

УДК 595.384.2:57.018.634.7

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КАК СПОСОБ
РЕШЕНИЯ ВОПРОСОВ СИСТЕМАТИКИ НА ПРИМЕРЕ
PORCELLANIDAE (DECAPODA: ANOMURA)**

Э.Ф. Мельникова, Б. Вердинг, А.В. Беспятых

Аннотация

Виды комплекса *Petrolisthes lamarckii* несколько раз подвергались изменению таксономического статуса. Для выявления видовых границ комплекса *P. lamarckii* были исследованы стерральные пластинки 4-х видов порцелляновых крабов с использованием методов геометрической морфометрии. Данные, полученные на основе геометрического морфометрического анализа, подтвердили видовую самостоятельность *P. asiaticus* и вида, еще не описанного, но похожего по некоторым морфологическим признакам на атлантического *Petrolisthes armatus*, а виды *P. lamarckii* и *P. borradaile* не могли быть достоверно различены с помощью данного метода.

Введение

Porcellanidae Haworth (1825), известные под названием порцелляновые крабы, представляют семейство разнообразных крабоподобных десятиногих раков, большинство видов которых встречается в тропических регионах. Примерно из 260 известных видов, входящих в 30 родов, около 110 встречаются в Индо-Вест Пацифике, 92 – в западной Атлантике и 17 – в восточной Атлантике [1, 2].

Хотя *Porcellanidae* и признаются хорошо обозначенным таксоном, принятым как отдельное семейство в надсемействе *Galattheoidea*, эволюционные связи внутри семейства изучены слабо, а многие виды трудно различимы по морфологическим признакам. В то же время типичная крабоподобная форма тела делает этих артропод идеальной группой для эволюционных исследований в процессах карцинизации у аномур и брахиур (истинных крабов).

С экологической точки зрения этот таксон заслуживает внимание, поскольку *Porcellanidae* обладают уникальным фильтрационным способом добычи пищи, что вообще не характерно для галатеоидов.

И, наконец, с биогеографической точки зрения *Porcellanidae* интересны как модель для исследования влияния Панамского перешейка на сильную разобщенность видов, включая 6 номинальных видов и серию парных видов, обитающих по обе стороны перешейка.

Доказано, что окраска также является систематически важным признаком для многих видов десятиногих ракообразных. Тем не менее, использование данной характеристики ограничено, так как традиционно большая часть мате-

риала, доступного для морфологического сравнения, хранится долгое время, что приводит к потере цвета.

Для различения морфологически схожих, но репродуктивно несовместимых таксонов необходимо использование альтернативных источников информации. Показано, что личиночные признаки обладают уникальной морфологией, главным образом независимым развитием от признаков взрослых форм, которые позволяют сделать вывод об эволюционных взаимоотношениях у *Porcellanidae* и помочь в выявлении видов в комплексах.

Другим интересным подходом для разделения видовых комплексов, у которых отсутствуют дискретные признаки, является изучение изменения формы различных структур тела.

Первая попытка количественно описать механизм изменения формы была предпринята А. Томпсоном в 1917 г. [3]. Алгоритм его действий был следующий: двухмерное изображение одного из сравниваемых видов проецировалось на координатную сеть. Постулировались гомологичные точки. Координатная сеть искажалась таким образом, чтобы гомологичные точки одного вида наложались на гомологичные точки другого. Степень искажения сетки позволяла выявить межвидовые различия.

60 лет спустя Букстейн сделал попытку усовершенствовать эту методику, которую он назвал «биоортогональный анализ» [4]. Математическая подоплека этого подхода отпугнула среднестатистического биолога, и таким образом, метод изучения биологических форм оказался забытым до 1981 года, пока Сигель не адаптировал данную методику для использования на персональном компьютере [5, 6].

Методы геометрической морфометрии позволяли вести анализ канонической переменной величины и расположить виды на иерархическом древе, показывающем схожесть форм. Этот подход и был впервые с успехом использован Алманом для предварительного исследования одного из комплексов порцелляновых крабов [7].

