

УДК 599.323.4

ОДОНТОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ВИДОВ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ, *SYLVAEMUS* (MURIDAE, RODENTIA), ФАУНЫ УКРАИНЫ

Е. И. Лашкова¹, И. И. Дзеверин²

¹Национальный педагогический университет, ул. Пирогова, 9, Киев, 01030 Украина

²Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 29 октября 2001

ОдонтOMETрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины. Лашкова Е. И., Дзеверин И. И. — В результате многомерного исследования изменчивости коренных зубов разработаны методы, позволяющие идентифицировать 4 вида рода *Sylvaemus* фауны Украины. По совокупности учтенных зубных промеров надежно определяется видовая принадлежность около 80% особей в смешанной выборке лесных мышей. С уменьшением числа используемых признаков точность идентификации несколько снижается. По одонтометрическим признакам наиболее сходны *S. uralensis* и *S. arianus*. *S. sylvaticus* отличается от этих двух видов несколько больше, чем они друг от друга, а *S. flavicollis* является наиболее своеобразным видом. Предложены алгоритмы определения видовой принадлежности по различным комбинациям признаков. Они могут быть использованы для анализа ископаемого материала, а также содержимого погадок птиц и экскрементов хищных млекопитающих.

Ключевые слова: *Sylvaemus*, коренные зубы, изменчивость, идентификация видов, территория Украины.

Odontometric Variation and Species Identification of Wood Mice *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia) from Ukraine Fauna. Lashkova, E. I., Dzeverin I. I. — Techniques for identifying 4 species of *Sylvaemus* genus from Ukraine fauna have been developed as a result of multiple investigation of molar variation. Species belonging of nearly 80% specimens from pooled sample can be reliably defined using a total set of dental measurements under study. The accuracy of identification is somewhat reduced with lessening a number of characters used for identification. *S. uralensis* and *S. arianus* are the most similar with their odontometric characters. *S. sylvaticus* differs from these two species a little bit more, than they differ from each other, and *S. flavicollis* is the most original species. The algorithms of species definition using various combinations of characters are offered. They can be used for analysis of fossil material and material found in predator pellets.

Key words: *Sylvaemus*, molars, variation, species identification, territory of Ukraine.

Введение

Проблема классификации и видовой диагностики лесных мышей до настоящего времени сохраняет актуальность, несмотря на значительное число недавних исследований по систематике этого рода (Воронцов и др., 1992; Лавренченко, Лихнова, 1995; Межжерин, 1996; Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, Михайленко, 1991; Орлов и др., 1996; Reutter et al., 1999; и др.), а также проведенную ревизию (Межжерин, 1997 б). Согласно результатам этих исследований, на территории Украины обитают 4 вида рода *Sylvaemus* Ognev in Ognev et Worobiev, 1923, а именно: желтогорлая мышь — *Sylvaemus flavicollis* (Melchior, 1834), лесная мышь — *S. sylvaticus* (Linnaeus, 1758), малая мышь — *S. uralensis* (Pallas, 1811) и степная мышь — *S. arianus* (Blanford, 1881). Диагностика этих видов возможна с использованием генных маркеров (Межжерин, 1993, 1997 а), а на морфологическом уровне требует немалого опыта. Эти трудности объясняются морфологическим сходством, большой географической и индивидуальной изменчивостью, а также значительным перекрытием видовых ареалов. Все это приводит к необходимости использовать в исследовании межвидовых различий лесных мышей по морфологическим признакам многомерные статистические методы, в первую очередь дискриминантный анализ (Лавренченко, Лихнова, 1995; Reutter et al., 1999; Straeten, Straeten-Harrie, 1977).

Цель настоящей работы состояла в изучении изменчивости одонтометрических признаков лесных мышей Украины и разработке алгоритмов их использования в диагностике видов данного рода. Высокая биологическая информативность зубов, хорошая сохраняемость (в ископаемом состоянии, погадках птиц, экскрементах хищных млекопитающих), а также недостаточная изученность делает информацию об их изменчивости и диагностическом потенциале особенно ценной как для палеонтологических, так и неонтологических исследований.

Материал и методы

В работе использованы 139 черепов мышей рода *Sylvaemus*, хранящиеся в рабочей коллекции отдела эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. Среди них 17 экз. *S. uralensis* (Херсонская, Луганская, Харьковская обл.), 51 экз. *S. sylvaticus* (Черкасская, Николаевская обл.), 33 экз. *S. flavicollis* (Закарпатская, Киевская, Черкасская, Николаевская обл.), 38 экз. *S. arianus* (Херсонская обл., Республика Крым). Видовая принадлежность определена с помощью биохимического генного маркирования.

В исследовании использованы такие промеры: LM^1 , LM^2 , LM^3 — длина первого, второго и третьего верхних моляров; WM^1 , WM^2 , WM^3 — ширина первого, второго и третьего верхних моляров; LM^{123} — длина верхнего молярного ряда; LM_1 , LM_2 , LM_3 — длина первого, второго и третьего нижних моляров; WM_1 , WM_2 , WM_3 — ширина первого, второго и третьего нижних моляров; LM_{123} — длина нижнего молярного ряда. Промеры сняты с использованием окуляра-микрометра. Все измерения выполнены одним из авторов.

