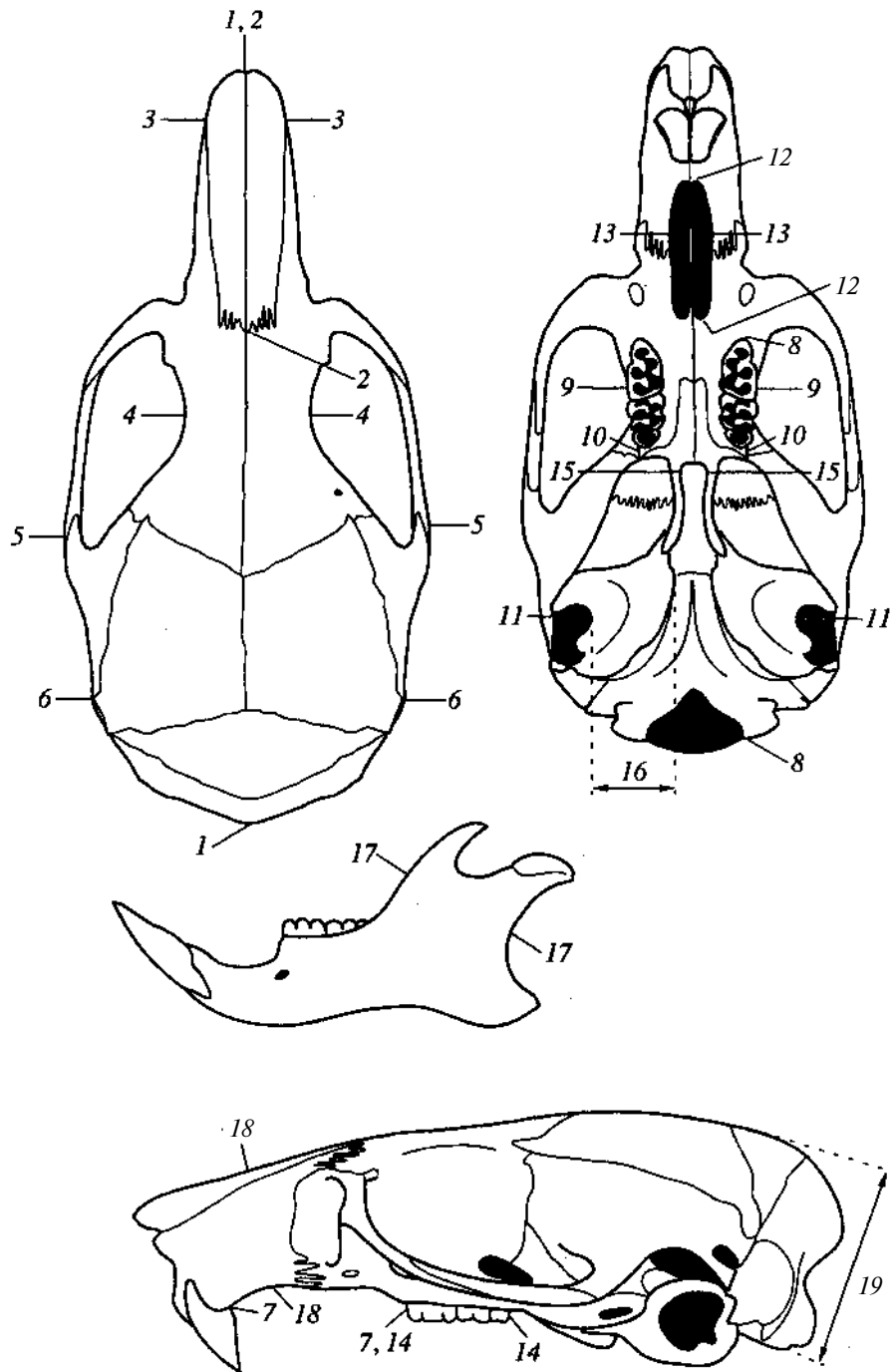


Рис. 2. Промеры черепа: 1 - *on*, 2 - *nas*\, 3 - *nasl*, 4 - *io*, 5 - *zyg*, 6 - *nc*\, 7 - *dias*, 8 - *mlco*, 9 - *mlml*, 10 - *pa*, 11 - *mac*, 12 - *inf*\, 13 - *infl*, 14 - *mo*, 15 - *mpf*, 16 - *bu*, 17 - *mand*, 18 - *rost*, 19 - *ncl*. Расшифровка обозначений в тексте.

вклада последних в эти различия использован пошаговый дискриминантный анализ (с отбором переменных на основе критерия Уилкса).

