

УДК 591.431.42

© 2000 г. И.Я. ПАВЛИНОВ

**ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ ЧЕРЕПА  
МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ (МАММАЛИА, РОДЕНТИА):  
СВЯЗЬ ФОРМЫ ЧЕРЕПА С ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ**

Кратко изложены основы геометрической морфометрии - нового количественного подхода к анализу разнообразия формы. С помощью этого подхода исследована дифференциация формы осевого черепа и нижней челюсти у мышевидных грызунов в выборке из 18 родов из семейств Cricetidae, Arvicolidae, Gerbillidae. Для описания формы черепа использован метод меток. Черепа сравнивались с помощью методов "совмещения растяжением" и наложением. Рассмотрена связь формы черепа с пищевой специализацией, таксономической принадлежностью, размерами тела. Осевой череп показывает более четкую связь с анализируемыми факторами, чем нижняя челюсть. Основные изменения в черепе связаны со скуловой дугой и зубным рядом, вклад слухового барабана имеет второстепенное значение. В рассмотренных семействах переход от всеядности через зерноядность к зеленоядности затрагивает одни и те же отделы осевого черепа, для нижней челюсти какие-либо общие тенденции не выявлены. В целом наиболее специфична форма черепа у полевок. Связь формы черепа с размерами тела незначительна. Полученные результаты, по видимому, свидетельствуют о том, что геометрическая морфометрия действительно выявляет различия только по форме, исключая размерный эффект.

В исследованиях морфологических объектов одна из ключевых и одновременно одна из трудно разрешимых задач - анализ разнообразия формы "в чистом виде", т.е. полностью исключая влияния "размерного фактора". Возможности стандартных количественных методов в данном случае существенно ограничены: так как названный фактор не исключается, с их помощью возможна только косвенная оценка разнообразия формы.

В настоящее время активно развивается новый количественный подход - *геометрическая морфометрия*: как полагают его разработчики, он, возможно, предлагает радикальное решение указанной задачи (Bookstein, 1991). Геометрическая морфометрия разрабатывается как особый аналитический инструмент, позволяющий исключить влияние размеров на результаты анализа формы объектов (морфологических структур). Ее математический аппарат объявляется достаточно развитым для применения в прикладных исследованиях (Bookstein, 1996). Последним, очевидно, и принадлежит решающее слово в оценке того, насколько геометрическая морфометрия действительно "революционизирует" морфологические исследования.

В настоящей статье средствами геометрической морфометрии исследуются преобразования формы черепа у некоторых мышевидных грызунов. Выбор объекта исследования обусловлен следующим. Один из доминирующих аспектов эволюции муroidей составляет переход от исходно зерноядной или всеядной пищевой специализации к зеленоядной. Он проявляется в большинстве крупных филогенетических линий этой группы (Cricetidae, Muridae, Gerbillidae, Dipodoidea), в каких-то из них становясь доминирующим (Arvicolidae). Морфологические преобразования формы черепа, связанные с этой специализацией, в целом хорошо известны. Поэтому представляется интересным

оценить, каковы могут быть результаты - как тривиальные, так и неочевидные - применения методов геометрической морфометрии для изучения разнообразия формы черепа у мышевидных грызунов.

Исходя из задач работы, а также принимая во внимание отсутствие на русском языке публикаций по содержанию геометрической морфометрии, представляется целесообразным дать самое краткое описание этого подхода, необходимое для общего понимания той биологически осмысленной информации, которая может быть заложена в нее "на входе" и извлечена "на выходе" в исследованиях подобного рода.

## О ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Несмотря на "молодость" геометрической морфометрии, уже опубликовано несколько обобщающих сводок и сборников, дающих достаточно полное представление как о его математическом аппарате, так и о технике и результатах его использования в прикладных биологических исследованиях (Bookstein, 1991, 1996; Rohlf, Bookstein, 1990; Marcus et al., 1993, 1996, Rohlf, 1996).

Ключевая задача подхода - оценить сходство-различие объектов по форме, исключая влияние различий в размерах на эту оценку. В его основе лежит концепция многомерного *пространства форм* (shape space), осями которого являются *переменные формы* (shape variables). Каждый отдельный объект (отдельная форма) представим как точку этого пространства. Оно является существенно неевклидовым, обладает (в некотором приближении) свойствами "пространства Лобачевского", т.е. представимо как выпуклая сфера, на поверхности которой распределены объекты ("*формы*"). В математическом аппарате геометрической морфометрии его называют "*кэндэлловым пространством*" в честь одного из основоположников подхода - Кендэлла (Kendall, 1984). Метрические свойства этого пространства позволяют оценивать взаимные различия объектов по форме как "*расстояния*" между ними. Совокупность всех расстояний (взаимопреобразований одних объектов в другие) описывается так называемой *прокрустовой метрикой* (Procrustes metrics), которая и задает конфигурацию пространства форм, соответствующую данной совокупности объектов. Важным является формализм плоского *тангенциального пространства* (tangent space), касательного к сферическому кендэллову пространству: он делает возможным применение стандартных количественных методов, основанных на разного рода линейных комбинациях переменных.

В общем случае метрические свойства пространства форм определяются количеством возможных взаимопревращений одних объектов в другие, каковые задаются числом исходных переменных (т.е. пространство потенциально бесконечномерно). Тем не менее по чисто математическим причинам в биометрических исследованиях это пространство остается трех- или двухмерным. В настоящее время из-за технических ограничений (Dean, 1996) чаще всего исследуются двухмерные объекты, т.е. не сами объемные морфологические структуры, а их плоскостные проекции (о возможном "псевдо-трехмерном" анализе см.: Corti et al., 1996).

Объекты геометрической морфометрии описываются совокупностью декартовых координат *меток* (landmarks) на их поверхности, а не линейными промерами. Преобразование формы в геометрической морфометрии рассматриваются как взаимные смещения заданных меток, а сравнение объектов сводится, в некотором грубом приближении, к оценке их различий по координатам меток. Исключение влияния размеров, а также сдвига и вращения исследуемых объектов достигается их *выравниванием* (alignment) относительно некоего *эталонного* (reference) объекта. Последним может быть какой-то один из исследуемых (или гипотетических) экземпляров - например, обозначающий начало онтогенетического или филогенетического ряда, или вычисленный в качестве *усредненного* (consensus) для данной выборки. Выравнивание каждого из объектов идет за счет такого его изометрического изменения, при котором между ним и эталоном минимизируется разница значений координат по всем меткам

(*прокрустов метод*) или по определенной паре меток (*метод базовой линии*). Затем выровненные объекты сравниваются между собой по форме.

В настоящее время чаще всего используются два метода сравнения. Один из них - *метод наложения* (superposition) - может быть представлен (Rohlf, 1990) как результат жесткого "вращения" одного объекта относительно другого так, чтобы минимизировать разницу между ними (оцениваемую, например, по методу наименьших квадратов). Сумма различий между ними после операции наложения дает *прокрустову дистанцию* (Procrustes distance) - специфический аналог евклидовой дистанции для пространства форм. Другой, заимствованный из теории сопротивления материалов, - *метод тонких пластин* (thin-plate spline analysis). Он основан на уподоблении двумерного объекта тонкой деформируемой пластине (Bookstein, 1990): в данном случае один объект совмещается с другим путем "растяжения/сжатия", а количественной мерой их подобия служит коэффициент "*энергии искривления*" (bending energy).

При использовании техники наложения переменными формы становятся *прокрустовы остатки* (Procrustes residuals), возникающие при "вращении" эталона относительно сравниваемых объектов: по ним и определяются координаты последних в пространстве форм. В методе тонких пластин используется техника "*совмещения растяжением*" (resistant fit), переменные называются "*деформациями*" (warps): они получаются в результате разложения матрицы коэффициентов "энергии искривления". Сначала вычисляются *главные деформации* (principal warps) как собственные вектора указанной матрицы. Затем на их основе вычисляются *частные деформации* (partial warps) как проекции сравниваемых объектов на оси, заданные главными деформациями; соответствующие значения частных деформаций рассматриваются как вклад каждого объекта в каждую из главных деформаций.

