

DOI: 10.5846/stxb201612092533

苏军虎, 南志标, JI Weihong, 王海芳. 高原鼢鼠 (*Eospalax baileyi*) 头骨形态的地理分化. 生态学报, 2018, 38(1): 325-332.

Su J H, Nan Z B, Ji W H, Wang H F. Morphological analysis of the skull of plateau zokors (*Eospalax baileyi*) from different geographical populations. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): 325-332.

高原鼢鼠 (*Eospalax baileyi*) 头骨形态的地理分化

苏军虎^{1,2,*}, 南志标³, JI Weihong^{2,4}, 王海芳¹

1 甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 兰州 730070

2 甘肃农业大学-新西兰梅西大学草地生物多样性研究中心, 兰州 730070

3 兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020

4 新西兰梅西大学, 自然科学与数学学院, 奥克兰 0632

摘要: 运用单因素方差分析、主成分分析、判别分析和聚类分析, 对高原鼢鼠 (*Eospalax baileyi*) 4 个地区 (临潭、天祝、玛曲和碌曲) 8 个地理群体的头骨形态特征进行综合分析, 比较 13 个特征变量的地理分异, 挖掘形态特征的主要变量, 并探讨其形态变异与环境的关系。结果发现, 群体间 13 个特征变量均存在显著差异, 主成分分析表明 13 个头骨特征变量可用 3 个主成分来表述, 其累计贡献率达 96.981%。颅全长、上齿列长及齿隙长是高原鼢鼠头骨发生分化的主要变量。天祝种群与碌曲种群, 及玛曲种群与临潭种群都有重叠, 其中碌曲的两个种群相似性最高, 玛曲种群和临潭种群与其他种群几乎无重叠, 显示完全分化, 聚类分析结果与判别分析结果一致。头骨形态与地理因子的相关性分析发现头骨形态大小与海拔成显著的正相关关系。综合分析认为地理隔离、栖息地海拔因子影响下的生态条件等是高原鼢鼠头骨分化的主要因素。

关键词: 高原鼢鼠; 头骨; 地理分异; 判别分析

Morphological analysis of the skull of plateau zokors (*Eospalax baileyi*) from different geographical populations

SU Junhu^{1,2,*}, NAN Zhibiao³, JI Weihong^{2,4}, WANG Haifang¹

1 College of Grassland Science, Key Laboratory of Grassland Ecosystem (Ministry of Education), Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

2 Gansu Agricultural University-Massey University Research Centre for Grassland Biodiversity, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

3 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou, 730020, China

4 Institute of Natural and Mathematical Sciences, Massey University, Private Bag 102 904 North Shore Mail Centre 0632, Auckland, New Zealand

Abstract: Morphological variation stems from a number of sources, including environmental factors. The skull is the most complex part of animal skeleton. Studies on skull morphological variations can help uncover the taxonomic status of a species, age and other ecological characteristics of the populations. Qinghai-Tibetan Plateau (QTP) is a region with high degree of environmental heterogeneity and harbors a rich diversity of indigenous fauna. Plateau zokor belong to the genus *Eospalax* and are endemic to QTP. Zokors have a long evolutionary history that has resulted in specialized characteristics such as reduced eye size and sight, strong adaptation to hypoxia, and foreleg structure, and strong claws for digging. These make this species an ideal model for testing the role of environmental factors in shaping morphological features. The skulls of plateau zokor from eight geographical populations were collected from the northeast of QTP in Lintan, Tianzhu, Maqu, and Luqu of the Gansu Province. The morphometric measurements were taken and the geographic division of 13 morphological characteristics was compared and analyzed by a one-way analysis of variance and discriminant function analysis. The

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31460566); 甘肃省杰出青年基金项目 (1606RJDA314); 中国博士后科学基金项目 (2015M572614, 2016T90958); 甘肃农业大学“伏羲杰出人才”培育项目

收稿日期: 2016-12-09; **网络出版日期:** 2017-09-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jhsu_627@126.com

environmental influences on morphological differentiation were discussed. The results indicated that there were significant differences in four morphological characteristics and highly significant differences in two morphological characteristics between the Lintan and Luqu groups, but there was only one significant morphological characteristic between the Maqu and Lintan groups, Lintan and Tianzhu groups, and Maqu and Luqu groups. Principal components analyses showed that the 13 main traits were represented by three principal components, and contributed to 96.981% of variations cumulatively stepwise discriminant function analysis showed the diastema length and total length had the greatest contribution to skull shape variation. A significant positive correlation between zokor skull size and altitude was detected. These findings suggested that geographical isolation and ecological conditions under the influence of altitude was the main factor shaping zokor skull differentiation.

