

甘肃鼯鼠头骨几何形态地理分异及其影响因素分析

康宇坤^{1,2}, 蒲强胜^{1,2}, 王志成^{1,2}, 姚宝辉^{1,2}, 杨彦东⁴, 张德罡^{1,2,3}, 苏军虎^{1,2,3}

(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, 甘肃 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, 甘肃 兰州 730070; 3. 甘肃省祁连山草原生态系统野外科学观测研究站, 甘肃 天祝 733200; 4. 碌曲县草原工作站, 甘肃 碌曲 747200)

摘要:【目的】从形态学角度揭示地下啮齿动物甘肃鼯鼠(*Eospalax cansus*)的适应性进化过程。【方法】选取高低海拔分布的4个甘肃鼯鼠种群, 使用几何形态学分析其头骨形态的种内变异, 并选取海拔、年均温、年降水量及植被归一化指数作为生态因子, 利用偏最小二乘(Two-block partial least squares, Two-block PLS)研究头骨形变与环境之间的联系。【结果】不同海拔分布下的甘肃鼯鼠种群间头骨大小无显著差异, 但头骨形状间差异显著, 基于头骨形状数据可以将4个地理种群准确判别; 鼻骨、顶嵴、枕骨、听泡、臼齿及颌颌缝等具有重要生态功能的结构形状随海拔、年降水量及植被归一化指数变化的趋势明显, 反映了环境在甘肃鼯鼠种群间头骨形状差异形成中的作用。此外, 甘肃鼯鼠的头骨形状进化符合“距离隔离”模型。【结论】甘肃鼯鼠种群间头骨形状差异显著; 在海拔、降水及植被等生态因子的影响下, 头骨背面结构鼻骨、顶嵴及枕骨等和头骨腹面结构听泡、臼齿及颌颌缝等具有明显的形变趋势, 反映了不同环境下甘肃鼯鼠头骨的适应性进化。

关键词:适应性进化; 甘肃鼯鼠; 头骨; 几何形态学; 生态因子

中图分类号:S812.6 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2024)05-0001-13

DOI:10.13817/j.cnki.cycp.2024.05.001



由于对地下环境的高度适应, 地下哺乳动物已经进化出独特的形态和生理特征, 这些特征正不断地影响着它们感知周围环境及处理生理需求的方式^[1]。形态上的趋同进化更是对地下独特环境适应的充分体现, 目前很多研究已从基因组水平的氨基酸位点趋同^[2-4]和基因进化速率的趋同加速^[1]等角度揭示了地下哺乳动物形态发生趋同进化的机理, 加深了人们对于这类物种的适应性进化的理解。可以看出, 对于地下哺乳动物而言, 形态含有物种适应性进化过程相关的重要信息。此外, 形态及其功能与环境因素之间的

联系也可以揭示自然选择驱动形态适应性进化的关键生态过程^[5]。

作为重要的形态学标记之一, 头骨是研究物种进化的十分理想的表型材料^[6], 由于具有多种生态功能, 其形态易受到环境选择压力的影响^[7-10]。地下啮齿动物是地下哺乳动物中最主要的类群, 除了听觉、视觉及嗅觉等功能外, 它们的头骨也常作为营造洞穴时的土壤挖掘工具^[11]。地下啮齿动物主要以植物的地下根茎为食, 门牙的切割和臼齿的咀嚼可以导致它们牙齿形状的改变及颞肌不同程度的发育, 从而影响到头骨结构^[12]。因此, 地下啮齿动物的头骨是具有多种生物学功能的复杂结构, 它受到来自环境的诸多选择压力, 生态因子是头骨形态进化过程的重要决定因素^[13-14]。通过分析不同环境条件下头骨形态的异同, 明晰驱动形变的选择力量, 对理解此类物种的适应性进化过程具有重要意义。目前, 结合头骨形态特征, 地下啮齿动物的一些进化问题已经得到初步揭示^[9, 15-19]。

收稿日期:2023-01-27; **修回日期:**2023-04-06

基金资助:国家自然科学基金(32272566); 甘肃省林草局科技支撑项目(LCJ2021020); 武威市市级科技计划项目(WW2002YFS008)

作者简介:康宇坤(1992-), 男, 甘肃兰州人, 博士研究生。
E-mail: 289412098@qq.com

*通信作者。E-mail: sujh@gsau.edu.cn

甘肃鼯鼠(*Eospalax cansus*)隶属于鼯形鼠科(Spalacidae)鼯鼠亚科(Mysopalacinae)凸颅鼯鼠属(*Eospalax*),是我国特有的一种高度适应地下生活的啮齿类动物,主要分布于我国西北地区黄土高原、黄土高原和青藏高原过渡带及青藏高原东缘部分区域。与同一属的其他鼯鼠不同,甘肃鼯鼠分布区域海拔跨度大,最低至1 000 m,最高达2 900 m。在青藏高原东缘,甘肃鼯鼠与该区域特有种高原鼯鼠(*E. baileyi*)同域分布于高寒草甸生态系统中,与高原鼯鼠类似,它们在草地推土造丘,对草地生态系统造成严重破坏;与此同时,其频繁的地下活动又可以促进养分循环、改善土壤结构、增加植被组成,起到“生态系统工程师”的作用^[19-20]。甘肃鼯鼠在该区域草地生态系统中所扮演的角色赋予其更重要的研究价值,独特的分布格局又使其成为研究适应性进化的极佳模型。不同海拔分布的甘肃鼯鼠种群,头骨是否存在与环境适应相关的种内形态差异?环境的巨大差异下,其头骨形态又会有怎样的变化趋势?目前,仅有鲁庆彬等^[21]和邹垚^[22]运用传统形态测量学方法对甘肃鼯鼠头骨的地理形态分化现象做过揭示,但是均没有涉及分布于青藏高原的高海拔个体。基于此,本研究选取不同海拔下分布的甘肃鼯鼠种群,运用解决此类问题最为先进、成熟的几何形态学(Geometric morphometrics)^[23]相关分析方法探索甘肃鼯鼠头骨几何形态的种内适应性变异及其影响因素。本研究结果将有助于理

解甘肃鼯鼠在不同环境下的生存策略及发生适应性进化的关键生态过程,可为其地理演化、发育生物学及进化生态学研究提供重要参考。

1 材料和方法

1.1 研究区域和样本采集

本研究中甘肃鼯鼠样本采集于2015—2020年,为了说明科学问题,所研究个体分别选取自高海拔分布的两个种群和低海拔分布的2个种群,其中,高海拔样本来自于甘肃省天祝藏族自治县,包括天祝1(TZ1)和天祝2(TZ2)2个种群;低海拔样本分别来自于宁夏回族自治区固原市(GY)和甘肃省庆阳市(QY)的2个种群(图1、表1)。在WorldClim 2^[24]数据集中,我们以2.5弧分的空间分辨率获取了以上地理位置中代表当下气候条件(1970—2000)的生物环境变量及海拔数据,并从中选取年均温(Bio1)、年降水量(Bio12)及海拔数据作为本研究中的环境生态因子;植被归一化指数(Normalized Difference Vegetation Index, NDVI)来自于中国科学院资源环境科学与数据中心(<https://www.resdc.cn>),为1998—2018年NDVI的平均值,空间分辨率2.5弧分。