Необходимо подчеркнуть, что геометрия конкретного пространства форм изначально задается конфигурацией вычисленного (или выбранного) эталона относительно которого объекты выравниваются. Поэтому варьирование эталона меняет вычисляемые значения деформаций - т.е. геометрию пространства форм - с соответственным изменением распределения в нем сравниваемых объектов.

При определении частных деформаций вводится важный параметр  $\alpha$  со значениями в интервале  $[0,1]$ : он позволяет присваивать одинаковые (при нулевом значении) или разные (при ненулевых значениях) "веса" разным главным деформациям. Это, очевидно, отражается на геометрии анализируемого пространства форм и, следовательно, на оценке сходственных отношений между объектами (Rohlf, Slice, 1990a; Rohlf, 1993).

Собственно говоря, "воссоздание" пространства форм для анализируемого множества объектов на этом завершается. Однако использование главных и частных деформаций в исследованиях содержательного толка разработчиками метода не приветствуется ввиду невозможности непосредственной их интерпретации как "биологических переменных" (Rohlf, 1998a). Кроме того, поскольку главные (и соответственно частные) деформации не являются взаимно ортогональными, на этом этапе анализа размерность пространства форм не может быть "редуцирована" до небольшого числа переменных без существенной потери информации. Поэтому вычисляются другие (произвольные) показатели, представляющие уже непосредственный биологический интерес. Приводя к редукции размерности пространства форм, они позволяют судить о ключевых характеристиках преобразования формы - его локализации, интенсивности, взаимосвязи и др.

Наиболее употребимы *относительные деформации* (relative warps), которые вычисляются методом главных компонент на основе частных деформаций (Rohlf, 1993). В результате получается некое "вторичное" пространство форм с взаимно ортогональными осями: каждой из них приписано определенное собственное значение, убывающее от первой к последней деформациям. Существенное отличие геометрии данного пространства от ставшего уже привычным пространства главных компонент, вычисляемых по значениям линейных измерений, состоит в том, что оси в нем задаются

числом не переменных (меток), а сравниваемых форм (экземпляров). Определяемые для каждой метки "нагрузки" на относительные деформации позволяют связать компоненты изменений формы с определенными частями исследуемых объектов. Каждому экземпляру приписывается единственное значение координаты по каждой из осей: точка пересечения осей задается положением эталонной конфигурации. Таким образом, положение экземпляра в пространстве относительных деформаций отражает степень и характер (направление) его отличий от эталона, в некотором смысле - его "оригинальность" относительно последнего (и в целом для данной выборки).

Еще один способ редукции размерности пространства форм, задаваемой частными деформациями, аналогичен методу канонических корреляций. Для каждого множества объектов вычисляются взаимно ортогональные канонические переменные (вектора), которые затем попарно сравниваются между собой (первый вектор для одной структуры с первым же вектором для другой структуры, второй - со вторым и т.д.) или с другими переменными (с размерами, климатическим градиентом и т.п.). В отличие от метода относительных деформаций данный метод позволяет более строго учитывать корреляции между частными деформациями. Тем не менее вектора с первым и близкими порядковыми номерами сильно **скоррелированы** с относительными деформациями (с теми же порядковыми номерами), причем степень корреляции тем выше, чем больше значения собственных чисел каждой из них. Метод особенно эффективен при анализе связи изменчивости формы и размеров одной и той же морфологической структуры или формы нескольких разных структур.

Принципиально важно, что применение методов геометрической морфометрии никак не ограничено характером распределения переменных в исследуемой выборке. Поэтому получаемые численные показатели являются строго количественными, оценка их статистической значимости не имеет смысла. Вместе с тем возможна оценка неслучайного характера связи между переменными формы с помощью метода пермутации.

Особенностью геометрической морфометрии является возможность представления ее результатов в специфической графической форме - *деформационной решетки*, или "решетки д'Арси Томпсона", названной так в честь автора знаменитой в свое время книги "О росте и форме" (последнее издание: Thompson, 1992). Суть метода состоит в том, что на эталонный экземпляр накладывается ортогональная решетка, а изменения формы сравниваемых экземпляров отображаются как деформации этой решетки. Конфигурация последней в окрестности некоторой метки указывает на локализацию и степень различий между сравниваемыми экземплярами. Это делает конечные результаты количественного анализа хоть и неточными, но очень наглядными и легко интерпретируемыми, что авторы подхода считают одним из основных его достоинств.

Возможности использования методов геометрической морфометрии существенно расширяются за счет того, что переменные формы (например, относительные деформации) могут использоваться как "стандартные" количественные признаки. Соответственно к ним можно применять многие обычные методы многомерного анализа, в том числе статистического (дисперсионный, **дискриминантный** и т.п.). Точно так же стандартным образом можно работать с прокрустовой дистанцией, используя ее в кластерном анализе или в многомерном шкалировании.

Базовые методы геометрической морфометрии реализованы в серии компьютерных программ для DOS и Windows (16- и 32-битные версии). Они относятся к категории freeware и доступны по Интернету (адрес <http://Life.Bio.SUNYSB.edu/morph/morph.html>).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована форма черепа в выборке, включающей 18 родов (каждый представлен одним видом) 3 семейств мышевидных грызунов (табл. 1). С целью получения сопоставимых характеристик семейств по основным (с точки зрения задач исследования) характеристикам, таксоны выбирались в соответствии с их пищевой специализацией

Исследованные таксоны и их характеристики

№	Таксоны	Кодировка независимых переменных		
		семейство	трофика	размеры тела
	CRICETIDAE			
1	<i>Calomyscus mystax</i>	1	1	1
2	<i>Cricetus cricetus</i>	1	1	3
3	<i>Oryzomys palustris</i>	1	1	2
4	<i>Andinomys edax</i>	1	3	2
5	<i>Nectomys squamipes</i>	1	1	2
6	<i>Neotoma cinerea</i>	1	2	2
	ARVICOLIDAE			
7	<i>Prometheomys schaposchnikovi</i>	2	2	2
8	<i>Dicrostonyx torquatus</i>	2	3	1
9	<i>Microtus sachalinensis</i>	2	3	2
10	<i>Eolagurus luteus</i>	2	3	2
11	<i>Arvicola terrestris</i>	2	3	2
12	<i>Ondatra zibeticus</i>	2	3	3
13	<i>Lemmus sibiricus</i>	2	3	1
	GERBILLIDAE			
14	<i>Dipodillus simoni</i>	3	1	1
15	<i>Taterillus gracilis</i>	3	1	1
16	<i>Meriones vinogradovi</i>	3	2	2
17	<i>Psammomys obesus</i>	3	3	2
18	<i>Rhombomys opimus</i>	3	3	2

(всеядные, зерноядные, зеленоядные), размерными характеристиками (мелкие или крупные), некоторыми морфологическими особенностями (в частности, с мелкими или крупными слуховыми барабанами). "Модельным" объектом для анализа служила двумерная латеральная проекция осевого черепа и нижней челюсти. Их исходные изображения (достаточно точные для задач настоящего исследования) заимствованы из соответствующих сводок: для **хомяковых** - Н.Н. Воронцов (1982), для **полевковых** - И.М. Громов, И.Я. Поляков (1977), для **песчанковых** - И.Я. Павлинов и др. (1990).