Key Words: *Eospalax baileyi*; skull morphology; geographical variation; stepwise discriminant function analysis

地理隔离是物种分化的重要原因之一。通过检测不同地理(生态)条件下物种的分化形式,揭示其格局与成因,对理解物种的形成与过程具有重要的意义^[1]。头骨是动物有机体内最坚固和稳定的器官,其形态差异能一定程度上反映物种的分化状况^[2-4],在物种的形成与演化研究中显示出了极大的应用价值^[5-6]。结合头骨形态指标、发育模式和地理分化特征测定和分析,对掌握其物种地位、年龄状况,理解种间、种内变异,认识其生态特征等均具有极大的价值,能为动物的地理演化、发育生物学以及进化生态学的研究提供重要参考^[7-10]。研究发现,同一物种在不同区域的种群之间头骨形态往往会表现出一定的差异,如生活在不同地理环境中的高山姬鼠(*Apodemus chevrieri*)^[11]、中国巨松鼠(*Ratufa bicolor*)^[12]和塔里木兔(*Lepus yarkandensis*)^[13]等啮齿类动物在头骨形态上有显著的差异。更多的这类研究对于分析各种群地理分化、物种形成具有重要意义^[14]。

高原鼢鼠(*Eospalax baileyi*)是鼢鼠亚科(Myospalactinae),凸颅鼢鼠属(*Eospalax*)啮齿动物^[15],是广泛分布于青藏高原^[16]。终年活跃在海拔 3000 多米的耕地、草滩、森林和阳坡草场上,靠啃食耕地作物、牧草根茎、幼树根皮等为生,且在取食、交配、构筑巢窝洞道的挖掘活动中推土造丘,导致农牧作物死亡减产等,一直以来作为害鼠加以例行防治^[17-18]。但高原鼢鼠处于生态系统的关键环节,对疏松草地土壤,加速能量流动和物质循环方面具有积极的作用,被誉为“生态系统工程师”^[16]。高原鼢鼠具有较大的生态和经济意义,是关注度较高的物种,加之其多样的栖息地环境、特有的地下生活方式,以及低氧、潮湿等特殊环境的适应,使其成为研究分化、选择、物种形成等科学问题的优良模型^[9,19-20]。唐利洲等比较了高原鼢鼠甘肃、四川和青海不同地理种群的形态变异,发现构成两个大的地域性群体:甘肃群体,以及青海和四川混合群体^[21]。鲁庆彬等发现甘肃鼢鼠(*E. cansus*)不同地理种群发生了明显的地理分化^[22]。我们在实验过程中发现,在小范围尺度上,高原鼢鼠形态特征具有较明显的差异。在不同的尺度上做进一步分析,可揭示更多物种特征的形成机制与微进化方式,能为理解生态特征对物种分化和形成的影响提供有意义的参考。本文从高原鼢鼠的头骨形态特征入手,系统比较青藏高原东缘甘肃境内 8 个不同种群头骨形态的异同,综合运用单因素方差分析、主成分分析、判别分析和聚类分析,比较头骨特征变量的地理分化,挖掘形态特征的主要变量,并用判别系数与聚类结果进行检验,分析其形态变异与环境的关系,探讨地理隔离与环境因子对高原鼢鼠种群分化的影响。旨在阐明高原鼢鼠头骨形态分化的地理学因素,为其物种形态特征的分化与形成以及区域生物多样性形成与演化等提供参考。

1 材料和方法

1.1 样本采集与气象数据来源

本研究所用鼢鼠头骨标本采自于甘肃临潭、天祝、玛曲和碌曲 4 个地区,采集地具体信息见表 1。依据解剖后的生理特征及其体格大小,选取成年个体,通过烹煮、解剖及其酒精处理等制作头骨标本共 226 号(表 1)。

经纬度及海拔来自于采样时 GPS 记录仪的测定,降水量、年均温度数据选自于当地的县志。其中天祝地区的 4 个样地降水量和年均温度相同。

1.2 形态测量

通过参照杨奇森等的兽类头骨测量标准^[23],运用游标卡尺共计测量如下 13 个头骨形态指标(精确到 0.01 mm):颅全长(Skull length, SL)、颅基长(Basal length, BL)、腭长(Median palatal length, MPL)、颧宽(Zygomatic breadth, ZB)、眶间宽(Least breadth between the orbits, LBO)、齿隙长(Diastemal length, DL)、鼻骨长(Greatest length of the nasals, GLN)、听泡长(Length of tympanic bulla, LTB)、听泡宽(Width of tympanic bulla, WTB)、上齿列长(Length of tooth row, LTR)、后头宽(Greatest mastoid breadth, GMB)、下齿列长(Length of lower tooth row, LLTR)、下颌长(Total length, TL)等 13 个变量。为了减少系统误差,所有数据均有同一个人测量完成。