本研究头骨均取自甘肃鼯鼠成年个体。对于凸颅鼯鼠属的物种,头骨形态种间差异和种内差异均要远远大于性别间差异^[9,19],因此本研究将雌雄合并统一进行分析。

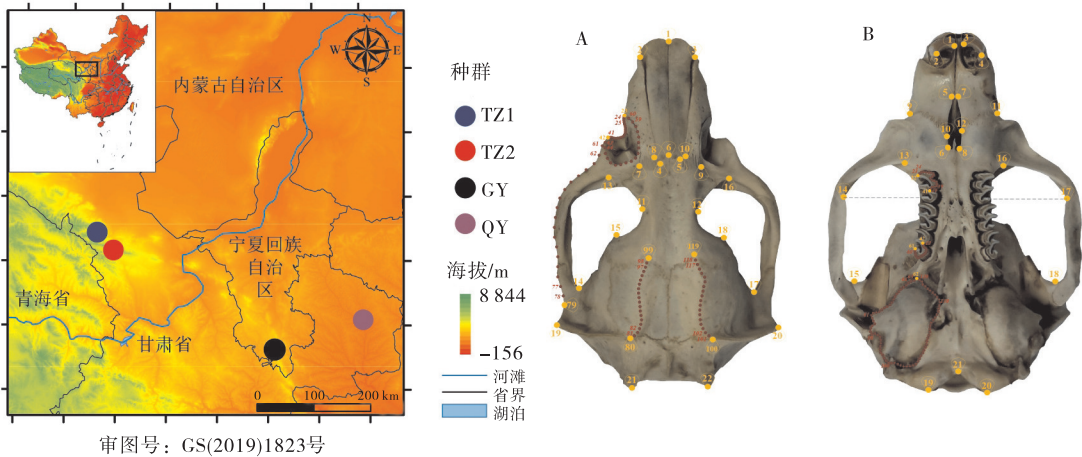


图1 甘肃鼯鼠种群地理位置及头骨界标点(半界标点)示意
Fig. 1 Locations of sample sites of Gansuzokor (*Eospalax cansus*) and landmarks(semi-landmarks) configuration for the skull

注:a:头骨背面;b:头骨腹面。黄色标点表示界标点,红色标点表示半界标点;图b中黑色虚线为定位界标点14和17所做的辅助线。

表 1 甘肃鼯鼠样本信息
Table 1 Information on sample sites of Gansu zokor

	天祝 1(TZ1)	天祝 2(TZ2)	固原(GY)	庆阳(QY)
样本量	11	21	10	21
经度/°	102.781 159	102.781 159	106.104 415	107.975 473
纬度/°	37.190 190	37.190 190	35.606 7620	36.462 095
年均温(Bio1)/℃	0.56	0.56	5.21	8.57
年降水量(Bio12)/mm	400	400	501	478
海拔/m	3 027	3 027	2 152	1 400
植被归一化指数	0.888	0.888	0.492	0.608

1.2 头骨数字化信息获取

使用数码相机(COOLPIX A1000,Nikon®)分别对头骨背面和腹面进行拍照,拍照过程中保证头骨摆放位置、角度及其与相机的距离始终一致。基于之前已发表研究^[9,19]中对凸颅鼯鼠属头骨界标点的选择,为了更好地体现头骨的形态变化,本研究加入半界标

点,因此,头骨背面共选取了 29 个界标点和 90 个半界标点,腹面共选取了 26 个界标点和 114 个半界标点(图 1、表 2)。照片拍摄完成后,在 tpsDig 2.31 和 tpsUtil 1.76^[25]软件中完成头骨界标点标记工作,得到头骨形态信息数据。本研究界标点标记工作均由 1 人完成,最终数据为 3 次标记数据的平均值。

表 2 界标点(半界标点)定义
Table 2 Definition of landmarks (semi-landmarks) in this study

界标点 (半界标点)	定义	界标点 (半界标点)	定义
头骨背面		头骨腹面	
1	鼻骨前端顶点	1,3	门齿中间顶端
2—3	鼻骨—前颌骨缝前端顶点	2,4	门齿两侧顶端
4—6	鼻骨后端顶点	5,7	门齿孔最上端顶点
7,9	颌额缝最外侧点	6,8	门齿孔最下端端点
8,10	颌额缝最中间点	9,11	颌颌缝最外侧点
11—12	额骨最凹点	10,12	颌颌缝最中间点
13,16	眼眶最上端顶点	13,16	眼眶最上端顶点
14,17	眼眶凹窝上端点	14,17	颧弓上与第一上臼齿末端在同一水平线上的点
15,18	额骨外侧下端最高点	15,18	眼眶凹窝上端点
19—20	乳突最外侧点	19—20	枕踝最末端
21—22	枕骨后端顶点	21	沿头骨中缝枕大孔最上端顶点
23	颌颌缝最外侧点	22	第一上臼齿起始点
24—41	界标点 23—42 之间沿着上颌骨边缘的半界标点	23—40	沿第一上臼齿上半部分边缘的半界标点
42	颧板前端顶点	41	第一上臼齿中点的内侧边缘
43—60	沿眶下孔边缘的半界标点	42	第三上臼齿中点的内侧边缘
61—78	沿颧弓边缘的半界标点	43—60	沿第三上臼齿下半部分边缘的半界标点
79	鳞骨外侧最凹点	61	第三臼齿末端
80,100	顶嵴与顶骨—顶间骨缝的交汇点	62	听泡上部最外侧顶点
81—98,101—118	沿顶嵴的半界标点	63—140	沿听泡的半界标点
99,119	顶嵴与额骨—顶骨缝的交汇点		

1.3 数据分析

1.3.1 头骨几何形态分析 将头骨形态信息数据导入几何形态学分析主流软件 MorphoJ 1.06d^[26]中进行后续关键分析。首先通过普氏叠加去除非形态变异,排除位置、方向等因素的影响,只保留大小(size)和形状(shape)信息。导出质心大小数据,在 SPSS 24.0 软件中进行单因素方差分析(one-way analysis of variance, one-way ANOVA),分析种群间头骨大小差异是否显著(以 $P < 0.05$ 时为有显著性差异),分析前分别用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene's tests 检验数据正态分布情况及方差齐性。导出叠印坐标点,在 SPSS 24.0 软件中进行多变量方差分析(multivariate analysis of variance, MANOVA),明晰种群间头骨形状差异是否显著(以 $P < 0.05$ 时为有显著性差异)。几何形态学中,主成分分析(principal components analysis, PCA)可以很好地判别个体之间的形状差异,但是对于群体间的判别效果则不是十分理想;典型变量分析(canonical variate analysis, CVA)通过拉近组内差异,突出组间差异的效果,能够更有效地对群体间的差异进行判别,因此,两者结合可以将样本间的形状差别进行最大化的揭示。在 MorphoJ 1.06d 中,我们对四个种群的甘肃鼯鼠头骨样本分别进行了 PCA 和 CVA 来揭示其个体间及种群间的形状差异。使用薄片样条法(thin-plate splines, TPS)将头骨形状变异可视化。

为了明确头骨大小是否影响到头骨形状变化,在 MorphoJ 1.06d 中使用 Two-block 偏最小二乘(Two-

block partial least squares, Two-block PLS)来判断头骨平均大小与平均形状是否显著相关(以 $P < 0.05$ 时为显著相关)。