Для характеристики формы использованы 21 метка на осевом черепе и 13 - на нижней челюсти (рис. 1, а), обозначенные в тексте и в таблицах порядковыми номерами с добавлением букв Ч и М соответственно. Положение точек определено следующим образом. Метки **Ч1–Ч6** равномерно распределены вдоль верхнего профиля черепа от затылочного гребня до вершины носовых костей; **Ч7** - вершина верхнего резца; **Ч8** - средняя точка верхней диастемы; **Ч9, Ч11** отмечают начало и конец верхнего зубного ряда, соответственно, **Ч10** - переднюю границу коронки второго коренного (средняя часть зубного ряда); 412, 413, 414 соответствуют передней, нижней и задней точкам тимпанальной части слухового барабана, соответственно; 415, 416 - задние точки затылочного мышелка и затылочной площадки, соответственно; **Ч17** - передняя нижняя точка массетерной площадки; **Ч18** - верхняя точка этой площадки в месте перехода ее линии в линию нижнего края скуловой дуги; 419, 420 - передняя и задняя точки скуловой кости; 421 - наиболее каудальная точка внутренней кривизны скуловой дуги; **М1** - вершина нижнего резца; **М2** - наиболее низкая точка нижней диастемы; **М3** - передняя точка жевательной поверхности первого нижнего коренного; **М4** - точка пересечения переднего края восходящей ветви с альвеолярной линией; **М5** -

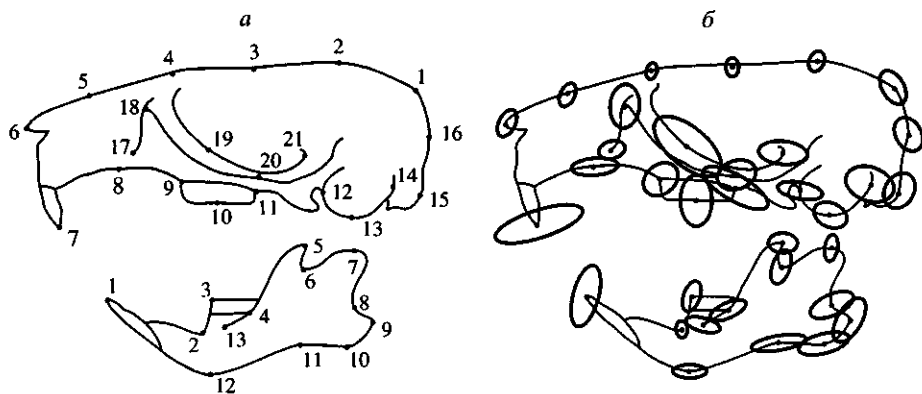


Рис. 1. Размещение меток (а) и дисперсия вокруг них (б) на "усредненном" черепе мышевидного грызуна

вершина венечного отростка; М6, М8 - передне-нижние точки верхней и задней вырезки восходящей ветви, соответственно; М7 - верхняя точка сочленовного отростка; М10, М9 - нижняя и задняя точки углового отростка, соответственно; М11 - наиболее высокая точка нижней вырезки; М12 - наиболее низкая точка углового отростка; М13 - передняя точка массетерного бугра. В расчет намеренно не принимались некоторые структуры, связанные с *ad hoc* адаптациями какой-то одной из исследованных групп и сразу "выделяющие" ее среди прочих - например, вытянутый вперед киль массетерной площадки у песчанковых. Кроме того, для одной из задач использованы средние для каждого вида величины размера тела, заимствованные из литературных источников.

Изображения черепов вводили в компьютер через планшетный сканнер. Координаты точек снимали с изображений и записывали в файл данных с помощью экранного дигитайзера TPSdig (Rohlf, 1996). Характеристики осевого черепа и нижней челюсти анализировали отдельно.

Для предварительной оценки локальной изменчивости черепа в окрестностях каждой отдельной метки (без учета корреляций между ними) использована программа GRF (Rohlf, Slice, 1990b). При вычислении относительных деформаций использована программа TPSrelw (Rohlf, 1998b), исходные координаты экземпляров нормировали относительно эталонной конфигурации с помощью прокрустового наложения, коэффициент шкалирования  $\alpha$  принимали равным 0. Вычисления предварительно проводили при включении и исключении линейной компоненты для оценки вклада последней в различия; в последующем анализе линейной компонента не учитывалась как избыточная. Для графического представления изменений формы как деформации решетки использована программа TPSspline (Rohlf, 1997). Канонический анализ связи между формой отделов черепа и размерами тела проведен с помощью программы TPSpls (Rohlf, 1998c) при тех же параметрах нормирования и шкалирования. Для количественной оценки связи переменных формы (относительных деформаций) с тремя факторами - пищевой специализацией, таксономической принадлежностью и размерами (значения факторов см. в табл. 1) применен многофакторный дисперсионный анализ с иерархической моделью взаимодействия факторов (программа MANOVA): пищевую специализацию и размеры тела принимали включенными в таксономическую принадлежность. Для количественной оценки суммарных различий между семействами по переменным формы применен полный (без отбора переменных) дискриминантный анализ. В обоих случаях использован пакет статистических программ SPSS/pc+ (версия 4.0).

**Общая характеристика различий.** В качестве предварительного анализа рассмотрим дисперсию, вычисленную методом наименьших квадратов для каждой из меток (рис. 1, б). Корреляции (соотносительные смещения) меток при этих вычислениях не учитываются, количественные характеристики дисперсий не представляются: все сводится к визуальному анализу эллипсоидов вокруг меток, размеры и форма которых интерпретируются достаточно просто. Чем больше величина эллипсоида, тем более изменчива структура в окрестностях соответствующей метки. Направление длинной оси эллипсоида указывает направление преимущественного смещения этой метки (вычисленной для эталонной конфигурации) на множестве сравниваемых объектов.

На осевом черепе наиболее изменчивым оказывается положение вершины резца (Ч7), передней части скуловой дуги (Ч19) и заднего края зубного ряда (Ч11). Первая из этих меток смещается главным образом горизонтально, что соответствует изменчивости формы резца от опистодонтного (у большинства песчанок) до проодонтного (у большинства полевок). Две последние метки смещаются диагонально вверх-вперед/вниз-назад; ориентация эллипсоидов позволяет предполагать, что эти смещения, по-видимому, согласованы. Наиболее устойчивы метки, связанные со сводом черепа (Ч2-Ч6), а также передне-нижним углом массетерной площадки (Ч17): в их окрестностях различия сводятся к случайным флуктуациям. Передне-верхний угол этой площадки (416), а также середина зубного ряда (410) испытывают преимущественно вертикальные смещения, тогда как задний корень скуловой дуги (421) и метки на контуре слухового барабана (412-414) - главным образом горизонтальные. Размах изменчивости последних точек весьма умеренный, что по крайней мере для слухового барабана весьма неожиданно. Какой-либо преимущественной ориентации эллипсоидов на всем осевом черепе не наблюдается: изменения разных его отделов ориентированы различным образом.

В нижней челюсти наиболее изменчиво также положение вершины резца. На собственно кости больше всего меняется положение углового отростка (М8-М11), тогда как положение прогиба профильной линии в области диастемы (М2), переднего края зубного ряда (М3) и вершины сочленовного отростка (М7) весьма устойчиво. Судя по ориентации эллипсоидов, разные отделы нижней челюсти претерпевают преимущественно горизонтальные смещения.

Разложение изменчивости формы на относительные деформации (в данном случае соотносительные изменения положения точек становятся ключевым параметром) дает следующие результаты (табл. 2). На первые две деформации приходится немногим более 50% всей объясненной дисперсии. Примечательны две детали распределения долей дисперсии: для осевого черепа в сравнении с нижней челюстью доля дисперсии, приходящаяся на первую деформацию, заметно выше, чем на вторую, причем исключение линейной компоненты приводит к некоторому возрастанию долей дисперсии. Оба обстоятельства служат косвенным указанием на то, что нелинейные изменения формы более резкие и локализованы более четко на осевом черепе в сравнении с нижней челюстью. Этот вывод как будто соответствует и соотношению размеров разных эллипсоидов рассеивания: в первом случае различия между наибольшими и наименьшими эллипсоидами визуальнее больше, чем во втором.

Распределение нагрузок на относительные деформации (имеет смысл сопоставление значений только в пределах каждой отдельной колонки) показывает следующее. На осевом черепе первая деформация наиболее связана с метками Ч11 и 417-419, вторая деформация - с метками 414, 415 и теми же 417-419. Таким образом, в целом наибольшим изменениям подвержена массетерная площадка и передняя часть скуловой дуги (т.е. места крепления наружной порции жевательной мышцы). Они скоррелированы (соответствующие смещения происходят согласованно) с изменениями положения, с одной стороны, заднего отдела зубного ряда, с другой - заднего края слухового барабана относительно затылочного мышелка.