1.3 统计分析

通过 Kolmogorov-Smirnov 检验变量的正态分布。在满足正态分布的条件下,运用 SPSS 19.0 分析软件对所有头骨的各形态指标的测量值进行系统分析。在数据分析之前并不依据现有任何亚种分类结论对所有标本进行归类,而是基于上述 13 个头骨测量性状,运用单因素方差分析对所有测量性状进行标本个体间的差异的显著性进行分析,以期探讨所分析标本的总体相似性,并通过主成分分析、判别分析和聚类分析,依据各头骨性状的相似性对其进行归类分析。并利用 Pearson 相关系数分析做环境因子与高原鼯鼠头骨指标的相关性分析。以上所有分析均通过 SPSS 19.0 进行,显著性水平定为 0.01 和 0.05^[24]。

表 1 高原鼯鼠采集信息

Table 1 Collecting data of Plateau zokor in this study

种群代码 Population code	采集地点 Collecting locality	地理坐标 Geo-coordinates	样本量 Sample size	海拔 Altitude/m	年均温 Mean annual temperature/ °C	年均降雨量 Annual precipitation/mm
Lt	甘肃临潭城关镇	34.686725 103.360779	19	2768	4.1	501.7
Lq1	甘肃碌曲拉仁关乡则岔村	34.37149°N 102.68078°S	60	3118	3.0	450.0
Lq2	甘肃碌曲玛艾镇	34.586216°N 102.484117°S	35	3113	3.3	469.0
Mq	甘肃玛曲阿孜牧草站	33.676325°N 101.871602°S	21	3534	2.3	510.5
Tz1	甘肃天祝抓喜秀龙乡岱乾村	37.220669°N 102.601087°S	19	3213	-0.1	416.0
Tz2	甘肃天祝抓喜秀龙乡	37.144833°N 102.78088°S	18	3001	-0.1	416.0
Tz3	甘肃天祝抓喜秀龙乡赛马滩	37.205895°N 102.771343°S	24	2930	-0.1	416.0
Tz4	甘肃天祝抓喜秀龙乡下南泥沟村	37.168346°N 102.811201°S	20	2890	-0.1	416.0

Lt: 临潭(Lintan)、Lq: 碌曲(Luqu)、Mq: 甘南玛曲(Maqu)、Tz: 天祝(Tianzhu);不同序号为同一地区不同种群

2 结果与分析

2.1 高原鼯鼠头骨形态的单因素方差分析

经 Kolmogorov-Smirnov 检验可知,所测得的 13 个指标变量均满足正态分布分布($P>0.05$)。通过单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同地域高原鼯鼠头骨的形态特征,并采用 Duncan 法对有显著差异的变量进行多重比较。发现甘肃 4 个不同地区高原鼯鼠头骨形态上存在显著差异。

单因素方差分析结果表明,在所测的 13 个指标变量中除了颧宽在四个地区间的不同高原鼯鼠种群中差异显著外($P<0.05$),颅全长、颅基长、上齿列长、下颌长、齿隙长、听泡宽、听泡长、眶间宽、下颌长、腭长、齿隙长和后头宽等指标都存在极显著差异($P<0.01$)。

通过表 2 总体分析表明碌曲两地区所采鼯鼠头骨的颅全长、颅基长、上齿列长、颧宽、鼻骨长和后头宽等指标的平均值均大于其他地区种群的指标。

表 2 不同地区高原鼯鼠头骨形态量度及 Duncan 法多重比较
Table 2 Measurement of *E. baileyi* and Duncan multiple comparisons in the areas