1.3.2 头骨形态变异与生态因子相关性 在 MorphoJ 1.06d 中,使用 Two-block PLS 进行各种群头骨大小与各种群环境生态因子(Bio1, Bio12, 海拔, NDVI)之间的相关性分析,得到相关性系数,并判断头骨大小变异与生态因子之间的相关性是否显著(以 $P < 0.05$ 时为显著相关);头骨形状(average shape)与生态因子相关性分析同上;利用 MRA 可视化头骨平均形状随生态因子变化的变异趋势。

1.3.3 形状变化与地理距离相关性 通过 CVA 得到甘肃鼯鼠种群间头骨形状的普氏距离矩阵;根据各采样点经纬度信息,计算各种群间地理距离,得到地理距离矩阵。运用 Matlab 7 软件中的相关函数指令来计算两个矩阵间的相关性(以 $P < 0.05$ 时为显著相关)。

2 结果与分析

2.1 甘肃鼯鼠头骨几何形态种内变异

2.1.1 头骨背面 One-way ANOVA 结果显示,头骨背面质心大小在种群间无显著差异($F=1.008, P=0.396$)(图 2-A)。MANOVA 结果表明,种群间头骨背面形状差异显著(表 3, $P < 0.01$)。PCA 结果表明,前 3 个主成分共解释了头骨背面 77.08% 的形变,第一、第二及第三主成分分别解释了 59.12%、10.54% 及 7.42% 的形变(表 4)。PCA 散点图显示,尽管种群

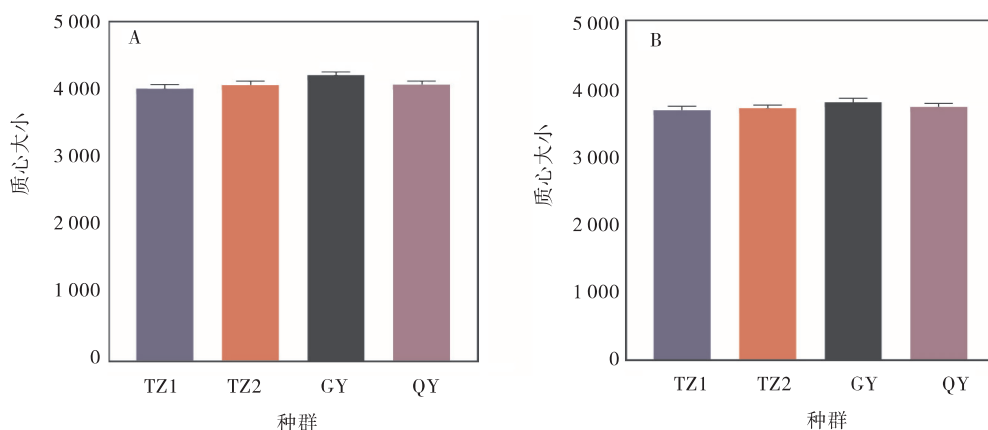


图 2 甘肃鼯鼠不同种群头骨质心大小

Fig. 2 Skull centroid sizes of different populations of Gansu zokor (*E. cansus*)

注:误差线表示标准误差。

之间并没有完全分开,但是每个种群的个体均各自聚集在一起(图 3-A)。从 TPS 形变图可以看出,PC1 主要反映出了顶嵴的形状变化,按 PC1 轴的值由小到大的方向,其形状在个体间的变化趋势为两顶嵴间的距离逐渐减少;PC2 主要反映了颧弓、鼻骨的形状在个体间的变化。为了更好地对种群间差异进行判别,我们进行了 CVA,结果表明,前 3 个典型变量共解释了头骨背面 100% 的形变,第一、第二及第三典型变量分别解释了 79.81%、16.18% 及 4.01% 的形变(表 5)。其

散点图可以看出,头骨背面形状完全可以将四个种群分开,其中两个高海拔种群 TZ1 和 TZ2 略有重叠,反映了其形状间的相似性(图 3-B)。TPS 形变图显示,种群间头骨背面形状变化主要集中在鼻骨和顶嵴部位。以解释形变百分比最大的第一典型变量的 CV1 轴为主,从 QY、GY 到 TZ1、TZ2,顶嵴间距离逐渐加大,鼻骨逐渐变长。Two-block PLS 结果表明,头骨质心大小与头骨背面形状无显著相关关系($P=0.6236$)。

表 3 甘肃鼯鼠头骨形状多变量方差分析结果
Table 3 Multivariate analysis of variance (MANOVA) results for skull shape of Gansu zokor (*E. cansus*)

		效应	值	<i>F</i>	假设自由度	误差自由度	显著性
背面	种群	比莱轨迹	2.583	3.403	120.000	66.000	<0.01
		威尔克	0.001	5.072	120.000	60.834	<0.01
		霍特林轨迹	47.059	7.320	120.000	56.000	<0.01
		罗伊最大根	34.642	19.053 ^c	40.000	22.000	<0.01
腹面	种群	比莱轨迹	2.651	3.254	126.000	54.000	<0.01
		威尔克 Lambda	0.000	4.659	126.000	48.860	<0.01
		霍特林轨迹	66.763	7.771	126.000	44.000	<0.01
		罗伊最大根	56.077	24.033 ^c	42.000	18.000	<0.01

注:以 $P<0.05$ 为有显著性差异。c 表示此统计是生成显著性水平下限的 F 的上限。

表 4 甘肃鼯鼠头骨形状主成分分析结果
Table 4 Principal components analysis (PCA) results for the skull shape of Gansu zokor

主成分		特征值	方差/%	累计/%
背面	1	0.002 094 81	59.121	59.121
	2	0.000 373 62	10.544	69.665
	3	0.000 262 87	7.419	77.084
腹面	1	0.000 595 76	40.198	40.198
	2	0.000 158 39	10.687	50.885
	3	0.000 123 90	8.360	59.245

2.1.2 头骨腹面 One-way ANOVA 结果显示,头骨腹面质心大小在种群间无显著差异($F=0.529$, $P=0.664$)(图 2-B)。MANOVA 结果表明,种群间头骨腹面形状差异显著(表 3)($P<0.01$)。PCA 结果表明,前 3 个主成分共解释了头骨腹面 59.25% 的形变,第一、第二及第三主成分分别解释了 40.20%、10.69% 及 8.36% 的形变(表 4)。PCA 散点图结果同头骨背面结果相似,种群之间依旧没有完全分开,但

是每个种群的个体均各自聚集在一起(图 3-C)。从 TPS 形变图可以看出,PC1 主要反映出了门齿、门齿孔和听泡的形状变化;PC2 主要反映了门齿、听泡及枕大孔的形状变化及颌颌缝的位置变化。与头骨背面分析相同,我们进行了头骨腹面形状的 CVA,结果表明,前 3 个典型变量共解释了头骨背面 100% 的形变,第一、第二及第三典型变量分别解释了 69.32%、23.43% 及 7.25% 的形变(表 5)。散点图可以看出,

头骨腹面形状同样可以将4个种群分开,其中2个高海拔种群TZ1和TZ2略有重叠,暗示其形状间的相似性(图3-D)。TPS形变图显示,种群间头骨腹面形状变化主要集中在听泡、门齿、臼齿及颌颌缝部位。以代表最大形变量的第1典型变量的CV1轴为主,从

