

Палеонтологический журнал. 2001. Т. 35. Вып. 1. С. 84-96.

УДК 599-147.13, 599-16-14, 599-14

Sexual Dimorphism in the Cranial Characteristics of Members of the Genus *Bison* (Bovidae, Artiodactyla) and Sex Identification in *Bison priscus*

A.Yu. Puzachenko and G.S. Rautian

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, 109017 Russia

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Based on 59 measurements and 14 shape parameters of skull, sexual differences were estimated in European bison (*Bison bonasus*) and the characters making the greatest contribution to the sexual dimorphism were revealed. For the recent representatives of the genera *Bison* and *Pöepagus*, a common set of a few parameters enabling to determine sex in adults with a high probability (≥ 0.95) was revealed. As this set of parameters is common in several closely related species, it can be used to identify sex in primeval bison (*B.priscus*). Presumable males and females of *B.priscus* occurred in the examined sample at a ratio 1:1.14 and this is close to the sex ratio in recent populations of European bisons. The majority of measurements show similar pattern of sexual differences in *B.bonasus* and *B.priscus*; this is additional indirect evidence for correct identification of sex in primeval bisons.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ РОДА BISON (BOVIDAE, ARTIODACTYLA) ПО ПРИЗНАКАМ ЧЕРЕПА И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПОЛА BISON PRISCUS

© 2001 г.

А.Ю. ПУЗАЧЕНКО¹, Г. С. РАУТИАН²

¹Институт географии РАН, Москва, 109017

²Палеонтологический институт РАН, Москва 117647

Поступила в редакцию

По 59 промерам и 14 параметрам формы черепа оценены половые различия у зубра (*Bison bonasus*) и выявлены признаки, вносящие основной вклад в половой диморфизм. Для современных представителей родов *Bison* и *Pöepagus* выявлен общий набор из немногих промеров, позволяющий с высокой вероятностью ($\geq 0,95$) определять пол взрослых животных. Общность

данного набора признаков позволяет использовать его для определения половой принадлежности первобытного бизона (*B.priscus*). Предположительные самцы и самки *B.priscus* представлены в исследованной выборке в соотношении 1:1,14, что близко к соотношению полов в популяциях зубров. По большинству промеров выявлено единообразие структуры половых различий у *B.bonassus* и предполагаемых половых различий у *B.priscus*, что косвенно подтверждает правильность определение пола у последнего.

Хорошо известно, что род бизонов (*Bison* Smith, 1827) характеризуется существенными половыми различиями в размерах и пропорциях черепа, проявляющихся на фоне межпопуляционной, возрастной и индивидуальной изменчивости (Громова, 1935; Флеров, 1979). Основные черты полового диморфизма бизонов типичны для представителей других близких родов (Громова, 1935, Цалкин, 1951; Ревин и др., 1988). Leithner (1927; цит. по Громова, 1935) отмечал, что общие черты полового диморфизма характеризуют подсемейство в целом и сохраняются у одомашненных форм (як, породы домашнего скота, гаял и др.): у самцов рога абсолютно и относительно длинней и толще чем у самок, весь череп у них абсолютно крупнее, лоб шире, стержни компактнее, вес черепа значительно больше, надглазничные борозды глубже. Половые различия проявляются у *Bison* не только в размерах и пропорциях черепа, но и в строении посткраниального скелета (Решетов, 1974).

Громова (1935) выделяет для *B.bonassus* L. (1785) 4 основные группы признаков полового диморфизм: абсолютная величина черепа, относительная ширина мозгового отдела (лба, затылка), относительная длина, толщина и форма рогов, степень отложения костного вещества черепа. По мнению автора, на фоне индивидуальной и географической изменчивости действительно надежными и абсолютными показателями оказываются размеры рогов, которые и следует считать первичным, ведущим половым отличием. Следует, однако, отметить, что эти выводы были получены на основе крайне малой выборки (8 взрослых самцов и 7 самок одного подвида, *B.bonassus bonassus*) и, как минимум, требуют обоснования на более обширном материале. Благодаря разведению зубров в питомниках

России, в настоящее время собраны значительные коллекции, позволяющие детально проанализировать половую изменчивость черепа зубра, включая становление признаков полового диморфизма в онтогенезе, поскольку возраст животных из зубропитомников известен с точностью до одного дня.

В современной фауне род *Bison* представлен двумя генетически близкими видами с аллопатрическими ареалами: зубром *B.bonatus* и американским бизоном *B.bison*. Предком обоих видов считают более крупный полиморфный вид *B.priscus*, обитавший на территории Голарктики в плейстоценовую эпоху (Громова, 1935; Флеров, 1979).

Основная цель настоящего исследования состоит в описании половых различий зубра по размерам и форме черепа, выявлении синдрома признаков, вносящих основной вклад в половой диморфизм, проверке гипотезы о единстве данного синдрома у рецентных представителей родов *Bison* и *Pöepagus* Gray, 1843, а также его использовании для определения половой принадлежности первобытных бизонов *Bison priscus* Voj., 1827. Як (*Pöepagus*) был включен в исследование как род, наиболее близкий к *Bison* (в особенности к *B.priscus*) по строению черепа, посткраниального скелета и по изучавшимся генетическим маркерам (Соколов, 1953; Агаджанян, Раутиан, 1997; Раутиан, Агаджанян, 1999; Раутиан и др., 1999).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованы следующие выборки из коллекций ЗИН РАН, ПИН РАН, Зоомузея МГУ, Окского и Северо-Осетинского госзаповедников. (1) 189 черепов зубра (подвиды *B.b.bonatus* и *B.b.caucasicus*), из которых 124 (68 самок, 56 самцов) принадлежали взрослым, 15 - полувзрослым и 30 молодым особям; для 105 особей, поступивших из зубропитомников, известен индивидуальный возраст с точностью до 1 дня; (2) 15 взрослых бизонов (5 самок, 9 самцов, 1 - пол неизвестен), из которых 14 принадлежали к *B.b.bison* и 1 - к *B.b. athabascae*. (3) 93 взрослых *B.priscus*, (4) 13 (6 взрослых и 7 полувзрослых) яков *Pöepagus mutus* Przewalski (3 самки, 6 самцов, 4 особи неизвестного пола; из них 7 относится к домашней форме, *P. mutus grunniens*).

Измерения черепов производили с точностью до 1 мм по схеме, представленной на рис. 1. Схема промеров была составлена таким образом, что одновременно позволяла оценивать как размеры черепа, так и его форму. В качестве переменных формы рассчитывали углы между смежными промерами, которые обозначены через пару промеров, составляющих стороны угла. Так, например, угол между промерами **A1** и **A2** обозначен как **A1A2** (билатеральная асимметрия в данном исследовании не рассматривалась, она обсуждалась в работе Раутиан и др., 1998). Были вычислены высоты некоторых треугольников и трапеций (обозначаемые через комбинацию наименований трех или четырех промеров, соответственно). Наша схема промеров (рис. 1, табл. 1) отличается наличием пространственно связанных и симметричных относительно оси черепа измерений и своеобразным набором, адаптированным для особей всех возрастных групп, включая новорожденных (в частности, в нее не вошли промеры рогов, отсутствующих у последних). Эта схема позволяет анализировать различные аспекты изменчивости (развитие в онтогенезе, асимметрия, размеры, форма).

Для 93 взрослых зубров и всех первобытных бизонов нами также проанализированы общепринятые промеры, предложенные В.И.Громовой (1931) и не вошедшие в нашу систему (табл. 2); первичные данные из ее работы (Громова, 1935) были включены в обработку. Промеры, сделанные по этой схеме обрабатывались независимо.

Данные анализировали в следующей последовательности. Половые различия зубров по отдельным признакам оценивали отдельно для каждой возрастной группы (взрослых, полувзрослых и молодых). Поскольку объемы выборок были относительно небольшие, использовали непараметрический ранговый тест значимости различий медиан в двух независимых выборках относительно медианы объединенной выборки, являющийся вариантом однофакторного анализа Краскелла-Уоллиса (Sokal, Rohlf, 1981; Тюрин, Макаров, 1998). В случае билатеральных промеров в расчеты включалось среднее значение для левой и правой сторон. Отбирались признаки, изменчивость которых в наибольшей степени связана с полом.

На выборке зубров с известным индивидуальным возрастом оценивали различия самцов и самок в постнатальном онтогенезе по промерам, сильно

связанным и практически не связанным с полом. В качестве модели, описывающей рост, использовали логистическую функцию (Рикер, 1983), интегральная форма которой задается уравнением:

$$l = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{-g(t-t_0)}},$$

где l - величина промера в момент времени t начиная от условного нулевого значения в момент зачатия, L_{∞} - асимптотическое значение промера, достигаемое к моменту завершения роста, g - мгновенный темп роста, t_0 - время, соответствующее началу снижения абсолютного темпа увеличения роста. Логистическая модель предполагает, что текущая скорость роста пропорциональна разности между асимптотическим и фактически достигнутым размером. Наряду с логистической функцией возрастную динамику также описывали ростовой функцией Гомперца, в которой текущая скорость роста пропорциональна разности между логарифмами асимптотического и фактически достигнутого размера (Рикер, 1983). Сравнение результатов, полученных на основе двух моделей, не выявило принципиальных различий в аппроксимации наших данных. Отметим, что оценки параметров t_0 и g не имели самостоятельного значения и использовались только для выявления различий между моделями для самцов и самок.

На основе набора из немногих промеров (предварительно стандартизованных), наиболее различающихся у самцов и самок, объединенную выборку взрослых зубров обоего пола классифицировали методом Варда (Ward, 1963), формирующего кластеры с минимальной внутриклассовой дисперсией. Результаты классификации сопоставляли с распределением особей по полам.

Далее проверяли возможность использования того же набора признаков для определения пола у других видов, относящихся к *Bison* и *Pöepagus*. С этой целью проводили классификацию американских бизонов и яков на основе наборов из 4-5 признаков, удовлетворительно определявших пол у зубров, и сравнивали полученную классификацию с известным распределением по полам. Если синдром признаков полового диморфизма окажется общим и позволит надежно диагностировать половую принадлежность у близких рецентных видов, то можно предположить (принцип актуализма), что он также пригоден для определения пола у

ископаемых *B.priscus*. Последние также были классифицированы на основе признаков, диагностирующих пол у современных видов. Различия по характеру изменчивости отдельных признаков между двумя группами, полученными в результате этой классификации (предположительные самцы и самки), сравнивали с соответствующими различиями между самцами и самками зубров. Это было сделано для дополнительной (апостериорной) проверки правильности определения пола у *B.priscus*.

Расчеты проводили с использованием статистического пакета STADIA 5 (Кулаичев, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены значения медиан промеров с оценкой вероятности ошибки нулевой гипотезы (об отсутствии половых различий по изученным признакам). Новорожденные (от 1 дня до 3 месяца), и полувзрослые (от 1,5 до 3 лет) самцы и самки практически не отличаются друг от друга. После завершения роста черепа (группа взрослых) статистически значимый половой диморфизм проявляется по большинству промеров. Наиболее рано различия самцов и самок проявляются по наименьшей ширине лба (**A**), промеру **A4**, отражающему сдвиг рогов назад и рост диаметра рога и по углу поворота глазниц относительно продольной оси черепа (**A6'A8**).