变量 Variation	地理群体(平均值±标准差/mm(x±s)) Geographic population (Mean ± SD)								F (P) 值 F(P) value
	(Tz 1)	(Tz 2)	(Tz 3)	(Tz 4)	(Lq1)	(Lq2)	(Mq)	(Lt)	
颅全长 SL	44.34±1.75ab	43.11±3.10bcd	43.22±2.18bcd	43.23±2.36bcd	42.30±1.81d	45.18±2.87a	44.11±1.86abc	42.82±1.98cd	5.32(0.00)
颅基长 BL	42.05±2.20ab	40.79±3.43bc	40.50±2.55bc	40.60±2.86bc	39.87±2.16c	42.74±3.17a	42.02±2.30ab	40.34±2.32bc	4.46(0.00)
上齿列长 LTR	9.22±0.32cd	9.16±0.47d	9.22±0.49cd	9.28±0.58bcd	9.20±0.36cd	10.00±0.56a	9.63±0.21bc	9.54±0.43b	6.23(0.00)
齿隙长 DL	14.7±0.90ab	14.16±1.39bc	13.88±0.86c	13.80±1.11c	14.41±0.84abc	15.00±0.94a	14.89±0.93a	14.04±0.80	4.60(0.00)
听泡长 LTB	10.92±0.45a	10.88±0.63a	10.36±0.55cd	10.46±0.47bcd	10.62±0.40abc	10.78±0.27ab	10.13±1.19d	9.57±0.65e	12.17(0.00)
听泡宽 WTB	7.5±0.37cd	7.80±0.37bc	8.16±0.49a	8.12±0.52a	7.42±0.37d	7.60±0.53cd	7.74±0.68bc	7.96±0.57ab	13.14(0.00)
眶间宽 LBO	7.84±0.52bcd	7.61±0.54cde	7.35±0.81e	7.52±0.74de	8.09±0.30ab	7.91±0.44abc	8.12±0.40ab	8.22±0.38a	10.72(0.00)
鼻骨长 GLN	17.11±1.26ab	16.41±1.90bcd	16.45±1.13bcd	15.74±0.98d	16.76±0.98abc	17.48±1.42a	16.90±2.00abc	16.09±0.71cd	3.72(0.001)
颧宽 ZB	30.43±2.38ab	28.86±3.21b	28.87±2.40b	28.65±2.91b	28.77±3.94b	31.87±2.94a	30.49±1.95ab	28.77±1.91b	2.47(0.019)
后头宽 GMB	27.58±2.01b	26.03±2.58c	25.80±1.85c	25.66±2.17c	26.65±1.84bc	28.90±2.48a	27.86±1.90ab	26.85±1.51bc	5.47(0.00)
腭长 MPL	19.06±0.99bc	18.40±1.61c	19.45±2.84bc	18.24±1.45c	18.55±0.92bc	19.77±1.04b	23.42±3.53a	24.21±1.48a	38.24(0.00)
下齿列长 LLTR	9.90±0.31bc	9.80±0.66bc	9.79±0.46bc	9.83±0.50bc	9.63±0.36c	10.32±0.35a	10.04±0.49b	9.93±0.33b	5.73(0.00)
下颌长 TL	29.33±1.17ab	28.51±1.86abc	28.40±1.51abc	28.33±2.08bc	28.16±1.39c	29.41±1.48a	27.52±1.79c	25.90±1.32d	9.91(0.00)

注:颅全长 SL, Skull length; 颅基长 BL, Basal length; 腭长 MPL, Median palatal length; 颧宽 ZB, Zygomatic breadth; 眶间宽 LBO, Least breadth between the orbits; 齿隙长 DL, Diastemal length; 鼻骨长 GLN, Greatest length of the nasals; 听泡长 LTB, Length of tympanic bulla; 听泡宽 WTB, Width of tympanic bulla; 上齿列长 LTR, Length of tooth row; 后头宽 GMB, Greatest mastoid breadth; 下齿列长 LLTR, Length of lower tooth row; 下颌长 TL, Total length. 相同字母表示差异不显著,不同字母表示差异显著($P < 0.05$)

Duncan 法多重比较结果表明:在所测量的 13 项变量指标中所有的变量指标都存在显著差异,Tz1 和 Tz2 两个种群之间具有显著差异和极显著差异的性状只有鼻骨长一项变量指标。Tz1 和 Tz3 两个种群之间有 9 项,Tz1 和 Tz4 两个种群之间有 8 项。Tz1 种群与其他种群的存有 2—11 项差异,Tz1 和 Lt 两个种群之间差异最大,达 11 项。Tz2 种群与其他种群的存有 2—7 项差异,Tz3 种群与其他种群的存有 2—10 项差异,其中 Tz3 和 Lq2 两个种群之间有 10 项。Tz4 和 Lq2 两个种群之间有 10 项,Lq2 和 Lt 两个种群之间有 10 项,Mq 和 Lt 两个种群之间有 6 项。

2.2 主成分分析

对高原鼯鼠各地理种群 13 项头骨指标的主成分分析结果显示,前 3 个主成分的累积贡献率为 96.981% (表 3),表明前 3 个主成分已基本包含了高原鼯鼠头骨性状的全部信息,可用前 3 个主成分对其进行综合评价。第 1 主成分的特征值为 6.212,贡献率为 47.786%。决定第 1 主成分的主要是听泡长、听泡宽、下颌长外的 10 个指标,其载荷值均为正值。第 2 主成分的特征值为 4.320,贡献率为 33.234%。决定第 2 主成分的主要是听泡长、下颌长、上齿列长和腭长;第 3 主成分的特征值为 2.075,贡献率为 15.961%。决定第 3 主成分的主要是听泡宽、眶间宽和颅全长。