Количественные характеристики (нагрузки, объясненная дисперсия, связь с факторами) первой и второй относительных деформаций (RW1, RW2) осевого черепа и нижней челюсти: общий анализ

Номер метки	Нагрузки								
	осевой череп				нижняя челюсть				
	RW1		RW2		RW1		RW2		
	X	Y	X	Y	X	Y	X	Y	
1	16,1	-28,5	27,4	-27,8	-19,2	0,2	4,0	-1,2	
2	-10,9	-0,6	-8,0	-6,8	1,1	2,3	-15,8	5,4	
3	-6,5	11,8	-19,0	11,5	23,0	4,2	-24,9	1,2	
4	-18,7	6,1	-9,4	-13,0	-33,5	3,2	-0,2	12,2	
5	-16,7	-8,0	3,2	-1,5	-12,0	36,2	24,9	20,4	
6	-25,8	-8,9	-8,2	-8,6	8,8	-41,7	-38,8	-28,9	
7	11,9	-2,7	-0,3	-1,7	7,3	-10,9	1,9	-1,7	
8	43,7	-3,9	47,2	28,0	0,2	1,2	25,6	32,9	
9	-9,7	49,3	-62,5	58,3	4,3	8,0	-29,9	-28,6	
10	47,4	-3,8	17,9	-29,9	-26,6	1,8	31,8	13,9	
11	128,9	115,2	-41,3	-4,5	39,3	1,8	-21,4	-11,6	
12	48,4	-55,3	0,6	-16,5	0,4	-1,6	-18,7	5,6	
13	21,9	-6,5	-41,1	-21,9	6,5	-5,1	61,5	-19,7	
14	-64,4	37,0	192,5	121,9					
15	30,0	-32,8	-144,6	-104,1					
16	-7,5	18,0	-7,3	39,5					
17	107,2	-21,4	-57,7	-117,0					
18	119,8	41,4	2,9	180,3					
19	44,3	92,5	128,3	-60,3					
20	6,3	-74,1	0,6	53,3					
21	25,9	27,0	-2,3	-9,5					
Доля дисперсии, %	Uni+	43,23		12,15		32,88		21,25	
	Uni-	46,07		12,57		32,61		22,58	
Значимость связи, <i>p</i>	Таксон	0,00		0,06		0,00		0,08	
	Пища	0,00		0,09		0,02		0,09	
	Размеры	0,01		0,07		0,02		0,05	

Примечание. Uni+ - с учетом линейной компоненты, Uni- - без учета линейной компоненты.

В нижней челюсти наибольшие нагрузки на первую деформацию дают метки M5, M6 и M11. Это отражает единую тенденцию соотносительного вертикального смещения веночного отростка (его вершины и основания) и горизонтального - нижней вырезки мандибулы. Во вторую деформацию с наибольшей нагрузкой входит метка M13: следовательно, горизонтальное смещение массетерного бугра почти не скоррелировано с предыдущими изменениями.

Графическое представление этих преобразований (рис. 2) в форме деформаций решетки, наложенной на эталонную конфигурацию, достаточно наглядно показывает, что конкретно происходит с черепом и челюстью по градиентам первых двух относительных деформаций.

Для осевого черепа (рис. 2, а) преобладающей тенденцией можно считать вертикальное сжатие-растяжение в области скуловой дуги и зубного ряда. Следующего порядка тенденция - вертикальные смещения верхнего угла массетерной площадки и



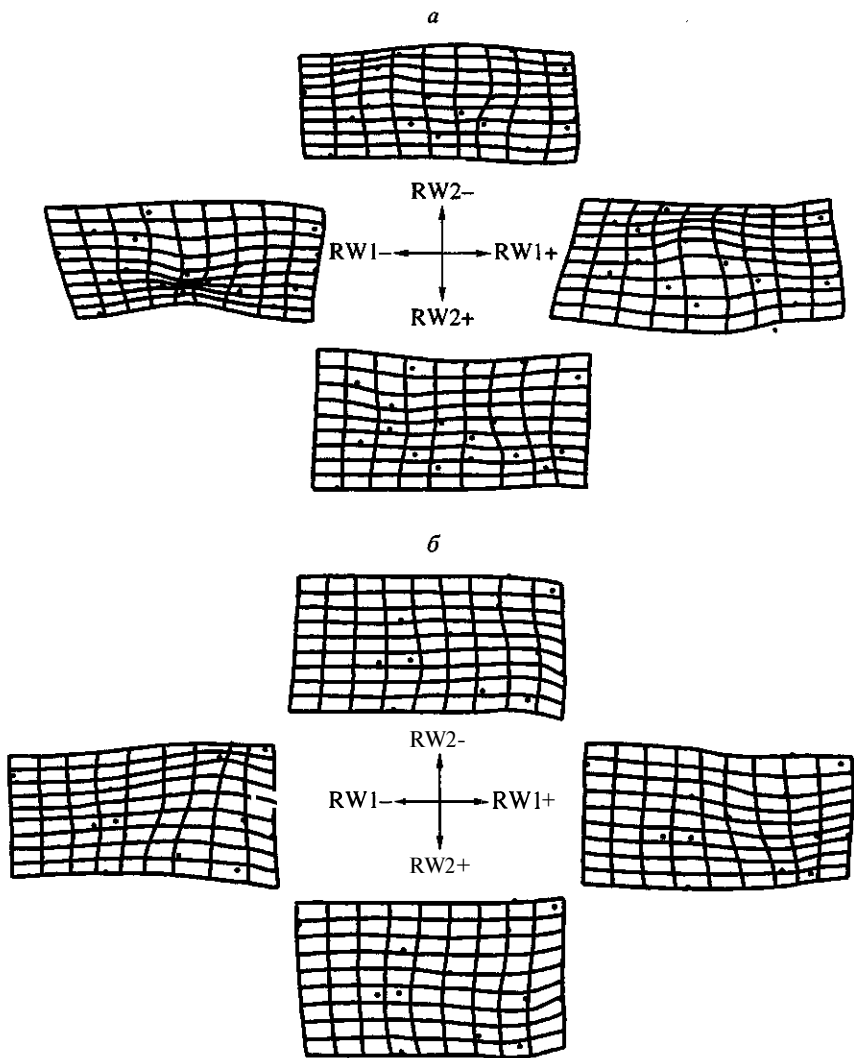


Рис. 2. Деформации ортогональной решетки, показывающие изменения формы осевого черепа (*a*) и нижней челюсти (*b*) по градиентам первой (RW1) и второй (RW2) относительных деформаций. Размещение меток, как на рис. 1, *a*. Знаки при обозначениях деформаций + и - указывают на направление изменений относительно эталонной конфигурации

горизонтальное растяжение-сжатие слухового барабана. Для нижней челюсти (рис. 2, *b*) преобладающими являются изменения в ее проксимальном отделе. Преобладающей тенденцией является сжатие-растяжение восходящей ветви в области венечного отростка и сопряженное с этим сжатие-растяжение углового отростка в области его вершины. Другой тенденцией является уже отмеченное смещение вперед массетерного бугра, согласованное с некоторыми изменениями конфигурации все того же углового отростка.

