

УДК 599.323.43

ДИСКРИМИНАЦІЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК (*MICROTUS (SUPERSPECIES ARVALIS)* (PALLAS 1778) И *MICROTUS LEVIS* (MILLER, 1908) ПО КРАНИОМЕТРИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ НА МАТЕРИАЛАХ ИЗ УКРАИНЫ

Лашкова Е. И., Рашевская А. В., Межжерин С. В.

*Дискримінація видів-двійників звичайних полівок (*Microtus (superspecies arvalis)* (Pallas 1778) і *Microtus levis* (Miller, 1908) по краніометричні ознаками на матеріалах з України - Лашкова Є. І., Рашевская А. В., Межжерин С. В. - Дискримінаційний аналіз, проведений за 10 стандартними краніометричними ознаками, трьох видів сірих полівок *M. levis*, *M. arvalis* та *M. obscurus* популяцій України, що утворюють надвидову групу, підтвердив, що в цьому видому комплексі неможливо досягти 100% рівня діагностики. При цьому генетично більш відокремлений вид *M. levis* дискримінується від двох інших в різновіковій вибірці на рівні 81%, а у вибірці тільки дорослих особин на 90%. Дискримінація більш близьких видів *M. arvalis* і *M. obscurus* була нижчою і склала для взролих особин 72% і 83%. Все це підтверджує, що для окремих видових комплексів мишоподібних гризунів цілком прийнятним буде визначення "криптичні види".*

Ключові слова: види-двійники, *Microtus (superspecies arvalis)*, краніометричні діагностика, видова належність

Адреса: Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН, вул. Б. Хмельницького 15, 01030, Київ, Україна

*Discrimination of sibling species of common voles *Microtus (superspecies arvalis)* (Pallas 1778) and *Microtus levis* (Miller, 1908) based on craniometric traits from Ukrainian specimens – Lashkova E.I., Rashevskaya A.V., Mezherin S.V. – Discriminant analysis was carried on 10 standard craniometric traits of three species of common voles from Ukrainian populations of *M. levis*, *M. arvalis*, *M. obscurus*, which form superspecies group. It showed that in this group it is not possible to reach 100% in diagnosis. Meanwhile *M. levis* that is more genetically distinct has a discrimination level of 81% in multiage sample set, and 90% only in adult samples. Level of discrimination of closer species *M. arvalis* and *M. obscurus* was lower (72% and 83% for adult specimens). It proves that for some species groups of rodents it is possible to use definition "cryptic species".*

Key words: sibling species, *Microtus levis (superspecies arvalis)*, craniometrical diagnostics, skull features, species identification

Address. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, Kchmelnitskogo str. 15, 01030, Kiev, Ukraine

Введение

Одним из вопросов эволюционной таксономии, окончательный ответ на который до сих пор не получен, можно сформулировать следующим образом: действительно, ли существуют так называемые виды-двойники или, как их еще называют, криптические виды. По определению (Майр, 1968) виды-двойники – это репродуктивно изолированные таксономические сущности, отличающиеся генетически (фиксациями альтернативных аллелей или кариотипами), но фенотипически настолько схожие, что определение отдельных особей по внешним признакам может быть проведено с относительно той или иной степени достоверности, при которой всегда существует часть неопределяемых или неправильно определенных особей. Среди грызунов фауны Украины есть несколько видовых комплексов, которых с той или иной степенью приближения можно назвать криптическими

(Межжерин, Лашкова, 2013): домовые мыши *Mus*, лесные мыши *Sylvaemus* и группа обыкновенных полевок *Microtus (superspecies arvalis)*. Последняя в фауне Украины представлена тремя видами с разной степенью генетической дивергенции (Межжерин и др., 1993), а потому по таксономическому статусу их нельзя считать однозначными (Малыгин, 1983). Обыкновенная *Microtus arvalis* и восточноевропейская *M. levis* (= *M. epiroticus*, *M. rossiaemeridionalis*, *M. subarvalis*) полевки, отличаются как по числу хромосом, так и на уровне аллозимов. Это симпатрические репродуктивно изолированные виды, ареалы которых достаточно широко перекрываются. В Украине зона интерградации их ареалов проходит с северо-востока на юго-запад, в общем совпадая с руслом Днепра, только на востоке и западе Украины представлены

однородные поселения *M. arvalis* и *M. levis* соответственно (Загороднюк, Тесленко, 1986; Тесленко, Загороднюк, 1986). Что касается алтайской полевки *M. obscurus* Eversmann, 1840, то это вариант *M. arvalis*. Неслучайно, что алтайская полевка кариологически и генетически гораздо больше похожа на обыкновенную полевку, более того, в местах парapatрии она может гибридизировать с этим видом (Баскевич и др., 2012). В Украине она представлена только в Горном Крыму. Поэтому последние два вида целесообразно рассматривать как единый надвид *M. (superspecies arvalis)*.

