

云南省四种家鼠下颌骨形态差异 ——基于传统测量与几何形态分析

周宏伟^① 谢梦茹^① 邵宗体^② 尹鹏吾^① 郭宪国^① 宋文宇^{①*}

① 大理大学病原与媒介生物研究所, 云南省自然疫源性疾病预防控制技术重点实验室 大理 671000;

② 云南省地方病防治所, 云南省自然疫源性疾病预防控制技术重点实验室 大理 671000

摘要: 为探讨黄胸鼠 (*Rattus tanezumi*)、大足鼠 (*R. nitidus*)、褐家鼠 (*R. norvegicus*) 及黑缘齿鼠 (*R. andamanensis*) 的下颌骨种间形态差异, 为上述物种提供新的鉴定依据, 提高形态分类的准确性, 本研究对 4 种共 40 号标本的下颌骨进行了传统线性测量分析和几何形态测量分析。使用单因素方差分析比较了传统形态测量值的种间差异。通过主成分分析、典型变量分析和系统发育信号检验分析了 4 种家鼠下颌骨的几何形态差异。通过 Bayes 判别分析和函数判别法分别检验了不同方法对物种鉴定的准确性。传统形态测量的单因素方差分析表明, 4 种家鼠下颌骨长、下臼齿列长、下颌高和下颌齿隙传统测量值存在显著差异, 且黄胸鼠与黑缘齿鼠差异最大, 大足鼠与褐家鼠差异最小; 几何形态测量分析表明, 黄胸鼠与黑缘齿鼠下颌骨形态较为相近, 黄胸鼠与大足鼠下颌骨形态差异最大, 4 种家鼠下颌骨形态差异主要集中在冠状突、角突和踝状突; 传统测量值的 Bayes 交叉验证判别分析对 4 个物种标本的正确分类为 72.5%, 几何形态判别函数分析结果表明, 除褐家鼠-黑缘齿鼠 (60%) 外, 另几个物种的两两交叉验证结果都达到 70% 及以上, 表明两种分析方法具有一定的可靠性。下颌骨形态可以作为 4 种家鼠的鉴别依据, 几何形态测量方法可以提高 4 种家鼠的分类准确性。在今后的研究中可以运用该方法在更多类群中展开验证, 获得更全面的形态差异信息, 进而为基层疾控单位工作人员开展鼠源性疾病控制和预防工作时的物种鉴定提供参考依据。

关键词: 小型兽类; 几何形态测量; 物种分类; 典型变量分析; 系统发育信号

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 06-919-12

Analysis of Mandibular Morphological Differences Between Four *Rattus* Species in Yunnan Province, China —Based on Traditional Measurements and Geometric Analysis

ZHOU Hong-Wei^① XIE Meng-Ru^① SHAO Zong-Ti^②
YIN Peng-Wu^① GUO Xian-Guo^① SONG Wen-Yu^{①*}

基金项目 云南省基础研究专项-面上项目 (No. 202401AT070077), 国家自然科学基金项目 (No. 32260277), 中国科学院昆明动物研究所遗传资源与进化国家重点实验室开放课题 (No. GREKF22-03);

* 通讯作者, E-mail: 178720795@qq.com;

第一作者介绍 周宏伟, 男, 硕士研究生; 研究方向: 媒介生物学; E-mail: 2931172307@qq.com。

收稿日期: 2024-01-30, 修回日期: 2024-05-20 DOI: 10.13859/j.cjz.202424002

① *Institute of Pathogens and Vectors, Yunnan Provincial Key Laboratory for Zoonosis Control and Prevention, Dali University, Dali 671000*; ② *Yunnan Institute of Endemic Disease Control and Prevention, Yunnan Provincial Key Laboratory for Zoonosis Control and Prevention, Dali 671000, China*

Abstract: [Objectives] Rodents act as crucial hosts in transmitting diseases such as the plague. Having efficient methods to identify rodent species is essential for disease prevention. Species are typically identified based on morphological features such as fur and body structures in the field. However, rodents are highly diverse and have variations within and between species. Examining stable and sturdy skulls can help identify the species considering the unreliability of external appearance. Currently, there is limited research on the morphological distinctions of rat mandibles. We aimed to explore the morphological differences among four rat species in the Yunnan Province, including *Rattus tanezumi*, *R. nitidus*, *R. norvegicus* and *R. andamanensis*, and provide more efficient and accurate classification criteria for species identification. **[Methods]** We carried out traditional linear measurement analysis and geometric morphometrics analysis on 40 mandibular specimens (10 for each species). One-way ANOVA analysis was employed to examine the differences in traditional measurements. Principal component analysis, canonical variable analysis, and phylogenetic signal test were used to analyze the differences in the geometric morphology of the mandibles of the four *Rattus* species. The accuracy of different methods for species identification was tested by Bayes discriminant analysis and function discriminant method. **[Results]** There were overall significant differences in mandibular length, length of the molar row, mandibular height, and length of the diastema between the four species, with the difference between *R. tanezumi* and *R. andamanensis* being the most prominent (Table 1). The results of geometric morphometrics showed that the mandibular morphology of *R. tanezumi* was similar to that of *R. andamanensis*, and the mandibular morphology of *R. tanezumi* was the most different from that of *R. nitidus*. The morphological differences of the mandible between four species were mainly detected in the coronoid, angular, and condylar processes (Fig. 4 and 6). The species classification accuracy results of Bayes discriminant analysis and discriminant function analysis both showed that the two methods have considerable reliability in species classification accuracy (Table 2 and Fig. 7). **[Conclusion]** The mandibular morphology can be used as the basis for the identification between the four species. The geometric morphometrics analysis method can help identify species between the four *Rattus* species. In subsequent studies, this method can be applied to verify additional groups to obtain more extensive information on morphological differences. This will serve as a reference for species identification, further promoting the control and prevention of rodent-borne diseases.