Целью данной работы стало исследование видовых границ 4-х видов порцелляновых крабов комплекса *Petrolisthes lamarckii* и изучение изменчивости формы стеральной пластинки с использованием методов геометрической морфометрии.

1. Материал и методы

Материалом для наших исследований послужили сборы 4-х видов порцелляновых крабов из экспедиции Снеллиуса 1929–1930 гг. из фондов голландского музея Naturalis. Камеральная обработка проводилась на кафедре частной зоологии и экологии животных Гиссенского университета.

В анализ были включены 4 вида комплекса *Petrolisthes lamarckii*. *Petrolisthes asiaticu*. С момента описания (Leach, 1820) этот комплекс несколько раз подвергался изменению таксономического статуса – то выделяясь в подвид, то вновь обретая видовую самостоятельность. Другой представитель комплекса *P. lamarckii*, обнаруженный в Тихом океане, по всем морфологическим признакам соответствующий атлантическому *P. armatus*, является пока еще официально не описанным видом.

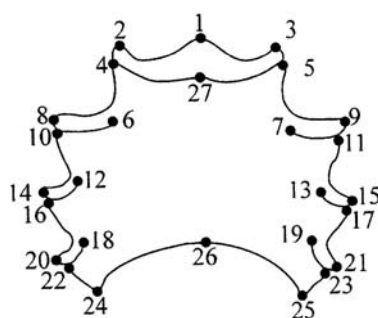


Рис. 1. Схематическое изображение стернальной пластинки с 27 маркерами первого и второго порядков

P. borradaile был впервые описан как разновидность *P. lamarkii* (Borradaile, 1898). Отсутствие эпибранхиального шипа отличает этот вид от других членов комплекса *P. lamarkii*.

P. lamarkii отличается от *P. asiaticus* отсутствием шипов на переднем крае бедра ходильных ног, от *P. borradaile* – наличием эпибранхиального шипа.

Результатом предварительного анализа изменения формы различных элементов панциря крабов стал выбор стернальной пластинки. На этой структуре были установлены маркеры, т. е. дискретные гомологичные анатомические локусы. Все маркеры имеют четкую привязку к определенным местам на поверхности исследуемой структуры и располагаются на одной плоскости. Сочетание этих условий является идеальным критерием для выбора маркеров [8]. Стернальная пластинка является сравнительно плоской структурой, пригодной для дигитализации и подходящим местом для постановки точек, благодаря не только высокой устойчивости, но и наличию разнообразных выступов и каналов, где можно установить маркеры первого порядка [9]. Было доказано, что другие части тела – карапакс и клешни – непригодны для этих операций, поскольку имеют сложный рельеф.

В общей сложности были получены 103 цифровых изображения стернальных пластинок 4-х видов комплекса *P. lamarkii*. Стернальные пластинки сканировались на планшетном сканере Epson Perfection 4870 с оптическим разрешением 2400 dpi и глубиной цвета 48 бит у крабов, помещенных в стеклянную кювету с 70%-ным этанолом.

Изображения стернальных пластинок всех исследуемых экземпляров были преобразованы в графические файлы с помощью программы tpsUtil 1.37 [10]. В программной среде tpsDig 2.05 [11] на каждое изображение было поставлено в общей сложности 27 маркеров первого и второго порядков (рис. 1), которые затем были сохранены как координаты Картезиана.

В программной среде tpsrelw 1.42 [12] можно вычислить конфигурацию консенсус – обобщенную форму стернальной пластики для каждого вида. Отклонение единичных точек от конфигурации консенсуса было статистически проанализировано с помощью программного обеспечения Past 1.51 [13] и пакета IMP [14]. С помощью кластерного анализа было получено иерархическое древо, основанное на сходстве форм.