Для оценки возраста мышей использована переменная G, значения которой определялись принадлежностью каждой особи к одной из пяти условных групп, определенных по степени стертости зубной поверхности (Варшавский, Крылова, 1948). Выделены следующие возрастные группы (цифры в квадратных скобках обозначают соответствующую возрастную стадию по Варшавскому и Крыловой): juvenis (G=1) [1]; subadultus (G=2) [2]; adultus (G=3) [3, 4]; subsenex (G=4) [5]; senex (G=5) [6]. В данном исследовании использованы особи трех групп: subadultus, adultus и subsenex.

Общие данные о количестве исследованных особей и результаты базовой статистической обработки одонтометрических данных приведены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1. Основные статистические характеристики нижнечелюстных одонтометрических признаков лесных мышей

Table 1. Basic statistic estimates of *Sylvaemus* species mandibular characters

| Признак | Вид | Количество, экз. | Мин. значение | Макс. значение | Среднее | Станд. ошибка |
|-------------------|-----------------------|------------------|---------------|----------------|---------|---------------|
| LM ₁ | <i>S. uralensis</i> | 16 | 1,40 | 1,80 | 1,56 | 0,024 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 46 | 1,50 | 1,85 | 1,72 | 0,012 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 28 | 1,70 | 2,05 | 1,88 | 0,016 |
| | <i>S. arianus</i> | 35 | 1,55 | 1,75 | 1,64 | 0,008 |
| LM ₂ | <i>S. uralensis</i> | 16 | 1,05 | 1,25 | 1,12 | 0,012 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 46 | 1,05 | 1,35 | 1,19 | 0,009 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 28 | 1,25 | 1,45 | 1,34 | 0,009 |
| | <i>S. arianus</i> | 35 | 1,05 | 1,25 | 1,16 | 0,008 |
| LM ₃ | <i>S. uralensis</i> | 16 | 0,80 | 0,95 | 0,88 | 0,013 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 46 | 0,80 | 1,05 | 0,91 | 0,009 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 28 | 0,95 | 1,10 | 1,03 | 0,010 |
| | <i>S. arianus</i> | 35 | 0,80 | 1,00 | 0,89 | 0,008 |
| WM ₁ | <i>S. uralensis</i> | 16 | 0,90 | 1,10 | 0,99 | 0,013 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 46 | 1,00 | 1,20 | 1,09 | 0,007 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 28 | 1,05 | 1,30 | 1,17 | 0,011 |
| | <i>S. arianus</i> | 35 | 0,90 | 1,10 | 1,01 | 0,007 |
| WM ₂ | <i>S. uralensis</i> | 16 | 0,90 | 1,10 | 1,01 | 0,014 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 46 | 0,95 | 1,20 | 1,10 | 0,008 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 28 | 1,05 | 1,25 | 1,17 | 0,009 |
| | <i>S. arianus</i> | 35 | 0,95 | 1,10 | 1,03 | 0,007 |
| WM ₃ | <i>S. uralensis</i> | 16 | 0,75 | 0,95 | 0,84 | 0,012 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 46 | 0,80 | 1,00 | 0,91 | 0,007 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 28 | 0,90 | 1,05 | 0,99 | 0,007 |
| | <i>S. arianus</i> | 35 | 0,80 | 0,95 | 0,88 | 0,007 |
| LM ₁₂₃ | <i>S. uralensis</i> | 16 | 3,40 | 3,70 | 3,51 | 0,020 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 46 | 3,45 | 4,10 | 3,77 | 0,024 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 28 | 3,90 | 4,50 | 4,23 | 0,028 |
| | <i>S. arianus</i> | 35 | 3,30 | 3,80 | 3,59 | 0,018 |

Таблица 2. Основные статистические характеристики верхнечелюстных одонтометрических признаков лесных мышей

Table 2. Basic statistical estimates of *Sylvaemus* species maxillar characters

| Признак | Вид | Количество, экз. | Мин. значение | Макс. значение | Среднее | Станд. ошибка |
|-------------------|-----------------------|------------------|---------------|----------------|---------|---------------|
| LM ¹ | <i>S. uralensis</i> | 17 | 1,50 | 1,85 | 1,68 | 0,019 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 51 | 1,60 | 2,05 | 1,83 | 0,013 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 33 | 1,85 | 2,25 | 2,05 | 0,016 |
| | <i>S. arianus</i> | 38 | 1,55 | 1,90 | 1,74 | 0,011 |
| LM ² | <i>S. uralensis</i> | 17 | 1,00 | 1,25 | 1,16 | 0,015 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 51 | 1,05 | 1,35 | 1,22 | 0,009 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 33 | 1,25 | 1,45 | 1,37 | 0,009 |
| | <i>S. arianus</i> | 38 | 1,10 | 1,30 | 1,18 | 0,008 |
| LM ³ | <i>S. uralensis</i> | 17 | 0,70 | 0,95 | 0,83 | 0,016 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 51 | 0,70 | 1,00 | 0,88 | 0,010 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 33 | 0,90 | 1,15 | 1,01 | 0,010 |
| | <i>S. arianus</i> | 38 | 0,80 | 1,00 | 0,91 | 0,008 |
| WM ¹ | <i>S. uralensis</i> | 17 | 1,10 | 1,25 | 1,16 | 0,011 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 51 | 1,15 | 1,35 | 1,25 | 0,008 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 33 | 0,90 | 1,45 | 1,34 | 0,017 |
| | <i>S. arianus</i> | 38 | 1,10 | 1,30 | 1,16 | 0,008 |
| WM ² | <i>S. uralensis</i> | 17 | 1,05 | 1,15 | 1,10 | 0,007 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 51 | 1,05 | 1,25 | 1,17 | 0,007 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 33 | 1,15 | 1,40 | 1,29 | 0,010 |
| | <i>S. arianus</i> | 38 | 1,05 | 1,20 | 1,12 | 0,007 |
| WM ³ | <i>S. uralensis</i> | 17 | 0,70 | 0,90 | 0,82 | 0,014 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 51 | 0,75 | 0,95 | 0,88 | 0,007 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 33 | 0,90 | 1,05 | 0,98 | 0,007 |
| | <i>S. arianus</i> | 38 | 0,75 | 1,00 | 0,85 | 0,009 |
| LM ¹²³ | <i>S. uralensis</i> | 17 | 3,30 | 3,65 | 3,49 | 0,026 |
| | <i>S. sylvaticus</i> | 51 | 3,45 | 4,20 | 3,77 | 0,024 |
| | <i>S. flavicollis</i> | 33 | 4,00 | 4,60 | 4,25 | 0,023 |
| | <i>S. arianus</i> | 38 | 3,45 | 3,80 | 3,64 | 0,016 |