2.3 判别函数分析

逐步判别函数分析得到了 6 个典型判别函数,有 6 个头骨形态特征,即颅全长、上齿列长、齿隙长、听泡宽、眶间宽和腭长进入了最终的逐步判别函数中,其中,颅全长在判别函数 1 和 3 中判别系数绝对值相对较大,函数 2 和 5 中判别系数绝对值最大的是齿隙长,函数 4 中判别系数绝对值最大的是上齿列长,函数 6 中判别系数绝对值最大的是听泡宽(表 4)。这表明高原鼯鼠头骨形态在地域之间的差异主要来自于颅全长、上齿列长、齿隙长和听泡宽的影响。

表 3 3 个主成分的特征值、贡献百分率、累计贡献率及其特征向量

Table 3 Eigen values, contribution, accumulative contribution, and eigen vector of three principal components

分量来源 Components	主成分 Principal components			分量来源 Components	主成分 Principal components		
	因子 1 Factor1	因子 2 Factor2	因子 3 Factor3		因子 1 Factor1	因子 2 Factor2	因子 3 Factor3
颅全长 SL	0.719	0.332	0.602	颧宽 ZB	0.925	0.322	0.184
颅基长 BL	0.822	0.323	0.458	后头宽 GMB	0.969	0.019	-0.228
上齿列长 LTR	0.639	-0.737	0.088	腭长 MPL	0.596	-0.785	-0.010
齿隙长 DL	0.894	0.317	-0.271	下颌长 TL	-0.110	0.966	0.210
听泡长 LTB	-0.152	0.969	-0.005	特征值 λ Eigen values	6.212	4.320	2.075
听泡宽 WTB	-0.474	-0.502	0.707	贡献百分率 Contribution/%	47.786	33.234	15.961
眶间宽 LBO	0.615	-0.414	-0.642	累计贡献百分率/% Accumulative contribution	47.786	81.020	96.981
鼻骨长 GLN	0.685	0.555	-0.307				

表 4 进入逐步判别函数的变量及其相应的判别系数

Table 4 Variables entered stepwise discriminant functions and their standardized canonical discriminant function coefficients

变量 Variation	标准化的典型判别式函数系数 Standardized coefficient of typical discriminant function					
	函数 1 Function 1	函数 2 Function 2	函数 3 Function 3	函数 4 Function 4	函数 5 Function 5	函数 6 Function 6
颅全长 SL	-1.205	-1.037	1.71	0.46	-0.909	-0.052
上齿列长 LTR	0.574	0.618	-0.55	1.336	0.22	-0.182
齿隙长 DL	0.253	1.294	-0.495	-0.921	1.129	0.609
听泡宽 WTB	-0.335	-0.484	-0.769	-0.093	0.148	0.701
眶间宽 LBO	0.444	0.584	-0.115	0.351	-0.636	0.476
腭长 MPL	1.107	-0.645	0.226	-0.379	0.089	-0.192

对第一和第二判别函数作散点图,可以显示出不同地域高原鼯鼠头骨样本在空间的分离与重叠情况。从不同判别函数下各种群重心坐标可知,判别分析散点图区分度良好(图1)。Tz1, Tz2, Tz4 种群, Lt 种群能很好的区分开来,但不能把 Tz3 和 Mq 种群判别开来。Tz1, Tz2, Tz4 种群重叠度较高,但 Tz3 种群和 Mq 种群较为分散。

2.4 聚类分析

通过计算 8 个不同高原鼯鼠种群中所有个体头骨形态各变量指标的平均值,通过聚类分析得出聚类分析树状图。由图 2 可知,8 个不同的种群可聚为 2 类,天祝的 4 个群体和碌曲的 2 个群体聚为一大类, Mq 和 Lt 两个种群聚为另一类,前者在聚类时,首先 Tz2 和 Tz3 两个群体先聚为一类,后 Tz4 和 Lq1 聚为一类,最后 Tz1 和 Lq2 聚为一类,说明天祝和碌曲的鼯鼠种群头骨形态相似, Mq 与 Lt 两个种群头骨形态较相似,这与判别分析结果相同。