Key words: Small mammals; Morphometrics; Species classification; Canonical variate analysis; Phylogenetic signals

鼠类是重要的人兽共患病传播媒介，是肾综合征出血热、恙虫病及鼠疫等鼠源性疾病病原体的主要宿主动物，与人类健康密切相关。黄胸鼠 (*Rattus tanezumi*)、大足鼠 (*R. nitidus*)、褐家鼠 (*R. norvegicus*) 和黑缘齿鼠 (*R. andamanensis*) 属啮齿目 (Rodentia) 鼠科 (Muridae) 家鼠属，为我国南方广泛分布、数

量众多的家栖鼠种 (蒋志刚等 2015)。目前，云南、广西、广东等地仍存在以黄胸鼠和褐家鼠为主要传染源的家鼠鼠疫疫源地 (杨清鸾等 2019)，家鼠的分类鉴定对鼠疫及其他鼠源性疾病的有效防控具有重要的意义。

疾控人员目前在现场监测和防控工作中主要通过传统形态学，即体表形态特征对鼠类进

行分类鉴定，形态不明时通过分子生物学手段加以辅助。形态鉴定通常包括对皮毛的颜色和长短、体重、体长及颅骨和白齿形态等特征的综合分类鉴别。《中国兽类野外手册》(Smith 等 2009) 中家鼠属的分种检索主要以体型、后足、皮毛颜色和类型、乳头数、吻突等为鉴别特征，对于物种下颌骨的形态区别描述很少或几乎没有。相较于皮毛和体型等外形特征，头骨是具有复杂特征且相对稳定和坚固的形态结构，是重要的形态学指标。家鼠属内物种存在广泛的种间相似性和种内变异，外形变异程度较大，所以通过外形鉴定的物种可以通过头骨的形态差异进行复核。剥制头骨标本无需实验设备，技术门槛和成本较低，是相较于 DNA 条形码技术简便、经济的鉴定方法。但在实际的工作中除了易描述和测量的体表指征外，下颌骨因其结构简单且没有空腔结构，比颅骨更易获得和保存，所以下颌骨的形态研究对于物种分类也有重要的意义。例如田鼠亚科 (Arvicolinae) (Zorenko et al. 2023)、板齿鼠属 (*Bandicota*) (Chaval et al. 2016) 及鼯鼠亚科 (Myospalacinae) (Kang et al. 2023) 的种间分类可以通过下颌骨的几何形态分析完成。此外，啮齿动物下颌骨在结构上和颞骨紧密相连，与进食和挖掘具有功能相关性，下颌骨形态进化与物种饮食和栖居习惯关系密切 (Michaux et al. 2007, McIntosh et al. 2019)。下颌骨的研究对于物种颞骨进化和已灭绝物种的食性判断有重要的作用 (Hautier et al. 2008, Morales-García et al. 2021)。几何形态测量是一种形态分类方法。与传统线性测量数据的形态分析相比，几何形态测量更注重研究对象的空间形状，可以消除研究对象大小、方位等可能会影响形状研究的因素，因此研究结果更能反映整体形态特点 (Mitteroecker et al. 2009)。最基本的方法有地标点法、半地标点法和轮廓法 (Adams et al. 2013)，这 3 种方法被广泛运用于微小形态鉴别与物种分类。例如，杨红等 (2011) 对中华姬鼠 (*Apodemus draco*) 和大林姬鼠 (*A.*

peninsulae) 头骨的几何形态学分析发现，两物种形变差异主要体现在头骨颞弓、枕骨及眶下孔等结构。赵晓进等 (2021) 发现对髁骨的几何形态分析有助于猕猴 (*Macaca mulatta*) 的性别判断。

为探讨 4 种家鼠下颌骨的形态差异以及不同形态测量方法是否有助于判断物种归属，本研究对黄胸鼠、大足鼠、褐家鼠和黑缘齿鼠的下颌骨标本进行了传统形态测量和几何形态测量地标点法分析，以期补充家鼠下颌骨形态分类鉴定依据。

1 材料与方法

1.1 标本收集

本研究使用中国科学院昆明动物博物馆、云南省地方病防治所及大理大学病原与媒介生物研究所保存的共 40 号家鼠标本 (电子附录 1)，黄胸鼠、大足鼠、褐家鼠和黑缘齿鼠各 10 号，标本均为采自云南地区的成年个体。本研究在物种水平对下颌骨形态进行比较研究，使用的标本兼顾两性个体，分析过程中不对性别进行区分。

1.2 数据获取

1.2.1 传统形态数据测量 参考兽类头骨测量标准 I (杨奇森等 2005) 和 III (夏霖等 2006) 及《中国哺乳动物彩色图鉴》(潘清华等 2007)，选取下颌骨长 (mandibular length, ML)、下臼齿列长 (length of the molar row, LMR)、下颌高 (mandibular height, MH) 和下颌齿隙 (length of the diastema, LD) 4 个下颌骨特征为测量指标，采用精度为 0.01 mm 的电子游标卡尺 (Mitutoyo 日本三丰数显卡尺 500-151-30 CD-15AX, 量程 150 mm) 进行测量并记录结果。

1.2.2 图片获取 为软件处理和分析方便，将获得的下颌骨标本重新编号整理，按照物种分类进行拍照。将右下颌骨外侧按照门齿向右的方向摆放，并用橡皮泥固定，将侧面完整呈现。水平固定佳能 R6 相机与标本的垂直距离 (30 cm)，使用佳能 RF100 mm F2.8 L MACRO

IS USM 微距镜头固定焦距拍摄, 所有标本由同一人完成拍摄。将获得的照片储存在同一文件夹备用。

1.3 数据分析

1.3.1 下颌骨测量指标分析 首先对测量所得的形态数据进行 Kolmogorov-Smirnov 正态性检验 (K-S 检验), 若数据为正态分布则先进行雌雄差异显著性 t 检验。若雌雄下颌骨测量值没有显著性差异, 则合并数据进行方差齐性检验, 方差齐采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 对 4 种家鼠的 4 个下颌骨特征测量值进行检验; 否则采用非参数检验进行分析。对整体上具有显著差异的测量值通过 Bonferroni 矫正法检验组间配对差异显著性。最后采用 Bayes 线性判别法对形态特征指标的物种分类准确性进行检验。以上分析在 SPSS 26.0 软件中完成。

1.3.2 下颌骨几何形态分析 先将所有照片导入 tpsUtil1.78 软件 (Rohlf 2019) 转化为 TPS 格式文件, 再将文件导入 tpsDig2.3 (Rohlf 2017) 软件中进行打点。根据啮齿目下颌骨特点, 并参考粟海军 (2019) 对丽松鼠属 (*Callosciurus* spp.) 下颌骨的研究, 每个标本选择 15 个具有下颌骨同源信息的地标点 (Bookstein 1991) (图 1), 由同一个人重复打点 4 次, 取坐标均值进行后续分析。首先对坐标点进行有效性检查, 符合要求后采用普氏叠印法 (new Procrustes fit) 通过主成分对齐对所有坐标数据进行叠印拟合, 以消除人为拍照可能产生的非形态变异, 获得下颌骨平均形状数据矩阵和平均构象。使用主成分分析 (principal components analysis, PCA) 在可以代表主要形状变异的主成分水平上分析极端情况下的形态差异, 使用薄片样条插值法 (thin plate spline, TPS) 绘制薄片样条图 (TPS 图) 和矢量图 (vector 图), 将主成分分析结果可视化。使用典型变量分析 (canonical variate analysis, CVA) 获得下颌骨形态差异的典型变量, 并通过散点图和马氏距离体现不同物种之间的形态差异程度。采用函数判别法 (discriminant function

analysis, DFA) 分析物种下颌骨形态差异关系以及几何形态法分析的物种分类准确性, 采用 Fisher 线性判别实现。最后使用已发表的家鼠线粒体 *Cyt b* 基因 (Liu et al. 2018) 构建系统发育树, 结合对下颌骨形态普氏距离采用 Ward 聚类法构建的表型聚类树, 进行系统发育信号检验 (phylogenetic signal test, PST) (Blomberg et al. 2003), 初步的探究下颌骨形态进化。地标点有效性检查在 tpsSmall1.36 软件 (Rohlf 2021) 中完成, 普氏叠印法、主成分分析、典型变量分析、函数判别分析在 MorphoJ1.07a 软件 (Klingenberg 2011) 中完成。系统发育树在 MEGA11 软件 (Tamura et al. 2021) 中完成。在 R 4.2.3 软件 (R Core Team 2021) 中使用 geomorph 包中 vectorplotRefToTarget 函数、