В связи с тем, что общее число экземпляров с известным кариотипом, пригодных для краниометрических исследований, невелико и прямой анализ различий между ними был бы мало продуктивен, была принята следующая тактика ис-

следования. Сначала на основании результатов многомерного анализа промеров черепа были выделены группы морфологически сходных выборок. Затем, сделав допущения относительно кариотипа некоторых кариологически неизученных популяций, переходили к выделению признаков, изменчивость по которым коррелировала с принадлежностью к той или иной хромосомной

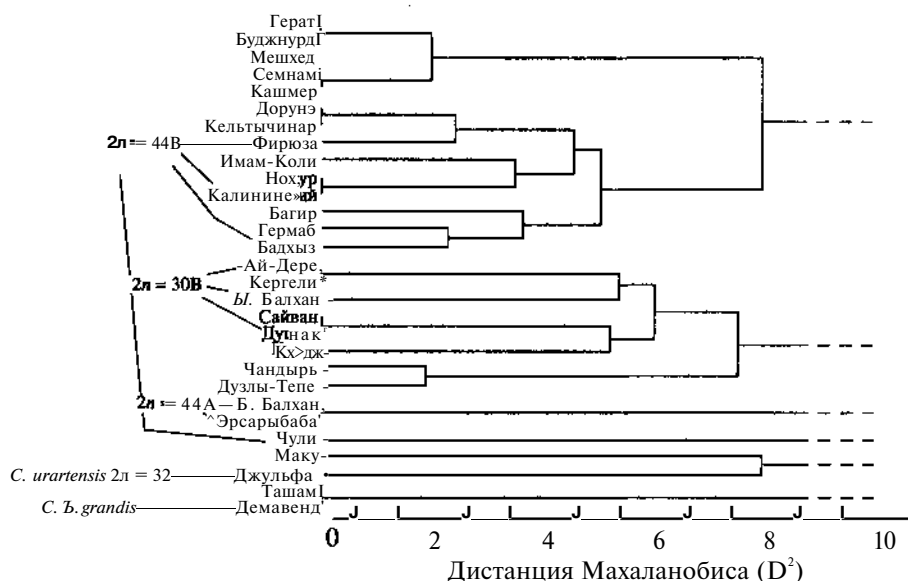


Рис. 3. Основные группы выборок мышевидных хомячков, выделяемые по краниологическим признакам.

форме. При этом подразумевалось, что истинная симпатрия хромосомных форм отсутствует и исходные выборки однородны.

Использованная итеративная процедура выделения морфологически однородных групп заключалась в последовательном объединении наиболее близких выборок. В качестве меры различия применялась дистанция Махаланобиса D^2 , вычисляемая на основе обобщенной внутригрупповой ковариационной матрицы, и равная квадрату евклидовой дистанции между центроидами групп в пространстве канонических (дискриминантных) функций (аналогичный метод описан в статье Шенброта, 1991). Для получения несмещенной оценки D^2 использовали поправку, обсуждаемую Маркусом (Marcus, 1993). На первом этапе в анализ вводили все выборки с числом экземпляров не меньше двух. На каждом шаге после определения пары ближайших друг к другу групп выборок и их объединения в одну заново вычисляли внутригрупповую ковариационную матрицу, основанные на ней дистанции, а также Л-статистика Уилкса и соответствующее ей дисперсионное отношение R (Rao, 1951), имеющее F-распределение.

По достижении максимального значения R (максимум относительных различий между кластерами), процесс объединения выборок завершился, полученные кластеры рассматривали далее в качестве потенциальных естественных групп. Для сравнения была отдельно проведена аналогичная процедура объединения выборок на основе $\hat{\Lambda}$ трансформированных исходных промежуточных.

После выделения основных кластеров специально анализировали степень близости к ним от-

дельных экземпляров из следующих точек: Арпаклен, Гаудан, (оба из центрального Копетдага), ущелье Иол-Дере, ущелье Багиндар (оба из западного Копетдага, окрестности Кара-Кала), Бахарденская пещера (западный Копетдаг), Дивандере (Иран, провинция Курдистан), Санг-и-сар, Дашт (оба из провинции Мазендаран), Доаб, Фирюз-Кух (оба из окрестностей Тегерана), а также исключенных из исходного анализа экземпляров из Буджнурда и Шахабада.

Все вычисления проводили с помощью пакетов программ SPSS/PC+ (версия 4.0.1) и Statistica 4.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

* Группы популяций, выделяемые по краниометрическим признакам

Основные результаты кластеризации сводятся к следующему:

- исследованные выборки группируются в шесть кластеров (см. рис. 3); один из них включает все выборки из пунктов, в которых были найдены хомячки с кариотипом $2n = 30$ (западнокопетдагская форма); два других соответствуют формам с $2n = 32$ (*C. urartensis*) и $2n = 44A$ (*C. mystax* с Большого Балхана);

- в единую группу объединились все выборки из иранского и афганского Хорасана и почти все туркменские выборки с кариотипом $2n = 44B$ (восточнокопетдагская форма);

- хомячки из окрестностей Тегерана (*C. b. grandis*) существенно обособлены от всех остальных изученных форм;

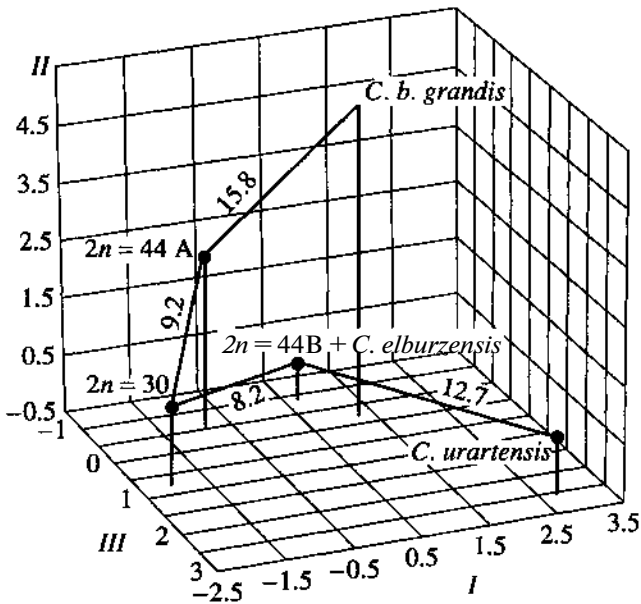


Рис. 4. Положение центроидов пяти форм *Calomyscus* в пространстве первых трех дискриминантных функций и соединяющий их граф минимальной длины (цифры на ребрах - значения B^2).