Изменения формы осевого черепа и нижней челюсти, судя по результатам канонического анализа, четко скоррелированы. Коэффициент корреляции между векторами, выделенными для каждой из структур, составляет 0,95 для первых векторов и 0,92 для вторых. На первые векторы приходится 78% суммарной ковариации осевого чере-

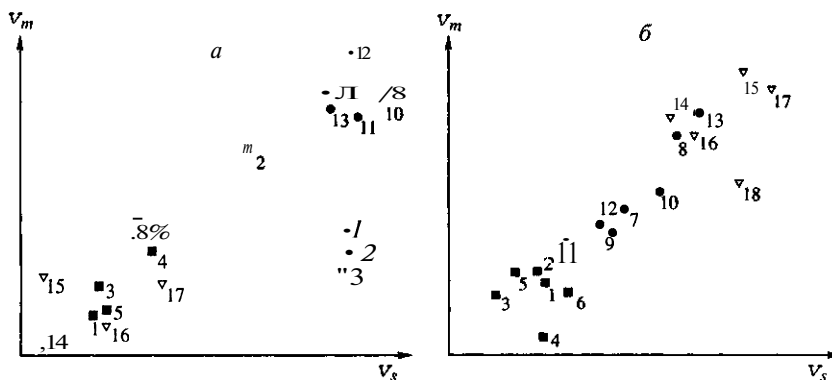


Рис. 3. Распределение таксонов грызунов в пространстве первого (а) и второго (б) канонических векторов, вычисленных для формы осевого черепа ( $V_s$ ) и нижней челюсти ( $V_m$ ). Семейства: 1 - Cricetidae, 2 - Arvicolidae, 3 - Gerbillidae. Номера родов см. в табл. 1

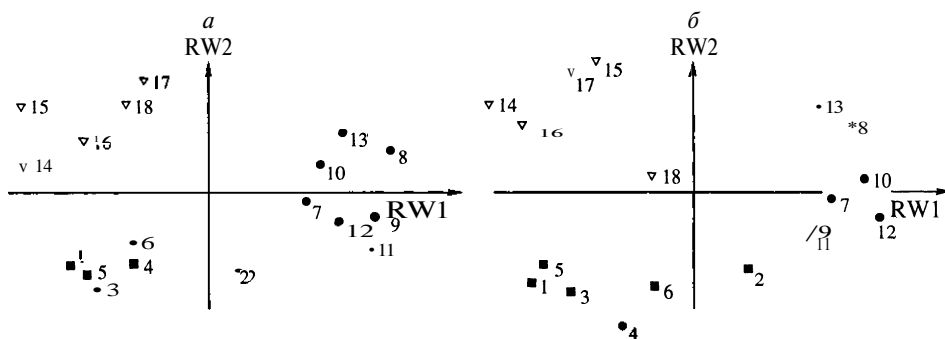


Рис. 4. Распределение таксонов грызунов в пространстве первой (RW1) и второй (RW2) относительных деформаций формы осевого черепа (а) и нижней челюсти (б). Обозначения таксонов, как на рис. 3

па и нижней челюсти, на вторые - всего 12%. Распределение таксонов в пространстве выделенных векторов (рис. 3) достаточно четко укладывается вдоль диагонали. Судя по этому распределению, первые векторы выделяют для черепа и нижней челюсти некий "полевочий морфотип": все представители семейства полевковых обособленно группируются на одном из концов распределения вдоль первого вектора, тогда как хомяки и песчанки составляют смешанную группу на другом его конце. Примечательно промежуточное (между двумя основными группами) положение в этом распределении рода *Cricetus*. В пространстве вторых векторов картина распределения родов не столь отчетлива. На одном его конце группируются все песчанки и два рода леммингов (*Dicrostonyx*, *Lemmus*); к этой группе тяготеет еще одна полевка - род *Eolagurus*. На другом конце распределения группируются остальные полевки и все хомяки.

На этом основании можно считать, что в целом изменчивость формы осевого черепа и нижней челюсти в исследованной выборке задается главным образом неким градиентом, делящем мышевидных грызунов полевков и "не-полевков". Его ключевыми характеристиками можно считать **растяжение-сжатие** черепа в области скуловой дуги и верхнего зубного ряда, растяжение восходящей ветви нижней челюсти, развитие проодонтии.

**Различия между семействами.** Распределение родов в пространстве первой и второй относительных деформаций формы черепа и нижней челюсти (см. рис. 4) в значительной мере соответствует только что отмеченным тенденциям (очевидно, в силу скорре-

Значения дистанции Махаланобиса между семействами мышевидных грызунов по форме осевого черепа (под диагональю) и нижней челюсти (над диагональю)

Семейства	Хомяковые	Полевковые	Песчанковые
Хомяковые	–	105,6	175,5
Полевковые	124,9	–	113,1
Песчанковые	309,5	490,1	–

лированности этих деформаций и векторов). Для обеих рассматриваемых структур первая (преобладающая) деформация задана градиентом "полевки–не-полевки", вторая деформация - градиентом "хомяки - песчанки".

Полученное распределение позволяет говорить о выраженной специфике надродовых таксонов по форме черепа. Различия между семействами вполне дискретны, причем по осевому черепу различия выражены более четко, чем по нижней челюсти. Судя по данным дисперсионного анализа, связь таксономической принадлежности оказывается статистически значимой (при уровне 0,01) для обеих морфологических структур только с первыми двумя деформациями. При уровне 0,05 к ним добавляется еще третья относительная деформация нижней челюсти (наибольшую нагрузку дает метки М8). Для прочих относительных деформаций уровень значимости связи превышает 0,4, т.е. фактически связи нет.

Суммарные различия по нижней челюсти наименьшие между **ХОМЯКОВЫМИ** и **ПОЛЕВКОВЫМИ**, наибольшие - между **ХОМЯКОВЫМИ** и **ПЕСЧАНКОВЫМИ** (табл. 3). По осевому черепу различия между **ХОМЯКОВЫМИ** и **ПОЛЕВКОВЫМИ** также наименьшие, а наибольшие - между **ПОЛЕВКОВЫМИ** и **ПЕСЧАНКОВЫМИ**. Такой же оказывается и структура "обобщенных" сходственных отношений по осевому черепу и нижней челюсти, определенных по совокупности относительных деформаций, выделенных для этих структур. Таким образом, между семействами **ПОЛЕВКОВЫХ** и **ПЕСЧАНКОВЫХ** различия по форме черепа в целом выражены сильнее всего.

Чтобы сделать различия между семействами нагляднее, для каждого из них по всей совокупности входящих в них родов были вычислены координаты соответствующей усредненной конфигурации. Характер изменения решетки при сопоставлении последней со средней для всей выборки конфигурацией (рис. 5, а) показывает, каковы отличия формы черепа в каждом из семейств от таковой некоего "обобщенного" мышевидного грызуна (в принципе вычисленные "эталоны" семейств можно сравнивать и попарно между собой).

У **ХОМЯКОВЫХ** (рис. 5, б) в осевом черепе более всего выражено некоторое сжатие в области скуловой дуги и зубного ряда и растяжение роstralной части. В нижней челюсти смещена дорзально вершина углового отростка, вершина массетерного гребня занимает более каудальное положение, резец поставлен более вертикально.

У **ПОЛЕВКОВЫХ** (рис. 5, в), напротив, в области скуловой дуги и зубного ряда череп растянут, сильно выражена проодонтия резца. В нижней челюсти смещена вентрально нижняя часть углового отростка, передний край восходящей ветви смещен орально, несколько растянут весь передний отдел за счет увеличения резца.

У **ПЕСЧАНКОВЫХ** (рис. 5, г) в осевом черепе сжатие в области скуловой дуги и зубного ряда выражено сильнее всего, отчетливо заметны растяжение слухового барабана и опистодонтия верхнего резца. В нижней челюсти сжат венечный отросток, опущен вниз угловой отросток, смещены вперед вершины массетерного гребня и нижнего резца.

Два рода в определенной степени "нарушают" общую картину сходственных отношений между семействами - *Rhombomys* и особенно *Cricetus* (см. рис. 4). Оба они явно