У взрослых зубров наибольшие половые различия отмечены по ширине лба (**A**, **A8**, **A9**), составляя 13-16,9%; боковой длине лба (**A4**, 19,5%); ширине носовых костей (**A12** и **A15** - 18,9 и 15,4%), боковой и простой длине каудальной части носовых костей (**A10** и **A10A11A12** - 16,6 и 16,5%), ширине темени и затылка (**C1** и **C2** - 21,1 и 12,9%) и задней длине лба (**AA3A4A5**, 19,5%). С учетом распределения значений промеров половой диморфизм наиболее контрастно проявляется по промеру **A4** так, что для 135 особей перекрытие значений составляет около 4% (рис. 2).

Половые различия практически отсутствуют или слабо выражены по боковой длине средней части носовых костей (**A13**), форме каудальной части носовых костей (угол **A10A11**), заглазничной длине лба (высота трапеции **AA6A7A8**),

размерах и форме неба между зубными рядами (**B-B8, BB6B7, BB1, B6B7, B3B8**) (табл. 1).

В табл. 2 представлены данные по промерам, предложенным В.И.Громовой (1931, 1935). Наибольшие половые различия отмечены по промерам рогов, **G21-G27** (33-38%) и ширине темпоральной ямки **G9** (26,7%). С учетом характера распределения значений промеров наиболее значимым с точки зрения идентификации пола является длина стержня рога вдоль его большой кривизны, **G26** (38,8%).

Половой диморфизм практически отсутствует по длине темени (**G16**), длине стебелька рога по нижнему краю (**G31**), анатомической лицевой оси черепа (**G35**) и по промерам неба (**G45, G46**). В целом диморфизм слабо выражен в лицевой части черепа.

Таким образом, каждая из следуемых схем промеров пригодна для анализа полового диморфизма размеров черепа зубра, а наиболее эффективны и близки по диагностической значимости промеры **A4** и **G26**. Оба отражают изменчивость рогов, в которой в наибольшей степени выражены различия между полами.

Так как половой диморфизм формируется в процессе постнатального онтогенеза, то между промерами, изменчивость которых сильно связана или практически не связана с полом, должны проявляться отличия в онтогенетических траекториях, которые будут отражать специфику онтогенеза у разных полов. На рис. 3 представлены графики роста для ряда промеров с отсутствием и значительным проявлением полового диморфизма, а в табл. 3 - значения параметров логистической функции роста - t_0 и g . В приведенных случаях (типичных для измерений, имеющих возрастную изменчивость) логистическая модель роста хорошо коррелирует с исходными данными, описывая более 90% изменчивости.

В соответствии с логистической моделью динамика роста зависит от величины параметров g и t_0 . В наиболее типичном случае выраженного полового диморфизма (промеры **A4** и **AA3A4A5**) у самок t_0 оказалось существенно меньше, в то время как g практически не отличалось или превышало значение параметра у самцов (табл. 3). Это фактически отражает, что самки завершают свой рост раньше самцов. В случае отсутствия полового диморфизма (табл. 3, **A13**), параметры

модели роста у обоих полов практически совпадают. Время завершения роста черепа лежит в интервале от 2-3 до 7 лет и различно как у разных полов, так и у разных измерений черепа в пределах одного пола.

Яркой чертой возрастной изменчивости является различная динамика морфогенеза для признаков размера и формы черепа, проявляющаяся, в частности, в невозможности описания последних с помощью логистической функции. Лобный угол (**A1A2**, рис 3), характеризующий форму заглазничной области лба до линии минимальной ширины лба, достигает дефинитивных размеров к двум годам жизни у самок и к пяти годам - у самцов. При этом новорожденные (включая мертворожденных) самцы и самки практически не отличаются по этому показателю. В первые 7-10 дней жизни угол уменьшается, достигая минимальных значений, после чего происходит его постепенное увеличение. В старшей возрастной группе (старше 20 лет) лобный угол имеет тенденцию к уменьшению, возвращаясь к значениям, характерным для начала постнатального онтогенеза. Боковой лобный угол (**AA4**), характеризующий соотношение между минимальной шириной лба и шириной лба между задними краями основания рогов (задними краями темпоральной ямки), у самок от 1 дня до 3 месяцев остается практически неизменным, после чего начинает уменьшаться (тогда как у самцов процесс уменьшения этого угла начинается практически с первых дней жизни). У обоих полов угол достигает минимальных размеров к концу третьего года жизни, а в старшей возрастной группе наблюдается его увеличение. Аналогичная изменчивость характерна для заглазничного (**A6A8**) и глазничного (**A6'A8**) углов, отражающих разворот орбит относительно продольной оси черепа, но в этом случае уменьшение углов продолжается в течение всей жизни вместе с нарастанием костной ткани глазницы. Аналогичным образом изменяется носовой угол (**A10A11**). Небные (**BB1**, **B6B7**) и роstralный (**B3B8**) угол практически не меняются с возрастом, что отражает изоморфный рост небной кости и небных отростков верхнечелюстной кости. Межчелюстной угол (**B11B12**), характеризующий форму небной щели (*fissura palatina*), начиная с трех месяцев у самок и полугодовалового возраста у самцов, постепенно увеличивается до 10 летнего возраста.

Для выявления наилучшей системы признаков для идентификации пола (обеспечивающей максимальное соответствием между классификацией и разделением выборки на два пола при минимальном числе используемых параметров), у 124 зубров (68 самок, 56 самцов) были проанализированы семь промеров лобной и затылочной частей черепа, характеризующихся наибольшими половыми различиями: **A**, **A3**, **A4**, **A8**, **AA3A4A5**, **C1**, **C2**. Исследовали классификации, полученные при различном наборе промеров. Наилучшей оказалась классификация на основе параметров **AA3A4A5**, **A4**, **A8**, **C1**. (рис. 4а), совпавшая с разделением животных по полам на 99,2% (1 самец оказался в группе самок). При использовании набора **AA3A4A5**, **A4**, **A3**, **C1** совпадение составило 96,0% (5 самок попали в группу самцов), однако, промер **A3** может быть сделан на ископаемом материале намного чаще, чем **A8**, в связи с чем целесообразно использовать как один, так и другой набор признаков. Таким образом, используя ограниченный набор переменных, можно с высокой вероятностью идентифицировать половую принадлежность зубров в гетерогенной выборке животных разных подвидов и линий разведения, существенно различающихся между собой (Пузаченко и др., 1999). Аналогичным образом классифицировали выборку из 60 зубров (рис. 4б), используя в качестве переменных семь промеров из схемы В.И.Громовой (**G9**, **G21-G26**). В результате была отобрана комбинация из 5 промеров (**G9**, **G21-G23** и **G26**), позволяющая верно классифицировать 95% выборки (3 самки были отнесены к группе самцов).

Далее, используя два набора промеров нашей схемы, проводили классификацию выборки из 14 бизонов (5 самок, 9 самцов) (рис. 4в). В случае использования первой группы переменных пол всех экземпляров был определен верно. Замена промера **A8** на **A3** приводила к одной ошибке в определении самок. При всех вариантах классификации была верно оценена половая принадлежность экземпляра, относящегося к подвиду лесного бизона (*B.b.athabascae*, самец).

Представленная на рис. 4г классификация выборки из 12 черепов яка (3 самки, 5 самцов и 5 неизвестного пола) сохраняла свою структуру при обоих наборах переменных. В группе самцов оказалась одна самка (дикий як, ЗИН, № 7531) очень крупных размеров, в связи с чем мы не исключаем, что половая принадлежность была не верно указана на этикетке. Судя по классификации,

большая часть особей неизвестного пола принадлежит самкам. Отметим, что в данной выборке среди самцов присутствовали как дикая (крупная) так и домашняя (мелкая) формы яка. Таким образом, половой диморфизм для избранных промеров в данном случае перекрывает доместикационные эффекты, обуславливающие общее уменьшение черепа у домашних яков.

Проведенный анализ показывает, что система промеров черепа, эффективно идентифицирующая пол у зубра, позволяет определять половую принадлежность бизонов и яков. Половой диморфизм у изученных видов (как и у других видов полорогих) в первую очередь проявляется в лобной и затылочной области черепа, что, очевидно, связано с различиями в развитии рогов. При этом степень смещения переднего края оснований рогов назад относительно заднего наружного края глазниц (высота трапеции **AA6A7A8**) для обоих полов практически одинакова, а различия связаны с большим смещением назад задних краев основания рогов у самцов, сопровождающимся соответствующим удлинением участка лба, заключенного между рогами (высота трапеции **AA3A4A5**), при относительно неизменной длине темени (промер **G16**, табл. 2). Помимо роговых стержней самцы существенно отличаются от самок большим развитием костной трубки вокруг глазницы. Об этом свидетельствует не только половой диморфизм по максимальной ширине лба (**A8**), но и более острый глазничный угол у самцов (**A6'A8**), отражающий большее отклонение заднего края глазницы от продольной оси черепа.

В целом, по совокупности диагностических промеров половой диморфизм у зубра и, вероятно, бизона перекрывает географическую изменчивость, а у яка - различия между дикой и домашней формами.

Эти результаты позволяют применить тот же набор признаков для идентификации пола у первобытного бизона. В принципе достаточно бы было совпадения структуры полового диморфизма у зубра и бизона, чтобы предположить присутствие такой же схемы у их предшественника. В нашем случае эта гипотеза дополнительно подтверждается обнаружением гомологичной изменчивости у представителя филогенетически близкого рода - яка. С учетом описанных масштабов полового диморфизма у рецентных видов, можно предположить, что и у

первобытного бизона половой диморфизм мог перекрывать подвидовую изменчивость.

Вместе с тем, при переходе к анализу данных по вымершим формам неизбежно встает вопрос о видовой (подвидовой) принадлежности особей и времени их захоронения. Относительно подавляющего большинства коллекционных экземпляров мы не имели информации ни о времени существования, ни о принадлежности к определенному подвиду по таксономии Флерова (1979). Судя по данным этикеток, в выборке присутствовали формы, определенные В.И.Громовой как *B.p.longicornis*, *B.p.deminutus* и *B.p.tscherskii* (местонахождения - от Восточной Европы до северо-восточной оконечности Азии). Часть экземпляров, поступивших в послевоенные годы, не имела подвидового определения. Как известно, внутривидовая систематика *B.priscus*, предложенная В.И.Громовой (1935), была впоследствии резко пересмотрена, однако, в описаниях подвидов мы не нашли никаких четких критериев, по которым можно было бы идентифицировать особей по параметрам наиболее часто сохраняющегося лобно-затылочного отдела (Флеров, 1979). При анализе ископаемых форм с выраженным половым диморфизмом возникает замкнутый круг: пол должен быть определен в пределах таксона (в нашем случае видового или подвидового ранга), но при этом сами внутривидовые таксоны выделяются с учетом принадлежности особей к тому или иному полу.

Чтобы разорвать этот порочный круг и провести идентификацию пола у первобытного бизона, необходимо убедиться, что структура его внутривидовой изменчивости (включая разные географические и временные формы) подобна (сопоставима) с таковой современного вида (зубра). Если изменчивость (морфологическое разнообразие) ископаемых бизонов была бы существенно выше, чем у рецентного вида, то проведение классификации особей по полу было бы возможно только после выявления географической и временной компонент изменчивости. Принимая во внимание гетерогенность нашей выборки *B.priscus*, можно было предположить именно такую ситуацию. Сравнительная выборка включала взрослых зубров кавказского и беловежского подвидов (прошлого века и начала настоящего), а также современных зубров кавказско-беловежской линии. Проверка показала (промеры по схеме В.И.Громовой), что по величине относительного варьирования (стандартизованное отклонение) изменчивость в

выборке зубров приблизительно равна, а по отдельным промерам даже несколько выше, чем в выборке первобытного бизона. Только по ряду промеров, отражающих длину рогов (**G25-G27**) *B.priscus* показал больший размах изменчивости. Более того, сравнение каждого из подвидов зубра (*B.b.caucasicus* или *B.b.bonatus*) с выборкой первобытного бизона также не выявило существенных различий по размаху изменчивости; а изменчивость кавказского подвида по максимальной и минимальной ширине лба и по ширине затылка статистически значимо превосходила таковую у *B.priscus* ($p < 0,001$).