TZ1,TZ2到GY再到QY,听泡逐渐变小,门齿下移,颌颌缝上移,第1上臼齿(M¹)的舌侧凹陷角其凹陷度有加深的趋势。Two-block PLS结果表明,头骨腹面质心大小与头骨腹面形状无显著相关关系($P=0.5943$)。

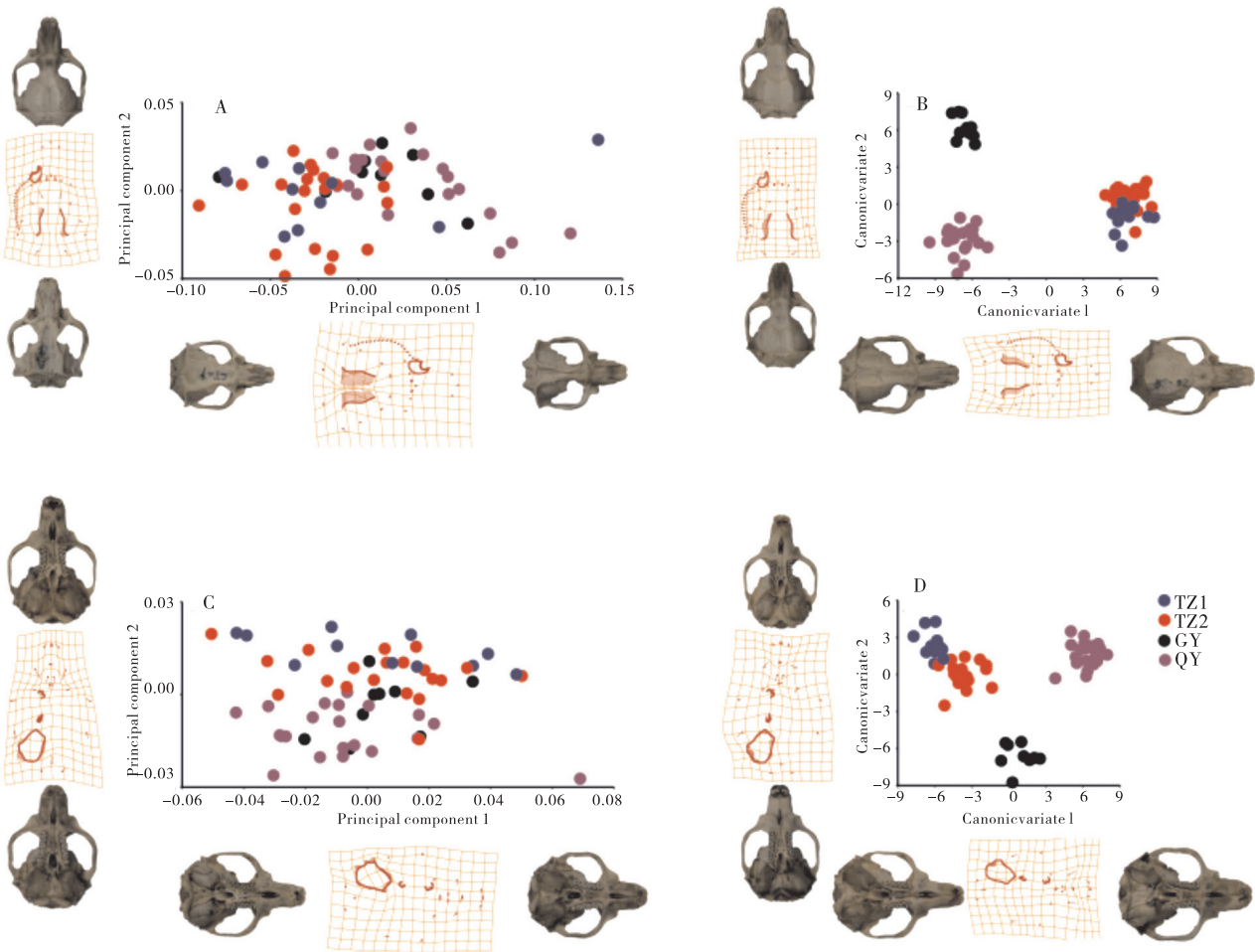


图3 甘肃鼯鼠不同种群头骨形状的主成分分析和典型变量分析及形状变异可视化结果

Fig. 3 Principal components analysis (PCA) and canonical variate analysis (CVA) of the shape of the dorsal

注:a和b为头骨背面分析结果,c和d为头骨腹面分析结果;每个轴旁的头骨分别表示轴最小值和最大值代表的极端形状。

表5 甘肃鼯鼠头骨形状典型变量分析结果

Table 5 Canonical variate analysis (CVA) results for the skull shape of Gansu zokor

	典型变量	特征值	方差/%	累计/%
背面	1	47.895 532 09	79.812	79.812
	2	9.710 958 55	16.182	95.995
	3	2.403 692 37	4.005	100.000
腹面	1	26.627 432 26	69.316	69.316
	2	9.000 150 52	23.429	92.745
	3	2.787 163 87	7.255	100.000

2.2 甘肃黾鼠头骨形态变异与生态因子相关性

2.2.1 头骨背面 Two-block PLS 分析表明,头骨背面质心大小与 Bio1 ($R=0.021\ 6$, $P=0.822\ 4$)、Bio12 ($R=0.337\ 4$, $P=0.337\ 4$)、海拔 ($R=0.011\ 8$, $P=0.914\ 0$) 及 NDVI ($R=0.384\ 2$, $P=0.363\ 8$) 均无显著相关关系。继续对头骨背面平均形状与生态因子做 Two-block PLS 分析发现,尽管头骨背面平均形状

与 Bio1 ($R=0.955\ 2$, $P=0.083\ 7$)、Bio12 ($R=0.859\ 6$, $P=0.336\ 6$)、海拔 ($R=0.826\ 4$, $P=0.336\ 1$) 及 NDVI ($R=0.944\ 4$, $P=0.086\ 1$) 相关性不显著,但相关性系数均较高;MRA 结果可以看出,尽管相关性不显著,但是形状随生态因子变化的趋势十分明显,其中,海拔高的种群个体,两顶嵴间的距离更宽,鼻骨更长;降水高的地区,枕骨和乳突位置越靠上(图4)。