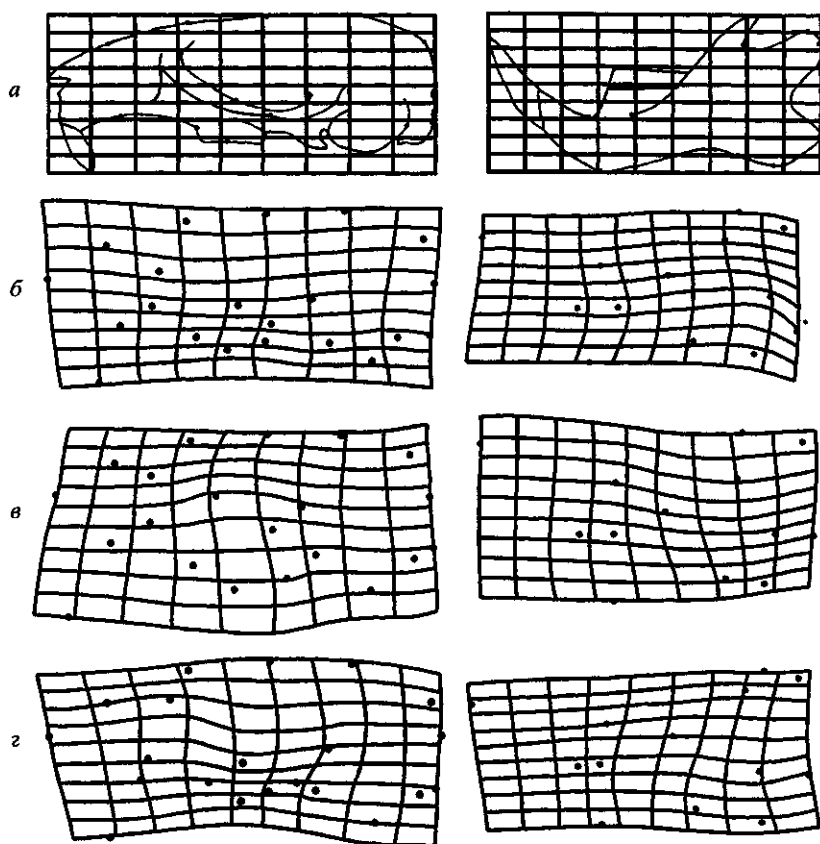


Рис. 5. Конфигурации решетки, показывающие изменения формы осевого черепа (слева) и нижней челюсти (справа) при совмещении эталонной конфигурации (а) с усредненной конфигурацией для **хомяковых** (б), **полевковых** (в) и **песчанковых** (г). Размещение меток, как на рис. 1, а

тяготеют к *Arviculidae*: большая песчанка - только по форме нижней челюсти, обыкновенный хомяк - также по форме осевого черепа.

**Связь формы черепа с пищевой специализацией.** По результатам дисперсионного анализа связь с трофикой на всем градиенте значений этого фактора значима для каждой из первых относительных деформаций (см. табл. 2). При попарном выборе значений фактора значимой **оказалась** связь тех же деформаций только при сравнении всеядных и зерноядных видов с **зеленоядными**; в прочих сравнениях связь незначима.

Для каждой из выделенных трофических групп в пределах каждого семейства (ондатра и обыкновенный хомяк исключены из анализа, чтобы снять влияние размеров, см. далее) была определена усредненная конфигурация. Вычисленные по их совокупности относительные деформации формы осевого черепа дают весьма интересную картину распределения (рис. 6, а). Все три семейства сохраняют изолированное положение, но при этом трофические группы в пределах каждого из них упорядочены сходным образом. В результате они образуют нечто вроде "параллельных рядов" изменения формы черепа. Это означает, что форма осевого черепа подвергается однотипным изменениям в рассматриваемых семействах при переходе от всеядности к зерно- и затем к зеленоядности.

Для демонстрации этих изменений с помощью деформационной решетки для **хомяковых** и **песчанковых** усредненная форма осевого черепа **зеленоядных** форм "вписана" в таковую всеядных (рис. 6, б, в). Принимая во внимание характер различий

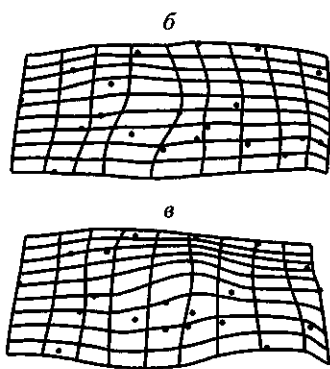
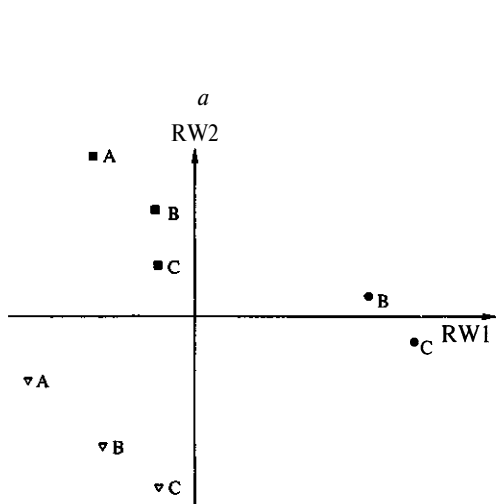


Рис. 6

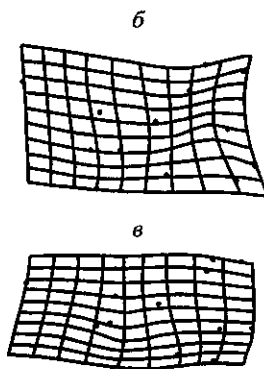
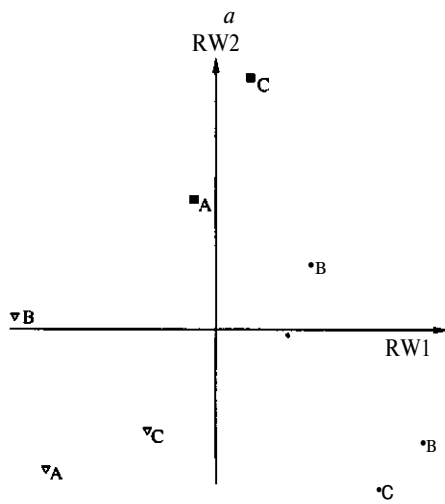


Рис. 7

Рис. 6. Распределение трофических групп (А-С) в пространстве первой (RW1) и второй (RW2) относительных деформаций усредненной формы осевого черепа (*a*) и деформации ортогональной решетки, показывающие изменения этой формы при ее совмещении у зерноядных и зеленоядных **ХОМЯКОВЫХ** (*б*) и **песчанковых** (*в*). Обозначения семейств, как на рис. 3. Трофические группы: А - всеядные, В - зерноядные, С - зеленоядные, Размещение меток, как на рис. 1, *a*

Рис. 7. Распределение трофических групп (А-С) мышевидных грызунов в пространстве первой (RW1) и второй (RW2) относительных деформаций усредненной формы нижней челюсти (*a*) и деформации ортогональной решетки, показывающие изменения этой формы при ее совмещении у зерноядных и зеленоядных **ХОМЯКОВЫХ** (*б*) и **песчанковых** (*в*). Обозначения семейств как на рис. 3. Обозначения трофических групп как на рис. 6. Размещение меток, как на рис. 1, *a*

между таксонами, вряд ли стоит удивляться тому, что и в данном случае основные преобразования формы осевого черепа связаны главным образом с растяжением в области скуловой дуги и зубного ряда. Одновременно происходит некоторое смещение вперед вершины резца. Следует отметить, что конфигурация усредненных решеток все-таки достаточно специфична для каждого из семейств.

В отличие от осевого черепа нижняя челюсть не показывает четкой связи между ее формой и пищевой специализацией (рис. 7, *a*). Этот результат достаточно неожиданный, поскольку традиционно считается, что именно мандибула в первую очередь отражает особенности питания. Тем не менее наложение усредненных конфигураций

**Влияние трофической специализации на форму осевого черепа и нижней челюсти: суммарные нагрузки (без учета оси и знака) первой и второй относительных деформаций (RW1, RW2)**

Номер метки	Осевого череп				Нижняя челюсть			
	хомяковые		песчанковые		хомяковые		песчанковые	
	RW1	RW2	RW1	RW2	RW1	RW2	RW1	RW2
1	9,7	16,6	21,9	31,8	2,6	1,9	1,9	1,9
2	5,2	9,7	10,9	4,7	8,5	19,8	29,1	22,5
3	13,7	1,6	13,3	10,1	16,3	8,6	10,3	10,6
4	16,9	24,7	24,5	31,4	14,2	5,7	4,7	17,3
5	10,6	19,1	8,9	22,2	2,8	5,1	16,6	30,7
6	8,6	7,9	4,8	17,5	9,2	3,2	12,8	19,1
7	5,5	10,5	5,2	17,8	6,8	5,4	4,7	11,0
8	15,8	21,0	14,0	116,4	25,9	6,3	13,2	13,8
9	71,7	21,8	35,1	36,8	17,1	8,0	5,3	5,4
10	21,1	43,4	22,1	64,1	19,0	6,7	9,4	19,5
И	11,2	199,6	146,1	172,4	14,0	10,3	2,3	18,1
12	12,6	20,1	12,4	33,2	5,5	8,6	7,4	4,7
13	10,3	28,4	12,7	42,3	13,1	22,9	51,9	34,9
14	28,8	29,9	74,3	55,2				
15	17,7	12,4	86,5	40,6				
16	20,7	25,9	37,1	34,4				
17	70,4	45,5	12,9	121,7				
18	56,8	61,9	36,8	32,1				
19	74,0	47,4	35,7	30,7				
20	48,1	231,2	147,8	149,1				
21	8,9	48,0	39,6	40,5				

нижней челюсти зеленоядных и всеядных форм (рис. 7, б, в) показывает, что наряду со специфичной для каждого семейства структурой решетки, по крайней мере между **хомяковыми** и **песчанковыми**, есть сходство: в обоих случаях возрастание зеленоядности затрагивает растягивание мандибулы в области зубного ряда и массетерного бугра. Эта особенность, очевидно, отражает увеличение высоты зубов и вентральное смещение мест крепления жевательной мышцы.