Изменчивость одонтометрических признаков исследована стандартными методами линейного дискриминантного анализа (Афифи, Эйзен, 1982). Для этого использованы те особи, у которых можно одновременно измерить все нижнечелюстные (125 экз.) или все верхнечелюстные (139 экз.) признаки. Дискриминантный анализ и разработка алгоритмов определения видовой принадлежности проведены отдельно для разных групп признаков. Построены следующие алгоритмы определения видовой принадлежности: по набору из 8 признаков (модель I); по набору промеров трех моляров без учета длины молярного ряда (модель II); по промерам 1-го и 2-го моляров (модель III), 1-го и 3-го моляров (модель IV), 2-го и 3-го моляров (модель V), 1-го моляра (модель VI), 2-го моляра (модель VII), 3-го моляра (модель VIII). Все 8 моделей построены как для нижне-, так и для верхнечелюстных признаков. Для каждой из моделей определено значение статистики Уилкса (Λ), в соответствии с которым рассчитаны статистики Фишера (F) и уровни значимости (p). Для количественного описания межвидовых различий наиболее важной представляется самая полная из моделей, то есть модель I. На ее основе построены канонические переменные, совокупность которых представляет собой наиболее экономное описание межгрупповых отличий по набору признаков. Проверка с использованием критерия согласия Пирсона (χ^2) показала, что для комплекса нижнечелюстных признаков значимыми оказались все три канонические переменные, а для комплекса верхнечелюстных признаков — только две первые канонические переменные. Первыми двумя каноническими переменными описывается примерно 97% общей дисперсии комплекса нижнечелюстных и около 99% общей дисперсии комплекса верхнечелюстных признаков. Вычислены и стандартизированы коэффициенты этих переменных, а также значения переменных, характеризующие изученные экземпляры лесных мышей. Эти данные использованы для визуализации наблюдаемых различий между видами.

Определение принадлежности отдельного экземпляра к одному из четырех видов непосредственно путем вычисления канонических переменных представляет собой достаточно громоздкую процедуру, поэтому для определения видовой принадлежности лесных мышей на основе каждой из моделей вычислены более удобные классификационные функции. Методика их использования изложена в приложении к настоящей статье.

Вычисления проведены с помощью статистического пакета «Statistica for Windows», версия 5.5 (StatSoft, Inc., 1999, США).

Результаты

Нижний ряд зубов. Данные об изменчивости одонтометрических признаков нижней челюсти в пределах видов приведены в таблице 1. Виды лесных мышей достаточно сходны по этим признакам, поэтому значения какого-либо из них сами по себе не могут быть надежным критерием определения видов. По значениям отдельного промера можно, как правило, отличить *S. flavicollis* от трех остальных видов; сами же эти виды останутся неразличимыми.

Вместе с тем 4 вида достоверно отличаются по комплексу из восьми признаков (табл. 3). Поэтому на основании данных о значениях этих признаков можно построить наборы дискриминантных функций, позволяющие определять видовую принадлежность с достаточной надежностью. Распределение изученных экземпляров в пространстве двух первых канонических переменных показано на рисунке 1. По значениям 1-й канонической переменной можно четко выделить особей *S. flavicollis* (для них характерны минимальные значения этой пере-