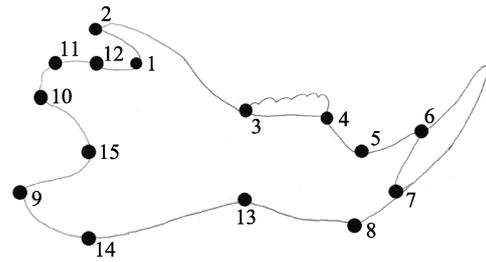


图 1 下颌骨地标点示意图

Fig. 1 Sketch map of mandibular landmarks

1. 冠状突与踝状突间曲线最凹点; 2. 冠状突顶端; 3. 臼齿槽至上升枝拐点; 4. 臼齿前缘; 5. 齿隙最凹点; 6. 门齿槽前背侧上顶端; 7. 门齿槽前背侧下顶端; 8. 水平枝腹面最低点; 9. 角突后顶点; 10. 踝状突后顶点; 11. 踝状突前后缘拐点; 12. 踝状突关节面前缘; 13. 水平枝腹面最顶点; 14. 角突腹缘最低点; 15. 踝状突与角突间曲线最凹点。

1. The most concave point of the curve between coronary process and ankle process; 2. Tip of coronoid process; 3. Molar alveolar to ascending branch inflection point; 4. Molar teeth anterior border; 5. The most concave point of diastema; 6. Incisor alveolar anterior dorsal upper end point; 7. Incisor alveolar anterior dorsal lower end point; 8. The lowest point on the ventral surface of horizontal branch; 9. Posterior vertex of angular process; 10. Posterior vertex of ankle process; 11. Inflection point of anterior and posterior edge of ankle process; 12. Ankle process anterior margin; 13. The most apex of the ventral surface of horizontal branch; 14. The lowest point of the ventral margin of the angular process; 15. The most concave point of the curve between the ankle process and the angular process.

physignal 函数分别完成 TPS 图和 vector 图及系统发育信号检验；使用 stats 包中的 hclust 函数进行物种表型层次聚类。

2 结果

2.1 传统形态学测量数据分析

2.1.1 差异性检验结果 K-S 检验结果表明，下颌骨 4 种特征的测量值均呈正态分布 ($P > 0.05$) (电子附录 2)， t 检验结果表明，雌雄测量值没有显著差异 ($P > 0.05$) (电子附录 3)，方差齐性检验接受原假设 ($P > 0.05$) (电子附录 4)，后续采用单因素方差分析进行差异性检验。方差分析结果表明，4 个下颌骨形态在不同物种间均存在显著差异 ($P < 0.05$) (电子附录 5)，经 Bonferroni 校正法事后检验结果表明 (表 1)，黑缘齿鼠的下颌齿隙显著长于黄胸鼠 ($P < 0.05$)，下臼齿列长显著长于大足鼠、褐家鼠和黄胸鼠 ($P < 0.05$)，下颌骨长显著长于黄胸鼠 ($P < 0.05$)，下颌高显著高于大足鼠 ($P < 0.05$)。大足鼠下臼齿列长显著长于黄胸鼠 ($P < 0.05$)。褐家鼠下颌齿隙显著长于黄胸鼠 ($P < 0.05$)。

2.1.2 Bayes 判别分析结果 对 4 种家鼠下颌骨形态特征测量指标进行 Bayes 判别分析，共得到 3 个判别函数解释了全部方差，且 3 个判别函数经 Wilk's Lambda 检验均具有显著性 ($P < 0.05$)。第 1 判别函数解释了 76.80% 方差，第 2 判别函数解释了 16.00% 方差，第 3 判别函

数解释了 7.20% 方差，根据特征指标获得标准判别函数式为：

$$\text{黄胸鼠: } Y_1 = 8.877M_L + 91.158L_{MR} + 8.751M_H - 0.571L_D - 438.730$$

$$\text{大足鼠: } Y_2 = 9.892M_L + 99.277L_{MR} + 2.202M_H + 6.910L_D - 482.043$$

$$\text{褐家鼠: } Y_3 = 7.516M_L + 96.704L_{MR} + 6.959M_H + 6.675L_D - 467.931$$

$$\text{黑缘齿鼠: } Y_4 = 8.389M_L + 108.005L_{MR} + 4.774M_H + 7.957L_D - 547.678$$

式中， Y 、 M_L 、 L_{MR} 、 M_H 和 L_D 分别表示判别分数、下颌骨长、下臼齿列长、下颌高和下颌齿隙。

交叉验证判别分析中，对 4 个物种标本的正确分类为 72.5% (表 2)。判别分析结果表明，黄胸鼠和褐家鼠可以与黑缘齿鼠完全分开，大足鼠和褐家鼠可以完全分开 (图 2)。

2.2 下颌骨几何形态分析

2.2.1 主成分分析 地标点有效性检查相关系数为 1，可以进一步分析。通过下颌骨侧面形态普氏分析获得二维坐标点数据，对其进行主成分分析，获得主成分分析表 (电子附录 6) 和主成分散点图 (图 3)。选取前 3 个主成分代表下颌骨侧面形态的主要变异规律，PC1、PC2、PC3 特征值占总变异率的 59.78%。由 TPS 图和 vector 图展示各主成分坐标轴极端形变与平均形状相比的情况 (图 4)。vector 图箭头方向表示目标图与平均形状的矢状位移。其中，褐