До сих пор было установлено, что на 100% идентифицировать особей этих трех видов можно, но только проводя кариотипирование или электрофоретическое исследование (Загороднюк, 1991; Малыгин, ; Тесленко, 1986; Межжерин и др., 1994). Надежные морфологические критерии для разграничения видов на индивидуальном уровне до сих пор не разработаны, хотя такие попытки предпринимались неоднократно (Малыгин, 1983; Тесленко, 1986; Песков и др., 1997; Загороднюк, 2008; Миронова, 2011; Zagorodnjuk et al, 1991; Masing, 1999; Okulova, Baskevich, 2007 и др.).

Несмотря на то, что по количественным признакам между видами этой группы полевок хиатусы отсутствуют, наличие достоверных отличий средних значений по ряду признаков дает надежду на построение результативной дискриминантной функции по комплексу признаков.

В.М. Малыгин и Т.М. Пантелейчук Сантуш Луиш (1996) разработали дискриминантные функции для пары восточноевропейская и обыкновенная+алтайская полевки. На практике они дали до 80% правильных определений. В.Н. Песков с соавторами (1997), анализируя также несколько промеров черепа, достигали дискриминации по взрослым экземплярам на уровне от 72 до 96%, при этом анализируя отдельно самцов и самок, и разные возрастные группы. Т. А. Мироновой (2011) удалось провести разделение *M. levis* от комплекса *arvalis* и *obscurus* на уровне 96%, а *M. arvalis* и *M. obscurus* – 83%.

Две модификации многомерной дискриминации с использованием четырех признаков для полевок разных частей ареалов разработаны группой авторов (Markov, Kocheva, 2007; Markov et al., 2009). У авторов этой разработки получалось со 100%-ной вероятностью диагностировать два вида. Поскольку авторы описывают свои модели, как применимые (одну) для всей территории Европы и (другую) даже Евразии, мы решили именно их проверить на эффективность для коллекции черепов с территории Украины.

Еще одна попытка дискриминировать эти виды со 100% вероятностью удалась другим исследователям (Окулова и др., 2005). Они построили дис-

криминантные уравнения по 4-10 промерам черепа. Правда, количество черепов было небольшим и сами авторы делают оговорку о предварительности этих уравнений.

Однако, учитывая наличие географической изменчивости у изучаемых видов, можно предположить, что использование таких уравнений будет ограничено, и для каждого региона необходим свой алгоритм дискриминации. Целью работы было исследовать возможность видовой идентификации вышеуказанных трех видов полевок на основе дискриминантных функций, построенных по краниометрическим признакам, для популяций с территории Украины.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили черепа полевок из фонда отдела популяционной экологии Института зоологии НАНУ, а также собранные одним из авторов с Юго-Запада Украины. Всего проанализировано 162 черепа особей разного возраста, в том числе: 73 *M. levis*, 62 *M. arvalis* и 27 *M. obscurus*. Для анализа отобраны только черепа полевок, чья видовая принадлежность была ранее определена путем кариотипирования или электрофорезом белков (И. Загороднюком и С. Тесленко). Исключение составили особи *M. obscurus*, которые собраны из мест, в которых другие виды этого комплекса не обитают.

Промеры черепа были сняты с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Использованы 10 промеров: (1) кондобазальная длина черепа, (2) скуловая ширина, (3) длина диастемы, (4) альвеолярная длина верхнего ряда коренных зубов, (5) расстояние между наружными краями верхних первых моляров, (6) длина и (7) ширина резцовых отверстий, (8) высота черепа с мастоидными выростами, (9) высота черепа в области слуховых барабанов, (10) высота черепа без слуховых барабанов.

Относительный возраст определен по степени структурированности черепа с учетом рекомендаций Н.В. Башениной (1953) и Ю. Э. Кропачевой и др. (2013). Выделены пять возрастных групп: ювенильные (1), полувзрослые (2), взрослые (3), старые (4), очень старые (5). Для анализа общих параметров изменчивости были взяты все особи, кроме ювенильных. Для оценки влияния возраста на точность определения вида, были сопоставлены результаты идентификации, полученные для разных возрастных групп.