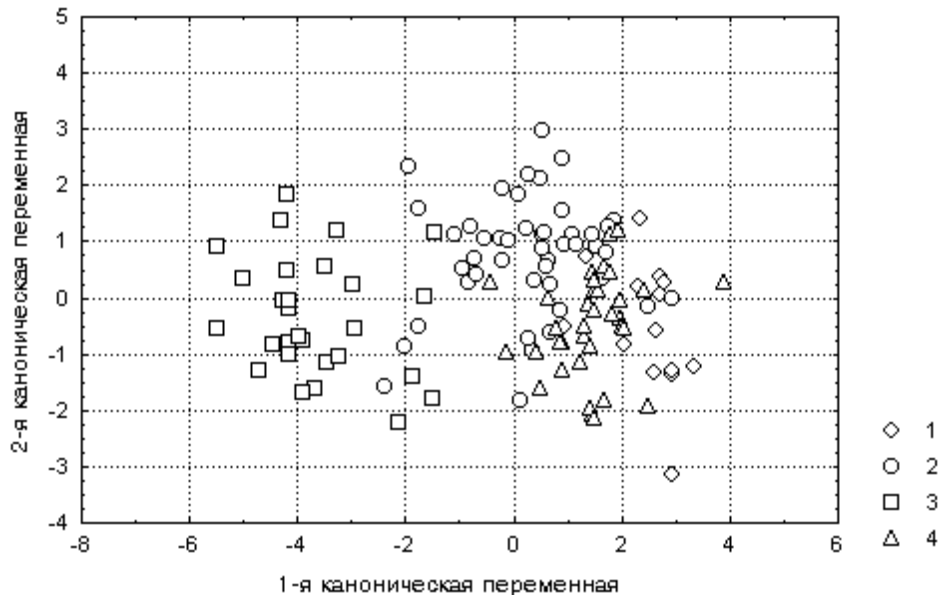


Рис. 1. Положение изученных экземпляров лесных мышей в пространстве двух первых канонических переменных, вычисленных по семи нижнечелюстным признакам с учетом возраста: 1 — *S. uralensis*; 2 — *S. sylvaticus*; 3 — *S. flavicollis*; 4 — *S. arianus*.

Fig. 1. Scatterplot of canonical scores (1st versus 2nd canonical roots) computed for *Sylvemus* specimens from 7 mandibular characters and age estimate: 1 — *S. uralensis*; 2 — *S. sylvaticus*; 3 — *S. flavicollis*; 4 — *S. arianus*.

Таблица 3. Результативность определения видовой принадлежности лесных мышей по разным наборам нижнечелюстных признаков

Table 3. Results of species identifying according to different mandibular characters sets

| Модель | Признаки | Λ | F | Степени свободы | p, % | % верных определений |
|--------|--|------|------|-----------------|-------|----------------------|
| I | G, LM ₁ , LM ₂ , LM ₃ , WM ₁ , WM ₂ , WM ₃ , LM ₁₂₃ | 0,12 | 15,0 | 24; 331 | <0,01 | 80,8 |
| II | G, LM ₁ , LM ₂ , LM ₃ , WM ₁ , WM ₂ , WM ₃ | 0,15 | 14,7 | 21; 330 | <0,01 | 78,4 |
| III | G, LM ₁ , LM ₂ , WM ₁ , WM ₂ | 0,18 | 18,4 | 15; 323 | <0,01 | 77,6 |
| IV | G, LM ₁ , LM ₃ , WM ₁ , WM ₃ | 0,20 | 17,3 | 15; 323 | <0,01 | 74,4 |
| V | G, LM ₂ , LM ₃ , WM ₂ , WM ₃ | 0,18 | 18,4 | 15; 323 | <0,01 | 76,8 |
| VI | G, LM ₁ , WM ₁ | 0,26 | 24,1 | 9; 289 | <0,01 | 71,2 |
| VII | G, LM ₂ , WM ₂ | 0,22 | 27,7 | 9; 289 | <0,01 | 70,4 |
| VIII | G, LM ₃ , WM ₃ | 0,33 | 18,7 | 9; 289 | <0,01 | 59,2 |

менной) и значительно менее четко — особей *S. sylvaticus* (средние значения). Особи *S. arianus* и *S. uralensis* неотличимы по значениям этой переменной, однако могут быть разграничены по значениям 2-й канонической переменной.

Для исследуемых комплексов признаков также вычислены классификационные функции. Дискриминантные функции, построенные по восьми признакам (модель I), позволяют правильно определять видовую принадлежность 80,8% особей из исследованной выборки, в том числе 69% особей *S. uralensis*, 76% — *S. sylvaticus*, 93% — *S. flavicollis*, 83% — *S. arianus*. Построение дискриминантных функций не по всем признакам, а только по некоторым из них не приводит к значительному ухудшению качества определения (табл. 3).