Иллюстрацией вышеизложенного служат скаттер-диаграммы (рис. 5а-г), отражающие масштабы изменчивости *B.bonatus* и *B.priscus* по четырем парам промеров, связанных и не связанных с половым диморфизмом. На рис. 5а и 5в видно, что, при четких межвидовых различиях, масштаб изменчивости у *B.bonatus* и *B.priscus* практически одинаков. Как отмечено выше, промеры, отражающие длину роговых стержней (**G25-G27**) более изменчивы у *B.priscus* (рис. 5г), тогда как минимальная ширина лба (**A**) больше варьирует у *B.bonatus* (рис. 5б). Из рис. 5 также видно, что главные оси изменчивости рассматриваемых признаков совпадают или близки у обоих видов.

Таким образом, по структуре морфологического разнообразия наши выборки *B.priscus* и *B.bonatus* вполне сравнимы. Следовательно, на данном этапе работы мы можем не проводить детального анализа разнообразия первобытного бизона и, по аналогии с зубром, утверждать, что половой диморфизм по наиболее значимым с этой точки зрения промерам должен перекрывать географическую и временную компоненты изменчивости у *B.priscus*.

На рис. 6а приведена классификация 31 *B.priscus* по 10 промерам (**G1, G4, G5, G20-G23, G25-G27**). Кластеризация разделила выборку на две примерно равные части: 15 крупных особей (предположительно самцы) и 16 более мелких (предположительно самки). Используя полученное разбиение в качестве "обучающей выборки" методом дискриминантного анализа определяли потенциальную принадлежность к тому или иному полу у экземпляров, охарактеризованных только по некоторым из этих 10 промеров. В результате были расклассифицированы 88 экземпляров первобытного бизона, из которых 41 был отнесен к группе "самцов", а 47 - "самок". Отметим, что небольшое преобладание

"самок" в выборке первобытного бизона (соотношение полов 1:1,14) типично для всех более или менее значительных по объему выборок зубров, что является косвенным аргументом в пользу единообразия двух видов по этому параметру, т.е. в пользу правильности идентификации пола у *B.priscus*.

Апостериорная проверка адекватности разбиения выборки *B.priscus* на два пола базируется на принципе актуализма (применимости закономерностей, выявленных у современных форм к ископаемым объектам). Выше было продемонстрировано сходство изменчивости одноименных промеров у зубров и первобытного бизона без учета изменчивости внутри каждого пола. Мы используем тот же подход, чтобы убедиться в сходстве характера изменчивости самцов и самок зубров и двух выделенных (предположительно по полу) групп первобытного бизона (далее обозначаемых как самцы и самки). На рис. 6б-г представлены скаттер-диаграммы, иллюстрирующие 3 варианта отношений между половым диморфизмом у *B.bonatus* и у *B.priscus*. Чаще всего встречается вариант единообразных половых различий у двух видов (рис. 6б, **G1** и **G5**). В данном случае относительная (относительно длины анатомической мозговой оси) изменчивость боковой длины лба у самцов несколько меньше, чем у самок (что видно по наклону основной оси изменчивости по этим двум признакам), виды различаются между собой лишь количественно. Единообразие половых различий у двух видов (причем по большинству изученных признаков) косвенно подтверждает, что полученное разбиение *B.priscus* на две группы соответствует делению на самцов и самок. Второй вариант характеризуется возрастанием полового диморфизма у зубра по сравнению с *B.priscus* при сохранении направления главной компоненты изменчивости пары признаков (рис. 6в, **A** и **G1**). Третий и наиболее сложный вариант представлен в изменчивости рогов (рис. 6г, **G22** и **G26**). Половые различия в отношениях между промерами **G22** и **G26** единообразны у *B.priscus* и *B.bonatus*, что видно по наклону главных осей изменчивости, изображенных на рис. 6г для самцов и самок каждого из видов. Различия между видами состоят в меньшей изменчивости длины стержня в сочетании с большей изменчивостью толщины его основания у самцов зубра. Любопытно, что наиболее "прискусоподобные" экземпляры зубра (самцы, попадающие по обхвату стержня и его длине в область

значений самок *B.priscus*), принадлежат к современной кавказско-беловежской линии зубров.

Приведенные результаты в целом подтверждают гипотезу о единообразии половых различий у современных и вымерших представителей рода *Bison* и, следовательно, правильность определения пола у *B.priscus*. С практической точки зрения это позволяет подойти к обоснованию и разработке методики определения половой принадлежности ископаемых форм. Вместе с тем, в отношении некоторых параметров структура изменчивости у современных видов отличается от таковой у ископаемых. В настоящей работе это было продемонстрировано на примере ширины лба и длины стержней рогов. В процессе "измельчания" первобытного бизона и перехода к современным видам определенные ранее существовавшие морфологические ограничения в одном случае (минимальная ширина лба) были сняты, а в другом (длина стержней), напротив, получили максимальное выражение у рецентных форм.

В табл. 4 приведены оценки промеров для предполагаемых самцов и самок *B.priscus*. Если принять предлагаемое деление по полам, то можно сделать общий вывод о менее выраженном половом диморфизме первобытного бизона по сравнению с зубром; такое же предположение выдвигала В.И.Громова (1935).

Таким образом, половой диморфизм (ПД) в черепе зубра и других представителей рода *Bison* характеризуется следующими чертами.

(1) ПД по размерам черепа в основном проявляется в лобно-затылочной области, включая роговые стержни, и практически отсутствует или выражен слабо в роstralной части черепа и на небе.

(2) ПД по форме черепа выражен слабее, чем по размера, или отсутствует. Наибольшее проявление половых различий наблюдается в области передней части лба и глазниц, а отсутствие - в области неба между зубными рядами.

(3) ПД формируется в постнатальном онтогенезе и преимущественно связан с различиями в длительности ростовых процессов у самцов и самок. Из изученных промеров наиболее рано (до полового созревания) проявляется ПД по минимальной ширине лба и величине угла, определяющего положение заднего края глазницы относительно продольной оси черепа. Наибольший ПД возникает в случае половых различий как по длительности, так и по скорости роста. Интенсивный рост

черепа начинается приблизительно в начале третьего месяца жизни. Ростовые процессы в основном завершаются у самок к 5 годам, а у самцов - к 8 (т.е. заметно позже достижения половой зрелости). Морфогенез признаков формы черепа характеризуется специфическими особенностями, не обнаруженными в морфогенезе размерных признаков. В отдельных случаях (например, в заглазничной области лба и глазниц) изменения формы начинаются с первых дней жизни, у самцов протекают медленнее и завершаются позже, после достижения дефинитивных размеров. В других случаях (небо) форма остается практически неизменной от момента рождения до смерти. Наконец, по крайней мере у самок, в ряде случаев наблюдаются старческие изменения формы, заключающиеся в появлении значений параметров, характерных для начала постнатального онтогенеза.

(4) Анализ ПД зубра выявил комбинации из немногих промеров, позволяющие с высокой вероятностью ($\geq 0,95$) определять пол взрослых животных. Этот же набора промеров позволяет идентифицировать пол у американских бизонов и яков, и следовательно, может быть использован для выявления самцов и самок у первобытного бизона.

(5) Структура и масштаб (размах) изменчивости зубра и первобытного бизона оказались близки в отношении большинства исследованных параметров (исключение составили некоторые промеры рогов, например, охват основания и длина стержня), что подтверждает видовое единство *B.priscus* (не дает оснований для выделения внутри него форм видового ранга).

(6) Предположительные самцы и самки *B.priscus* (выделенные на основе набора диагностических признаков пола) представлены в исследованной выборке в соотношении 1:1,14, что близко к соотношению полов у зубров. По большинству промеров также показано единообразие половых различий у *B.bonatus* и предполагаемых половых различий у *B.priscus*, что косвенно подтверждает правильность определения пола у первобытного бизона. Следовательно, у *B.priscus*, так же как у зубра, половой диморфизм области лба и рогов по-видимому перекрывал географическую изменчивость и изменчивость во времени.

(7) Для некоторых (немногих) промеров выявлены отличия *B.bonatus* от *B.priscus* по структуре изменчивости; они выражаются, в частности, в некотором

возрастании полового диморфизма (по минимальной ширине лба) и в сокращении размаха изменчивости (по длине стержня) у рецентного вида.

(8) Методика определения пола у форм рода *Bison*, использованная в настоящей работе, может быть применена и к другим ископаемым видам, предположительно характеризующимся выраженным половым диморфизмом.

Литература

- Агаджанян А.К., Раутиан Г.С. Дифференциация ряда видов Bovinae по частотам групп крови // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий: Международное совещание (Тезисы) М.: ИПЭЭ РАН. 1997. С. 5.
- Громова В.И. Первобытный бык или тур в СССР // Ежег. Зоол. Муз. АН СССР. 1931. Т. 32. С. 293-364.
- Громова В.И. Первобытный зубр (*Bison priscus* Vojanus) в СССР // Тр. Зоол. Инст. АН СССР. 1935. Т. 2. Вып. 2-3. С. 77-202.
- Кулаичев А.П. Анализ данных и представление результатов в системе STADIA 5.0. Руководство пользователя // НПО Информатика и компьютеры. М. 1995. 165 с.
- Пузаченко А.Ю., Раутиан Г.С., Сипко Т.П., Киселева Е.Г. Дифференциация современных и вымерших форм рода *Bison* по признакам черепа // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий: Тр. конф. териологического общества. М.: ИПЭЭ. 1999. (в печати).
- Раутиан Г.С., Агаджанян А.К. Дифференциация ряда видов Bovinae по частотам групп крови // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий: Тр. конф. териологического общества. М.: ИПЭЭ. 1999. (в печати).
- Раутиан Г.С., Агаджанян А.К., Мироненко И.В. Дифференциация трибы быков и буйволов (*Bovini*) по морфологическим и генетическим признакам. 1999. (в печати).
- Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю., Сипко Т.П. Асимметрия черепа современных и субрецентных зубров *Bison bonasus* (Bovidae, Artiodactyla) // Зоол. журн. 1998. Т. 77. N 12. (в печати).
- Ревин Ю.Н., Сопин Л.В., Железнов Н.К. Снежный баран. Новосибирск: Наука. 1988. С. 1-193.
- Решетов В.Ю. Сравнительно-остеологический анализ посткраниального скелета бизонов в связи с историей рода *Bison* // Териология. Т. 2. Новосибирск: Наука. 1974. С. 57-64.
- Рикер У.Е. Количественные показатели и модели роста у рыб // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1983. С. 346-402.

- Соколов И.И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. ЗИН РАН. Т. XIV. М.-Л.: Наука. 1953. С. 1-295.
- Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Статистический анализ данных на компьютере. М.: ИНФРА-М. 1998. 528 с.
- Флеров К.К. Систематика и эволюция // Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука. 1979. С. 9-111.
- Цалкин В. И. Горные бараны Евразии // Бюлл. МОИП. М. 1951. С. 1-343.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry // New York. W. H. Freeman and Company. 1981. P. 1-837.
- Ward J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. Amer. Stat. Ass. 1963. V.58. P. 236.