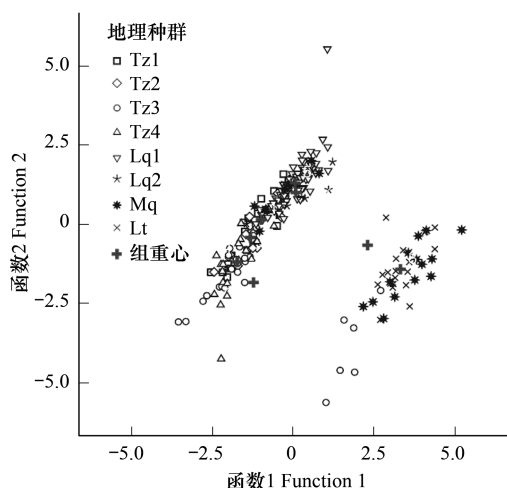


图1 4个地区高原鼯鼠头骨样本的判别分析

Fig.1 Plot on discriminant functions of Plateau zokor skulls

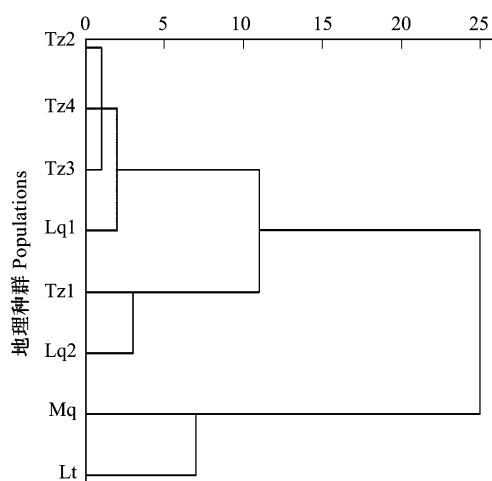


图2 聚类分析树

Fig.2 Dendrogram combine plot of cluster analysis

2.5 头骨形态与地理因子的相关性分析

结合海拔、经纬度、年均温和降水量等地理因子,分析高原鼯鼠头骨形态特征与地理因子的相关性,结果发现:头骨大小与海拔成正相关,除听泡宽为负相关关系外,其余均为正相关,齿隙长与海拔的 Pearson 相关系数为 0.908,且达到极显著正相关水平($P < 0.01$),颧宽和鼻骨长达到显著相关($P < 0.05$)。眶间宽与纬度达到显著负相关($P < 0.05$),高原鼯鼠头骨指标与经度、年平均温度和降水量均不存在显著相关性。

3 讨论

本研究发现,高原鼯鼠种群头骨形态具有明显的地理分化,13 个特征变量在不同种群之间都存有显著差异。主成分分析发现,3 个主成分已基本包含了高原鼯鼠 13 项头骨指标的全部信息,第 1 主成分的主要是除听泡长、听泡宽、下颌长外的 10 个指标,第 2 主成分主要是听泡长、下颌长、上齿列长和腭长,第 3 主成分主要是听泡宽、眶间宽和颅全长。利用判别分析中判别系数的绝对值进一步缩小了主要变量,发现高原鼯鼠头骨形态地域之间的差异主要来自于颅全长、上齿列长、齿隙长和听泡宽。这与进一步的聚类分析结果一致,玛曲及临潭种群和其他种群亲缘关系较远,而天祝和碌曲种群亲缘关系比较近。天祝和碌曲、与玛曲和临潭的鼯鼠种群之间头骨形态已经发生了明显的分化,天祝不同种群之间头骨形态也存有地理变异,但程度相对较小。

环境是导致物种形态发生变异的主要原因。生物为了适应生存环境,每一个物种都会随气候、土壤以及食物等环境因子的不同而在各方面都会呈现出相应的地理分化^[25]。很早就有学者发现在自然界中存在着所

谓的“距离隔离”现象,即物种分化的程度往往会随着地理距离的增加而增加^[26]。地理隔离,阻断了不同物种之间的基因交流,通常认为是导致种群分化的先决条件^[27]。蔡振媛等发现高原鼯鼠的遗传分化与地理距离呈正相关^[28]。同时生物种群栖息地的范围随着地理距离的增加,环境的异质性也会逐渐的增大^[29]。本研究中玛曲种群和临潭种群相距较近,而与其他种群相距较远。结果也发现玛曲种群和临潭种群与其他种群几乎无重叠,显示完全分化。

本研究发现高原鼯鼠头骨特征与海拔的关系,除与听泡宽为负相关关系外,高原鼯鼠头骨大小与海拔均为正相关,齿隙长与海拔的 Pearson 相关系数为 0.908,且达到极显著正相关水平($P < 0.01$),颧宽和鼻骨长达到显著相关($P < 0.05$)。我们在采样过程中也发现玛曲与碌曲的高原鼯鼠样本个体尺寸比其他两个县区的大。而采自同一地域较小尺度上的天祝 4 个种群,其栖息地的海拔高度均不相同,头骨形态也表现出一定的分化。鲁庆彬等研究发现甘肃鼯鼠(*E. cansus*)的形态分化与海拔高度之间存在明显的线性相关关系,随着海拔的升高,甘肃鼯鼠的身体尺寸有逐渐增大的趋势^[22]。李惠萍等发现草兔体型大小、头骨大小均与海拔呈显著正相关,与年均温显著负相关,身体大小与纬度的相关性不显著,而大多头骨指标与纬度相关性不显著,结果表明与贝格曼规律相符^[29]。本研究发现高原鼯鼠眶间宽与纬度达到显著负相关($P < 0.05$)。分析认为,纬度越高太阳高度角越小,平均温度越低,较低气温下微生境的变化,可能导致了高原鼯鼠不同生活方式,而眶间宽大小影响下的头骨三维空间结构变化,代表了头骨部分形态功能的变化。本研究中未检测到降水量、经度与高原鼯鼠头骨指标的相关性。可能是各采集群体地理距离较小,环境尺度不大,未能在统计学意义上检测到。