- в отдельную группу пришлось выделить относительно небольшую ($n = 5$) выборку из Чули, экземпляры из которой облагают кариотипом $2n = 44B$; мы склонны рассматривать это как артефакт, связанный с размером выборки.

Результаты анализа на основе исходных промеров без использования поправки на размер отличаются только тем, что в отдельный кластер были выделены почти все выборки из северо-восточного Ирана и северо-западного Афганистана, а именно из Герата, Буджнурда, Семнама, Мешхеда, Кашмера и Имам-Коли. Ближе других к этой группе находится совокупность туркменских выборок, предположительно соответствующая форме с кариотипом $2n = 44B$, и объединявшаяся ранее вместе с хорасанскими хомячками в единый кластер. В данном случае можно предположить, что восточнокопетдагская форма отличается от

близкой к ней хорасанской в основном меньшими размерами.

Из пяти выделенных форм наиболее близки между собой три, населяющие Туркмению и Хорасан, более обособлен *C. urartensis* (ближе других к нему восточнокопетдагская-хорасанская группа), самая далекая от остальных - форма *C. Б. grandis* (наименее удален от нее *C. mystax* с Большого Балхана) (рис. 4, табл. 2). средние дистанции (D^2) от туркменских форм до *C. urartensis* и *C. Б. grandis* равны 18.3 и 19.2 соответственно. В пределах всего комплекса наибольшими оказались различия между *C. urartensis* и *C. Б. grandis* (24.2).

В целом все туркменские формы оказались сходны друг с другом примерно в одинаковой степени, 95%-ные доверительные интервалы положения принадлежащих к ним экземпляров существенно перекрываются (рис. 5). При проведении классификации а posteriori (т.е. определение той группы, к центроиду которой данный экземпляр находится ближе всего, и к которой, следовательно, он может быть отнесен с наибольшей вероятностью) около 10% экземпляров из Туркмении были классифицированы неверно. Поэтому, если критерием надежности служит попадание в 95%-ный доверительный интервал исключительно одной из групп, классификация не включенных в исходные выборки особей при использовании всех исходных промеров не может быть надежной. Только 2 экз. - один из Шахабада (Хорасан), другой из Дашта (Мазендаран) - могут быть уверенно отнесены к восточнокопетдагской-хорасанской группе. К этой же группе заметно ближе, чем к другим, оказались экземпляры из Сангисара (Мазендаран) и Фирюз-Куха (провинция Тегеран), а к западнокопетдагской форме - из ущелья Иол-Дере (район Кара-Калы). Единственный экземпляр из иранского Курдистана был крайне далек от всех форм, с вероятностью около 5% мог быть отнесен к *C. Б. grandis*.

Результаты первого этапа анализа позволяют судить о числе и составе форм, встречающихся на исследуемой территории, и их распространении. Очевидно, есть достаточные основания для выделения на территории Туркмении по краниологи-

Таблица 2. Дистанции Махаланобиса (D^2) между основными группами популяций, выделенными по краниометрическим признакам

	Группа популяций	Объем выборки	1	2	3	4
1	<i>C. elburzensis</i> + <i>C. sp?</i> ($In = 44B$)	60	-	-	-	-
2	<i>C. urartensis</i>	13	12.67	-	-	-
3	<i>C. b. grandis</i>	11	18.80	24.19	-	-
4	<i>C. sp?</i> ($In = 30$)	39	8.24	21.03	22.98	-
5	<i>C. mystax</i> ($In = 44A$)	14	9.55	21.32	15.78	9.18

ческим признакам не более трех форм, соответствующих описанным ранее кариоморфам: западнокопетдагской ($2n = 30$), распространенной от западных предгорий Копетдага и Малого Балхана до г. Душак-Эрикдаг в центральном Копетдаге; *C. mystax sensu stricto* ($2l = 44A$), населяющей Большой Балхан и некоторые территории к северу от него; восточнокопетдагской ($2l = 44B$), встречающейся от района Бахардена на западе до Бадхыза на юго-востоке. *C. b. grandis* и *C. urartensis*, представленные в нашей работе небольшим числом выборок, существенно отличаются друг от друга и от всех туркменско-хорасанских форм.

Представители *Calomyscus*, обитающие в Хорасане на территории от восточного Эльбурса до северо-западного Афганистана, сходны между собой и достаточно близки к восточнокопетдагской форме из Туркмении, от которой отличаются не столько формой черепа, сколько его большими размерами. Результаты работы не противоречат предположению, что эти две формы конспецифичны. Тем не менее, делать вывод об их полной тождественности и утверждать, что хромосомная форма $2n = 44B$ распространена по обоим склонам Копетдага, по-видимому, рано. С другой стороны, альтернативные гипотезы о близости иранских и каких-либо иных туркменских форм результатами этой работы не поддерживаются. В частности, не получено никаких подтверждений присутствию на территории Ирана представителей западнокопетдагской формы.