表 1 4 种家鼠下颌骨形态特征测量值的 Bonferroni 检验

Table 1 Bonferroni test of the measurements of mandibular characteristics among four *Rattus* species

| 特征 Characteristics | 物种 Species | 邦佛伦尼检验 Bonferroni test | |
|--------------------------------------|--|-------------------------------|---------|
| | | 平均值差值 Mean's difference (I-J) | P |
| 下颌骨长 Mandibular length (n=40) | 黄胸鼠 vs. 黑缘齿鼠 <i>R. tanezumi</i> vs. <i>R. andamanensis</i> | - 2.055 | < 0.001 |
| 下臼齿列长 Length of the molar row (n=40) | 黄胸鼠 vs. 大足鼠 <i>R. tanezumi</i> vs. <i>R. nitidus</i> | - 0.342 | 0.022 |
| | 黄胸鼠 vs. 黑缘齿鼠 <i>R. tanezumi</i> vs. <i>R. andamanensis</i> | - 0.843 | < 0.000 |
| | 褐家鼠 vs. 黑缘齿鼠 <i>R. norvegicus</i> vs. <i>R. andamanensis</i> | - 0.673 | < 0.001 |
| | 大足鼠 vs. 黑缘齿鼠 <i>R. nitidus</i> vs. <i>R. andamanensis</i> | - 0.501 | < 0.001 |
| 下颌高 Mandibular height (n=40) | 大足鼠 vs. 黑缘齿鼠 <i>R. nitidus</i> vs. <i>R. andamanensis</i> | - 0.893 | 0.029 |
| 下颌齿隙 Length of the diastema (n=40) | 黄胸鼠 vs. 褐家鼠 <i>R. tanezumi</i> vs. <i>R. norvegicus</i> | - 0.665 | 0.021 |
| | 黄胸鼠 vs. 黑缘齿鼠 <i>R. tanezumi</i> vs. <i>R. andamanensis</i> | - 0.776 | 0.005 |

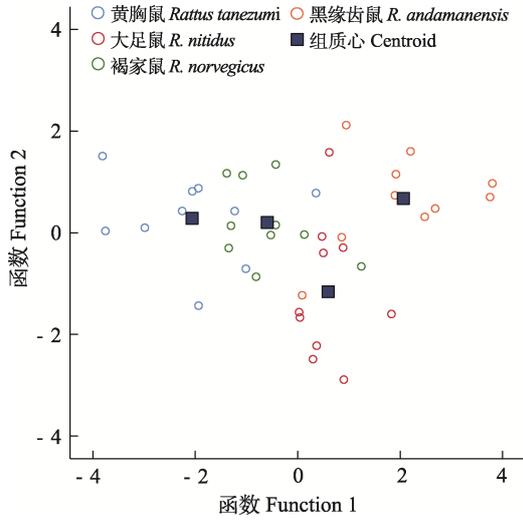


图 2 下颌骨形态特征测量值判别分析散点图
Fig. 2 Discriminant analysis scatter diagram of measurements of mandibular characteristics

家鼠主要分布在 PC1 轴正方向, vector 图主要表现为点 2、点 14 发生位移, 下颌骨形态表现为冠状突较为粗短和角突更为细长。大足鼠主要分布在 PC2 轴正方向和 PC3 轴负方向, PC2 轴正方向上 vector 图主要表现为点 14 发生位移, 下颌骨形态表现为角突变窄; PC3 轴负方向上 vector 图没有明显变化。黄胸鼠和黑缘齿鼠下颌骨形态在主成分图上重叠较多, 二者主要分布在 PC1 轴负方向和 PC2 轴负方向, vector 图在 PC1 轴负方向主要表现为点 2、点 14 发生位移, 下颌骨形态表现为冠状突较为细长和角突更为粗短; PC2 轴负方向主要表现为点 14、点 9、点 8、点 13 以及点 11 发生位移, 下颌骨形态表现为踝状突前后缘转折点变高, 角突更为粗短, 水平枝腹面与角突之间的角度减小。

表 2 下颌骨形态特征测量值 Bayes 判别分析交叉验证结果

Table 2 Bayes discriminant analysis classification results of mandibular characteristics

| 分组 Group | 预测组成员 Prediction group members | | | | 总计 Total | |
|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------|-----------------------------|--------------------------------|-------------|-----|
| | 黄胸鼠 <i>R. tanezumi</i> | 大足鼠 <i>R. nitidus</i> | 褐家鼠 <i>R. norvegicus</i> | 黑缘齿鼠 <i>R. andamanensis</i> | | |
| 交叉验证 Cross-validated (%) | 黄胸鼠 <i>Rattus tanezumi</i> | 70 | 10 | 20 | 0 | 100 |
| | 大足鼠 <i>R. nitidus</i> | 0 | 70 | 20 | 10 | 100 |
| | 褐家鼠 <i>R. norvegicus</i> | 20 | 10 | 70 | 0 | 100 |
| | 黑缘齿鼠 <i>R. andamanensis</i> | 0 | 20 | 0 | 80 | 100 |

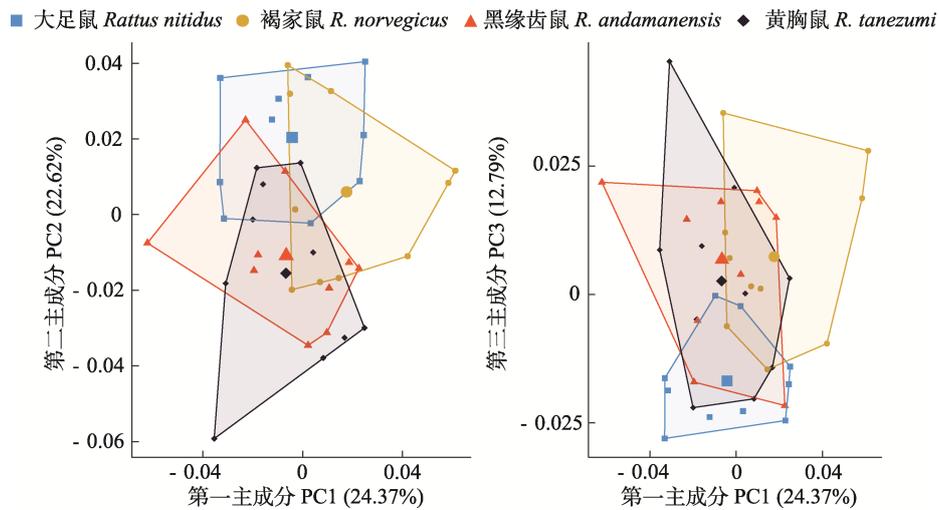


图 3 下颌骨侧面第一主成分 (PC1)、第二主成分 (PC2) 和第三主成分 (PC3) 散点图
Fig. 3 Scatter plots of the principal component PC1, PC2 and PC3 of the lateral mandible