Распределение нагрузок на первую и вторую относительные деформации (без учета разложения по осям и знака), рассчитанных для **хомяковых** и **песчанковых** по отдельности (табл. 4), показывает следующее. В обоих таксонах наибольшие изменения осевого черепа связаны со взаимными смещениями меток **Ч11**, **Ч17** и **Ч20**; у хомяковых это дополнено смещением меток **Ч9**, **419**; у песчанок - **48** и **Ч14-Ч15**. В нижней челюсти общим для обоих семейств является смещение метки **М13**: у хомяковых можно отметить также метки **М2**, **М8**, у песчанковых - метку **М5**.

Таким образом, в изменении формы черепа при переходе от всеядности к зеленоядности отмечены как общие тенденции, свойственные всем исследованным таксонам, так и специфические для каждого из них особенности. К числу первых относится увеличение площади мест крепления жевательной мышцы (массетерная площадка, передняя часть скуловой дуги, дорзальное смещение массетерной площадки) и высоты зубного ряда. У хомяковых эта тенденция выражена более резко, чем у песчанок; у последних соответствующие изменения отчасти перекрываются разрастанием слухового барабана.

**Связь формы черепа с размерами тела.** Для всей выборки таксонов коэффициент корреляции первого вектора формы осевого черепа и нижней челюсти с длиной тела

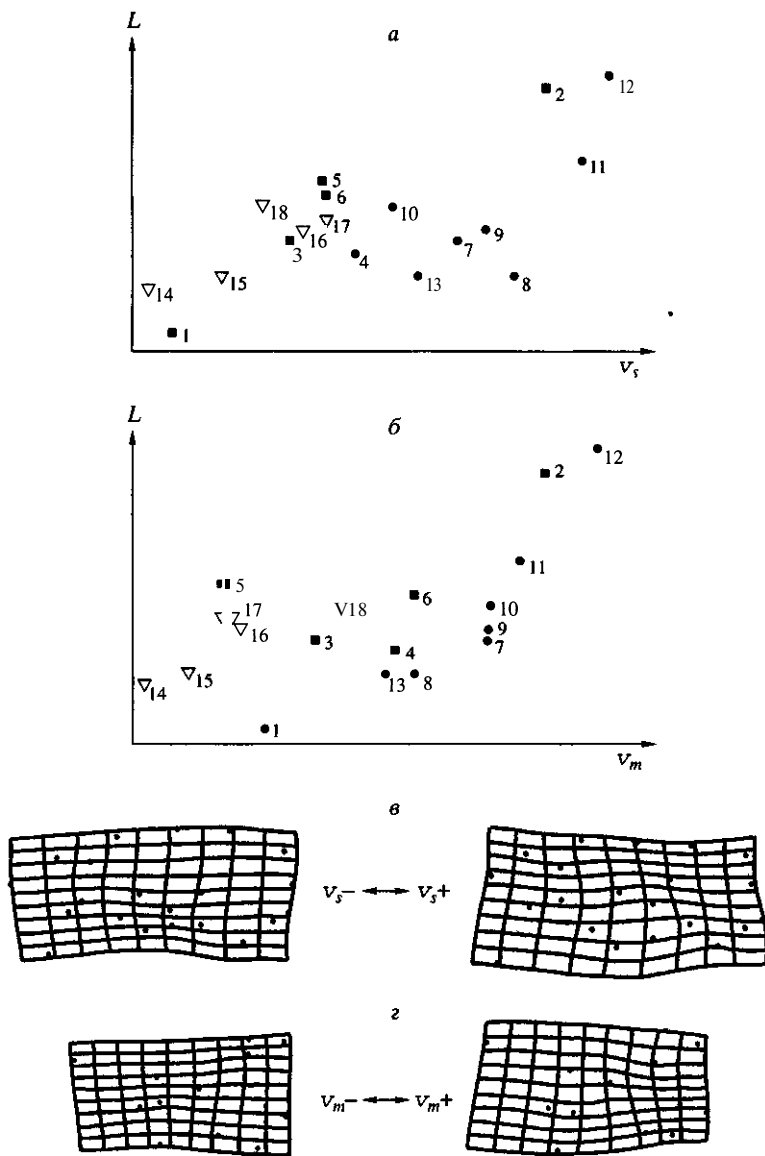


Рис. 8. Связь первого канонического вектора ( $V_s$ ,  $V_m$ ) формы осевого черепа (а) и нижней челюсти (б) с размерами тела ( $L$ ) и деформация ортогональной решетки, показывающие изменения формы осевого черепа (в) и нижней челюсти (г) по градиентам соответствующих векторов. Обозначения таксонов, как на рис. 3. Размещение меток как на рис. 1, а. Знаки при обозначениях векторов + и - указывают на направление изменений относительно эталонной конфигурации

составляет 0,62-0,67. Однако на скаттер-диаграмме (рис. 8, а, б) видно, что основной вклад в тенденцию дают два наиболее крупных грызуна - ондатра и обыкновенный хомяк. При их исключении корреляция снижается до 0,49-0,53, т.е. связь фактически отсутствует.

Сходные результаты дает дисперсионный анализ. В полной выборке таксонов уровень значимости связи длины тела с первыми двумя относительными деформациями формы осевого черепа и нижней челюсти достаточно высок (0,01-0,05). При иск-

лючении двух названных видов связь полностью отсутствует (уровень значимости около 0,9).

Изменения, описываемые первой относительной деформацией, вдоль градиента размеров показывают, что с увеличением размеров тела в осевом черепе вертикально растягивается область скуловой дуги и зубного ряда (рис. 8, в), в нижней челюсти - весь ее передний отдел от резца до массетерного бугра (рис. 8, г). Соответственно с уменьшением размеров тела указанные области сжимаются. Очевидно, этот тренд соответствует отмеченному выше градиенту "полевки-не-полевки".

Таким образом, судя по полученным данным, связь формы черепа с размерами тела в данном случае в целом выражена слабо. Основной вклад в нее дают два вида, резко выделяющиеся своими крупными размерами; в мелко- и среднеразмерном классе связь отсутствует. Следует отметить, что эта связь не соответствует традиционным представлениям (например, Мина, Клевезаль, 1976) о том, что при увеличении размеров происходит преимущественное разрастание роstralной части черепа. В рассматриваемом случае в нее вовлечены те же участки черепа, которые сильнее всего меняются в связи с зеленоядностью. Но примечательно, что отличия по форме черепа двух наиболее крупных видов от прочих, видимо, нельзя связать с особенностями питания: обыкновенный хомяк и ондатра относятся к разным трофическим группам.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

"Разложение" разнообразия формы на взаимно независимые компоненты (относительные деформации) позволяет выявлять, с одной стороны, "главные" и "второстепенные" составляющие этого разнообразия; с другой стороны, согласованные и несогласованные изменения разных отделов исследуемой структуры. В рассматриваемом случае в осевом черепе основные преобразования связаны с взаимными смещениями скуловой дуги и зубного ряда, а также вершины резца. В значительной мере независимо от этого меняется форма слухового барабана, вклад его в исследуемое разнообразие в целом меньше. В нижней челюсти такими преобладающими и относительно автономными составляющими оказались изменения в области вечноного отростка, с одной стороны, и массетерного бугра - с другой. Принципиально сходные результаты были получены ранее и при сравнении разных родов полевок: в пределах этого семейства наибольший вклад в изменчивость формы черепа также оказалось связанным со скуловой дугой (Courant et al., 1997).