Для хорасанской формы, судя по ее распространению, наиболее правильным было бы использовать название *C. elburzensis* Goodwin, 1939. Однако типовой экземпляр этого вида оказался мало похож на другие экземпляры из окрестностей terra typica и не был включен в исходные выборки. Попытка его классификации a posteriori не дала однозначных результатов из-за перекрывания доверительных интервалов, - помимо хорасанской он вполне мог бы принадлежать любой из туркменских форм (наименее вероятно - к западнокопетдагской). Тем не менее, мы считаем возможным до получения дополнительной информации использовать название *C. elburzensis* условно для обозначения хорасанской формы.

Краниометрические различия между группами

На втором этапе анализа на основе расширенных выборок исследовали различия между выделенными группами и определялись возможные дискриминантные функции. Рассмотрены шесть форм: западнокопетдагская, восточнокопетдагская (исключая выборку из Чули), *C. mystax*, *C. urartensis*, *C. b. grandis* и *C. elburzensis*. Последняя включала все исследованные хорасанские выборки кроме выборки из Дорунэ, устойчиво проявлявшей большее сходство с восточнокопет-

Таблица 3. Средние показатели размера черепа для шести форм рода *Calomyscus*

Форма	<i>on</i>
<i>C. b. grandis</i>	26.62 ^a
<i>C. elburzensis</i>	25.59 ^b
<i>C. mystax</i> ($2n = 44A$)	25.08 ^c
<i>C. sp?</i> ($2l = 30$)	24.89 ^c
<i>C. urartensis</i>	24.82 ^{cd}
<i>C. sp?</i> ($2/i = 44B$)	24.52 ^d

Приведены экспоненты средних значений $\ln(\text{ши})$. Выборки, имеющие одинаковые буквенные обозначения в индексе, достоверно не различаются при $P < 0.05$.

дагской формой. Восточнокопетдагская и хорасанская группы выборок были разделены для получения более детальной картины различий между туркменскими формами.

Размерные различия

Сравнение проводили, используя в качестве показателя размера логарифм окципито-назальной длины $\ln(\text{он})$. В анализ включали только экземпляры со средней степенью стертости поверхности коренных зубов, что, отчасти позволило избавиться от влияния различий по возрастам. *C. b. grandis* заметно крупнее всех остальных ($P < 0.001$), хорасанские *Calomyscus* достоверно больше хомячков из Туркмении и *C. urartensis* ($P < 0.001 - P < 0.05$, соответственно), при этом восточнокопетдагская форма меньше других туркменских ($P < 0.05 - P < 0.05$) (табл. 3).

Различия по пропорциям

Результаты использования однофакторного дисперсионного анализа для трансформированных с поправкой на размер переменных приведены в табл. 4. Наиболее важные различия форм заключаются в следующем:

а) *C. b. grandis* помимо больших размеров отличается от всех остальных исследованных форм относительно большей шириной мозговой капсулы и шириной неба (кроме *C. urartensis*), большей шириной межглазничного промежутка (кроме *C. elburzensis*) и большей шириной барабанов (кроме западнокопетдагской формы);

б) *C. urartensis* (как и *C. b. grandis*) отличается от всех туркменско-хорасанских форм большей относительной шириной мозговой капсулы и шириной неба, а также (от всех) меньшей высотой рострума, и от всех кроме западнокопетдагской формы - большей длиной резцовых отверстий. Результаты данного исследования, кроме ряда деталей, согласуются с выводами, сделанными от-

Таблица 4. Различия по краниологическим показателям между исследованными видами и формами *Calomyscus*