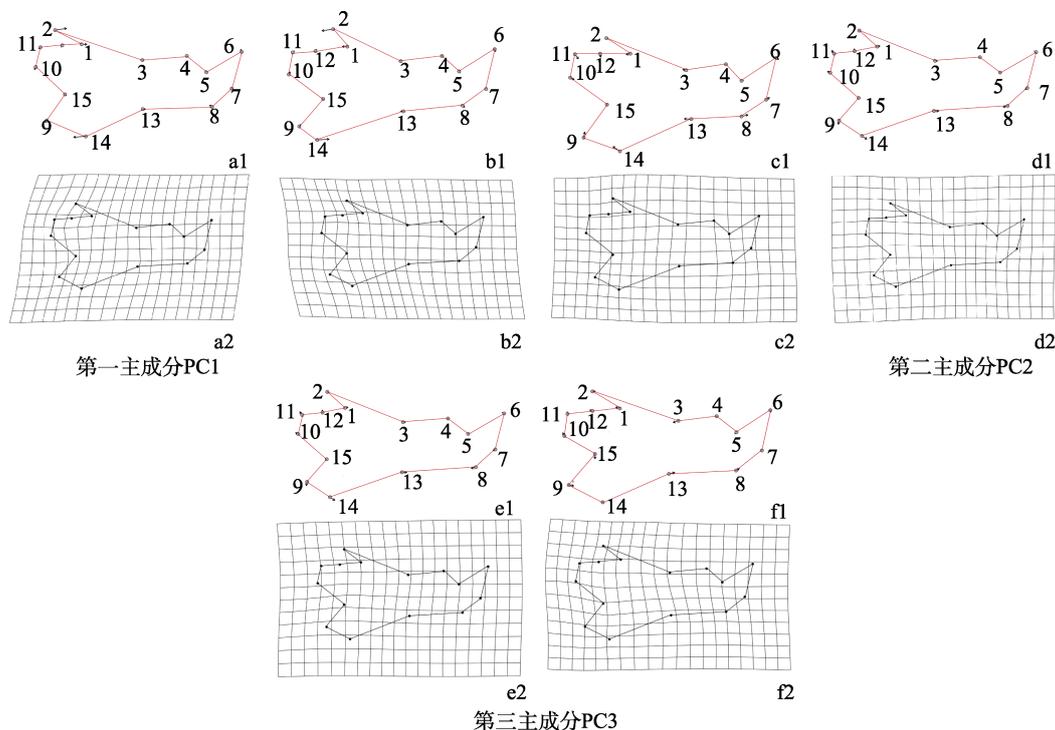


图 4 下颌骨侧面主成分各坐标轴薄片样条图和矢量图

Fig. 4 Thin plate spline (TPS) and vector diagram of each coordinate axis of principal components of lateral mandible

a1 和 a2、c1 和 c2、e1 和 e2 分别为前 3 轴极小值代表的形变图；b1 和 b2、d1 和 d2、f1 和 f2 分别为前 3 轴极大值代表的形变图。形变图表示的是与平均形态的差异。

a1 & a2, c1 & c2 and e1 & e2 are the deformation maps represented by the minimum values of the first three axes, respectively. b1 & b2, d1 & d2 and f1 & f2 are the deformation maps represented by the maximum values of the top three axes, respectively. The deformation map represents the difference from the average shape.

2.2.2 典型变量分析结果 下颌骨侧面几何形态的典型变量分析结果（电子附录 7）显示，前 3 个典型变量解释了 100% 变化，第 1 典型变量（CV1）解释了 43.20%，第 2 典型变量（CV2）解释了 29.20%，第 3 典型变量（CV3）解释了 27.60%。CV1 和 CV2 散点图显示，黄胸鼠、大足鼠、褐家鼠和黑缘齿鼠均能各自聚在一起，易于分开（图 5）。基于马氏距离的差异检验结果表明（表 3），4 种家鼠下颌骨两两之间差异具有统计学意义（ $P < 0.001$ ），其中黑缘齿鼠和褐家鼠下颌骨马氏距离最大（9.830 1），大足鼠和黄胸鼠下颌骨马氏距离最小（8.224 7）。

2.2.3 判别函数分析（DFA）结果 用普氏距

离表示各种群下颌骨平均形态之间的距离（表 4），用扭曲形变两倍扩大的薄板样条图展示下颌骨形变差异情况（图 6），对 4 种家鼠下颌骨几何形态分类进行两两交叉验证（图 7）。4 种家鼠下颌骨形态两两之间的普氏距离差异具有统计学意义（ $P < 0.05$ ），其中黄胸鼠和黑缘齿鼠之间距离最短，TPS 图上仅在点 15 具有明显的差异，黑缘齿鼠与黄胸鼠相比下颌骨形态表现为角突与踝突连线凹陷处角度增大；黄胸鼠和大足鼠之间距离最远，TPS 图上在点 1、3、8、14、9、15、11、12 都存在明显的差异，黄胸鼠与大足鼠相比下颌骨形态表现为冠状突更细长，下臼齿列长更短，上升枝变长，角突变长变宽，角突与踝突连线凹陷处角度减小，踝

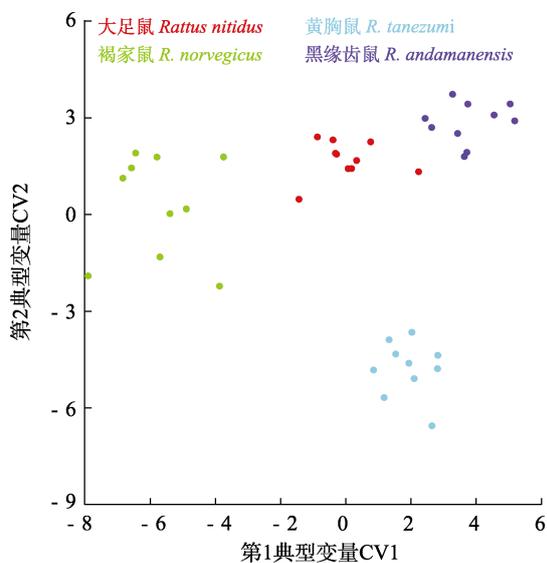


图 5 下颌骨侧面典型变量分析散点图

Fig. 5 Scatter plot of canonical variate (CV) analysis of lateral mandible

表 3 4 种家鼠下颌骨侧面形态马氏距离 (10 000 次重复检验)

Table 3 Mahalanobis distance of lateral view of mandible in four *Rattus* species (10 000 repetitions)

| | 大足鼠 <i>R. nitidus</i> | 褐家鼠 <i>R. norvegicus</i> | 黄胸鼠 <i>R. tanezumi</i> |
|------------------------------|--------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| 褐家鼠 <i>Rattus norvegicus</i> | 8.716 7* | | |
| 黄胸鼠 <i>R. tanezumi</i> | 8.224 7* | 9.293 3* | |
| 黑缘齿鼠 <i>R. andamanensis</i> | 8.314 2* | 9.830 1* | 8.274 4* |

* $P < 0.001$

状突上缘变宽；大足鼠和褐家鼠 TPS 图上在点 1、2、3、9、14、15、10 存在明显差异，褐家鼠与大足鼠相比下颌骨形态表现为冠状突与踝状突夹角变大，下臼齿列长变短，角突变长，