Таблица 1. Медианы промеров самцов (M) и самок (F) зубров трех возрастных классов (0-3 месяца -JV, 1,5-3 года - SAD, старше 3 лет - AD) и статистическая значимость (p) половых различий по критерию Краскела-Уоллиса. $\Delta(M,F)$ - разность значений у самцов и самок в %, N - объем выборки. Подчеркнуты названия промеров, возрастная изменчивость которых, не описывается логистической функцией

| Промер* | JV | | | SAD | | | AD | | | |
|------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------------------|---------|
| | M | F | p | M | F | p | M | F | $\Delta(M,F),\%$ | p |
| A (G12) | 109,8 | 109,0 | 0,497 | 209,0 | 193,8 | 0,006 | 250,0 | 214,3 | 14,3 | <0,0001 |
| A1 | 90,4 | 89,4 | 0,498 | 141,0 | 136,9 | 0,611 | 171,0 | 160,5 | 6,1 | <0,0001 |
| A3 | 103,5 | 101,9 | 0,260 | 168,0 | 163,5 | 0,611 | 207,5 | 183,4 | 11,6 | <0,0001 |
| A4 | 30,0 | 26,3 | 0,110 | 85,0 | 71,4 | 0,006 | 102,4 | 82,4 | 19,5 | <0,0001 |
| A6 | 32,2 | 32,9 | 0,614 | 39,0 | 43,5 | 0,704 | 64,9 | 60,8 | 6,3 | 0,010 |
| A6' (G6) | 31,3 | 32,0 | 0,614 | 57,2 | 56,4 | 0,705 | 63,9 | 59,9 | 6,3 | 0,002 |
| A8 (G11) | 120,1 | 118,0 | 0,498 | 227,3 | 215,0 | 0,208 | 325,0 | 270,0 | 16,9 | <0,0001 |
| A9 (G13) | 86,5 | 86,3 | 0,614 | 166,7 | 161,5 | 0,705 | 250,0 | 217,5 | 13,0 | <0,0001 |
| A10 | 21,3 | 21,1 | 0,797 | 51,0 | 50,5 | 0,391 | 69,9 | 58,3 | 16,6 | <0,0001 |
| A12 (G39) | 37,3 | 35,0 | 0,080 | 69,4 | 67,5 | 0,844 | 99,5 | 80,7 | 18,9 | <0,0001 |
| A13 | 40,7 | 42,5 | 0,429 | 80,7 | 85,0 | 0,653 | 106,9 | 105,8 | 1,0 | 0,934 |
| A15 | 15,4 | 13,0 | 0,080 | 28,8 | 28,3 | 0,845 | 40,8 | 34,5 | 15,4 | <0,0001 |
| B | 30,9 | 29,5 | 0,119 | 56,5 | 56,5 | 0,919 | 74,3 | 72,3 | 2,7 | 0,124 |
| B1 | 57,2 | 55,0 | 0,317 | 113,1 | 108,8 | 0,705 | 141,1 | 136,7 | 3,1 | <0,0001 |
| B3 | 39,9 | 42,4 | 0,782 | 76,5 | 74,3 | 0,705 | 97,1 | 95,0 | 2,2 | 0,042 |
| B4 | 66,8 | 65,0 | 0,724 | 131,8 | 125,5 | 0,695 | 165,4 | 160,3 | 3,1 | 0,001 |
| B6 | 73,0 | 69,7 | 0,999 | 131,5 | 129,8 | 0,958 | 165,9 | 162,3 | 2,2 | 0,017 |
| B8 | 53,9 | 50,0 | 0,281 | 95,0 | 95,5 | 0,816 | 110,0 | 107,2 | 2,5 | 0,003 |
| B10 | 14,5 | 13,4 | 0,190 | 29,4 | 27,6 | 0,182 | 43,1 | 38,0 | 11,8 | <0,0001 |
| B11 | 35,9 | 35,7 | 0,977 | 72,3 | 73,0 | 0,816 | 85,3 | 79,5 | 6,8 | 0,001 |
| B13 | 64,3 | 61,5 | 0,978 | 121,2 | 120,8 | 0,581 | 145,0 | 140,9 | 2,8 | 0,005 |
| D1 (G43) | 83,0 | 89,1 | 0,782 | 134,0 | 124,3 | 0,256 | 141,4 | 135,4 | 4,2 | <0,0001 |
| C1 (G17) | 59,1 | 53,5 | 0,110 | 120,0 | 113,0 | 0,246 | 189,4 | 149,4 | 21,1 | <0,0001 |
| C2 (G18) | 85,7 | 83,5 | 0,123 | 171,0 | 163,4 | 0,581 | 241,0 | 210,0 | 12,9 | <0,0001 |
| A10A11A12 | 9,4 | 11,2 | 0,561 | 36,4 | 35,8 | 0,845 | 49,8 | 41,6 | 16,5 | <0,0001 |
| BB6B7 | 71,4 | 68,7 | 0,999 | 128,5 | 127,4 | 0,812 | 161,7 | 158,6 | 1,9 | 0,414 |
| B10B11B1 | 37,5 | 35,0 | 0,396 | 70,7 | 71,7 | 0,816 | 82,3 | 77,6 | 5,7 | 0,0002 |
| 2 | | | | | | | | | | |
| AA3A4A5 | 28,6 | 26,0 | 0,110 | 81,3 | 69,9 | 0,044 | 100,1 | 80,8 | 19,3 | <0,0001 |
| AA6A7A8 | 19,3 | 17,0 | 0,110 | 37,1 | 45,3 | 0,321 | 54,4 | 53,8 | 1,1 | 0,999 |
| A1A2 | 76,5 | 75,5 | 0,810 | 92,8 | 88,5 | 0,208 | 94,6 | 86,1 | 9,0 | <0,0001 |
| AA4 | 78,5 | 82,8 | 0,245 | 75,1 | 76,6 | 0,321 | 77,5 | 79,7 | -2,8 | 0,0004 |
| A6A8 | 75,5 | 75,6 | 0,810 | 77,5 | 75,7 | 0,611 | 59,1 | 63,1 | -6,8 | 0,0003 |
| A6'A8 | 58,2 | 61,6 | 0,614 | 58,9 | 65,1 | 0,001 | 55,8 | 62,0 | -11,1 | 0,0004 |
| A10A11 | 115,6 | 105,8 | 0,558 | 92,4 | 87,9 | 0,845 | 88,9 | 88,9 | 0,0 | 0,864 |
| BB1 | 94,6 | 95,2 | 0,447 | 97,6 | 96,3 | 0,196 | 94,6 | 95,1 | -0,5 | 0,870 |
| B6B7 | 25,0 | 23,9 | 0,119 | 24,6 | 23,8 | 0,597 | 26,0 | 26,1 | -0,4 | 0,366 |
| B3B8 | 74,4 | 74,2 | 0,725 | 75,5 | 76,3 | 0,310 | 75,6 | 74,7 | 1,2 | 0,001 |
| B11B12 | 23,6 | 21,7 | 0,558 | 22,5 | 22,3 | 0,581 | 29,4 | 27,2 | 7,5 | 0,093 |
| N | 9 | 11 | | 11 | 20 | | 56 | 68 | | |

* В собках указаны промеры и их номера, использованные в работе В.И.Громовой (1935, 1935).

Таблица 2. Медианы промеров системы В.И.Громовой (1935) для самцов (М) и самок (F) зубров. $\Delta(M,F)$ - разность значений у М и F (%), p - ее значимость; N - объем выборок

| Промер* | М | N | F | N | $\Delta(M,F)$, % | p |
|------------|-------|----|-------|----|-------------------|---------|
| G1 | 227,0 | 35 | 206,0 | 38 | 9,3 | <0,0001 |
| G2 | 259,0 | 35 | 239,5 | 38 | 7,5 | <0,0001 |
| G3 | 244,0 | 45 | 230,0 | 46 | 5,7 | <0,0001 |
| G4 | 207,0 | 45 | 185,0 | 48 | 10,6 | <0,0001 |
| G5 | 152,0 | 45 | 136,0 | 48 | 10,5 | <0,0001 |
| G7 | 72,0 | 43 | 64,0 | 48 | 11,1 | <0,0001 |
| G8 | 177,5 | 42 | 164,5 | 48 | 7,3 | <0,0001 |
| G9 | 15,0 | 40 | 19,0 | 48 | -26,7 | <0,0001 |
| G10 | 45,0 | 40 | 37,5 | 48 | 16,7 | <0,0001 |
| G14 | 244,0 | 42 | 218,0 | 45 | 10,7 | <0,0001 |
| G16 | 75,0 | 45 | 70,5 | 44 | 6,0 | 0,089 |
| G19 | 134,0 | 35 | 119,5 | 38 | 10,8 | <0,0001 |
| G20 | 96,0 | 35 | 84,0 | 37 | 12,5 | <0,0001 |
| G21 | 235,0 | 44 | 167,0 | 48 | 28,9 | <0,0001 |
| G22 | 227,0 | 38 | 157,0 | 44 | 30,8 | <0,0001 |
| G23 | 76,0 | 41 | 50,5 | 46 | 33,6 | <0,0001 |
| G24 | 70,0 | 41 | 49,0 | 46 | 30,0 | <0,0001 |
| G25 | 180,5 | 24 | 127,5 | 38 | 29,4 | <0,0001 |
| G26 | 267,0 | 23 | 163,5 | 38 | 38,8 | <0,0001 |
| G27 | 615,0 | 23 | 455,5 | 34 | 25,9 | <0,0001 |
| G31 | 40,0 | 43 | 39,0 | 47 | 2,5 | 0,633 |
| G35 | 349,0 | 42 | 346,0 | 41 | 0,9 | 0,124 |
| G36 | 305,0 | 31 | 287,0 | 38 | 5,9 | <0,0001 |
| G37 | 292,0 | 31 | 281,5 | 38 | 3,6 | 0,0002 |
| G38 | 194,0 | 28 | 180,0 | 33 | 7,2 | 0,001 |
| G40 | 175,0 | 39 | 160,5 | 46 | 8,3 | <0,0001 |
| G41 | 158,0 | 38 | 150,0 | 46 | 5,1 | <0,0001 |
| G42 | 288,0 | 31 | 277,5 | 38 | 3,6 | 0,0001 |
| G44 | 146,0 | 31 | 139,0 | 38 | 4,8 | 0,001 |
| G45 | 82,0 | 38 | 76,8 | 46 | 6,3 | 0,051 |
| G46 | 95,0 | 38 | 90,0 | 47 | 5,3 | 0,018 |
| G47 | 159,5 | 30 | 151,8 | 38 | 4,8 | <0,0001 |
| G48 | 110,0 | 32 | 100,0 | 41 | 9,1 | <0,0001 |
| G49 | 468,0 | 31 | 444,7 | 34 | 5,0 | <0,0001 |
| G50 | 525,0 | 31 | 495,5 | 34 | 5,6 | <0,0001 |

* Промеры и их номера по (Громова, 1935): **G1**- анатомическая мозговая ось, **G2**- морфологическая мозговая ось, **G3**- срединная длина лба, **G4** - заглазничная длина лба, **G5** - боковая длина лба, **G7** - вертикальный поперечник орбиты, **G8** - длина височной ямки, **G9** - ее ширина, **G10** - ее глубина, **G14** - ширина лба между стержнями, **G16**- длина темени, **G19** - наибольшая высота затылка, **G20** - наименьшая высота затылка, **G21** - обхват стебелька стержня, **G22** - обхват основания стержня, **G23** - лобный поперечник основания стержня, **G24** - перпендикулярный к нему поперечник, **G25** - прямая длина стержня, **G26** - длина стержня вдоль большой кривизны, **G27** - расстояние между вершинами стержней, **G31** - длина стебелька по нижнему краю, **G35** - анатомическая лицевая ось, **G36** - морфологическая лицевая ось, **G37** - орбитальная длина лицевого отдела, **G38** - длина носовых костей, **G40** - ширина в щечных буграх, **G41** - ширина верхней челюсти у альвеолярного края, **G42** -длина твердого неба, **G44** - длина диастемы, **G45**- ширина неба между передними краями P^2 , **G46** - ширина неба между

задними краями M^3 , **G47** - длина межчелюстных костей, **G48** - наибольшая ширина межчелюстных костей, **G49** - основная длина черепа, **G50** - передняя длина черепа.