Признаки	C. sp? 2л = 30 (N=39)		C. mystax In = 44A (N = 14)		C. sp? 2n = 44B(ЛГ=38)		C. elburzensis (N= 19j)		C. urartensis (N = 13)		C.b.grandis(N= 11)	
	X	min-max M±s	X	min-max M±s	X	min-max M±s	X	min-max M±s	X	min-max M±s	X	min-max M±s
<i>on</i>		23.9-25.6 24.86±0.37		24.1-26.1 25.05±0.51		23.6-25.4 24.54±0.47		24.8-26.6 25.59±0.47		24.4-25.6 24.73±0.30		25.9-27.0 26.63±0.37
<i>wasl</i>	9.52 ^{ab}	8.7-10.0 9.46±0.31	9.39 ^b	8.6-9.7 9.41±0.29	9.58 ^a	8.5-9.9 9.37±0.33	9.37 ^b	9.0-10.6 9.65±0.36	9.66 ^a	9.3-10.0 9.53±0.19	9.52 ^{ab}	10.0-10.9 10.30±0.26
<i>nasl</i>	3.13 ^a	2.8-3.4 3.12±0.16	3.15 ^a	3.0-3.6 3.16±0.19	3.02 ^b	2.7-3.4 2.96±0.14	3.02 ^b	3.0-3.4 3.10±0.12	3.10 ^{ab}	2.9-3.4 3.07±0.16	3.14 ^a	3.2-3.5 3.37±0.11
<i>io</i>	3.97 ^d	3.7-4.2 3.97±0.10	4.00 ^d	3.9-4.1 4.00±0.04	4.10 ^c	3.8-4.4 4.10±0.13	4.23 ^{ab}	4.0-4.5 4.24±0.15	4.13 ^{bc}	4.0-4.3 4.13±0.012	4.28 ^a	4.2-4.5 4.31±0.12
<i>yg</i>	12.49 ^{bcd}	11.7-13.1 12.44±0.27	12.31 ^{ef}	11.9-12.7 12.33±0.23	12.43 ^{bcd}	11.6-13.0 12.26±0.36	12.50 ^{ab}	12.3-13.4 12.74±0.31	12.66 ^a	12.0-13.0 12.55±0.32	12.20 ^f	12.4-13.1 12.82±0.21
<i>nc\</i>	10.76 ^c	10.3-11.3 10.73±0.25	10.85 ^{bc}	10.5-11.1 10.86±0.23	10.79 ^c	9.8-11.5 10.68±0.33	10.97 ^b	10.9-11.5 11.12±0.16	11.17 ^a	10.8-11.5 11.11±0.19	11.25 ^a	11.3-12.0 11.65±0.20
<i>diac</i>	6.40 ^{ac}	5.9-6.9 6.34±0.24	6.32 ^{ab}	6.0-7.1 6.35±0.32	6.31 ^b	5.7-6.5 6.12±0.25	6.44 ^a	6.2-7.1 6.70±0.24	6.44 ^{ac}	6.0-6.6 6.33±0.20	6.28 ^{bc}	6.7-7.2 6.97±0.18
<i>m\co</i>	14.10 ^d	13.4-14.5 14.03±0.27	14.40 ^a	13.8-14.9 14.43±0.28	14.24 ^b	13.4-14.6 14.02±0.27	14.08 ^{ed}	13.9-15.1 14.37±0.35	14.20 ^{bc}	13.8-14.5 14.07±0.16	14.05 ^d	14.5-15.0 14.82±0.20
<i>m\m\</i>	4.85 ^b	4.5-5.1 4.83±0.14	4.96 ^a	4.8-5.1 4.97±0.08	4.89 ^{ab}	4.6-5.1 4.83±0.16	4.84 ^b	4.6-5.1 4.92±0.13	4.79 ^b	4.6-5.0 4.76±0.14	4.8 ^b	4.8-5.2 5.00±0.11
<i>pal</i>	3.79 ^b	3.6-4.1 3.79±0.16	3.83 ^b	3.7-4.0 3.84±0.08	3.80 ^b	3.5-4.1 3.79±0.17	3.78 ^b	3.5-4.0 3.80±0.17	4.04 ^a	3.8-4.2 4.03±0.12	3.99 ^a	3.9-4.1 4.03±0.06
<i>mac</i>	8.60 ^a	7.8-9.2 8.59±0.29	8.62 ^a	8.3-8.9 8.63±0.16	8.22 ^b	7.4-8.6 8.19±0.29	8.31 ^b	7.8-9.0 8.36±0.30	8.31 ^b	8.0-8.6 8.28±0.16	8.68 ^a	8.3-9.1 8.83±0.23
<i>infl</i>	5.13 ^a	4.3-5.5 5.10±0.24	4.97 ^b	4.5-5.5 4.99±0.27	4.76 ^c	4.2-5.2 4.66±0.23	4.89 ^b	4.7-5.5 5.04±0.22	5.14 ^a	4.8-5.3 5.08±0.19	4.95 ^b	5.2-5.6 5.35±0.13
<i>infl</i>	1.63 ^a	1.4-1.8 1.62±0.09	1.62 ^{ab}	1.5-1.8 1.62±0.11	1.60 ^a	1.4-1.8 1.58±0.10	1.58 ^{ab}	1.4-1.9 1.61±0.11	1.55 ^b	1.4-1.6 1.53±0.06	1.64 ^a	1.6-1.9 1.72±0.07
<i>mo</i>	3.37 ^b	3.1-3.6 3.36±0.10	3.53 ^a	3.4-3.7 3.53±0.08	3.38 ^b	3.2-3.6 3.36±0.12	3.29 ^c	3.1-3.6 3.33±0.15	3.47 ^a	3.3-3.6 3.46±0.08	3.38 ^{bc}	3.4-3.6 3.47±0.07
<i>mpf</i>	1.08 ^{ab}	0.8-1.4 1.08±0.14	1.04 ^{bc}	0.9-1.2 1.05±0.10	1.11 ^a	0.9-1.4 1.10±0.12	1.11 ^{ab}	1.0-1.3 1.13±0.10	1.16 ^c	1.1-1.3 1.15±0.08	0.97 ^c	0.9-1.2 1.03±0.09
<i>bu</i>	3.27 ^a	3.0-3.5 3.27±0.14	3.12 ^a	2.9-3.4 3.13±0.13	3.14 ^b	2.8-3.5 3.13±0.16	3.14 ^b	3.0-3.4 3.16±0.14	3.03 ^c	2.8-3.2 3.03±0.15	3.28 ^a	3.1-3.5 3.33±0.12
<i>mand</i>	4.04 ^b	3.6-4.3 4.03±0.14	4.20 ^{bc}	3.9-4.6 4.21±0.23	4.04 ^b	3.6-4.3 3.99±0.19	4.01 ^a	4.0-4.5 4.27±0.17	4.02 ^b	3.8-4.3 3.98±0.14	4.28 ^a	4.2-4.8 4.49±0.20
<i>rost</i>	3.98 ^{ab}	3.6-4.2 3.96±0.11	3.95 ^{bc}	3.6-4.0 3.96±0.11	3.93 ^c	3.6-4.1 3.87±0.15	3.93 ^c	3.8-4.2 4.10±0.11	3.80 ^d	3.6-4.1 3.76±0.17	3.93 ^{bc}	4.0-4.4 4.15±0.11
<i>nc2</i>	7.24 ^b	6.7-7.5 7.25±0.20	7.23 ^{bc}	6.9-7.6 7.23±0.22	7.14 ^c	6.6-7.6 7.15±0.23	7.39 ^a	7.0-8.0 7.38±0.21	7.43 ^a	7.0-7.6 7.44±0.16	7.42 ^a	7.2-7.8 7.39±0.19