Таблица 4. Классификационные функции, построенные по нижнечелюстным признакам

Table 4. Classification functions based on mandibular characters

| Модель | Переменная или константа | Коэффициент | | | |
|-----------------|--------------------------|-------------|-----------|-----------|-----------|
| | | Функция 1 | Функция 2 | Функция 3 | Функция 4 |
| I | G | 11,200 | 12,316 | 13,870 | 12,217 |
| | LM ₁ | 27,011 | 38,228 | 35,335 | 37,312 |
| | LM ₂ | 228,011 | 237,645 | 280,220 | 244,742 |
| | LM ₃ | 26,576 | 8,019 | 19,072 | 13,271 |
| | WM ₁ | 37,532 | 50,950 | 45,565 | 25,815 |
| | WM ₂ | 7,007 | 7,664 | -26,297 | -4,228 |
| | WM ₃ | 110,744 | 132,135 | 147,145 | 141,893 |
| | LM ₁₂₃ | 116,317 | 122,842 | 145,917 | 117,173 |
| | Константа | -448,320 | -520,123 | -646,720 | -480,568 |
| II | G | 9,731 | 10,765 | 12,028 | 10,737 |
| | LM ₁ | 112,866 | 128,899 | 143,039 | 123,799 |
| | LM ₂ | 245,244 | 255,845 | 301,839 | 262,102 |
| | LM ₃ | 90,611 | 75,647 | 99,404 | 77,778 |
| | WM ₁ | 72,681 | 88,070 | 89,658 | 61,222 |
| | WM ₂ | 62,371 | 66,134 | 43,156 | 51,544 |
| | WM ₃ | 109,688 | 131,020 | 145,820 | 140,829 |
| | Константа | -392,222 | -457,555 | -558,438 | -423,641 |
| | III | G | 10,418 | 11,393 | 12,816 |
| LM ₁ | | 110,224 | 126,653 | 140,114 | 121,483 |
| LM ₂ | | 261,121 | 268,822 | 319,077 | 275,402 |
| WM ₁ | | 103,194 | 121,151 | 128,048 | 96,415 |
| WM ₂ | | 148,470 | 157,803 | 150,397 | 148,864 |
| IV | Константа | -372,419 | -438,158 | -530,169 | -402,110 |
| | G | 5,696 | 6,554 | 7,113 | 6,448 |
| | LM ₁ | 177,461 | 196,413 | 218,571 | 191,049 |
| | LM ₃ | 137,027 | 124,117 | 155,033 | 126,711 |
| | WM ₁ | 147,150 | 166,135 | 169,453 | 135,477 |
| V | WM ₃ | 126,902 | 149,427 | 152,860 | 152,864 |
| | Константа | -333,623 | -393,686 | -472,702 | -357,981 |
| | G | 10,030 | 11,125 | 12,396 | 10,993 |
| | LM ₂ | 307,172 | 327,266 | 379,984 | 327,483 |
| | LM ₃ | 84,666 | 68,837 | 91,879 | 71,330 |
| VI | WM ₂ | 164,651 | 185,515 | 171,533 | 154,335 |
| | WM ₃ | 136,920 | 163,320 | 179,751 | 166,316 |
| | Константа | -363,396 | -419,254 | -512,507 | -391,184 |
| | G | 6,192 | 7,037 | 7,683 | 6,941 |
| | LM ₁ | 196,241 | 215,960 | 240,501 | 211,028 |
| VII | WM ₁ | 254,981 | 280,232 | 295,875 | 252,108 |
| | Константа | -288,690 | -348,341 | -412,521 | -310,636 |
| | G | 10,871 | 11,924 | 13,378 | 11,814 |
| VIII | LM ₂ | 325,606 | 343,283 | 400,606 | 344,022 |
| | WM ₂ | 283,854 | 315,053 | 320,444 | 286,734 |
| | Константа | -340,077 | -394,978 | -478,541 | -365,705 |
| VIII | G | 3,936 | 4,606 | 4,947 | 4,555 |
| | LM ₃ | 163,320 | 153,432 | 186,645 | 153,515 |
| | WM ₃ | 329,637 | 375,887 | 395,077 | 356,558 |
| | Константа | -216,646 | -248,937 | -300,935 | -231,852 |

Таблица 5. Результативность определения видовой принадлежности лесных мышей по разным наборам верхнечелюстных признаков

Table 5. Results of species identifying according to different maxillar characters sets

| Модель | Признак | Λ | F | Степень свободы | P, % | % верных определений |
|--------|--|-----------|------|-----------------|-------|----------------------|
| I | G, LM ¹ , LM ² , LM ³ , WM ¹ , WM ² , WM ³ , WM ¹²³ | 0,12 | 16,3 | 24; 371 | <0,01 | 81,3 |
| II | G, LM ¹ , LM ² , LM ³ , WM ¹ , WM ² , WM ³ | 0,14 | 17,6 | 21; 370 | <0,01 | 80,6 |
| III | G, LM ¹ , LM ² , WM ¹ , WM ² | 0,18 | 20,5 | 15; 362 | <0,01 | 72,7 |
| IV | G, LM ¹ , LM ³ , WM ¹ , WM ³ | 0,17 | 22,0 | 15; 362 | <0,01 | 81,3 |
| V | G, LM ² , LM ³ , WM ² , WM ³ | 0,18 | 21,0 | 15; 362 | <0,01 | 75,5 |
| VI | G, LM ¹ , WM ¹ | 0,26 | 26,2 | 9; 323 | <0,01 | 71,9 |
| VII | G, LM ² , WM ² | 0,24 | 28,5 | 9; 323 | <0,01 | 63,3 |
| VIII | G, LM ³ , WM ³ | 0,33 | 21,1 | 9; 323 | <0,01 | 65,5 |

Видовая принадлежность может быть определена во многих случаях даже по размерам одного моляра, а тем более по размерам двух или трех моляров. Коэффициенты классификационных функций приведены в таблице 4, а рекомендации по их использованию на практике — в приложении к статье. Эти функции можно предложить для дальнейших исследований и непосредственного практического применения.

Верхний ряд зубов. Данные об изменчивости одонтометрических признаков верхней челюсти в пределах видов приведены в таблице 2. Они вполне аналогичны данным о нижнечелюстных признаках. Использование промеров отдельных верхних зубов позволяет с определенной надежностью отличать *S. flavicollis* от трех остальных видов, но не эти виды друг от друга.