Таблица 3. Параметры (t_0 , g) логистической модели роста для промеров, характеризующихся значительным половым диморфизмом (**AA3A4A5**, **A4**, **C1**) и его отсутствием (**A13**). В скобках приведены ошибки; r - коэффициент корреляции модельных оценок и исходных данных

| Параметр модели | AA3A4A5 | | A4 | | C1 | | A13 | |
|-----------------|--------------------|---------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | самцы | самки | самцы | самки | самцы | самки | самцы | самки |
| t_0 | 322,1 (25,6) | 219,3 (24,5) | 315,6 (31,7) | 203,8 (24,8) | 396,6 (67,6) | 128,4 (41,7) | 227,8 (54,4) | 252,1 (47,5) |
| g | 0,0031 (0,0003) | 0,0034 (0,00035) | 0,0032 (0,0004) | 0,0035 (0,0004) | 0,0014 (0,0002) | 0,0025 (0,0004) | 0,0024 (0,0004) | 0,0021 (0,0003) |
| r | 0,98 | 0,96 | 0,97 | 0,97 | 0,96 | 0,92 | 0,94 | 0,95 |

Таблица 4. Медианы ряда промеров по (Громова, 1931) предполагаемых самцов (M) и самок (F) первобытного бизона и статистическая значимость (p) половых различий по критерию Краскела-Уоллиса. $\Delta(M,F)$ - разность значений у самцов и самок в %, N - объемы выборок (названия промеров см. рис. 1 и табл. 2)

| Промер | <i>M</i> | <i>N</i> | <i>F</i> | <i>N</i> | $\Delta(M,F),\%$ | p |
|-----------------|----------|----------|----------|----------|------------------|---------|
| G1 | 284,0 | 27 | 262,0 | 33 | 7,7 | <0,0001 |
| G2 | 312,5 | 14 | 290,0 | 25 | 7,2 | <0,0001 |
| G3 | 302,0 | 15 | 286,3 | 26 | 5,2 | 0,002 |
| G4 | 263,0 | 25 | 244,0 | 36 | 7,2 | <0,0001 |
| G5 | 207,0 | 23 | 187,5 | 34 | 9,4 | <0,0001 |
| G10 | 55,0 | 14 | 53,5 | 16 | 2,7 | 0,428 |
| A (G12) | 322,0 | 30 | 301,0 | 41 | 6,5 | <0,0001 |
| A8 (G11) | 375,5 | 22 | 353,5 | 32 | 5,9 | <0,0001 |
| G14 | 334,0 | 27 | 301,5 | 36 | 9,7 | <0,0001 |
| G16 | 101,8 | 28 | 90,0 | 34 | 11,6 | 0,0001 |
| C1 (G17) | 202,8 | 38 | 193,0 | 35 | 4,8 | 0,001 |
| C2 (G18) | 301,0 | 27 | 283,5 | 36 | 5,8 | <0,0001 |
| G19 | 169,0 | 35 | 160,5 | 38 | 5,0 | <0,0001 |
| G20 | 127,0 | 33 | 118,0 | 38 | 7,1 | <0,0001 |
| G21 | 362,0 | 39 | 320,5 | 44 | 11,5 | <0,0001 |
| G22 | 380,0 | 42 | 328,5 | 46 | 13,6 | <0,0001 |
| G23 | 127,5 | 40 | 110,0 | 45 | 13,7 | <0,0001 |
| G24 | 110,0 | 39 | 101,0 | 46 | 8,2 | <0,0001 |
| G25 | 441,0 | 27 | 347,0 | 33 | 21,3 | <0,0001 |
| G26 | 606,5 | 34 | 451,0 | 39 | 25,6 | <0,0001 |
| G27 | 1157,0 | 19 | 995,0 | 24 | 14,0 | <0,0001 |
| G31 | 60,5 | 32 | 56,0 | 38 | 7,4 | 0,0322 |

Подрисуночные подписи к статье: А.Ю. ПУЗАЧЕНКО, Г.С. РАУТИАН "ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ ЧЕРЕПА РОДА BISON (BOVIDAE, ARTIODACTYLA) ПО ПРИЗНАКАМ ЧЕРЕПА И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПОЛА BISON PRISCUS"

Рис. 1. Схема измерений черепа зубра: а - вид сверху, б - вид снизу, в - вид сзади. **A** - минимальная ширина лба, **A1(2)** - косая длина лба, **A3** - расстояние между задними краями височных ямок, **A4(5)** - длина лба в области оснований рогов, **A6(7)** - боковая заглазничная длина лба, **A6'(7')** - продольный максимальный диаметр глазницы, **A8** - максимальная ширина лба, **A9** - предглазничная длина лба, **A10(11)** - косая длина каудальной части носовой кости, **A12** - максимальная ширина носовых костей, **A13(14)** - боковая длина проксимальной части носовых костей, **A15** - ширина проксимальной части носовых костей между задними краями вырезки, **B** - расстояние между боковыми выемками заднего края костного неба, **B1(2)** - косая длина неба (между зубными рядами), **B3** - ширина неба между передними краями альвеол P^2 , **B4(5)** - диагональная длина неба (между зубными рядами, **B6(7)** - косая длина неба от заднего края небных отростков межчелюстной кости, **B8(9)** боковая длина рострума между передним краем альвеол P^2 до переднего края небной щели (fissura palatina), **B10** - расстояние между передними краями небных щелей, **B11(12)** - расстояние от переднего края небных щелей до заднего края небных отростков межчелюстной кости, **B13(14)** - боковая длина рострума от переднего края альвеол P^2 до переднего края межчелюстной кости, **D** - альвеолярная длина зубного ряда, **C1** - ширина темени, **C2** - максимальная ширина затылка.

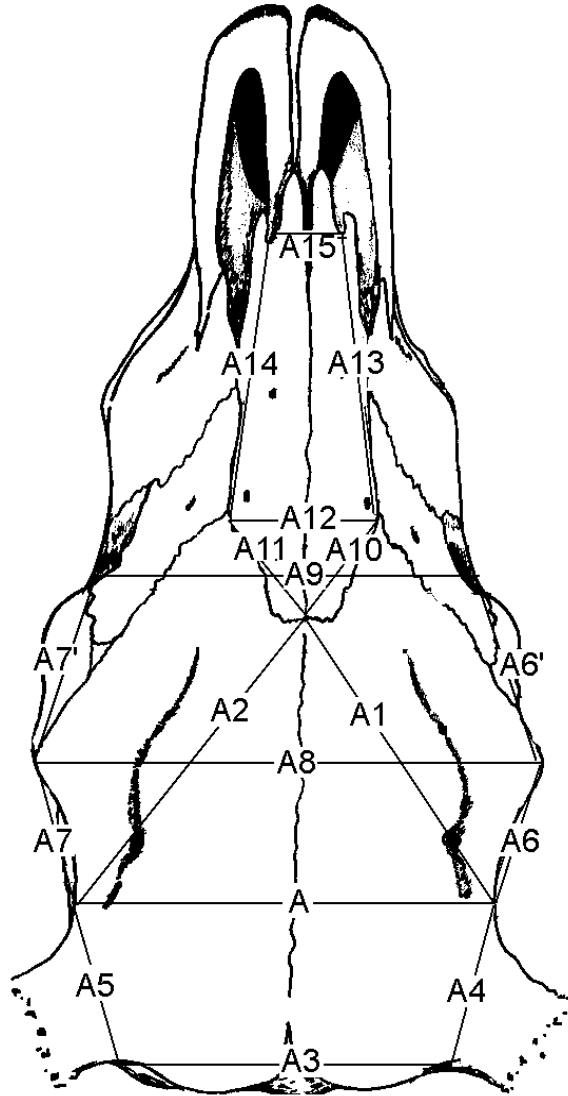
Рис. 2. Распределения значений промера **A4** у взрослых самцов (темный фон) и самок (светлый фон) зубра.

Рис. 3. Онтогенетические траектории промеров, рассчитанные в соответствии с логистической моделью, у самцов (черные круги) и самок (светлые круги) зубров, в изменчивости которых: а-б - половой диморфизм выражен сильно (**A4**, **C1**); в - не выражен (**A13**). г - онтогенетическая траектория лобного угла (**A1A2**). Ось абсцисс - логарифм времени жизни от момента рождения (дни).

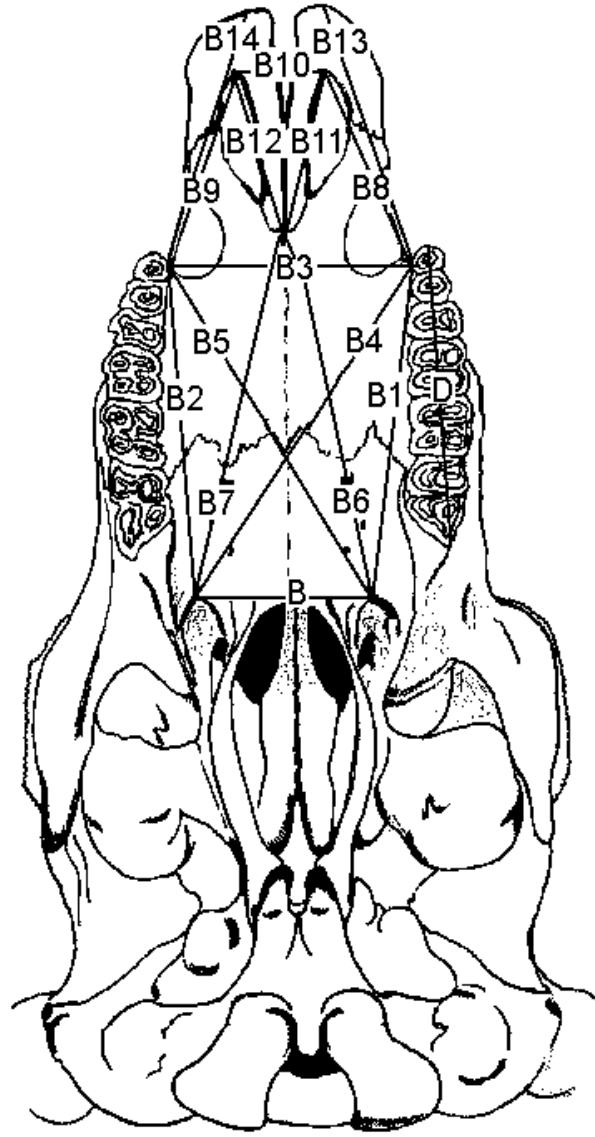
Рис. 4. Классификации: а - 124 зубров (68 самок, 56 самцов) по 4-м промерам (**AA3A4A5**, **A4**, **A8**, **C1**); б - 60 зубров известного пола по 5 промерам (**G9**, **G21-G23** и **G26**); в - 14 бизонов (5 самок, 9 самцов) по 4-м промерам (**AA3A4A5**, **A4**, **A8**, **C1**); г - 12 яков (3 самки, 5 самцов и 5 неизвестного пола). Обозначения: f - самки, m - самцы, ? - пол неизвестен. **D** - относительная дистанция между кластерами в %.