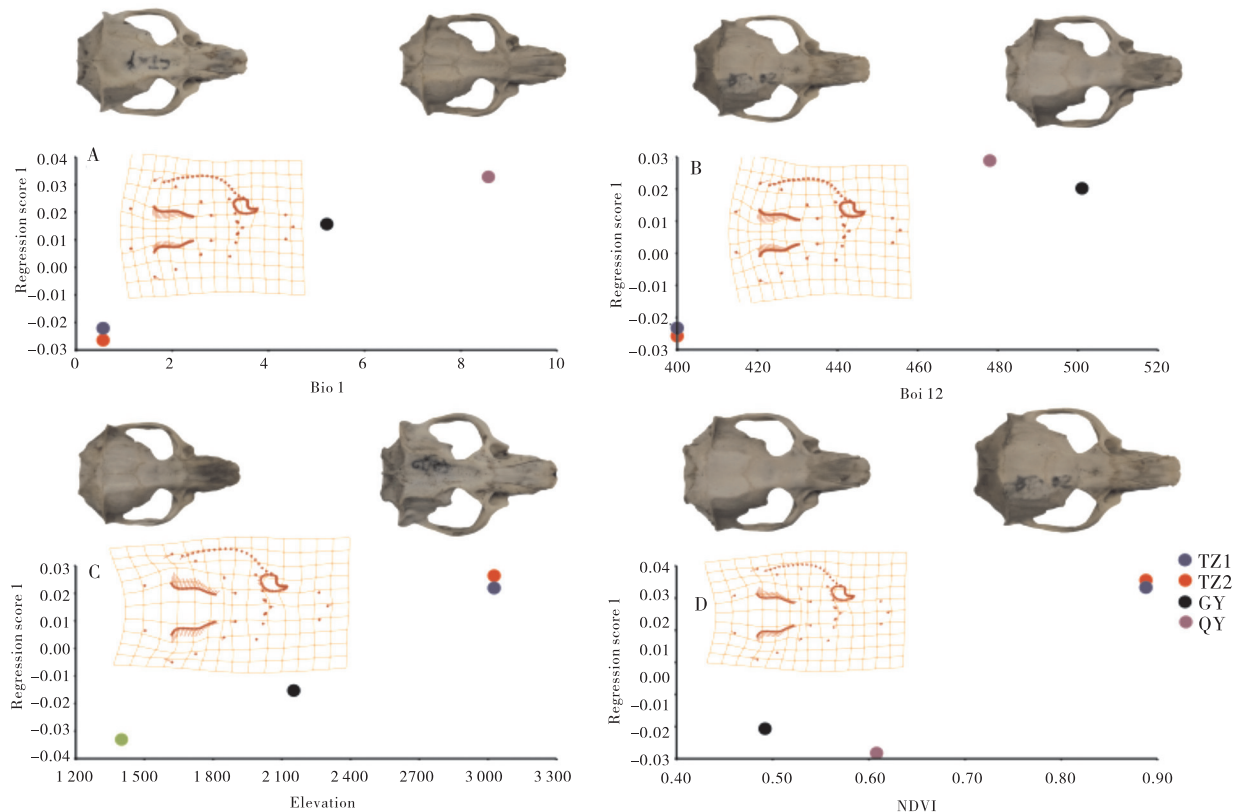


图4 甘肃黾鼠不同种群头骨背面形状与生态因子的多元线性回归

Figure 4 Multivariate regression analysis (MRA) of skull dorsal shape and ecological factors. TPS visualizes the variation trends of skull shape with the change of environmental variables.

注: Bio1: 年均温; Bio12: 年降雨量; NDVI: 植被归一化指数。

2.2.2 头骨腹面 Two-block PLS 分析发现,头骨腹面质心大小与 Bio1 ($R=0.848\ 1$, $P=0.082\ 1$)、Bio12 ($R=0.390\ 3$, $P=0.500\ 2$)、海拔 ($R=0.872\ 3$, $P=0.084\ 0$) 及 NDVI ($R=0.336\ 4$, $P=0.497\ 9$) 均无显著相关关系。继续对头骨腹面平均形状与生态因子做 Two-block PLS 分析,结果与头骨背面形状结果相似, Bio1 ($R=0.754\ 4$, $P=0.160\ 2$)、Bio12 ($R=0.734\ 0$, $P=0.246\ 1$)、海拔 ($R=0.751\ 6$, $P=0.164\ 9$) 及 NDVI ($R=0.726\ 3$, $P=0.252\ 9$) 与形状变化相关性不显著,但相关性系数均较高;MRA 结果可以看出,尽管相关性不显著,但是形状随生态因子变化的趋势

依旧十分明显,其中,所在地区降雨量高的个体,其听泡越小,颌颌缝位置越靠上;海拔越高、NDVI 值越大的地区个体,颌颌缝位置越靠下,第3上臼齿(M^3)下半部分有上移趋势(图5)。

2.3 头骨形状变化与地理距离相关性

Matlab 7 的矩阵相关性分析结果表明,头骨背面形状变化与种群间地理距离极显著相关 ($R=0.965\ 6$, $P<0.01$) (表6);头骨腹面形状变化与种群间地理距离极显著相关 ($R=0.842\ 9$, $P<0.01$) (表7)。

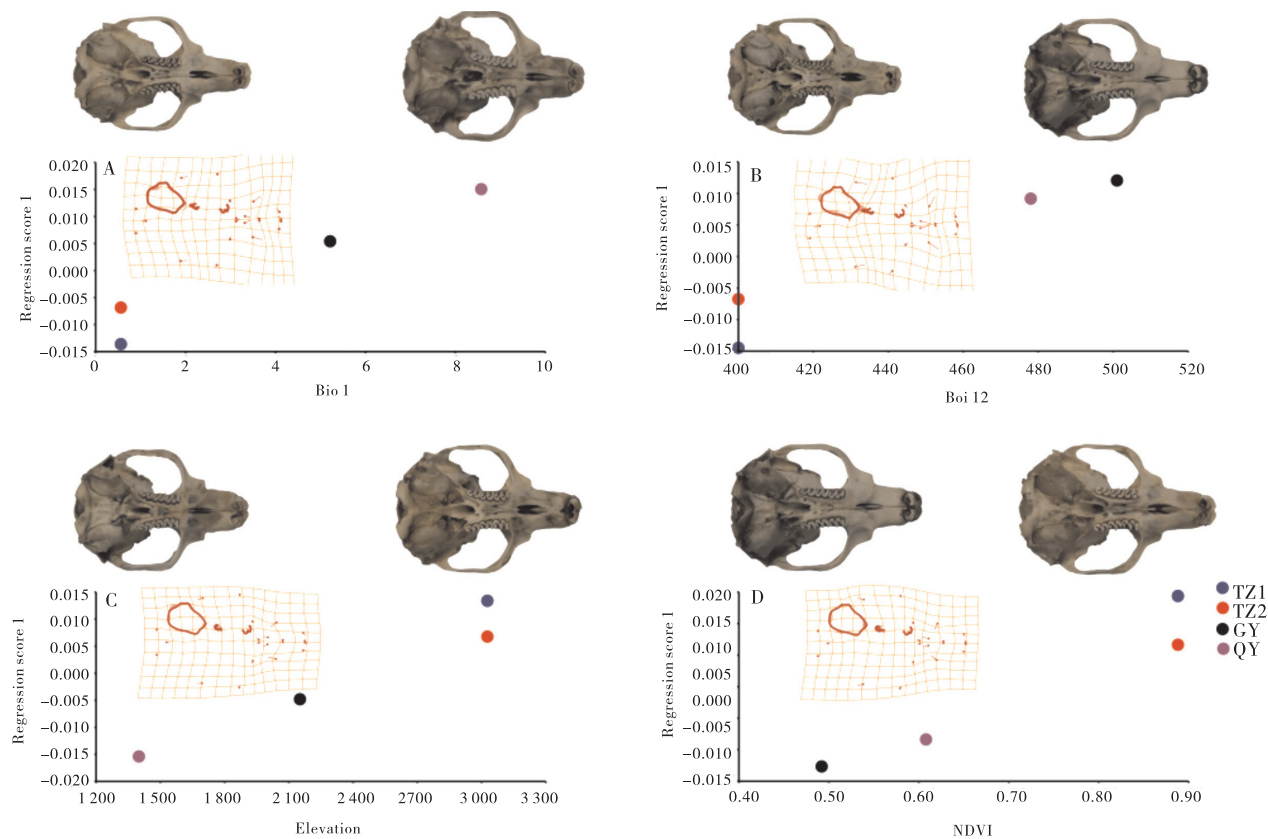


图 5 甘肃麝鼠不同种群头骨腹面形状与生态因子的多元线性回归

Figure 4 Multivariate regression analysis (MRA) of skull ventral shape and ecological factors. TPS visualizes the variation trends of skull shape with the change of environmental variables.