Примечание: X - величина экспоненты среднего значения признака, трансформированного с учетом поправки на размер (см. в тексте). Если среди буквенных индексов при X нет общих букв, значения признаков различаются достоверно ($P < 0.05$).

носителем особенностей морфологии черепа этого вида в работе Воронцова с соавторами (1979);

в) особо следует остановиться на различиях между туркменскими формами. Для хомячков, обитающих на Большом Балхане, характерны максимальная (среди всех) длина верхнего ряда коренных зубов и наибольшая длина задней части черепа (*mlco*), а также наибольшая величина расстояния между M^1 (отличия от формы с кариотипом $2n = 44B$ по этому признаку недостоверны). Помимо этого, *C. mystax* выделяется среди туркменских форм большей шириной восходящей ветви нижней челюсти (что также характерно для *C. elburzensis* и *C. B. grandis*). Западнокопетдагская форма отличается большей шириной слуховых барабанов и длиной резцовых отверстий. Последние две формы ($2n = 44A$ и $2n = 30$) обособлены от всех прочих благодаря меньшей межглазничной ширине. Восточнокопетдагскую форму (и вместе с ней *C. elburzensis*) отличает от двух других туркменских меньшее расстояние между внутренними краями meatus acusticus, меньшая относительная ширина носовых костей, наименьшая относительная длина резцовых отверстий и большая ширина межглазничного промежутка.

Ниже приведены оптимальные дискриминантные функции для различения пар туркменских форм на основе трансформированных с поправкой на размер переменных.

Сравнение западно- и восточнокопетдагской форм. Именно эти две группы имеют соприкасающиеся ареалы, поэтому поиск надежных методов их различения наиболее актуален. Отобрано 10 переменных, наибольший вклад, судя по стандартизованным коэффициентам дискриминантных функций, вносят *mlco*, *mac*, *infi* (табл. 5). Различия между формами по критерию Хотеллинга достоверны ($P < 0.0001$). Достоверных различий между внутригрупповыми ковариационными матрицами этих двух форм не было (М-статистика, $P = 0.134$). 95%-ные доверительные интервалы перекрываются, правильно классифицируются только 90% особей. Большинство ошибочно классифицируемых особей (5 из 7) пойманы на центральном Копетдаге. Будучи исключенными из обучающих выборок, эти экземпляры оказываются в пределах зоны перекрывания доверительных интервалов (т.е. могут принадлежать как к одной, так и к другой группе). Поэтому пока нет возможности решить, является ли ошибка при их классификации результатом отсутствия однородности выборок, следствием ограниченной гибридизации или просто свидетельством исходной близости форм.

Перекрывание доверительных интервалов мешает однозначной классификации экземпляров

Таблица 5. Коэффициенты оптимальных дискриминантных функций (стандартизованные) для разделения хромосомных форм *Calomyscus* из Туркмении

Признак	Хромосомные формы		
	$2n = 44B/2л = 30$	$2л = 44A/2л = 30$	$2л = 44A/2л = 44B$
<i>nas1</i>	0.247779	0.467278	-
<i>nas2</i>	-0.35337	-	-
<i>io</i>	0.33859	0.488934	0.48553
<i>zyg</i>	-	-0.68524	0.652206
<i>nc\</i>	-	0.294368	-
<i>mlco</i>	0.474665	0.70728	-0.4218
<i>m\m\</i>	-	-	-0.39171
<i>pa</i>	-	-	-0.27658
<i>mac</i>	-0.65005	-	-0.57384
<i>infi</i>	-0.58039	-	-0.46282
<i>mo</i>	0.347958	0.56317	-0.29336
<i>mpf</i>	0.386545	-	0.585484
<i>bu</i>	-0.23129	-0.40577	0.45393
<i>mand</i>	-	0.492906	-0.20333
<i>rost</i>	-0.20627	-	-0.4063
<i>nc2</i>	-	-	-0.43904

из отдельных географических точек в Туркмении, не включенных а priori в эти группы. Однако, предположив отсутствие иных форм на северном склоне Копетдага, можно уверенно отнести экземпляры из Арпаклена и ущелья Иол-Дере (окрестности Кара-Калы) к 30-хромосомной форме, и, с несколько большей осторожностью, приписать к ней же хомячка с перевала Гаудан, а к восточнокопетдагской форме - экземпляр из Бахарденской пещеры.