Рис. 5. Скаттер-диаграммы: а - обхвата стерженька стержня (**G21**) и лобного поперечника (**G23**) его основания; б - минимальной ширины (**A**) и боковой длины лба (**G5**), в - длины темени (**G16**) и ширины височной ямки (**G9**) у *B.bonatus* и *B.priscus*; в) длины стержня вдоль большой кривизны (**G26**) и расстояния между вершинами стержней (**G27**). М - область занимаемая самцами и F - самками зубров (границы областей обозначены пунктиром).

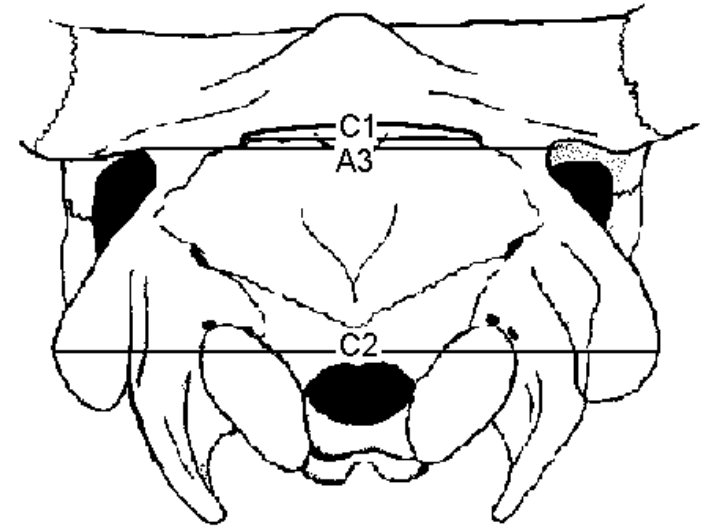
Рис. 6. а - классификация 31 особи *B.priscus* по 10 промерам (**G1**, **G4**, **G5**, **G20-G23**, **G25-G27**), *m* - предполагаемые самцы, *f* - предполагаемые самки; б-г - скаттер-диаграммы изменчивости: б - анатомической мозговой оси (**G1**) и боковой длины лба (**G5**), в - анатомической мозговой оси (**G1**) и минимальной ширины лба (**A**), г) обхвата основания стерженька (**G22**) и длины стерженька вдоль большой кривизны (**G26**). Самцы - черные круги, самки - светлые круги. Эллипсы очерчивают 95% доверительные области; линиями показаны главные компоненты изменчивости для каждой из форм.



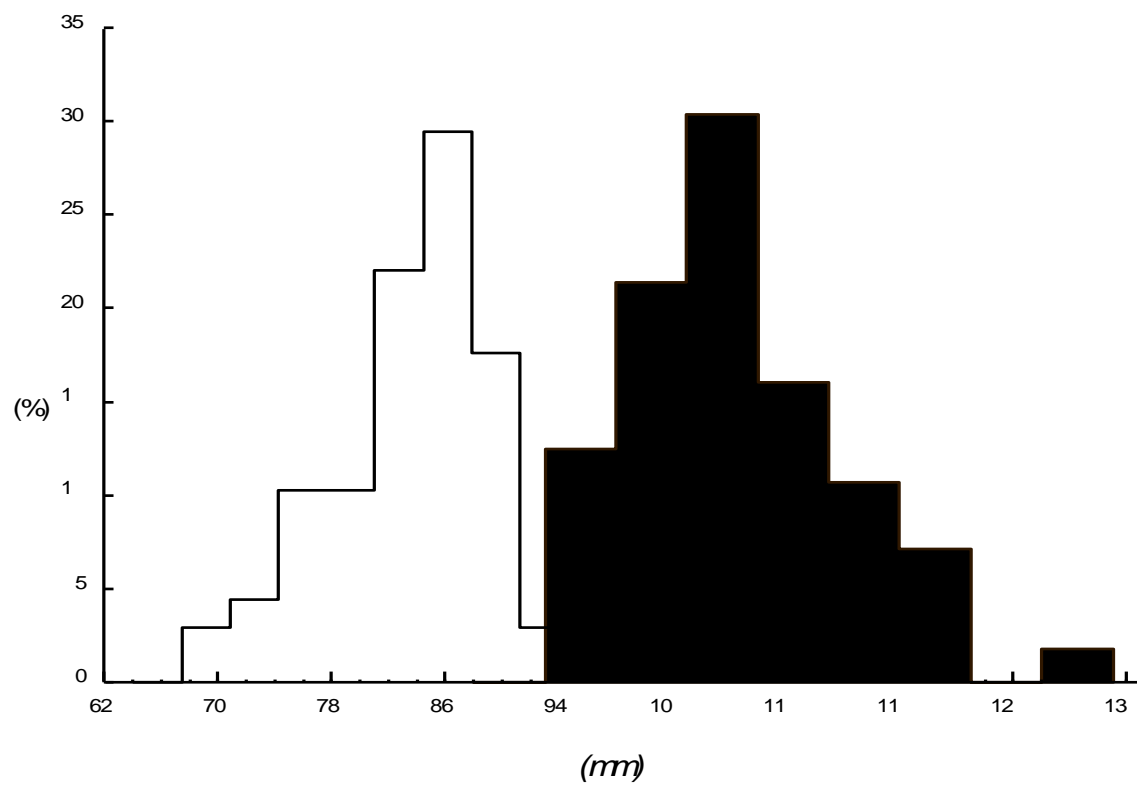
a

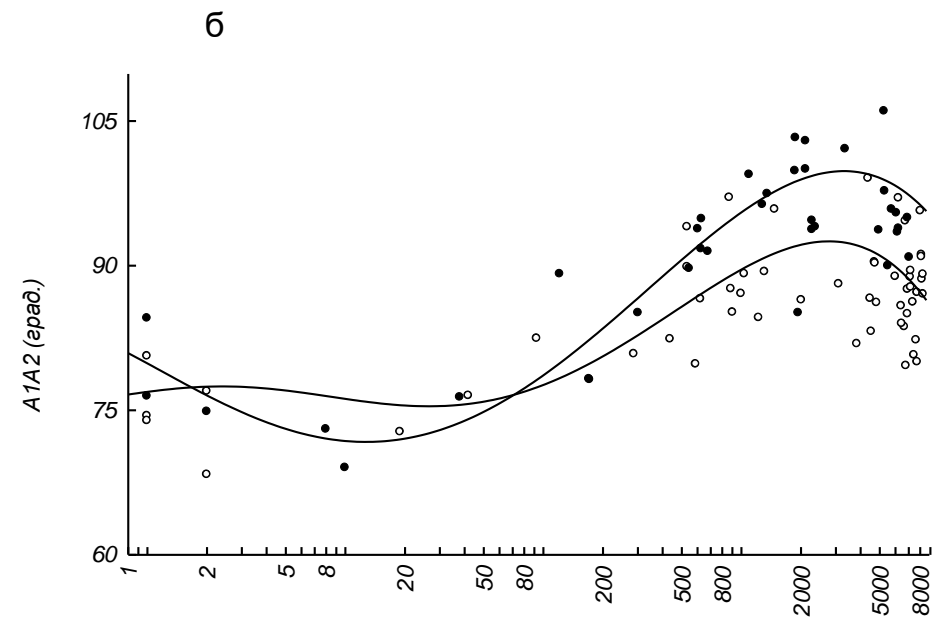
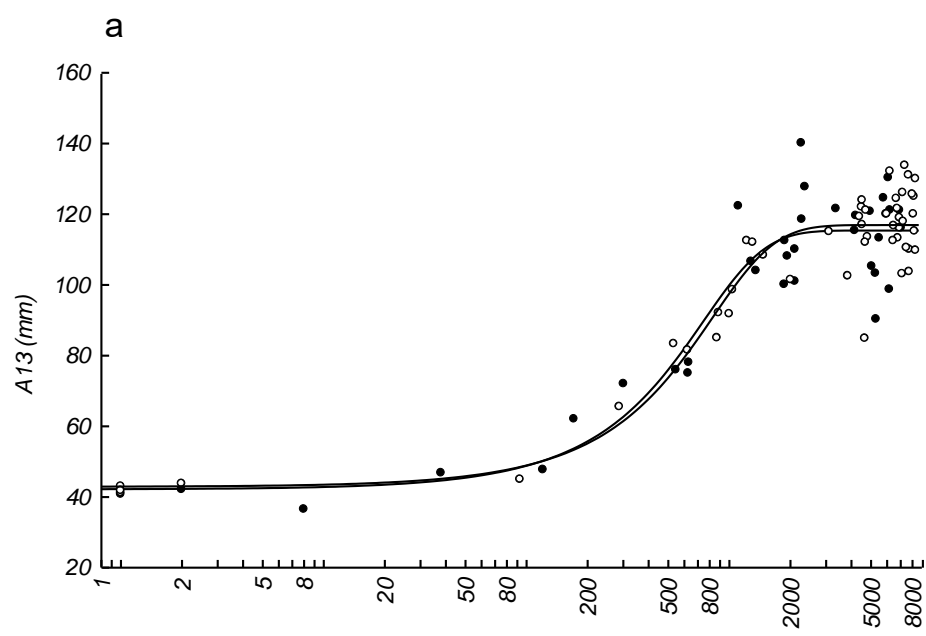
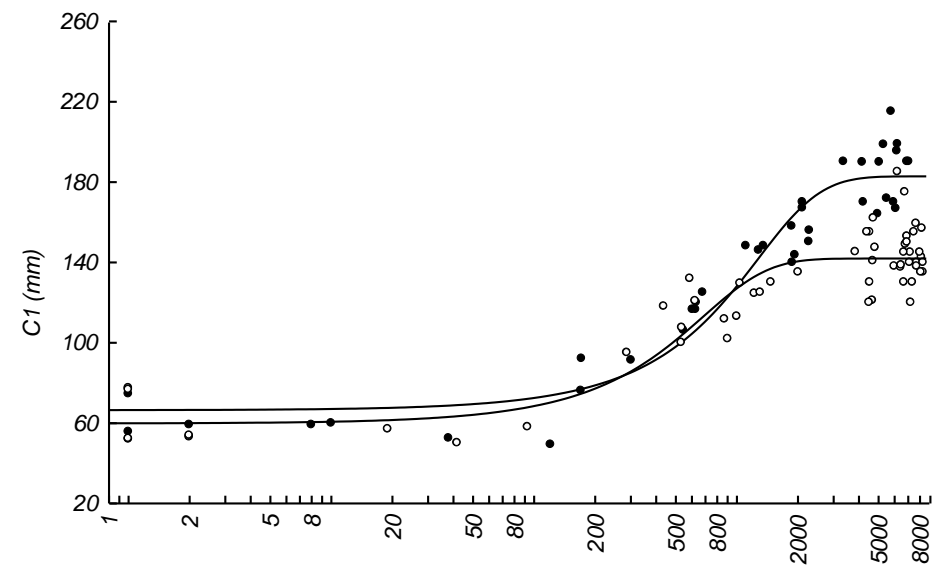
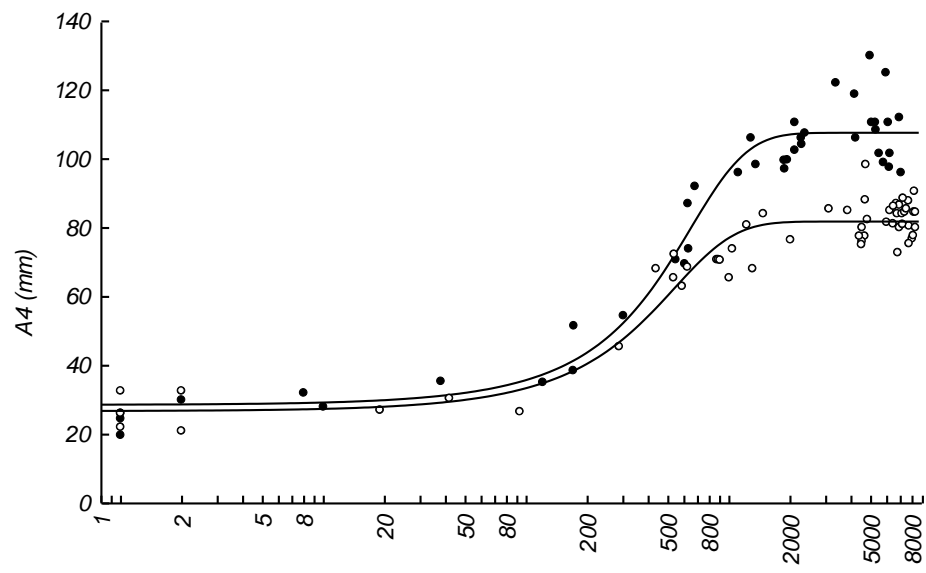