Для дискриминации особей разных видов использованы стандартные статистические методы, прежде всего дискриминантный анализ (Афифи, Эйзен, 1982). С этой целью были построены модели дискриминантного анализа разных комбинаций признаков для трех видов. Выбор наилучшей комбинации признаков для построения работающего алгоритма идентификации был проведен с помощью шаговой

процедуры (метод включения). Для визуализации результатов был использован канонический анализ.

Методика использования классификационных функций описана ранее (Лашкова, Дзеве́рин, 2002).

Результаты

Дискриминатный анализ, проведенный как для всех возрастных групп вместе, так и отдельных групп, показывает, что разделение особей трех видов по совокупности краниометрических признаков, хотя и весьма существенно, но ни в одном из случаев не достигает 100% (табл. 1), что наглядно подтверждает канонический анализ (рис. 1-2).

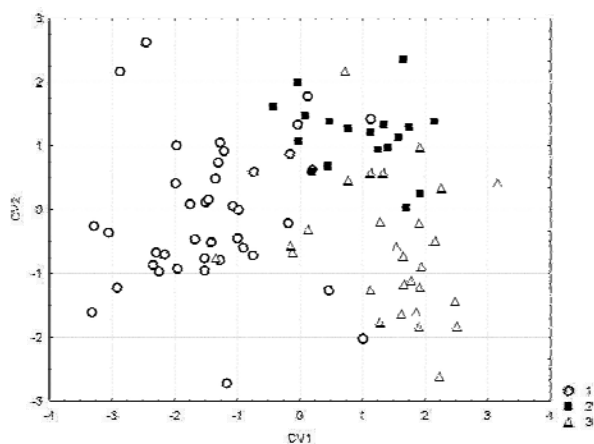


Рис. 1. Распределение особей трех видов в пространстве двух канонических переменных (схема построена для особей всех возрастов; 1 - *M. levis*, 2 - *M. arvalis*, 3 - *M. obscurus*).

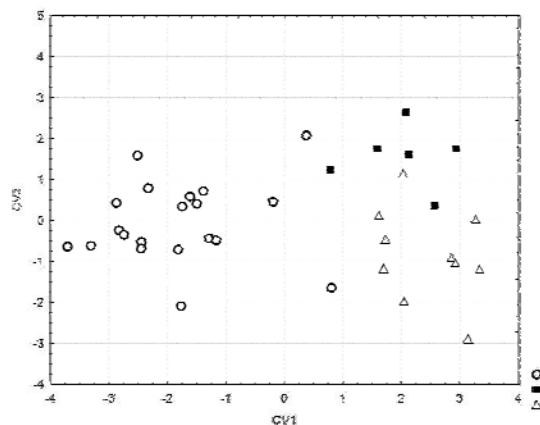


Рис. 2. Распределение особей трех видов в пространстве двух канонических переменных (схема построена для особей 4 и 5 возрастных групп)

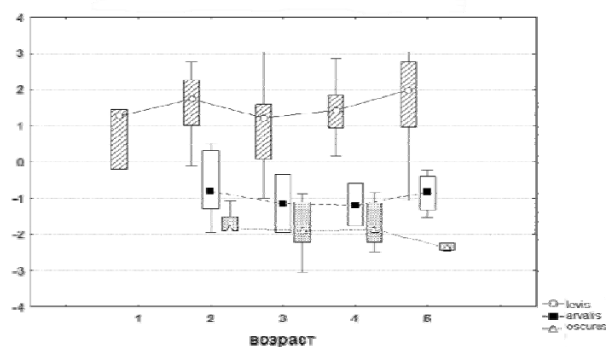


Рис. 3. Межвидовые различия по первой канонической переменной (CV1). Ось абсцис – возрастные группы, ось ординат – значения первой канонической переменной.