2. Результаты и обсуждение

2.1. Конфигурация консенсуса. Относительное искажение каждой видовой конфигурации консенсуса отражает наиболее важные различия в форме стернитов. Исходя из деформаций сеток, можно наглядно сравнить стернальные пластинки разных видов. Каждый вид имеет характерную форму стернита, что подчеркивает различия для первой пары видов и указывает на их отсутствие для второй (рис. 2).

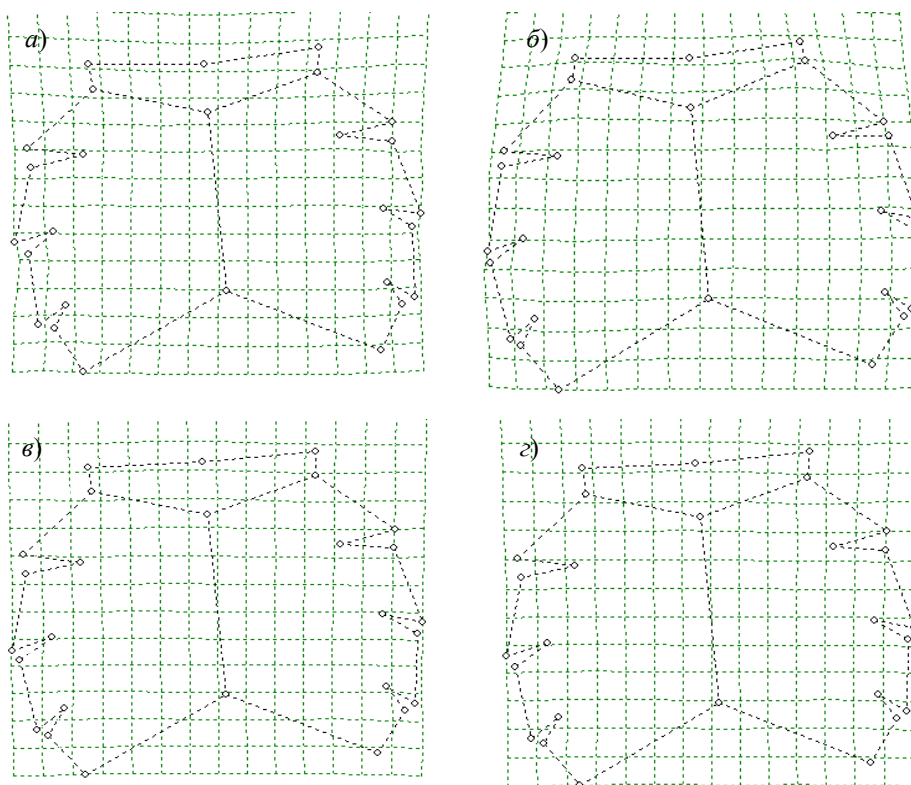


Рис. 2. Конфигурация консенсуса стернальной пластинки: (а) *P. asiaticus*, (б) *P. armatus*, (в) *P. borrailei*, (г) *P. lamarkii*

2.2. Анализ основных компонент. С помощью анализа основных компонент можно рассмотреть распределение видов в пространстве относительно друг друга (рис. 3), что позволяет выявить степень их сходства или различия, исходя из характера распределения «видовых облаков».

При рассмотрении относительно первой и второй компонент группа *P. armatus* хорошо обособляется от 3-х других групп (рис. 3, а). Для того чтобы узнать, что же происходит в пространстве, необходимо рассмотреть группы относительно второй и третьей основных компонент (рис. 3, б). В этом случае, хотя и не в полной мере, выделяется группа *P. asiaticus*, частично перекрываясь с двумя другими группами (*P. lamarkii* и *P. borrailei*).