角突与踝突连线凹陷处角度减小、距离变短，踝状突下缘变宽；大足鼠和黑缘齿鼠 TPS 图上在点 1、3、8、14、9、15 存在明显差异，黑缘齿鼠与大足鼠相比下颌骨形态表现为角突变细，下臼齿列长变短，上升枝变长，角突变宽、角突与踝突连线最凹点上移、距离增大；褐家鼠和黄胸鼠 TPS 图上在点 2、14、10、11、12、8 存在明显差异，黄胸鼠与褐家鼠相比下颌骨形态表现为角突变细长，上升枝变长，角突变宽，角突与踝突连线开口变大、角度增大，踝状突抬高；褐家鼠和黑缘齿鼠 TPS 图上在点 1、3、8、14、9、15 存在明显差异，褐家鼠与黑缘齿鼠相比下颌骨形态表现为冠状突变细长、下臼齿列长变短、上升枝变长、角突变宽变长、角突与踝突连线最凹点上移、距离增大。对大足鼠-褐家鼠、大足鼠-黑缘齿鼠、褐家鼠-黄胸鼠、黄胸鼠-黑缘齿鼠分类的交叉验证结果都达到 80% 及以上，对褐家鼠-黑缘齿鼠交叉验证验证结果最低，为 60%。

2.3 下颌骨系统发育信号分析

以下颌骨平均形态普氏距离构建的表型聚类树（电子附录 8a）结果显示，褐家鼠与大足鼠聚为一类，黄胸鼠与黑缘齿鼠聚为一类，与以线粒体 *Cyt b* 基因序列构建的系统发育树结果相同（电子附录 8b）。系统发育信号计算和检验结果（电子附录 9）表明，4 种家鼠下颌骨系统发育信号较弱 ($K = 0.624$, $P < 0.05$)。

3 讨论

家鼠属种类繁多，适应性强，在传统形态学上存在广泛的种内变异和种间相似性，这导

表 4 4 种家鼠判别函数分析普氏距离及 P 值 (10 000 次重复检验)

Table 4 Procrustes distance of discriminant function analysis between four *Rattus* species (10 000 repetitions)

| | 大足鼠 <i>R. nitidus</i> | 褐家鼠 <i>R. norvegicus</i> | 黄胸鼠 <i>R. tanezumi</i> |
|------------------------------|-----------------------|--------------------------|------------------------|
| 褐家鼠 <i>Rattus norvegicus</i> | 0.040 977 65** | | |
| 黄胸鼠 <i>R. tanezumi</i> | 0.043 977 65*** | 0.038 919 98** | |
| 黑缘齿鼠 <i>R. andamanensis</i> | 0.042 832 83*** | 0.039 053 61** | 0.029 377 24* |

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

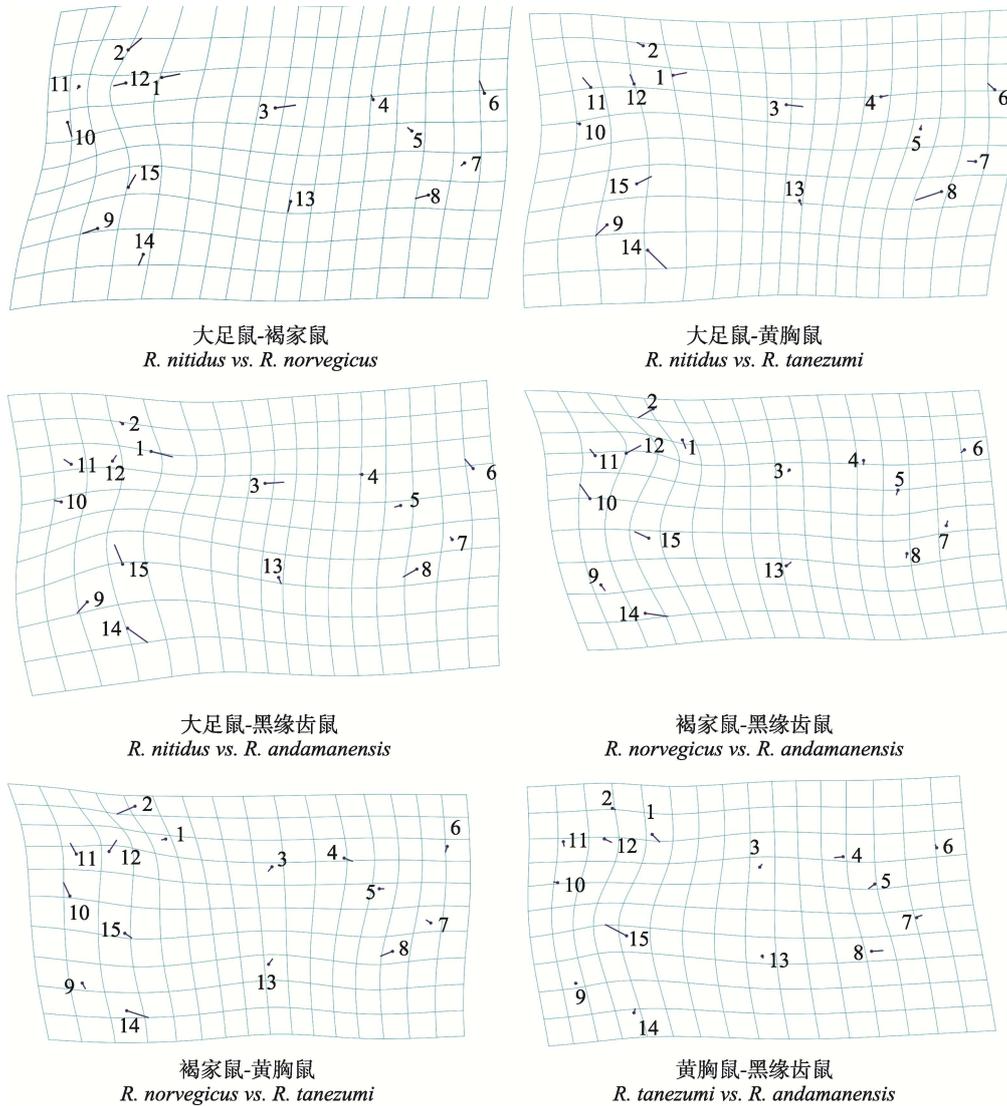


图 6 4 种家鼠平均形态两两比较，扭曲形变两倍扩大的薄板样条图

Fig. 6 The pairwise comparison of average morphology between the four *Rattus* species, and the thin plate spline diagram of double expanded twisted deformation

编号表示下颌骨地标点，蓝线表示地标点的矢量位移。

The number represents the mandibular landmarks, and the blue line represents the vector displacement of landmarks.