本研究中所采样本来自甘肃 4 个不同的县区,及同一县区不同地域的不同群体,各个群体之间相距很远,地理上完全隔离。造成高原鼯鼠地理分化的原因主要与种群之间的地理隔离密切相关。在不同的地理环境下,物种所面临的自然选择压力存有差异,物种的形态、生理和生活史等特征往往在不同地区的种群间发生地理变异^[30]。何锺等认为栖息地复杂的地形、气候和生境很可能是引起白尾鼯(*Parascaptor leucura*)地理分化的主要因素^[31]。高原鼯鼠长期生活在地下潮湿、缺氧、食物相对匮乏的洞道环境中,在挖掘活动中头骨主要接受土壤带来的阻力较大,其取食、交配、扩散等活动均需要挖掘推土来实现,土壤环境中土壤湿度等对其形态有一定影响^[32-33]。而随着海拔的升高,温度等与能量代谢相关的选择压力会得到加强,这也符合贝格曼规律。本研究发现,生活在临潭的高原鼯鼠,主要栖息在农耕区,食物丰富,土壤疏松,头骨明显的比其他地区的小。而生活在天祝和碌曲的鼯鼠种群多栖居于山地,土壤比较坚固,为了拱土挖掘活动的需要,头骨明显比其他地区的高原鼯鼠牢固坚硬(在头骨标本制作过程中能发现),而且颧弓有明显的扩张趋势。综合分析认为,地理隔离,栖息地海拔因子影响下的生态条件等是高原鼯鼠头骨分化的主要因素。

本研究中采集的部分区域甘肃鼯鼠和高原鼯鼠同域分布,研究中有无杂交个体的影响还需进一步分析,同时高原鼯鼠等特有的地下生活方式具有相似的环境选择压力,可能会导致物种的趋同适应,杂交个体的形态特征可能有别于其他物种,杂交个体等检测还需要结合遗传学指标进行确证。此外,种间作用对高原鼯鼠种群的地理变异有无影响,尚需进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Endler J A. Geographic variation, speciation and clines. Monographs in Population Biology, 1977, 10(3): 1-246.
- [2] Dresssino V, Pucciarelli H M. Cranial growth in *Saimiri sciureus* (Cebidae) and its alteration by nutritional factors: a longitudinal study. American Journal of Physical Anthropology, 1997, 102(4): 545-554.
- [3] Stumpp R, Fuzessy L, Paglia A P. Environment drivers acting on rodent rapid morphological change. Journal of Mammalian Evolution, 2016, doi: 10.1007/s10914-016-9369-2.
- [4] Marcy A E, Hadly E A, Sherratt E, Garland K, Weisbecker V. Getting a head in hard soils: convergent skull evolution and divergent allometric patterns explain shape variation in a highly diverse genus of pocket gophers (*Thomomys*). BMC Evolutionary Biology, 2016, 16: 207.
- [5] Assis A P A, Rossoni D M, Patton J L, Marroig G. Evolutionary processes and its environmental correlates in the cranial morphology of western chipmunks (*Tamias*). Evolution, 2016, doi: 10.1111/evo.13137.