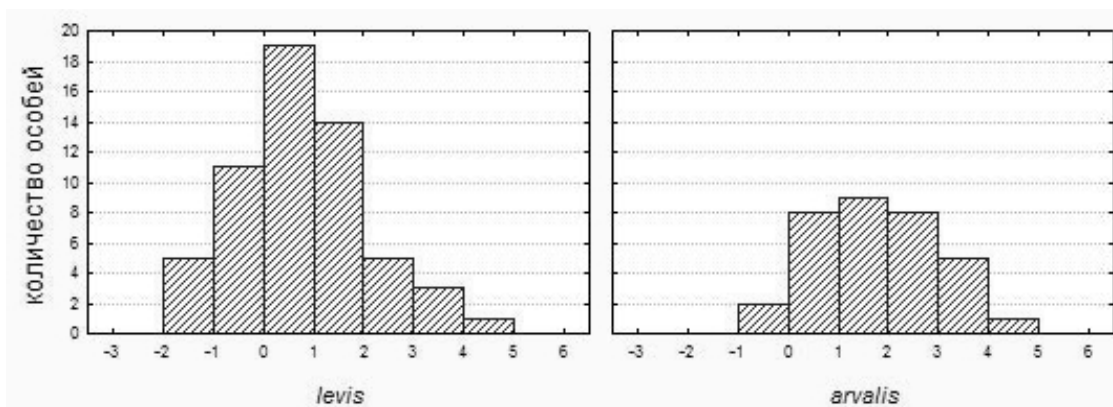


Рис. 4. Распределение особей двух видов по значениям дискриминантной функции Y1 по Markov, Kocheva, (2007).

Таблица 1. Процент правильно определенных особей трех видов полевок по результатам дискриминантного анализа с использованием 10, 7 и 5 краниометрических признаков

	10 признаков		7 признаков (2, 3, 4, 6, 7, 9)		5 признаков (1, 3, 6, 7, 10)	
	1-5	3-5	1-5	3-5	1-5	3-5
возраст						
levis	85	90	90	91	81	92
arvalis	83	89	78	94	75	72
obscurus	79	88	79	94	53	83
В среднем	83	89	84	93	73	85

Таблица 2. Результаты дискриминантного анализа изучаемой выборки по 5 признакам (1, 3, 6, 7, 10 признаки) для особей 3-й-5-й возрастных групп (строки – реальная численность, столбцы – прогноз).

	%	<i>M. levis</i>	<i>M. arvalis</i>	<i>M. obscurus</i>
<i>M. levis</i>	92,4	36	2	1
<i>M. arvalis</i>	72,24	0	13	5
<i>M. obscurus</i>	83,34	0	3	15
Всего	85,34	36	18	21

Таблица 3. Коэффициенты классификационных функций для трех видов, особи 3-й – 5-й возрастных групп

Признаки/виды	<i>M. levis</i>	<i>M. arvalis</i>	<i>M. obscurus</i>
1	27,011	23,209	23,638
3	-35,384	-30,149	-29,589
6	19,693	30,595	26,134
7	73,456	57,505	48,620
10	56,072	53,976	58,334
Константа	-483,033	-445,110	-455,673

При этом можно отметить две тенденции. Первая: особи вида *M. levis* дискриминируются лучше, чем *M. arvalis* и *M. obscurus* друг от друга. И это вполне ожидаемо, если учесть, что два последних вида парapatричны и генетическая дифференциация их минимальна. Вторая: по мере ограничения возрастной изменчивости наблюдается увеличение уровня разрешающей способности метода. Вместе с тем нельзя исключить и того, что эта тенденция, выражаемая в процентах правильных случаев дискриминации, во многом искусственна и определяется уменьшением объема выборок за счет исключения особей более младших возрастных групп. Последнее подтверждает анализ межвидовых различий по первой канонической переменной, проведенный с учетом возраста (рис. 3). Несмотря на то, что восточноевропейская полевка явно отличается от двух других видов, тем не менее, надежность дискриминации с возрастом не меняется, на что указывает стабильность средних значений по первой канонической переменной по каждому из видов.

Результаты построения дискриминантных функций по различным комбинациям признаков принципиально не отличаются (табл. 1). Анализ по 10 признакам особей трех видов всех возрастов позволяет правильно идентифицировать 83 %. Хуже всего определяются особи алтайской полевки: всего 79 %. Аналогичный анализ для особей 3-5-й возрастных групп показал лучшие результаты – в среднем 89% правильно определённых особей. В итоге, основываясь на результатах пошаговой процедуры и некоторых дополнительных упрощениях, для дальнейшей работы были отобраны признаки 1, 3, 6, 7, 10. Результаты проведения дискриминантного анализа по этим пяти признакам для особей 1-й-5-й и 3-й-5-й возрастных групп представлены в табл. 2.