Результаты дискриминантного анализа восьми признаков являются вполне достоверными (табл. 5). Распределение изученных экземпляров в пространстве первых двух канонических переменных показано на рисунке 2. 1-я каноническая переменная

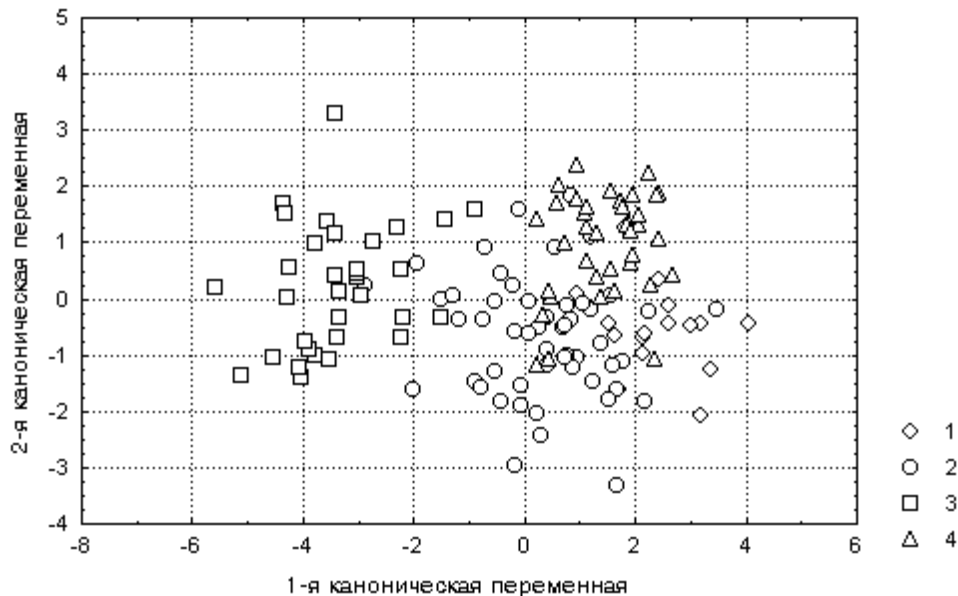


Рис. 2. Положение изученных экземпляров лесных мышей в пространстве двух первых канонических переменных, вычисленных по семи верхнечелюстным признакам с учетом возраста: 1 — *S. uralensis*; 2 — *S. sylvaticus*; 3 — *S. flavicollis*; 4 — *S. arianus*.

Fig. 2. Scatterplot of canonical scores (1st versus 2nd canonical roots) computed for *Sylvaemus* specimens from 7 maxillar characters and age estimate: 1 — *S. uralensis*; 2 — *S. sylvaticus*; 3 — *S. flavicollis*; 4 — *S. arianus*.

ническая переменная позволяет разграничить особей *S. flavicollis* (для них характерны наименьшие значения этой переменной) от *S. sylvaticus* (средние значения) и от совокупности особей *S. arianus* и *S. uralensis*. Определение 2 последних видов возможно по значениям 2-й канонической переменной.

Коэффициенты классификационных функций приведены в таблице 6. Дискриминантные функции, учитывающие вариацию и ковариацию всех изучаемых в этой статье верхнечелюстных признаков (модель I), позволяют правильно определить видовую принадлежность 81,3% особей, в том числе — 53% особей *S. uralensis*, 80% — *S. sylvaticus*, 94% — *S. flavicollis*, 84% — *S. arianus*. Как и в предыдущем случае, количество использованных переменных может быть сокращено без существенного ухудшения качества определения видовой принад-

Таблица 6. Классификационные функции, построенные по верхнечелюстным признакам

Table 6. Classification functions based on maxillar characters

| Модель | Переменная или константа | Коэффициент | | | | |
|-----------------|--------------------------|-----------------|-----------|-----------|-----------|----------|
| | | Функция 1 | Функция 2 | Функция 3 | Функция 4 | |
| I | G | 6,662 | 6,682 | 7,416 | 6,486 | |
| | LM ¹ | 12,418 | 18,559 | 26,666 | 19,943 | |
| | LM ² | 172,496 | 167,246 | 188,994 | 164,899 | |
| | LM ³ | -53,402 | -61,359 | -56,634 | -31,773 | |
| | WM ¹ | 21,602 | 25,299 | 5,827 | 9,000 | |
| | WM ² | 195,444 | 195,478 | 204,406 | 182,235 | |
| | WM ³ | 84,918 | 98,531 | 104,062 | 80,924 | |
| | LM ¹²³ | 91,179 | 103,076 | 121,304 | 99,630 | |
| | Константа | -414,406 | -470,321 | -585,203 | -433,372 | |
| II | G | 5,230 | 5,063 | 5,511 | 4,922 | |
| | LM ¹ | 78,964 | 93,788 | 115,198 | 92,656 | |
| | LM ² | 215,383 | 215,728 | 246,051 | 211,761 | |
| | LM ³ | 2,728 | 2,095 | 18,041 | 29,559 | |
| | WM ¹ | 35,938 | 41,507 | 24,901 | 24,665 | |
| | WM ² | 248,844 | 255,845 | 275,448 | 240,583 | |
| | WM ³ | 85,322 | 98,988 | 104,599 | 81,365 | |
| | Константа | -395,339 | -445,953 | -551,455 | -410,607 | |
| | III | G | 4,844 | 4,600 | 5,237 | 4,919 |
| LM ¹ | | 75,242 | 89,479 | 110,513 | 88,882 | |
| LM ² | | 236,914 | 240,451 | 275,974 | 238,764 | |
| WM ¹ | | 31,393 | 36,247 | 19,133 | 19,973 | |
| WM ² | | 290,683 | 303,961 | 332,575 | 291,185 | |
| Константа | | -388,608 | -437,017 | -539,216 | -400,837 | |
| IV | | G | 4,121 | 4,013 | 4,164 | 3,794 |
| | | LM ¹ | 146,963 | 162,981 | 191,430 | 158,843 |
| | | LM ³ | 38,138 | 37,971 | 57,947 | 64,122 |
| | WM ¹ | 106,347 | 112,960 | 104,089 | 93,315 | |
| | WM ³ | 222,440 | 238,374 | 258,501 | 214,912 | |
| | Константа | -299,802 | -347,885 | -430,079 | -319,579 | |
| | V | G | 4,997 | 4,780 | 5,021 | 4,552 |
| | | LM ² | 256,144 | 263,778 | 297,026 | 254,191 |
| | | LM ³ | 8,403 | 8,789 | 25,223 | 35,521 |
| WM ² | | 335,432 | 358,015 | 386,033 | 332,180 | |
| WM ³ | | 63,050 | 72,726 | 76,574 | 58,072 | |
| Константа | | -372,570 | -414,189 | -512,045 | -384,015 | |
| VI | | G | 3,557 | 3,370 | 3,687 | 3,607 |
| | | LM ¹ | 171,481 | 188,938 | 221,416 | 185,520 |
| | | WM ¹ | 127,230 | 135,044 | 129,738 | 116,255 |
| | Константа | -224,947 | -263,422 | -320,946 | -235,579 | |
| | VII | G | 4,785 | 4,523 | 4,966 | 4,732 |
| | | LM ² | 271,650 | 281,453 | 319,364 | 274,957 |
| | | WM ² | 364,938 | 391,703 | 427,630 | 370,016 |
| | | Константа | -368,305 | -408,610 | -503,719 | -376,868 |
| | | VIII | G | 4,320 | 4,202 | 4,207 |
| LM ³ | | | 84,405 | 88,529 | 113,012 | 110,862 |
| WM ³ | | | 271,399 | 291,921 | 317,095 | 264,577 |
| Константа | | | -154,113 | -173,599 | -220,590 | -169,343 |