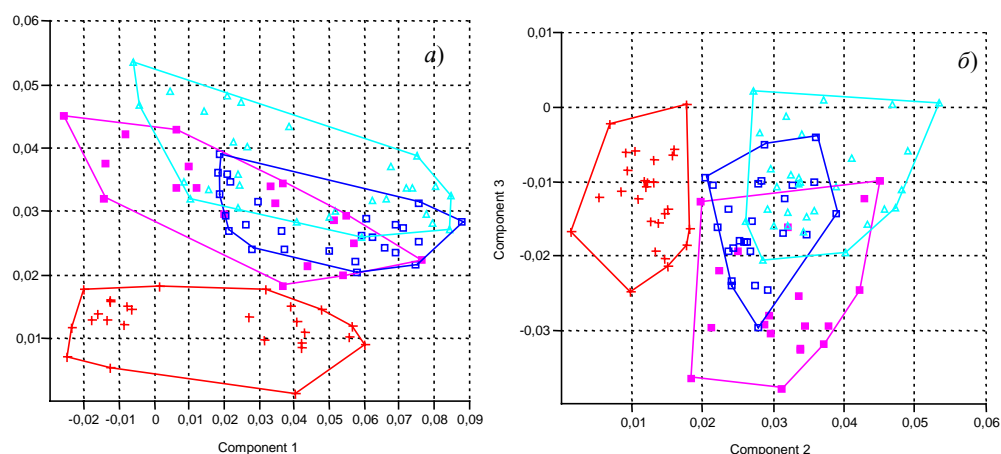


Рис. 3. Графики распределения видов в пространстве на основе анализа основных компонент: а) в пространстве первой и второй компонент, б) в пространстве второй и третьей компонент. + – *P. armatus*; □ – *P. borradaile*; Δ – *P. lamarckii*; ■ – *P. asiaticus*

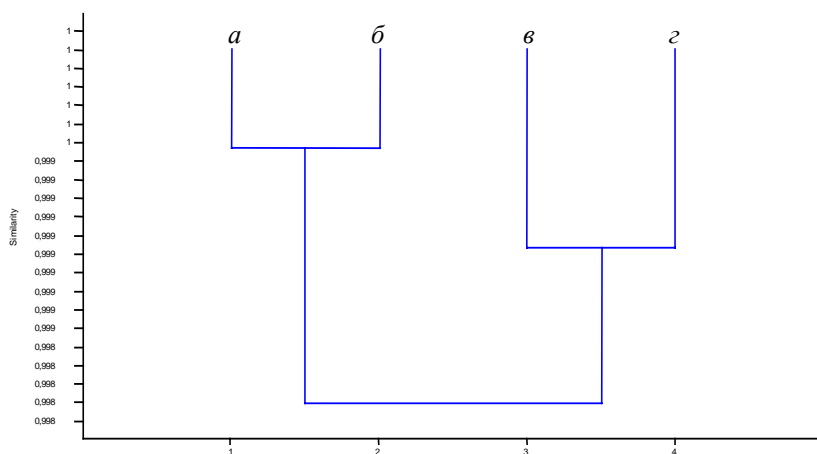


Рис. 4. Иерархическое дерево, построенное на основе кластерного анализа: (а) *P. borradaile*, (б) *P. lamarckii*, (в) *P. asiaticus*, (г) *P. armatus*

Множественный анализ NPMANOVA евклидовых расстояний показал, что коэффициент достоверности для *P. armatus* и *P. asiaticus* ($p = 0.002$) не превышал уровень достоверности $\alpha = 0.05$, а для *P. lamarckii* и *P. borradaile* ($p = 0.2$) превысил этот уровень.

С помощью кластерного анализа было получено иерархическое дерево, основанное на сходстве форм, которое организует виды по результатам дискриминантного анализа и анализа относительных деформаций (рис. 4). *P. lamarckii* и *P. borradaile* объединяются в один кластер и отделены от другого кластера, куда вошли *P. armatus* и *P. asiaticus*.

Заключение

Методы геометрической морфометрии, основанные на различии определенных структур, позволяют достаточно точно различать виды. Это один из подходов, который наравне с методами молекулярного анализа, позволяет разделять виды в комплексах.