Для пяти признаков с наиболее отличными между видами значениями были построены классификационные функции (табл. 3), позволяющие определять видовую принадлежность особей. Методика использования таких функций подробно описана в работе (Лашкова, Дзевин, 2002). Формула функции в общем виде выглядит так:

$$Y = c_0 + c_1X + c_2X + c_3X + c_4X + c_5X,$$

Где c_0 – константа, $c_1 - c_5$ – коэффициенты классификационной функции для каждого из признаков, а $X_1 - X_5$ – значения этих признаков у данной особи. Вычислив значения трех функций для одной и той же особи, мы можем отнести эту особь к тому виду, значение классификационной функции которого оказалось наибольшим.

Результаты определения видовой принадлежности с помощью дискриминантных уравнений, предложенных Марковым с соавторами (Markov, Kocheva, 2007; Markov et al., 2009), оказались неудовлетворительными. Были проверены оба уравнения:

$Y_1 = 3.026 \times \text{высота черепа без слуховых барабанов} + 2.811 \times \text{альвеолярная длина верхнего ряда коренных зубов} - 0.470 \times \text{скуловая ширина} - 2.281 \times \text{длина резцовых отверстий} - 20,365$ (с центроидами $-1,977$ для *M. levis* и 1.135 для *M. arvalis*);

$Y_2 = 2,099 \times \text{ширина резцовых отверстий} - 3,678 \times \text{альвеолярная длина верхнего ряда коренных зубов} + 7,433 \times \text{скуловая ширина/ высота черепа без слуховых барабанов}$ (с центроидами $1,977$ для *M. levis* и $-1,135$ для *M. arvalis*).

Как видно на рис. 4, распределение особей обоих видов по значениям дискриминантной функции охватывает почти одинаковый диапазон значений. Причем, даже модальными для видов оказываются практически одинаковые значения функции. При этом обыкновенная полевка определяется правильно (центроид находится в пределах расположения модальных значений функции), а среди особей восточноевропейской полевки правильно были определены только несколько экземпляров. Результаты дискриминации по второму уравнению в целом аналогичны.

Обсуждение

Анализ межвидовых различий подтвердил значительное морфологическое сходство изучаемых видов, но в то же время позволяет утверждать, что отличия по морфологическим признакам, особенно между *A. levis* и парой *M. arvalis* - *M. obscurus*, объективно существуют. Вместе с тем хиатусов по каноническим переменным нет: некоторые особи каждого из видов оказываются более сходными с

особями других видов, чем с особями собственного вида. Это может объясняться реальным сходством морфологии этих видов, вследствие чего построить модели без хиатуса не представляется возможным. Однако нельзя исключить также ошибки определения или этикетировки.

Сравнение диагностических возможностей разных наборов признаков в нашем исследовании показало, что их эффективность колеблется от 72 до 94% правильно определенных особей. Улучшение моделей при повышении возраста анализируемых особей составило от 6 до 12 % в каждом из наборов признаков. Ранее В.Н. Песков с соавторами (1997) также показали, что наблюдается рост различий с возрастом между обыкновенной и восточноевропейской полевками, в основном по признакам имеющим продольное измерение; особенно такие различия были значимы для самок.

При анализе особей всех возрастов хуже всего идентифицируется алтайская полевка. Наглядное объяснение этому факту можно увидеть на рис. 4, где показано, что различий между обыкновенной и алтайской полевками второй и даже третьей возрастных групп нет. Также из этого рисунка можно

сделать вывод, что видовые различия по метрическим признакам с возрастом неоднозначно меняются для разных пар видов, но в целом не существенно влияют на возможность правильного видового определения.

Наиболее эффективна модель, построенная по семи признакам для старших возрастных групп (93%), а наиболее оптимальной, очевидно, будет модель по пяти признакам с 85% правильных определений.

Таким образом результаты данного исследования весьма близки к результатам, полученным другими исследователями, которые также пытались решить эту задачу.

Попытка применения дискриминантных уравнений к материалу из другой географической области, чем та, на материале из которой они разрабатывались, не удалась. Эту неудачу можно, вероятно, объяснить несколькими причинами, в том числе и различиями в измерении разными людьми; не исключены и ошибки в определении видов. Но главной проблемой является географическая изменчивость видов, которая, накладываясь на морфологическую близость видов, делает невозможной 100% видовую идентификацию.