б



B



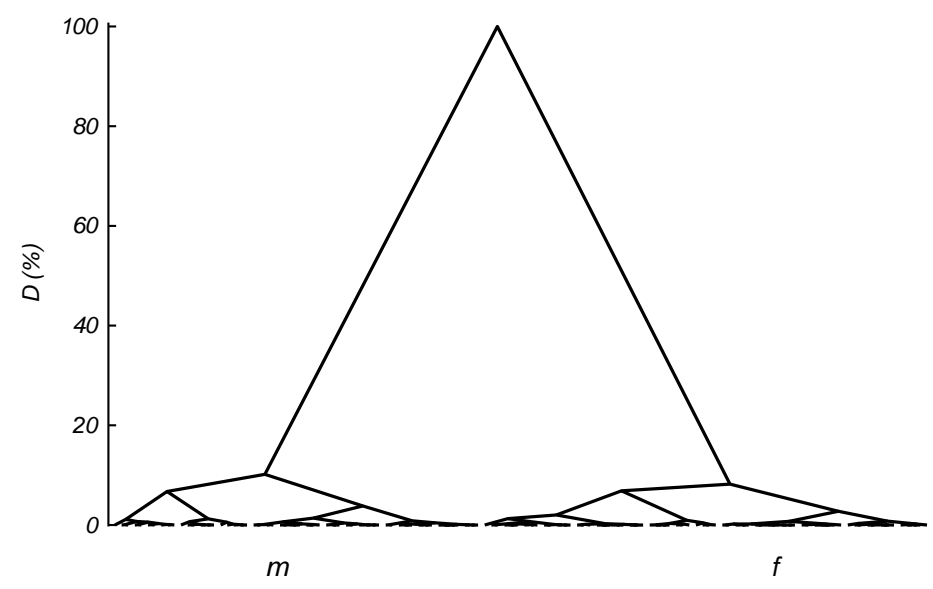


a

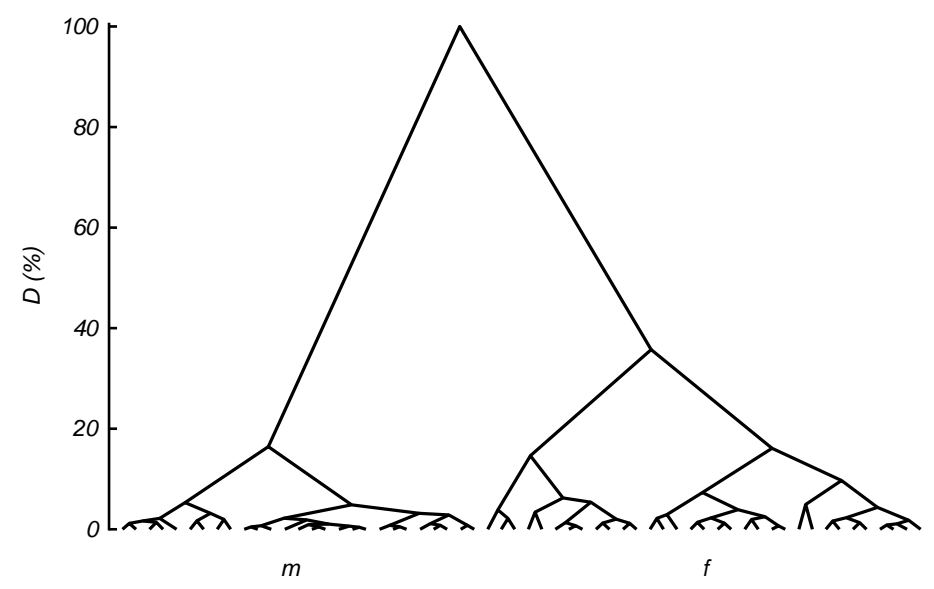
б

B

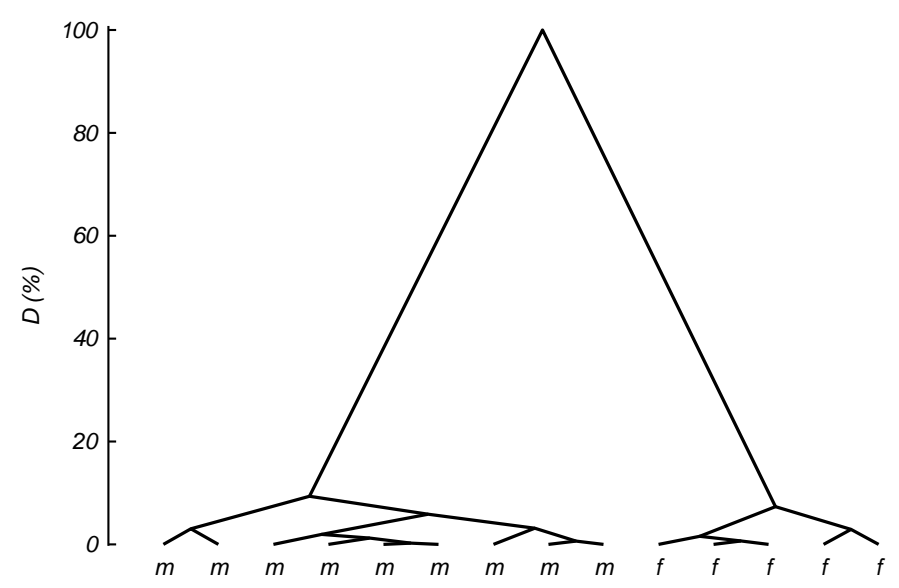
Г



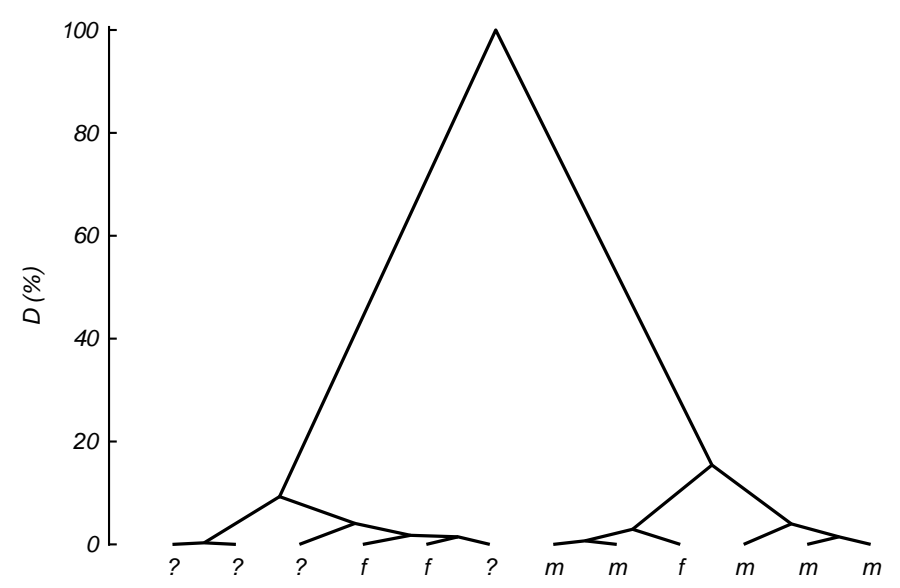
a



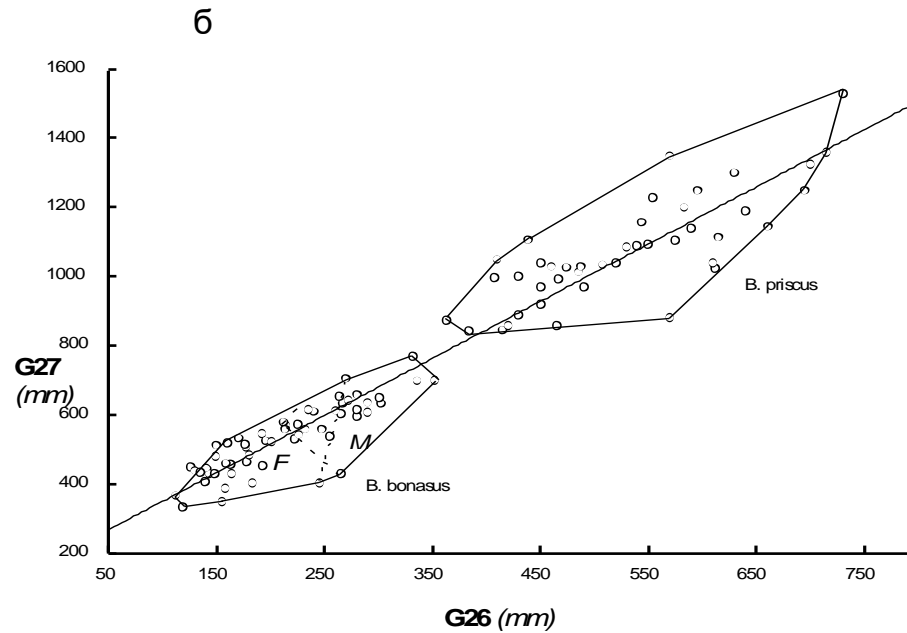
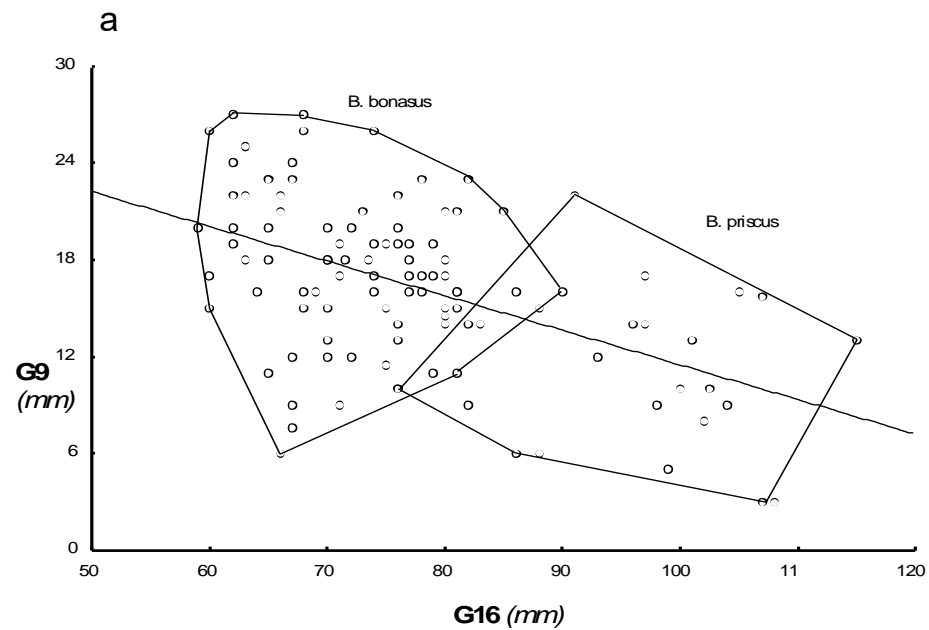