注: Bio1: 年均温; Bio12: 年降雨量; NDVI: 植被归一化指数。

表 6 甘肃麝鼠 4 个种群间地理距离(上三角)与头骨背面形状普氏距离(下三角)

Table 6 The measure of geographical distance (km) (above diagonal) among four populations of Gansu zokor (*E. cansus*) and Procrustes distances (below diagonal) for the shape of dorsal skull

	天祝 1(TZ1)	天祝 2(TZ2)	固原(GY)	庆阳(QY)
天祝 1(TZ1)		19.3500	361.3600	495.4900
天祝 2(TZ2)	0.017 3		342.0400	476.6600
固原(GY)	0.046 9	0.047 4		185.4100
庆阳(QY)	0.055 3	0.060 5	0.035 4	

表 7 甘肃麝鼠 4 个种群间地理距离(上三角)与头骨腹面普氏距离(下三角)

Table 7 The measure of geographical distance (km) (above diagonal) among four populations of Gansu zokor (*E. cansus*) and Procrustes distances (below diagonal) for the shape of ventral skull

	天祝 1(TZ1)	天祝 2(TZ2)	固原(GY)	庆阳(QY)
天祝 1(TZ1)		19.3500	361.3600	495.4900
天祝 2(TZ2)	0.012 8		342.0400	476.6600
固原(GY)	0.028 8	0.021 8		185.4100
庆阳(QY)	0.029 3	0.023 7	0.026 8	

3 讨论

3.1 甘肃鼯鼠头骨几何形态种内变异

笔者的研究表明,甘肃鼯鼠种群间的头骨大小间无显著差异,且头骨大小对头骨背面和腹面形状变化均无显著影响,表明甘肃鼯鼠头骨不具有异速生长效应,头骨形状不受到头骨的大小的影响。种群间头骨形状差异显著,从CVA结果可以看出,TZ1和TZ2两个高海拔种群与GY和QY 2个低海拔种群的背面形状差异主要集中在顶嵴和鼻骨。头骨作为具有多种生态功能的结构,通过揭示其功能与周围环境之间的关系,可以为适应提供相关证据^[27]。顶嵴作为颞肌起源部位,与颞肌的发育密切相关^[28-29],颞肌在下颌骨抬高的过程中起着垂直作用,且发育良好的顶嵴会导致肌肉的增加,进而大大增加咬合力^[29-30]。甘肃鼯鼠主要以植物的地下根茎为食,低海拔分布的甘肃鼯鼠主要栖居于农田,高海拔分布的甘肃鼯鼠栖居于高寒草甸,植物种类本身存在差异;而在高海拔地区,植物根系具有直径小、根部粗等利于养分吸收的特征^[31-32],较细的根往往具有很强的拉力^[33],这些都不可能避免的会对其咬合力产生影响,进而间接的影响到顶嵴的发育。因此我们推测,食物资源在不同海拔下的种类和性状差异对甘肃鼯鼠头骨种群间顶嵴的差异形成起到了很大程度的作用。此外,海拔越高,氧气越稀薄,鼻骨之间差异的形成,可能与不同海拔下的生境所形成的呼吸能力的强弱差异有关。

门齿、臼齿、颌颌缝及听泡是腹面形状差异的主要集中部位。鼯鼠类在进食时,门齿负责撕咬,臼齿负责咀嚼,相关结构的变化可能受食物资源在不同海拔栖息环境的种类和性状差异的影响较大。啮齿动物头骨的骨缝具有力量吸收、骨骼链接及确保骨骼之间的相对运动等诸多功能^[34],已有多个研究表明环境对头骨的骨缝形状会产生影响^[34-36];食物的物理性质会影响啮齿动物咀嚼作用中颌颌缝释放咬合力这一关键过程^[37]。因此,本研究中不同种群分布区域的食物资源差异也可能是颌颌缝形状分化的原因之一。听泡间的形状差异,与声音信息对其刺激的程度相关^[9],对听泡的形状差异形成,将在下一节结合生态因子进行讨论。

3.2 甘肃鼯鼠头骨形态变异与生态因子相关性

在地下啮齿动物中,对非洲特有的东非鼯鼠属(*Tachyoryctes*)中的11个物种的研究揭示了头骨形态与包括温度、降水及海拔在内的生态因子的显著相关性,头骨大小和形状的变化可能反映了对当地气候和当下条件的适应^[38]。通过对盲鼯鼠(*Spalax ehrenbergi*)的头骨形态分析后发现,海拔、温度和降雨与头骨质心大小显著相关,而头骨形状主要与降水、土壤类型、纬度及植被覆盖率相关^[39]。此外,多数研究还将关注点仅聚焦在栖息地土壤类型对地下啮齿动物如平齿囊鼠属(*Thomomys*)物种和栉鼠属(*Ctenomys*)物种头骨形态的影响上,揭示了土壤特性对头骨形态形成的驱动力^[40-42]。我们的最新研究成果表明,温度相关变量和降水相关变量对中国境内分布的鼯鼠亚科8个种的头骨种间形态分异的形成做出了一定程度的贡献^[43]。

本研究中,甘肃鼯鼠种群间的头骨形态变异,无论大小与形状,与4个生态因子的相关性并不显著,但是,依旧可以看出相关部位形状在生态因子作用下很明显的变异趋势。高海拔的种群有更长的鼻骨,说明了较长的鼻骨会赋予甘肃鼯鼠更强的呼吸能力,来应对高海拔的低氧环境。降水高的地区,枕骨前倾,这与枕骨在地下啮齿动物挖掘活动中的生态功能相关,因为降水会影响土壤含水量从而会改变土壤一些物理性质,而使用头部进行挖掘(head-lift)是鼯鼠类主要的挖掘方式之一^[44]。大多数地下啮齿动物倾向于生活在多孔土壤或排水良好、储水能力差的土壤中^[45-48],这反映了潮湿土壤对挖掘过程的能量限制^[19]。前倾的枕骨可以为地下啮齿动物在挖掘时使用头部作为挖掘工具提供动力^[12],更好地克服在含水量较高的土壤中进行挖掘的能量限制。因此在降水量高的地区,枕骨的前倾可以看作是对土壤环境适应的结果,从而优化了地下挖掘效率。此外,听泡随着降水量的升高有明显变小趋势,这说明环境越干旱,听泡越大,此趋势与一些啮齿动物研究中的发现一致^[49-51]。一定范围内,土壤中声音传播速度随着土壤含水量的增加而降低^[52],因此,在降水量少的地区,甘肃鼯鼠在地下能够接收到的声音频率更高,对听泡的刺激更多,这种更强烈的刺激极有可能是听泡朝着变