Очевидно, что дискриминантная функция, включающая 10 переменных (при необходимости помимо этого делать поправку на размер) едва ли применима практически. Задав более жесткие условия отбора переменных, мы можем получить функцию более простого вида, хотя и с пониженной разрешающей способностью. В данном случае компромиссное решение было достигнуто при сокращении числа признаков до четырех. Округлив полученные коэффициенты, можно прийти к приближенной формуле:

$$\ln[io] + 2\ln[mlc0] - \ln[infi] - \ln[mac].$$

При вычислениях на основе этого выражения можно использовать исходные (не трансформированные для устранения влияния размера) промеры, так как получаемая величина не коррелирует в пределах какой либо из групп с показателем размера $\ln[0p]$. Хотя распределение этого индекса внутри групп оказывается более дисперс-

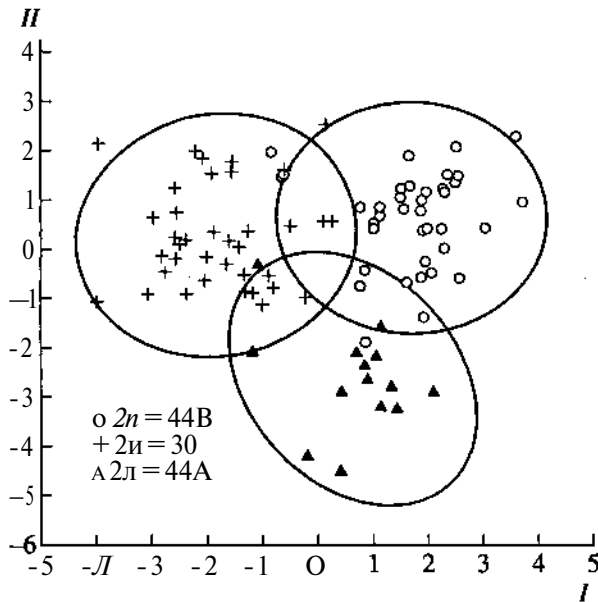


Рис. 5. Положение экземпляров, принадлежащих трем туркменским хромосомным формам в пространстве канонических функций. Обозначены границы ожидаемых 95%-ных интервалов. Для вычисления канонических функций использованы данные только по хомячкам, пойманым в Туркмении; хорасанская форма *Calomyscus* в восточнокопетдагскую не включена.

ным, число ошибок при классификации а posteriori почти не увеличивается: неверно классифицируются 5 (из 38) экз. восточнокопетдагской формы и 3 (из 39) западнокопетдагской (около 10% в среднем). Средние значения и стандартные отклонения упрощенной дискриминантной функции для формы с кариотипом $2n = 44B$ и $2n = 30$ равны 3.0504 ± 0.0670 и 2.8828 ± 0.0633 , соответственно. Если вычисленное значение для определяемого экземпляра *Calomyscus* меньше 2.97, то его следует отнести к западнокопетдагской форме, а если больше - к восточнокопетдагской.

Сравнение форм с кариотипами $2n = 30$ и $2n = 44A$. Доверительные интервалы для этих групп пересекаются меньше, чем в предыдущем случае. Ошибочно классифицирован был только один экземпляр с Большого Балхана. Для оптимального различения достаточно восьми переменных, наибольший относительный вклад у $mlco$, mo , zyg (табл. 5). Различия между формами достоверны ($P < 0.0001$), внутригрупповые ковариационные матрицы не различаются ($P = 0.25$).

Упрощенный вариант дискриминантной функции содержит всего четыре переменные, но требует включения дополнительной поправки на размер:

$$3\ln[zyg] + 2\ln[bi] - 11\ln[mlco] - 2\ln[mo] + 7\ln[on].$$

С помощью этого показателя были правильно классифицированы все экземпляры кроме двух (по одному от каждой формы, в среднем 4%). Среднее значение упрощенной дискриминантной функции для формы $2n = 44A$ равно 0.4789 ± 0.1715 , для формы $2n = 30$ равно 0.9461 ± 0.1510 .

Сравнение форм с кариотипами $2n = 44A$ и $2n = 44B$. Различия между этими группами также существенны ($P < 0.0001$), ошибочно классифицируются 2 экз. восточнокопетдагской формы. Для получения оптимального разделения исключены из анализа только 5 переменных, наиболее существенно влияние mac , mpf , zyg (табл. 5). Лучший из исследованных вариант сокращенной функции имел вид:

$$4\ln[i0] + \ln[mpf] - 5\ln[mac].$$

В данном случае поправка на размер не нужна, но эффективность разделения заметно снижается - ошибочно классифицируются 6 экземпляров (12%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании морфометрического анализа можно выделить как минимум пять групп популяций, три из которых относительно близки между собой и соответствуют описанным ранее из Туркмении хромосомным формам, а две другие - *C. B. grandis* и *C. urartensis* - оказались существенно отличными как от туркменских форм так и друг от друга. Как показали дополнительные исследования (Lebedev, Pavlinov, 1995), эти две формы из северного Ирана также далеки и от других представителей рода, обитающих в южном Иране, восточном Афганистане и Пакистане, и потому без сомнения заслуживают видового статуса. Наши данные позволяют также предположить, что только одна из трех хромосомных форм из Туркмении - восточнокопетдагская - может быть широко представлена на территории Ирана. Это верно в том случае, если подтвердится (отчасти подкрепляемая нашими данными) гипотеза относительно ее конспецифичности с хомячками, населяющими Хорасан.