- [6] 郇发道, 孙儒泳, 王廷正, 周宏伟. 五种鼠的脑和头骨形态及其生态关系. 动物学研究, 2001, 22(6): 472-477.
- [7] 熊文华, 张知彬. 饶阳地区三种农田啮齿类头骨形态比较及性二型. 兽类学报, 2007, 27(3): 280-283.
- [8] Haas A, Richards S J. Correlations of cranial morphology, ecology, and evolution in Australian suctorial tadpoles of the genera *Litoria* and *Nyctimystes* (Amphibia: Anura: Hylidae: Pelodyadinae). *Journal of Morphology*, 1998, 238(2): 109-141.
- [9] Silva J M D, Carne L, John Measey G, Herrel A, Tolley K A. The relationship between cranial morphology, bite performance, diet and habitat in a radiation of dwarf chameleon (*Bradypodion*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2016, 119(1): 52-67.
- [10] 葛德燕, 吕雪霏, 夏霖, 黄乘明, 杨奇森. 草兔胚胎发育过程中头骨大小与形状变化的几何形态学分析(兔形目: 兔科). 兽类学报, 2012, 32(1): 12-24.
- [11] 高文荣, 王政昆, 姜文秀, 朱万龙. 云南高山姬鼠头骨的几何形态学研究. 生态学报, 2016, 36(6): 1756-1764.
- [12] 李松, 杨君兴, 蒋学龙, 王应祥. 中国巨松鼠 *Ratufa bicolor* (Sciuridae: Ratuinae) 头骨形态的地理学变异. 兽类学报, 2008, 28(2): 201-206.
- [13] 阿尔孜古力·沙塔尔, 买热帕提·帕拉提, 迪力夏提·阿不力孜, 马合木提·哈力克. 塔里木兔不同地理种群头骨形态特征的比较研究. 新疆农业科学, 2010, 47(8): 1627-1631.
- [14] 张明春, 张泽钧, 母华强, 黄小富, 胡锦鑫. 川西四大山系间高山姬鼠头骨特征的地理分化. 兽类学报, 2008, 28(4): 395-401.
- [15] Norris R W, Zhou K Y, Zhou C Q, Yang G, William Kilpatrick C, Honeycutt R L. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families of muroids (Rodentia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004, 31(3): 972-978.
- [16] Zhang Y M, Zhang Z B, Liu J K. Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Review*, 2003, 33(3/4): 284-294.
- [17] 陶燕铎, 樊乃昌, 景增春. 高原鼢鼠对草场的危害及防治阈值的探讨. 中国媒介生物学及控制杂志, 1990, 1(2): 103-106.
- [18] 周立志, 李迪强, 王秀磊, 马强. 三江源自然保护区鼠害类型、现状和防治策略. 安徽大学学报: 自然科学版, 2002, 26(2): 87-96.
- [19] 苏军虎, 刘荣堂, 纪维红, 焦婷, 蔡卓山, 花立民. 我国草地鼠害防治与研究的发展阶段及特征. 草业科学, 2013, 30(7): 1116-1123.
- [20] 苏军虎, Ji W H, 南志标, 刘荣堂, 王静, 徐长林. 鼢鼠亚科 Myospalacinae 动物系统学研究现状与展望. 动物学杂志, 2015, 50(4): 649-658.
- [21] 唐利洲, 张同作, 苏建平. 高原鼢鼠 (*Myospalax baileyi*) 不同地理种群的形态变异. 兽类学报, 2009, 29(2): 178-184.
- [22] 鲁庆彬, 张阳, 周材权. 甘肃鼢鼠不同地理种群的形态变异分析. 兽类学报, 2013, 33(2): 193-199.
- [23] 杨奇森, 夏霖, 马勇, 冯祚建, 全国强. 兽类头骨测量标准 I: 基本量度. 动物学杂志, 2005, 40(3): 50-56.
- [24] 薛薇. 统计分析与 SPSS 的应用 (第二版). 北京: 中国人民大学出版社, 2008: 136-312.
- [25] Geng Y, Wang Z H, Liang C Z, Fang J Y, Baumann F, Kühn P, Scholten T, He J S. Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(4): 416-427.
- [26] Wright S. Isolation by distance. *Genetics*, 1943, 28(2): 114-138.
- [27] Trizio I, Crestanello B, Galbusera P, Wauters L A, Tosi G, Matthysen E, Hauffe H C. Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. *Molecular Ecology*, 2005, 14(2): 469-481.
- [28] 蔡振媛, 张同作, 慈海鑫, 唐利洲, 连新明, 刘建全, 苏建平. 高原鼢鼠线粒体谱系地理学和遗传多样性. 兽类学报, 2007, 27(2): 130-137.
- [29] 李惠萍, 张放, 韩崇选. 陕西草兔头骨形态的地理学分化. 西北林学院学报, 2011, 26(1): 109-112, 127-127.
- [30] Therry L, Gyulavári H A, Schillewaert S, Bonte D, Stoks R. Integrating large-scale geographic patterns in flight morphology, flight characteristics and sexual selection in a range-expanding damselfly. *Ecography*, 2014, 37(10): 1012-1021.
- [31] 何锴, 白明, 万韬, 李权, 王应祥, 蒋学龙. 白尾鼯 (鼯科: 哺乳纲) 下颌骨几何形态测量分析及地理分化研究. 兽类学报, 2013, 33(1): 7-17.
- [32] Borges L R, Maestri R, Kubiak B B, Galiano D, Fornel R, Freitas T R O. The role of soil features in shaping the bite force and related skull and mandible morphology in the subterranean rodents of genus *Ctenomys* (Hystricognathi: Ctenomyidae). *Journal of Zoology*, 2017, 301(2): 108-117.