лежности (табл. 5). Коэффициенты классификационных функций, построенных по различным комбинациям верхнечелюстных признаков, также, вероятно, можно предложить для практического использования и дальнейших исследований.

Обсуждение

Результаты работы свидетельствуют о том, что виды лесных мышей, распространенные на территории Украины, достаточно четко отличаются по комплексу одонтометрических признаков и могут быть непосредственно по ним идентифицированы. Впрочем, точность идентификации в этом случае, по-видимому, ниже, чем при использовании совокупности обычных экстерьерных и скелетных признаков (Лавренченко, Лихнова, 1995; Reutter et al., 1999). Верхние и нижние зубы не отличаются по характеру изменчивости и по ценности для видовой диагностики. Весьма важное значение для определения вида у лесных мышей имеет информация о возрасте особи.

Дальнейшего совершенствования моделей, вероятно, можно достичь анализом географических градиентов в изменчивости различных признаков. Ведь известно, что различным видам лесных мышей свойственны противоположные тренды географической изменчивости (Межжерин, Лашкова, 1992). Вполне возможно, что модели видовой диагностики можно улучшить путем учета пола особей. В статистические модели, разрабатываемые в настоящей статье, эти сведения включены не были, поскольку их заведомо невозможно получить, если исследуется ископаемый или погачочный материал.

Анализ одонтометрических признаков позволяет сформулировать некоторые выводы о степени сходства изучаемых видов. По совокупности одонтометрических признаков (как нижнечелюстных, так и верхнечелюстных) *S. uralensis* и *S. arianus* наиболее сходны. *S. sylvaticus* отличается от этих двух видов несколько больше, чем они друг от друга. *S. flavicollis* является наиболее своеобразным видом. Особи этого вида отличаются от особей трех остальных видов прежде всего крупными размерами. Большинство ошибочных определений, допущенных при использовании предлагаемых в этой статье алгоритмов, также касаются экземпляров *S. uralensis*, принятых за *S. arianus*, и наоборот; *S. arianus*, принятых за *S. sylvaticus*, и наоборот; *S. sylvaticus*, принятых за *S. uralensis*, и наоборот. Картины распределения ошибок сходны при определении видовой принадлежности по разным алгоритмам, а количество правильных определений неуклонно снижается с уменьшением числа используемых признаков.

Малое количество статистически значимых различий между одонтометрическими признаками означает, что на практике зачастую почти невозможно определить видовую принадлежность ископаемого материала, если он представлен только отдельными зубами (а у мышей это чаще всего бывает именно так). Но диагностика обломков челюстей с хотя бы 2–3 молярами представляется вполне возможной (во всяком случае, если речь идет об исторически недавних, плейстоценовых остатках). Что же касается более древних ископаемых остатков, то, возможно, данные, полученные при их обработке при сравнении с полученными в данной работе, позволят сделать выводы об эволюционной истории рода (и, возможно, высших таксонов), проследить пути образования отдельных видов. Таким образом, возможность идентификации видов лесных мышей по особенностям зубной системы демонстрирует перспективность использования одонтометрических признаков в дальнейших исследованиях в области систематики группы.

Благодарности

Авторы признательны С. В. Межжерину за предоставленный материал, обсуждение результатов исследования и ценные рекомендации.