大的方向进化的原因。对于颌颌缝及臼齿随生态因子的变化趋势,目前缺少一种合理的解释,还需要更针对性的后续研究。

与本研究不同的是,我们的前期工作揭示了生态因子与高原鼯鼠头骨形态变化之间的显著相关性^[9],而本研究仅仅观察到了甘肃鼯鼠的头骨形状随生态因子变化的明显趋势,这可能与物种差异有关,生活在高海拔严酷环境下的高原鼯鼠可能对环境变化更为敏感。尽管环境对甘肃鼯鼠头骨形态的变化的影响并不显著,但是明显的形变趋势表明环境对其头骨形状的形成依旧起到一定程度的作用。此外,本研究中的高海拔甘肃鼯鼠种群与高原鼯鼠同域分布,极有可能发生了由高原鼯鼠向甘肃鼯鼠的适应性渐渗事件,导致甘肃鼯鼠在分子水平早已形成了对高原环境的适应,因此形态上的适应性进化信号才会相对较弱。当然,这需要在基因组水平做更为详细的探索。最后,本研究中甘肃鼯鼠种群及个体的选择略少,也会对研究结果产生一定影响,后续在更大的地理尺度下选取更多种群进行采样很有必要。

3.3 头骨形状变化与地理距离相关性

甘肃鼯鼠头骨形状变化与种群间地理距离显著相关,这与我们前期针对高原鼯鼠的研究结果一致^[19]。由于物种有限的扩散性,地理上接近的个体往往比遥远的个体在遗传上更相似^[53];种群间亲缘关系和地理距离之间存在着正相关关系,这在自然界中十分常见^[54],这也被成为“距离隔离”(isolation by distance)模型^[55]。头骨形状间的普氏距离可以以形状的角度来反映个体间的亲缘关系,因此,我们的研究结果表明,甘肃鼯鼠的头骨形状在按照“距离隔离”模型进化。

4 结论

甘肃鼯鼠不同种群间头骨大小无显著差异,头骨大小对头骨形状的变化没有显著影响;种群间头骨形状差异显著,高海拔种群个体与低海拔种群个体通过头骨形状进行判别时能够明显区分;在海拔、降雨及植被等生态因子的影响下,头骨背面结构鼻骨、顶嵴、枕骨及乳突和头骨腹面结构门齿、颌颌缝、臼齿及听泡具有明显的形变趋势,反映了不同环境下甘肃鼯鼠

头骨的适应性进化。此外,甘肃鼯鼠的头骨形状进化符合“距离隔离”模型。

参考文献:

- [1] Partha R, Chauhan B K, Ferreira Z, *et al.* Subterranean mammals show convergent regression in ocular genes and enhancers, along with adaptation to tunneling [J]. *eLife*, 2017, 6: e25884.
- [2] 邓小弓,王堃,张守栋,等. 利用转录组数据分析高原鼯鼠和裸鼯鼠基因的趋同进化[J]. *兽类学报*, 2014, 34(2): 129—137.
- [3] Davies K T J, Bennett N C, Faulkes C G, *et al.* Limited evidence for parallel molecular adaptations associated with the subterranean niche in mammals: a comparative study of three superorders [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, 35(10): 2544—2559.
- [4] Guo Y T, Zhang J, Xu D M, *et al.* Phylogenomic relationships and molecular convergences to subterranean life in rodent family Spalacidae [J]. *Zoological Research*, 2021, 42(5): 671—674.
- [5] Wainwright P C. Functional versus morphological diversity in macroevolution [J]. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, 2007, 38(1): 381—401.
- [6] 李天祥,张怀洲,董建刚,等. 啮齿动物遗传多样性研究现状[J]. *草原与草坪*, 2010, 30(4): 11—15.
- [7] 朱万龙,付家豪,杨晓蜜,等. 中缅树鼩(*Tupaia belangeri*)头骨特征的研究[J]. *生物学杂志*, 2015, 32(5): 40—42.
- [8] 侯淋淋,江廷磊,林爱青,等. 大蹄蝠头骨形态地理变化[J]. *兽类学报*, 2017, 37(3): 241—250.
- [9] Kang Y, Su J, Yao B, *et al.* Geometric morphometric analysis of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*) revealed significant effects of environmental factors on skull variations [J]. *Zoology*, 2020, 140: 125779.
- [10] 商正昊妮,满都呼,袁帅,等. 东北鼯鼠与草原鼯鼠头骨特征及差异[J]. *草业科学*, 2022, 39(8): 1643—1652.
- [11] Hildebrand M, Bramble D M, Liem K F, *et al.* Functional vertebrate morphology [M]. Cambridge: The Belknap Press, 1985: 85—109.
- [12] Agrawal V C. Skull adaptations in fossorial rodents [J]. *Mammalia*, 1967, 31(2): 300—312.
- [13] Burnett C D. Geographic and climatic correlates of morphological variation in *Eptesicus fuscus* [J]. *Journal of*