致了家鼠具有复杂的分类史和命名史，例如斑胸鼠 (*R. yunnanensis*) 是黄胸鼠同物异名，斯氏家鼠 (*R. r. sladeni*)、环齿鼠 (*R. r. sikkimensis*) 是黑缘齿鼠的同物异名，大足鼠曾被认为是拟家鼠的亚种，褐家鼠在全世界多达 20 个亚种 (Musser et al. 2005, 魏辅文 2022)。家鼠属物种目前仍然存在分类混乱和鉴定困难的问题。

对云南省 4 种家鼠的下颌骨 4 个测量指标的种间形态差异性检验结果表明，黄胸鼠与黑缘齿鼠差异性最大，大足鼠和褐家鼠 4 个指标均没有显著差异性。下颌骨测量指标分析与几何形态学测量分析结果不同，后者的形态聚类表明黄胸鼠与黑缘齿鼠形态相近。黄胸鼠与黑缘齿鼠下颌骨的线性测量结果差异在于下

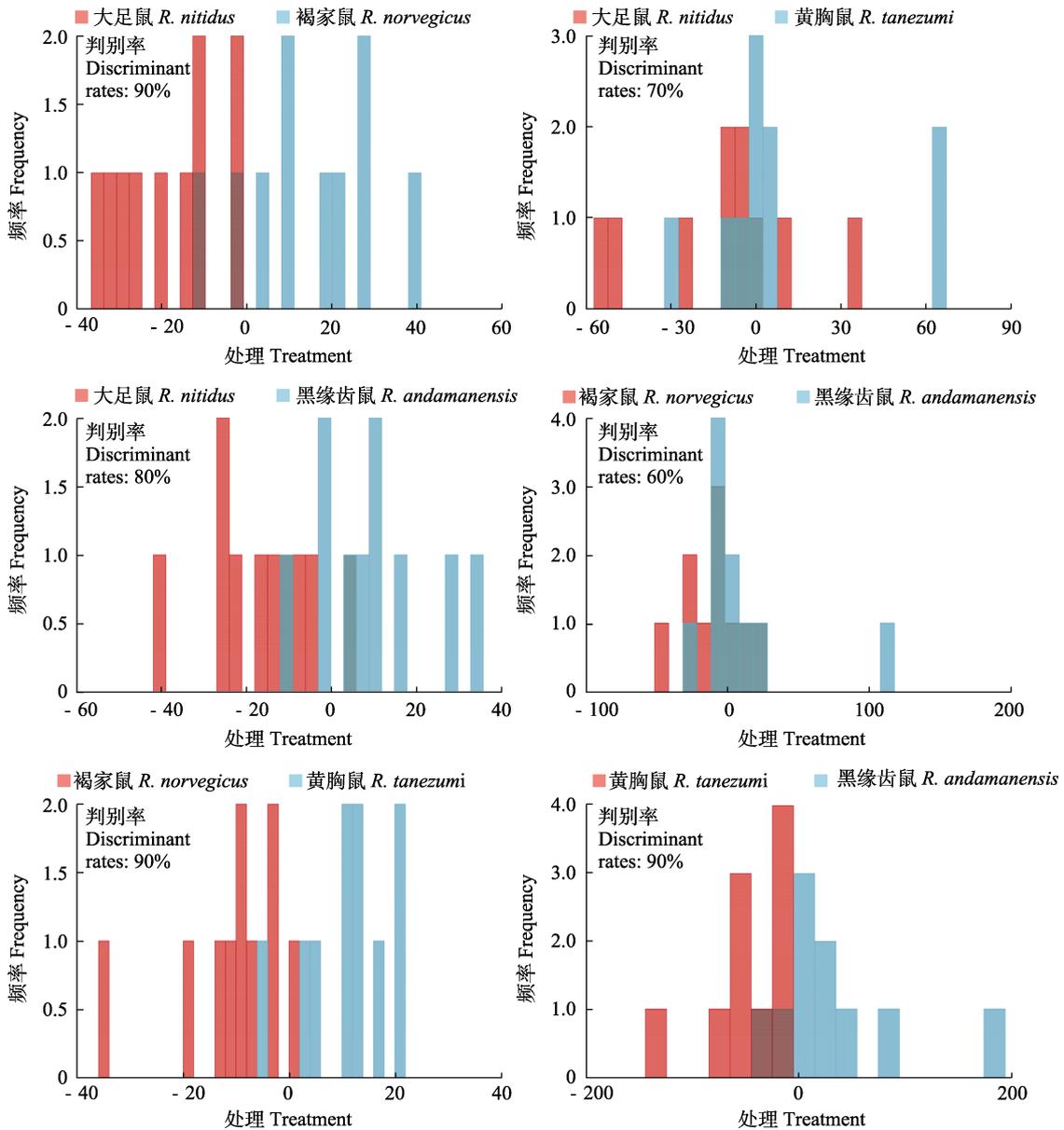


图7 4种家鼠函数判别分析结果

Fig. 7 Discriminant analysis results of the four *Rattus* species

颌骨的大小不同，而形态聚类树以坐标点几何形态分析为基础，进行性状差异性比较时消除了大小的因素，主要差异在于结构的不同。两种方法统计结果表明，黄胸鼠下颌骨小于黑缘齿鼠但是二者的结构相似。黄胸鼠与褐家鼠在下颌骨长没有显著性差异，与 Liu 等（2018）结果不同，可能与地理种群差异或者抽样误差

有关。Bayes 判别法对 4 项下颌骨长度测量指标的交叉验证结果为 72.5%。上述结果表明，用传统测量指标对 4 种家鼠物种鉴定可靠性有限，后续分析可以尝试更多的测量指标进行验证。陈燕等（2023）发现，使用下颊齿列基长能够有效区分褐家鼠和黄胸鼠。本文中黄胸鼠与褐家鼠的下臼齿列长（下颊齿列基长）测量

值比较没有显著的差异性，但褐家鼠下臼齿列长平均值大于黄胸鼠，一定程度上支持了陈燕等（2023）的结果。因此我们认为，下臼齿列长或下颊齿列基长可以作为区分黄胸鼠和褐家鼠的形态鉴别指标之一。

几何形态测量分析结果的 PCA 前三个主成分解释总变异率为 59.78%，可能是因为黄胸鼠、褐家鼠、大足鼠及黑缘齿鼠为同一属，种间的形态变异幅度较小。4 种家鼠的下颌骨差异主要体现在冠状突、上升枝和角突、踝状突以及二者连线夹角和开口大小。4 种家鼠 CVA 结果的散点图表现为完全分开，各自聚成类。马氏距离检验在 PCA 结果的基础上进一步验证了家鼠下颌骨形态具有极显著差异，表明下颌骨可以用作 4 种家鼠的物种分类依据。判别函数分析进一步详细描述了两两物种之间下颌骨的形态差异主要集中在冠状突、角突和踝状突。冠状突细长程度由大到小为：黑缘齿鼠、黄胸鼠、大足鼠、褐家鼠；角突宽钝程度由大到小为：黄胸鼠、黑缘齿鼠、褐家鼠、大足鼠；踝状突前后缘转折上翘程度由大到小为：黑缘齿鼠、黄胸鼠、大足鼠、褐家鼠。下颌骨几何形态判别函数交叉验证基本可以将 80% 的标本正确分类，褐家鼠和黑缘齿鼠分类正确率低。通过检视云南省采集的标本，黑缘齿鼠臼齿外缘均有黑色沉积物质附着，而在褐家鼠中未发现这一现象。因此，在实际工作中可以结合这一特征对云南省的黑缘齿鼠和褐家鼠进行区分。根据马氏距离构建的 4 种家鼠下颌骨表型聚类树与以线粒体 Cyt *b* 基因构建的系统发育树呈现的结构一致，从形态上支持大足鼠与褐家鼠亲缘关系较近，黄胸鼠和黑缘齿鼠亲缘关系较近。