Приложение

Рекомендации по использованию классификационных функций. В рамках каждой из моделей определения видовой принадлежности лесных мышей вычислены коэффициенты

4 классификационных функций. Эти функции являются оценками принадлежности особи к одному из четырех видов: функция 1 характеризует принадлежность к виду *S. uralensis*, функция 2 — к виду *S. sylvaticus*, функция 3 — к виду *S. flavicollis*, функция 4 — к виду *S. arianus*. Значение такой функции для произвольной особи можно определить, умножив значения признаков этой особи на значения соответствующих этим признакам коэффициентов функции (приведенные в табл. 4 и 6) и сложив полученные произведения:

$$y=c_0+c_1X_1+c_2X_2+\dots+c_mX_m,$$

где $C_0, C_1, C_2, \dots, C_m$ — коэффициенты классификационной функции, рассчитанной по m признакам, а X_1, X_2, \dots, X_m — значения этих признаков у данной особи. Вычислив значение четырех функций для одной и той же особи, мы можем отнести эту особь к тому виду, значение классификационной функции которого оказалось наибольшим.

Пусть, например, некий экземпляр, относящийся к роду *Sylvaemus*, характеризуется такими значениями нижнечелюстных признаков: $LM_1=1,80$; $LM_2=1,15$; $LM_3=0,95$; $WM_1=1,10$; $WM_2=1,10$; $WM_3=0,95$; $LM_{123}=3,95$; по стертости зубов данный экземпляр может быть отнесен к группе subadultus ($G=2$). Поскольку известны значения всех восьми признаков, можно использовать модель I. Коэффициенты классификационных функций приведены в таблице 4. Просуммировав значения признаков, умноженные на эти коэффициенты, получим значения классификационных функций. Например, значение функции 1 составит:

$$\begin{aligned} & -448,320+11,200\cdot 2,0+27,011\cdot 1,80+228,011\cdot 1,15+26,576\cdot 0,95+ \\ & +37,532\cdot 1,10+7,007\cdot 1,10+110,744\cdot 0,95+116,317\cdot 3,95=523,8115 \end{aligned}$$

Аналогично получим, что значение функции 2 равно 529,4588, функции 3 — 522,3491, а функции 4 — 526,4658. Наибольшим является значение функции 2, поэтому мы можем сделать вывод, что данный экземпляр относится к виду *S. sylvaticus*. Более детальные расчеты показывают, что доверительная вероятность принадлежности этого экземпляра к *S. sylvaticus* равна 0,95, к *S. arianus* — 0,05, к *S. uralensis* и *S. flavicollis* — пренебрежимо малы.

Если допустить, что у данного экземпляра сохранился только один зуб, например второй нижней моляр, то в этой ситуации можно воспользоваться моделью VII. Коэффициенты классификационных функций этой модели также приведены в таблице 4. Подсчеты показывают, что значение функции 1 равно 368,35, функции 2 — 370,20, функции 3 — 361,40, функции 4 — 368,96. Таким образом, и в этом случае можно сделать вывод, что данный экземпляр относится к виду *S. sylvaticus*.

- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. — М.: Мир, 1982. — 488 с.
- Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов. 1. Мыши — Murinae // Фауна и экология грызунов. — 1948. — Вып. 3. — С. 179–190.
- Воронцов Н. Н., Боесков Г. Г., Межжерин С. В. и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, Apodemus) // Зоол. журн. — 1992. — 71, вып. 2. — С. 119–131.
- Лавренченко Л. А., Лихнова О. П. Аллозимная и морфологическая изменчивость трех видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae, Apodemus) Дагестана в условиях симбиотопии // Зоол. журн. — 1995. — 74, вып. 5. — С. 107–119.
- Межжерин С. В. Лесные мыши рода *Sylvaemus* Ognev et Vorobiev, 1924 фауны Украины // Млекопитающие Украины. — Киев: Наук. думка, 1993. — С. 55–62.
- Межжерин С. В. Генетические связи и видовая принадлежность лесной мыши (Rodentia, Muridae, *Sylvaemus*) Памиро-Алая // Изв. РАН. Сер. биол. — 1996. — № 1. — С. 30–38.
- Межжерин С. В. Генетическая дифференциация и филогенетические связи мышей — Muridae Палеарктики // Генетика. — 1997 а. — 33, № 1. — С. 78–86.
- Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестн. зоологии. — 1997 б. — № 4. — С. 29–41.
- Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 1989. — № 4. — С. 55–59.
- Межжерин С. В., Лашкова Е. И. Диагностика, географическая изменчивость и распространение двух близких видов мышей *Sylvaemus sylvaticus* и *S. flavicollis* (Rodentia, Muridae) в области их совместного обитания // Вестн. зоологии. — 1992. — № 3. — С. 33–41.
- Межжерин С. В., Михайленко А. Г. О видовой принадлежности *Apodemus sylvaticus tscherga* (Rodentia, Muridae) Алтая // Вестн. зоологии. — 1991. — № 3. — С. 35–43.
- Орлов В. Н., Козловский А. И., Наджафова Р. С., Булатова Н. Ш. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (Apodemus, Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. — 1996. — 75, вып. 1. — С. 88–103.
- Reutter B. A., Hausser J., Vogel P. Discriminant analysis of skull morphometric characters in *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, and *A. alpicola* (Mammalia; Rodentia) from the Alps // Acta Theriologica. — 1999. — 44, N 3. — P. 299–308.
- Straeten E. van der, Straeten-Harrie B. van der. Étude de la biometrie crânienne et de la repartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique // Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia. — 1977. — 69. — P. 169–182.