Благодарности

Авторы признательны В.Н. Пескову и И.А. Синявской за предоставленный материал и помощь в работе, И.И. Дзеверину за помощь в статистической обработке данных.

1. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. Пер. с англ. М.: Мир, 1982. 488 с.
2. Баскевич М. И., Окулова Н. М., Потапов С. Г., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф., Сапельникова И. И., Егоров С. А., Власов А. А. Новые данные о распространении видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Зоологический журнал. - 2012. - Т. 91, № 8. - С. 994-1005
3. Башенина Н.В. Об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. - 1953. - Т. 32. Вып. 4. - С. 730-743.
4. Загороднюк И.В. Карнитипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестник зоологии. - 1991. - Вып. 1. - С. 36-45.
5. Загороднюк И.В. Систематическое положение *Microtus brevisrostris* (Rodentiformes): материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis" // Вестн. зоологии. — 1991. — Том 25, № 3. — С. 26-35
6. Загороднюк И. В., Тесленко С. В. Виды-двойники надвида *Microtus arvalis* на Украине. Сообщение I. Распространение *Microtus subarvalis* // Вестн. Зоол. — 1986. — № 3. — С. 34-40
7. Кропачева, Ю. Э. Определение относительного возраста полевки-экономки (*Microtus oeconomus*, Arvicolinae, Rodentia) по степени сформированности краниальных структур / Ю. Э. Кропачева, Е. А. Маркова, А. В. Бородин // Зоологический журнал. - 10/2013. - Том 92 N10. - С. 1280-1290.
8. Лашкова Е. И., Дзеверин И. И. Одонтометрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylviaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины // Вестник зоологии. - 2002. - Т. 36. № 3. - С. 25-33.
9. Мальгин В.М. 1983. Систематика обыкновенной полевки. М.: Наука. - 206 с.
10. Мальгин В.М., Пантелейчук Сантуш Луиш Т.М., Морфологические критерии определения голотипов таксонов // Доклады Академии наук. - Т.348, №2. - 1996. - С. 282-286.
11. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. - 598 с.
12. Межжерин С.В., Лашкова О.И. Славці України (довідник-визначник) К.: Наук. думка, 2013. - 356
13. Межжерин С.В., Зыков А.Е., Морозов-Леонов С.Ю. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок Arvicolidae Палеарктики. Серые полевки *Microtus Shcrank*, 1798, снеговые полевки *Chionomys* Miller, 1908, водяные полевки *Arvicola Lacpede*, 1799 // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 28-41.
14. Миронова Т. А. Краниологическая дифференциация геномных форм серых полевок. Автореф. дис. канд. биол. наук. - М., 2011. - 26 с.
15. Окулова Н.М., Баскевич М.И. Краниометрическая диагностика трёх близких форм обыкновенной полевки *Microtus arvalis sensu lato* // ДАН. - 2006. - Т. 412. № 3. - С. 427-730.
16. Песков В.Н., Емельянов И.Г., Тесленко С.В. Дискриминантный анализ морфологической дифференциации *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* // Вестн. зоол. - 1997. - Т.31, № 5-6. - С. 100-103.
17. Тесленко С.В. Распространение и морфо-экологическая характеристика видов-двойников обыкновенной полевки на территории Украины. Автореф. канд. биол. наук. Киев, 1986. 16 с.
18. Тесленко С.В., Загороднюк И. В. Виды-двойники надвида *Microtus arvalis* на Украине. Сообщение II. Распространение *Microtus arvalis* // Вестник зоологии. - 1986. - № 6. - С. 27-31.
19. Markov G., Kocheva M. 2007. Craniometric characteristics and differentiation of the sibling vole species *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemeridionalis*. Acta Zool. Bulg., 2007. - 59(2): 145-152.
20. Markov G., Yiğit N., Çolak E, Kocheva M. A refined method for craniometrical identification of the sibling vole species *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemeridionalis* in Europe and the Asiatic part of Turkey // North-Western Journal of Zoology. - 2009. - Vol. 5, No. 1. - P. 1-7
21. Masing M. The skull of *Microtus levis* Arvicolinae, Rodentia. // Folia Theriologica Estonica. - 1999. - 4. - P. 76-90
22. Zagorodnjuk I., Masin M., Peskov V. Põld-uruhiire teiskliigid Eestis // Eesti Loodus. - 1991. - 11. - P. 674 - 678.

Отримано: 8 липня 2014 р.

Прийнято до друку: 9 вересня 2014 р.