- Mammalogy, 1983, 64(3): 437—444.
- [14] Yom-Tov Y, Nix H. Climatological correlates for body size of five species of Australian mammals[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 1986, 29(4): 245—262.
- [15] 唐利洲, 张同作, 苏建平. 高原鼯鼠(*Myospalax baileyi*)不同地理种群的形态变异[J]. 兽类学报, 2009, 29(2): 178—184.
- [16] 苏军虎, 南志标, Ji Weihong, 等. 高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)头骨形态的地理分化[J]. 生态学报, 2018, 38(1): 325—332.
- [17] 康宇坤. 高原鼯鼠头骨几何形态地理分化与种间差异及影响因素研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [18] Su J, Hegab I M, Ji W, *et al.* Function-related drivers of skull morphometric variation and sexual size dimorphism in a subterranean rodent, plateau zokor(*Eospalax baileyi*) [J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(9): 4631—4643.
- [19] Kang Y, Su J, Yao B, *et al.* Interspecific skull variation at a small scale: The genus *Eospalax* exhibits functional morphological variations related to the exploitation of ecological niche [J]. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2021, 59(4): 902—917.
- [20] 方青慧, 康宇坤, 张倩, 等. 不同放牧管理模式下高寒草甸鼯鼠丘土壤种子库特征[J]. 草原与草坪, 2022, 42(1): 82—89.
- [21] 鲁庆彬, 张阳, 周材权. 甘肃鼯鼠不同地理种群的形态变异分析[J]. 兽类学报, 2013, 33(2): 193—199.
- [22] 邹垚. 六盘山地区甘肃鼯鼠的遗传分化研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [23] Adams D C, Rohlf F J, Slice D E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’ [J]. Italian Journal of Zoology, 2004, 71(1): 5—16.
- [24] Fick S E, Hijmans R J. World Clim 2: new 1—km spatial resolution climate surfaces for global land areas[J]. International Journal of Climatology, 2017, 37(12): 4302—4315.
- [25] Rohlf F J. The tps series of software[J]. Hystrix—Italian Journal of Mammalogy, 2015, 26(1): 9—12.
- [26] Klingenberg C P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics[J]. Molecular Ecology Resources, 2011, 11(2): 353—357.
- [27] Maestri R, Patterson B D, Fornel R, *et al.* Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype [J]. Journal of Evolutionary Biology, 2016, 29(11): 2191—2204.
- [28] Weijs W A, Brugman P, Klok E M. The growth of the skull and jaw muscles and its functional consequences in the New Zealand rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) [J]. Journal of Morphology, 1987, 194(2): 143—161.
- [29] Garcia-Perea R. Patterns of postnatal development in skulls of lynxes, genus *Lynx* (Mammalia: Carnivora) [J]. Journal of Morphology, 1996, 229(3): 241—254.
- [30] Moore W J. The Mammalian Skull [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.
- [31] Ma Z, Guo D, Xu X, *et al.* Evolutionary history resolves global organization of root functional traits [J]. Nature, 2018, 555(7694): 94—97.
- [32] Weemstra M, Freschet G T, Stokes A, *et al.* Patterns in intraspecific variation in root traits are species-specific along an elevation gradient [J]. Functional Ecology, 2021, 35(2): 342—356.
- [33] Hudek C, Sturrock C J, Atkinson B S, *et al.* Root morphology and biomechanical characteristics of high altitude alpine plant species and their potential application in soil stabilization [J]. Ecological Engineering, 2017, 109, 228—239.
- [34] Wagemans P A H M, van de Velde J P, Kulpers—Jagtman A M. Sutures and force: a review [J]. American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics, 1988, 94(2): 129—141.
- [35] Moss M L. Functional anatomy of cranial synostosis [J]. Child’s Brain, 1975, 1(1): 22—33.
- [36] Roth D A, Bradley J P, Levine J P, *et al.* Studies in cranial suture biology: part II. Role of the dura in cranial suture fusion [J]. Plastic And Reconstructive Surgery, 1996, 97(4): 693—699.
- [37] Sukekawa R, Ito I. Histological studies of the mouse palate. Morphological changes of the incisive suture following excision of the incisors in the upper and lower jaws [J]. Japanese Journal of Oral Biology, 1990, 32(4): 392—399.
- [38] Beolchini F, Corti M. The taxonomy of the genus *Tachyoryctes*: a geometric morphometric approach [J]. Italian Journal of Zoology, 2004, 71(1): 35—43.
- [39] Marcus L F, Corti M, Loy A, *et al.* Advances in Morphometrics [M]. New York: Plenum Press, 1996: 303—320.
- [40] Marcy A E, Hadly E A, Sherratt E, *et al.* Getting a head in hard soils: Convergent skull evolution and divergent al-

- lometric patterns explain shape variation in a highly diverse genus of pocket gophers (*Thomomys*) [J]. BMC Evolutionary Biology, 2016, 16(1):207.
- [41] Borges L R, Maestri R, Kubiak B B, *et al.* 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) [J]. Journal of Zoology, 2016, 301(2):108–117.
- [42] Kubiak B B, Maestri R, de Almeida T S, *et al.* Evolution in action: soil hardness influences morphology in a subterranean rodent (Rodentia: Ctenomyidae) [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2018, 125(4):766–776.
- [43] Kang Y, Wang Z, Yao B, *et al.* Environmental and climatic drivers of phenotypic evolution and distribution changes in a widely distributed subfamily of subterranean mammals [J]. Science of the Total Environment, 2023, 878:163177.
- [44] Lacey E A, Patton J L, Cameron G N. Life underground: The biology of subterranean rodents [M]. Chicago: University of Chicago Press, 2000:19–61.
- [45] Vleck D. Burrow structure and foraging cost in the fossorial rodent, *Thomomys bottae* [J]. Oecologia, 1981, 49(3), 391–396.
- [46] Reichman O J, Whitham T G, Ruffner G A. Adaptive geometry and burrow spacing in two pocket gopher populations [J]. Ecology, 1982, 63(3), 687–695.
- [47] Williams L R, Cameron G N. Intraspecific response to variation in food resources by Attwater's pocket gopher [J]. Ecology, 1990, 71(2), 797–810.
- [48] Antinuchi C D, Busch C. Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomystalarum* [J]. Zeitschrift für Säugetierkunde, 1992, 57(3), 163–168.
- [49] Lay D M. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbil-line rodents [J]. Journal of Morphology, 1972, 138(1):41–120.
- [50] Squarcia S M, Sidorkewicz N S, Casanave E B. The hypertrophy of the tympanic bulla in three species of Dasypodids (Mammalia, Xenarthra) from Argentina [J]. International Journal of Morphology, 2007, 25(3):597–602.
- [51] Alhajer B H, Schenk J J, Steppan S J. Tympanic bulla morphology and desert adaptation in rodents [C]. 98th ESA Annual Convention, 2013.
- [52] Lu Z, Sabatier J M. Effects of soil water potential and moisture content on sound speed [J]. Soil Science Society of America Journal, 2009, 73(5):1614–1625.
- [53] Meirmans P G. The trouble with isolation by distance [J]. Molecular Ecology, 2012, 21(12):2839–2846.
- [54] Vekemans X, Hardy O J. New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations [J]. Molecular Ecology, 2004, 13(4):921–935.
- [55] Wright S. Isolation by distance [J]. Genetics, 1943, 28(2):114–138.

Geographical differentiation of geometric morphology in Gansu zokor and influencing factors

KANG Yu-kun^{1,2}, PU Qiang-sheng^{1,2}, WANG Zhi-cheng^{1,2}, YAO Bao-hui^{1,2}, YANG Yan-dong⁴, ZHANG De-gang^{1,2,3}, SU Jun-hu^{1,2,3}

(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. Gansu Qilianshan Grassland Ecosystem Observation and Research Station, Tianzhu 733200, China; 4. Grassland Station of Luqu county, Luqu 747200, China)

Abstract: [Objective] This study aimed to reveal the adaptive evolution process of a typical subterranean rodent, Gansu zokor (*Eospalax cansus*), from the morphological perspective. [Method] Four populations of Gansu zokor

from different altitudes were selected to analyze intraspecific variation in skull morphology using geometric morphometrics. Elevation, annual mean temperature, annual precipitation, and Normalized Difference Vegetation Index (NVDI) were selected as ecological factors to explore the association between skull morphology variations and environment using two-block partial least squares analysis. 【Result】 While there was no significant difference in skull size, a significant difference in skull shape was observed among the populations of Gansu zokor at different altitudes, and the four populations can be accurately distinguished based on skull shape data. The shape of structures with essential ecological functions, such as nasal bone, temporal ridge, occipital bone, tympanic bulla, molar, and premaxillary-maxillary suture, exhibited distinct trends of variation in response to elevation, annual precipitation, and NVDI, reflecting the role of environment factors in the formation of skull shape morphology of Gansu zokor. In addition, the skull shape evolution of the Gansu zokor was consistent with the “isolation by distance” model. 【Conclusion】 Significant difference in skull shape were found among the populations of Gansu zokor; under the influence of ecological factors such as altitude, precipitation, and vegetation, notable deformation trends were observed in dorsal skull (nasal bone, temporal ridge, occipital bone) and the ventral skull (tympanic bulla, molar, premaxillary-maxillary suture), reflecting the adaptive evolution of the skull of Gansu zokor under different environments.

Key words: adaptive evolution; Gansu zokor; skull; geometric morphometrics; ecological factor

(责任编辑: 刘建荣)