Можно говорить о достоверном различии стернальных пластинок видов *P. armatus* и *P. asiaticus* ($p = 0.002$), что дает основание уверенно различать эти виды. Стернальные пластинки *P. lamarkii* и *P. borraidaile* не могут быть различены с помощью данного метода ($p = 0.2$), и, следовательно, разделение этих порцеллянид на два вида требует дополнительных подтверждений.

Для выявления родственных отношений с помощью кластерного анализа было получено иерархическое древо, основанное на сходстве форм. Несмотря на то, что *P. armatus* и *P. asiaticus* объединяются в один кластер, степень сходства *P. lamarkii* и *P. borraidailei* оказалась выше.

Summary

E.F. Melnichnova, B. Werding, A.V. Bespyatykh. Morphometric analysis as a way of solving systematic questions: the case of *Porcellanidae* (Decapoda: Anomura).

Petrolisthes lamarkii complex is considered to be highly variable containing species whose taxonomic status was changed several times. To explore species boundaries within *P. lamarkii* complex sternal plates of four species using methods of geometric morphometrics were investigated. Morphometric results supported the validity of *Petrolisthes asiaticus* and still undescribed species but similar to Atlantic *P. armatus*, whereas *P. lamarkii* и *P. borraidaile* could not be significantly separated from each other using this method.

Литература

1. Hiller A., Lazarus J.F., Werding B. New records and range extensions for porcellanid crabs in the eastern Pacific (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) / Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans 3. – Instit. Cien. Mar Limnol., UNAM., 2004. – P. 127–138.
2. Werding B. Beiträge zur Biologie, Ökologie und Biogeographie der amerikanischen Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) / Mit einem Anhang über die Porcellanidae des Westatlantiks. Habilitationsschrift, Fachbereich Biologie, Justus-Liebig-Universität Giessen, 1992. – S. 111–157.
3. Thompson D'Arcy W. On growth and form. – Cambridge: Cambridge University Press, 1917. – 793 p.
4. Bookstein F.L. When one form is between two others: an application of biorthogonal analysis // Amer. Zool. – 1980. – V. 20. – P. 627–641.
5. Siegel A.F. Geometric data analysis: an interactive graphics program for shape comparison // Modern Data Analysis / Eds. R.L. Launer, A.F. Siegel. – N. Y.: Academic Press, 1981. – P. 103–122.
6. Siegel A.F., Benson R.H. A robust comparison of biological shapes // Biometrics. – 1982. – V. 38. – P. 341–350.
7. Hiller A. The *Petrolisthes galathinus* complex: Species boundaries based on color patterns, morphology and molecules, and evolutionary interrelations between this complex

- and other *Porcellanidae* (Crustacea: Decapoda: Anomura) // *Molecular Phylogenetics and evolution*. – 2006. – V. 40. – P. 547–569.
8. *Zelditch M.L.* Geometric Morphometrics for Biologists. – San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 2004. – 443 p.
 9. *Bookstein F.L.* Morphometric Tools for Landmark Data. – Cambridge: Cambridge University Press, 1991. – 455p.
 10. *Rohlf F.J.* TpsDig. – N. Y.: Stony Brook, 2006.
 11. *Rohlf F.J.* TPS Series. – N. Y.: Stony Brook, 2006.
 12. *Rohlf F.J.* Tpsrelw. – N. Y.: Stony Brook, 2005.
 13. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Paleontol. Electron.* – 2001. – V. 4, No 1. – P. 1–9.
 14. *Sheets H.D.* IMP. – N. Y.: Canisius College, 2001.

Поступила в редакцию
04.06.07

Мельничнова Эльвира Фаридовна – студентка кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: elvira_ksu@mail.ru

Вердинг Бернд – доктор естественных наук, внештатный профессор зоологии Гиссенского университета.

E-mail: Bernd.Werding@allzool.bio.uni-giessen.de

Беспятых Андрей Васильевич – заведующий отделом беспозвоночных зоологического музея Казанского государственного университета.

E-mail: Andyoctopus@mail.ru