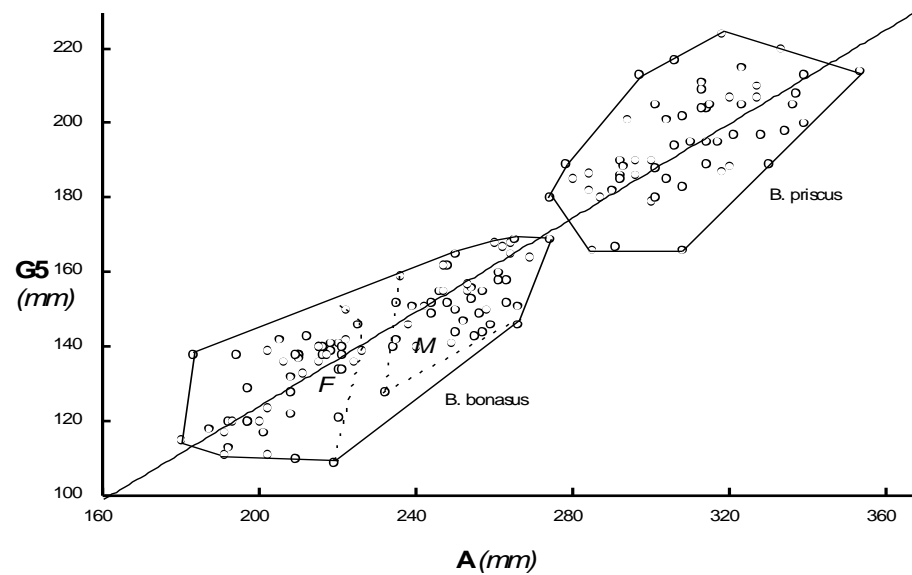
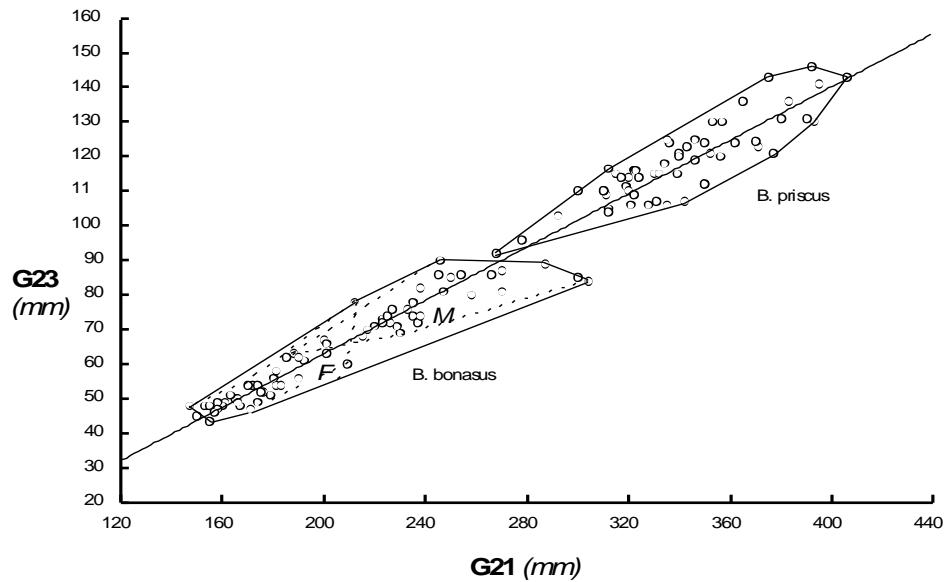
б



B

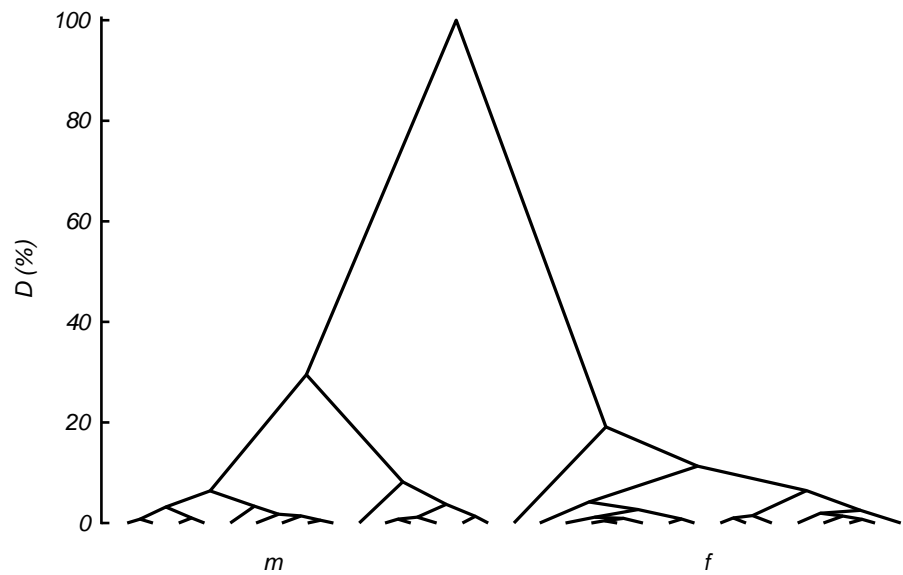


г

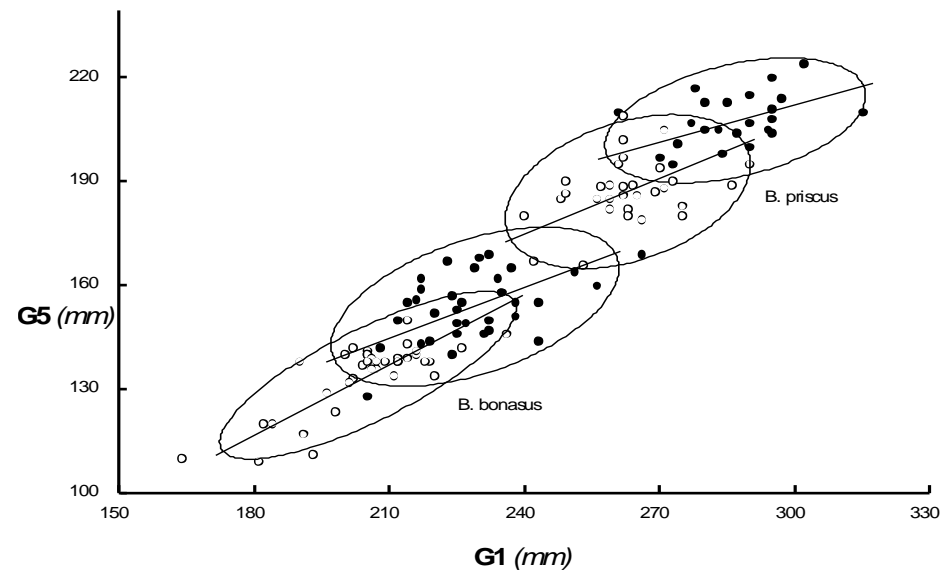


B

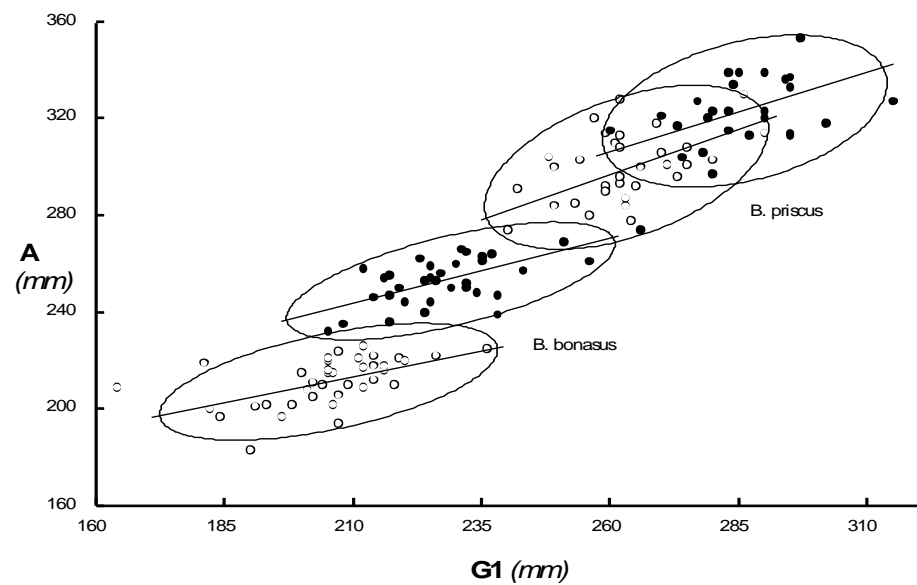
Г



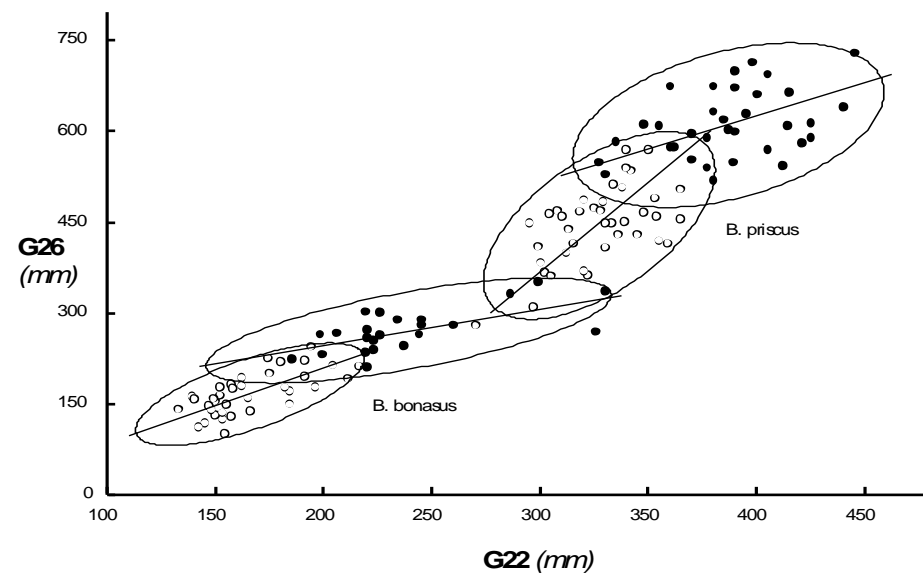
a



b



B



Г