Результаты исследования позволяют уточнить картину предположительного распределения хромосомных форм в Туркмении. Восточнокопетдагская форма доходит, судя по нашим данным, до Бахардена, западнокопетдагская - до перевала Гаудан, расположенного к югу от Ашхабада.

Необходимо признать, что использованный в работе комплекс признаков позволяет эффективно различать формы и классифицировать выборки (в том числе и небольшие по объему), но недостаточен для абсолютно надежной классификации отдельных экземпляров туркменских форм (ошибка составляет около 10%). Подобное

положение может быть объяснено как недостаточным количеством промеров и/или доступных экземпляров (прежде всего с известным кариотипом), так и сходством форм, обусловленным недавней дивергенцией и, возможно, последствиями ограниченной гибридизации. Приведенные в работе дискриминантные функции следует рассматривать в качестве предварительных, приближенных решений, требующих в дальнейшем уточнения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны М. Карлтону, Л. Хени и Г. Массеру за предоставленные для морфометрической обработки коллекционные экземпляры, хранящиеся в американских музеях. Визит в эти музеи И.Я. Павлинова был financирован Смитсоновским институтом. Ценные замечания при обсуждении представленных выше результатов были получены от Н.Н. Воронцова, А.Г. Зыкова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Н.Н., Картавцева И.В., Потапова Е.Г.*, 1979. Систематика мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Cricetidae). 1. Кариологическая дифференциация видов-двойников из Закавказья и Туркмении и обзор видов рода *Calomyscus* II Зоол. журн. Т. 58. Вып. 8. С. 1213-1222.
- Графодатский А.С., Раджабли СИ., Мейер М.Н., Маликов В.Г.*, 1989. Сравнительная цитогенетика хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 3. С. 151-157.
- Кашкаров Д.Н.*, 1925. Материалы к познанию грызунов Туркестана // Тр. Туркестанск. научн. о-ва при Среднеазиатск. ун-те. Ташкент. Вып. 2. С. 43-47.
- Мейер М.Н., Маликов В.Г.*, 1995. К вопросу о распространении, таксономическом ранге и биологии мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 7. С. 96-100.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К.*, 1995. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia. М.: Изд. МГУ. 240 с.
- Шенброт Г.И.*, 1991. Ревизия подвидовой систематики пятипалых тушканчиков рода *Allactaga* фауны СССР // Вопросы систематики, фаунистики и палеонтологии мелких млекопитающих. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 243. С. 81-109.
- Goodwin G.G.*, 1939. Five new rodents from the eastern Elburz mountains and a new race of hare from Teheran // Amer. Mus. Novit. № 1050. P. 1-5.
- Lay D.M.*, 1967. A study of the mammals of Iran resulting from the Street expedition of 1962-63 // Field: Zool. V. 54. P. 1-273.
- Lebedev V.S., Pavlinov I.J.*, 1995. A contribution to taxonomy of genus *Calomyscus* (Rodentia: Cricetidae) // Abstr. 2nd Europ. Congr. Mammal. Southampton. P. 46.
- Marcus L.*, 1993. Some aspects of multivariate statistics for morphometrics / Eds. L. Marcus et al. Contribution to morphometrics. Madrid: C.S.I.C. P. 98-130.
- Musser G.G., Carleton M.D.*, 1993. Family Muridae / Eds. D. Wilson, D. Reeder. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 2d ed. Wash.: Smiths. Inst. Press. P. 501-756.
- Rao C.R.*, 1951. An asymptotic expansion of the distribution of Wilk's criterion // Bull. Int. Stat. Inst. V. 33. № 2. P. 177-180.
- Schlitter D.A., Setzer H.W.*, 1973. New rodents (Mammalia: Cricetidae, Muridae) from Iran and Pakistan // Proc. Biol. Soc. Washington V., 85. № 14. P. 163-174.
- Thorpe R.S.*, 1976. Biometric analysis of geographic variation and racial affinities // Biol. Rev. V. 51. P. 407-452.

CRANIOMETRIC ANALYSIS OF MOUSE-LIKE HAMSTERS OF THE GENUS *CALOMYSCUS* (CRITECIDAE)

V. S. Lebedev¹, I. Ya. Pavlinov², M. N. Meyer³, V. G. Malikov³

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 117071, Russia

²Zoological Museum of Moscow State University, Moscow 103009, Russia

³Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

The multivariate discriminant analysis of data on size-corrected cranial measurements in 195 specimens of the genus *Calomyscus* from Turkmenia, northern Iran and Azerbaijan suggests grouping of 29 samples into five clusters. Three of these clusters correspond to the chromosome forms previously described from Turkmenia. The other two are *C. urartensis* from Azerbaijan and *C. bairwardi grandis* from the central Elburz mountains. Specimens from Chorassan (presumably *C. elburzensis*) appear to be similar to *Calomyscus* sp. with $In = 44$ occurring in the eastern and central Kopetdag. Discriminant functions for the forms recognized in Turkmenia are given.