4 种家鼠下颌骨具有一定程度的系统发育信号也验证了聚类树的结果，但 Blomberg's *K* 值小于 1 ($K = 0.624$) 表明下颌骨形态不仅受到系统发育的影响，还可能受到物种生态等其他适应性因素的影响 (Blomberg et al. 2003, Renaud et al. 2007)，导致相同属的物种下颌骨

出现不同的进化过程。例如因为不同的饮食生态会使下颌咬合力大小存在差异，进而导致下颌骨呈现不同的进化趋势 (Ginot et al. 2019)。也有研究表明，大陆上与褐家鼠共生的黑家鼠 (*R. rattus*) 下颌骨比岛屿上(只有黑家鼠生存)的下颌骨小，这与食物资源和竞争压力有关 (Ibrahim et al. 2017)。黄胸鼠和黑缘齿鼠多分布于海拔 2 000 m 以下；大足鼠适宜生存海拔可达 2 800 m 以上，褐家鼠在纬度较高气候较冷的地方更常见 (Wilson et al. 2017)。这可能导致大足鼠和褐家鼠对于高海拔生境及其植被类型具有相似的适应特征，而黄胸鼠和黑缘齿鼠主要适应中低海拔生境及植被类型，并由此影响下颌的表型进化。4 种家鼠下颌骨进化影响因素还需结合生态等原因进一步分析。

电子附录 电子附录 1 ~ 9 见本文网络版 (<http://dwxzz.ioz.ac.cn>)。

致谢 感谢中国科学院昆明动物博物馆为查看标本提供了便利。

参 考 文 献

- Adams D C, Rohlf F J, Slice D E. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24(1): 7–14.
- Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4): 717–745.
- Bookstein F L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. New York: Cambridge University Press: 435.
- Chaval Y, Waengsothorn S, Morand S, et al. 2016. A new taxonomic toolkit for identification of two sympatric species of *Bandicota* (Rodentia: Muridae) from mainland Southeast Asia. *Mammalia*, 80(4): 425–439.
- Ginot S, Herrel A, Claude J, et al. 2019. Morphometric models for estimating bite force in *Mus* and *Rattus*: mandible shape and size perform better than lever-arm ratios. *The Journal of Experimental Biology*, 222(12): jeb204867.
- Hautier L, Michaux J, Marivaux L, et al. 2008. Evolution of the

- zygomasseteric construction in Rodentia, as revealed by a geometric morphometric analysis of the mandible of *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154(4): 807–821.
- Ibrahim A, Salem I, Chetoui M, et al. 2017. Morphometric analysis of the insular and mainland *Rattus* in Tunisia. *Biologia*, 72(8): 927–934.
- Kang Y K, Wang Z C, Yao B H, et al. 2023. Environmental and climatic drivers of phenotypic evolution and distribution changes in a widely distributed subfamily of subterranean mammals. *Science of the Total Environment*, 878: 163177.
- Klingenberg C P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2): 353–357.
- Liu S Y, He K, Chen S D, et al. 2018. How many species of *Apodemus* and *Rattus* occur in China? A survey based on mitochondrial *cyt b* and morphological analyses. *Zoological Research*, 39(5): 309–320.
- McIntosh A F, Cox P G. 2019. The impact of digging on the evolution of the rodent mandible. *Journal of Morphology*, 280(2): 176–183.
- Michaux J, Chevret P, Renaud S. 2007. Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(3): 263–279.
- Mitteroecker P, Gunz P. 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2): 235–247.
- Morales-García N M, Gill P G, Janis C M, et al. 2021. Jaw shape and mechanical advantage are indicative of diet in Mesozoic mammals. *Communications Biology*, 4(1): 242.
- Musser G G, Carleton M D. 2005. Superfamily Muroidea // Wilson D E, Reeder D M. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- R Core Team. 2021. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Renaud S, Chevret P, Michaux J. 2007. Morphological vs. molecular evolution: ecology and phylogeny both shape the mandible of rodents. *Zoologica Scripta*, 36(5): 525–535.
- Rohlf F. 2017. tpsDig, v. 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf F. 2019. tpsUtil, v. 1.78. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf F. 2021. tpsSmall, v. 1.36. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Tamura K, Stecher G, Kumar S. 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7): 3022–3027.
- Wilson D E, Lacher T E, Mittermeier R A. 2017. *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 7. Rodents II*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Zorenko T, Kagainis U, Golenishchev F, et al. 2023. Geometric morphometrics of the cranium and mandible in social voles of the “guentheri” group (Arvicolinae: *Sumeriomys*). *Diversity*, 15(1): 83.
- 陈燕, 岳亚先, 王涛, 等. 2023. 褐家鼠和黄胸鼠体型和头骨物种鉴定特征值筛选. *兽类学报*, 43(3): 322–332.
- 蒋志刚, 马勇, 吴毅, 等. 2015. 中国哺乳动物多样性及地理分布. 北京: 科学出版社.
- 潘清华, 王应祥, 岩崑. 2007. 中国哺乳动物彩色图鉴. 北京: 中国林业出版社.
- Smith A, 解焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 粟海军. 2019. 利用几何形态测量学方法分析外来近似物种形态差异与亲疏关系. *生物学杂志*, 36(4): 89–93.
- 魏辅文. 2022. 中国兽类分类与分布. 北京: 科学出版社.
- 夏霖, 杨奇森, 马勇, 等. 2006. 兽类头骨测量标准III: 啮齿目、兔形目. *动物学杂志*, 41(5): 68–71.
- 杨红, 张子慧. 2011. 中华姬鼠与大林姬鼠头骨的几何形态学研究. *四川动物*, 30(5): 691–695, 662.
- 杨奇森, 夏霖, 马勇, 等. 2005. 兽类头骨测量标准 I: 基本量度. *动物学杂志*, 40(3): 50–56.
- 杨清奎, 翁涛平, 李杨. 2019. 鼠疫的流行病学概述. *微生物与感染*, 14(6): 333–337.
- 赵晓进, 褚颜魁, 赵晓芳, 等. 2021. 猕猴骸骨性别的几何形态分析. *河南师范大学学报: 自然科学版*, 49(4): 114–118.