В некотором грубом приближении преобладающая составляющая этих различий делит форму черепа в исследованной выборке грызунов на "полевочий" и "не-полевочий" морфотипы. Таким образом, полевковые оказались в целом наиболее специфичны; но и между хомяковыми и песчанковыми различия дискретны. Вместе с тем в каждом из двух последних семейств есть по одному роду, форма черепа в котором явно тяготеет к "полевочьему" морфотипу. Если для *Rhombomys* это вполне понятно (большая песчанка - типичный зеленояд), то для *Cricetus* - едва ли (обыкновенный хомяк - зернояд); на этом фоне особенно примечательно, что *Andinomys* - единственный настоящий зеленояд среди исследованных хомяковых - отнюдь не обнаруживает сходства с полевыми.

Количественная оценка разнообразия формы черепа позволяет более строго оценивать факторы, на нее влияющие. Примечательно, что из трех рассмотренных факторов - таксономическая принадлежность, пищевая специализация, размерная группа - наиболее значимым оказалось влияние первого. Если учесть, что положенная в основу классификация является филогенетической, полученные результаты, возможно, косвенно указывают на то, что в исследуемом разнообразии формы черепа грызунов филогенетическая составляющая доминирует над экологической.

Что касается трофики, то, вопреки ожиданию, более четко связанными с этим фактором оказываются изменения формы осевого черепа, а не нижней челюсти.



Связь изменчивости формы черепа с размерами тела для исследованной здесь группы грызунов оказалась не только весьма слабой. Она затрагивает вовсе не те отделы черепа, которым "полагалось бы" больше всего меняться при увеличении размеров исходя из сложившихся представлений. Возможно, такой результат применения геометрической **морфометрии** - реальная демонстрация того, что данный подход действительно исключает тавтологию из анализа аллометрических зависимостей, неустраиваемую в стандартной морфометрии.

Автор признателен В.С. Лебедеву, Е.Г. Потаповой и А.Ю. Пузаченко за обсуждение изложенных материалов.

Публикация подготовлена при частичной поддержке ФЦП "Интеграция" (грант "Учебно-научный центр на Биологическом факультете МГУ" № А0084).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громов И.М., Поляков И.Я.* Полевки (Microtinae). Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III. Вып. 8. М.; Л.: Наука, 1977. 502 с.
- Воронцов Н.Н.* Низшие хомякообразные (Cricetidae). Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III. Вып. 6. М.; Л.: Наука, 1982. 449 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.Л.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г.* Песчанки мировой фауны. М.: Наука, 1990. С. 1-361.
- Bookstein F.L.* Higher order features of shape // Eds Rohlf F.J., Bookstein F.L. Proceedings of the Michigan morphometric workshop. Ann Arbor (Michigan): Univ. Michigan Mus. Zool., 1990. Spec. Publ. № 2. P. 237-250.
- Bookstein F.L.* Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. 198 p.
- Bookstein F.L.* Combining the tools of geometric morphometrics // Eds Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. Advances in morphometrics. N.Y.; L.: Plenum Press, 1996. P. 131-152.
- Corti M., Fadda C., Simson S., Nevo E.* Size and shape variation in the mandible of the fossorial rodent *Spalax ehrenbergi*: a Procrustes analysis of three dimensions // Eds Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. Advances in morphometrics. N.Y.; L.: Plenum Press, 1996. P. 303-320.
- Courant F., David B., Laurin B., Chaline J.* Quantification of cranial convergences in arviculids (Rodentia) // Biol. J. Linnean Soc. 1997. V. 62. P. 505-517.
- Dean D.* Three-dimensional data capture and visualization // Eds Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. Advances in morphometrics. N.Y.; L.: Plenum Press, 1996. P. 53-70.
- Kendall D.G.* Shape-manifolds, procrustean metrics and complex projective spaces // Bull. London Mat. Soc. 1984. V. 16. № 1. P. 81-121.
- Marcus L.F., Bello E., Garcia-Valdecasas A.* (eds). Contributions to morphometrics. Madrid: C.S.C.I., 1993. 264 p.
- Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D.* (eds). Advances in morphometrics. N.Y., L.: Plenum Press, 1996. 587 p.
- Rohlf F.J.* Rotational fit (Procrustes) methods // Eds Rohlf F.J., Bookstein F.L. Proceedings of the Michigan morphometric workshop. Ann Arbor (Michigan): Univ. Michigan Mus. Zool. Spec. Publ. № 2. 1990. P. 227-236.
- Rohlf F.J.* Relative warps analysis and example of its application to mosquito wings // Eds Marcus L.F., Bello E., Garcia-Valdecasas A. Contributions to morphometrics. Madrid: C.S.C.I., 1993. P. 131-160.
- Rohlf F.J.* TPSdigi. Version 1.11. N.Y.: State University at Stony Brook, 1996. (program).
- Rohlf F.J.* TPSspline: Thin-Plate Spline. Version 1.15. N.Y.: State University at Stony Brook, 1997. (program).
- Rohlf F.J.* On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // Syst. Biol. 1998a. V. 47. № 1. P. 147-158.
- Rohlf F.J.* TPSrelw: Relative warps. Version 1.18. N.Y.: State University at Stony Brook, 1998b. (program).

- Rohlf F.J. TPSpl. Version 1.05. N.Y.: State University at Stony Brook, 1998c. (program).  
Rohlf F.J., Bookstein F.L. (eds.). Proceedings of the Michigan morphometric workshop // Ann Arbor (Michigan): Univ. Michigan Mus. Zool. 1990. Spec. publ. № 2. 380 p.  
Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Zool. 1990a. V. 39. № 1. P. 40–59.  
Rohlf F.J., Slice D. GRF: a program for generalized rotational fitting. N.Y.: State University at Stony Brook, 1990b. (program)  
Thompson d'Arcy W. On growth and form. N.Y.: Dover Publ., 1992. 1116 p.

Зоологический музей МГУ  
103009 Москва, ул. Б. Никитская, 6  
e-mail: pvl@2.zoomus.bio.msu.ru

Поступила в редакцию  
1.1.2000

**I.Ya. PAVLINOV**

**GEOMETRIC MORPHOMETRICS OF THE SKULL OF SOME MUROID  
RODENTS  
(MAMMALIA, RODENTIA): RELATION OF THE SKULL SHAPE TO  
TROPIC SPECIALIZATION**

*Zoological Museum of Moscow M.V. Lomonosov State University,  
Bol'shaia Nikitskaia ul. 6, Moscow 103009, Russia*

e-mail: pvl@2.zoomus.bio.msu.ru

Presented is a brief overview of basic principles and notions of geometric morphometrics, a new approach to quantitative analysis of shape variations. This approach is applied to analysis of variation of the skull shape in the sample of 18 muroid genera belonging to the families Cricetidae, Arvicolidae and Gerbillidae. The skull shape is described by landmarks, and skulls are compared by resistant fit and superimposition methods. Under consideration is relation of skull shape to the trophic specialization, to family belonging, and to body size. Axial skull reveals more conspicuous relation to each of the factor analyzed as compared to mandible. Zygomatic region and tooth row are most differentiable, while change of auditory bulla is of secondary effect. Transition from omnivorous through granivorous to grass-eating specialization involves the same trend in each of the family studied in the case of axial skull but not of mandible. Most dependent of trophic specialization appeared to be shape of axial skull rather than of mandible. Arvicolines are most specific in respect to the skull shape. Shape to size relation, although rather slight, also involves the same zygomatic-dental region. The results obtained indicate probably that geometric morphometrics does reveal variations in the skull shape that are free of the size effect.