

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <http://www.researchgate.net/publication/260952539>

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА МАТЕРИКОВОГО ПЕСЦА (*ALOPEX LAGORUS LAGORUS*) И ПЕСЦОВ КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ (*A. L. BERINGENSIS*, *A. L. SEMENOV*)

ARTICLE · JANUARY 2010

READS

44

1 AUTHOR:



[Olga G Nanova](#)

Lomonosov Moscow State University

11 PUBLICATIONS 4 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

УДК 599.735.3

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА МАТЕРИКОВОГО ПЕСЦА (*ALOPEX LAGOPUS LAGOPUS*) И ПЕСЦОВ КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ (*A. L. BERINGENSIS*, *A. L. SEMENOV*)

© 2010 г. О. Г. Нанова

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, Москва 125009, Россия

e-mail: nanova@mail.ru

Поступила в редакцию 10.06.2009 г.

На краниологическом материале с использованием методов векторного анализа исследованы особенности трендов возрастной изменчивости материкового песца (*Alopex lagopus lagopus*), песца о-ва Беринга (*Alopex lagopus beringensis*), песца о-ва Медный (*Alopex lagopus semenovi*). Векторы возрастной изменчивости трех исследованных подвидов песца сдвинуты друг относительно друга в морфопространстве, это обусловлено тем, что уже молодые особи этих подвидов сильно различаются между собой по размеру и форме черепа. Направление вектора возрастной изменчивости песца о-ва Медного отличается от направления векторов возрастной изменчивости остальных исследованных нами популяций песца, тогда как направление возрастных векторов материкового песца и песца о-ва Беринга сходно. Векторы возрастной изменчивости материкового песца, песца о-ва Беринга и песца о-ва Медного различны по длине, что отражает особенности продолжительности и скорости роста животных этих популяций. Половой диморфизм песца на материковой части ареала и на Командорских о-вах объясняется гиперморфозом самцов относительно самок. Продемонстрирована необходимость использования в исследованиях, выполненных на основе векторного анализа, комплексного подхода, позволяющего анализировать достоверность различий векторов, как по направлению, так и по длине. Предложен тест для проверки достоверности отличия получаемых угловых мер от нуля.

Командорские популяции песца (*Alopex lagopus beringensis*, *A. l. semenovi*) изолированы от материкового песца (*A. l. lagopus*) на протяжении нескольких десятков тысяч лет (Джикия др., 2007). Песцы о-ва Беринга и о-ва Медного отличаются от материкового песца по целому комплексу как морфологических (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Гептнер, Наумов, 1967; Загребельный, 2000; Загребельный, Пузаченко, 2006; Пузаченко, Загребельный 2008; Нанова, 2008; Павлинов, Нанова, 2008), так и поведенческих (Goltsman et al., 2005) признаков. В частности, песцы Командорских подвидов крупнее материковых, отличаются они и по форме черепа. Песец о-ва Медного отличается от материкового песца по форме черепа сильнее, чем песец о-ва Беринга (Нанова, 2008; Павлинов, Нанова, 2008). Кроме того, было показано, что половой диморфизм у командорских песцов выражен сильнее, чем у материковых (Загребельный, 2000). Однако данные по формированию морфологической специфики островных песцов и специфики полового диморфизма в онтогенезе до сих пор практически отсутствуют. Этот пробел в знаниях о биологии песца особенно удивителен, если принять во внимание, что различия между взрослыми особями одного вида (внутривидовая изменчивость) формируются в онтогенезе и могут интерпретироваться как след-

ствие возрастной изменчивости (Мина, Клевезаль, 1976; Павлинов, 2008). Формирование специфики групп (например, половых или географических) в онтогенезе может быть связано с различиями в скоростях роста между животными этих групп, с продолжительностью роста, а также с разными аллометрическими паттернами животных этих групп (O'Higgins, Jones, 1998). Если относительный рост частей черепа одинаков в исследуемых группах, т.е. имеет место одинаковая для всех групп аллометрия, а различия между группами определяются исключительно различиями в продолжительности и/или скорости роста мы говорим, что различия между исследуемыми группами определяются "простыми ростовыми закономерностями" (Нанова, Павлинов, 2009). Если различия между группами не определяются исключительно "простыми ростовыми закономерностями", то имеют место более сложные преобразования, т.е. относительный рост частей черепа в этих группах различен, различны аллометрические паттерны этих групп (O'Higgins, Jones, 1998). Так, последними исследованиями показано, что краниологические различия между материковыми и командорскими песцами не объясняются простыми ростовыми закономерностями (Нанова, Павлинов, 2009).

При анализе возрастной изменчивости на многомерных морфометрических данных удобно представлять возрастную изменчивость в виде вектора (Cheverud, 1982; Klingenberg, 1996), направленного от центроида младшей возрастной группы к центроиду старшей. Можно исследовать свойства векторов возрастной изменчивости, например, координаты векторов и их длины, получая информацию об особенностях роста животных. Можно исследовать сонаправленность векторов возрастной изменчивости разных групп животных. Так, угол между векторами возрастной изменчивости разных групп указывает, сонаправлены или нет тренды возрастных изменений в исследуемых группах, или иными словами – одинаков или нет относительный рост разных частей организма (описываемый через признаки) у этих групп. Определенная проблема, связанная с использованием угловых мер, заключается в том, что их прямые оценки неизбежно являются смещенными: так, даже если истинные вектора полностью сонаправлены, угол между их оценками, вычисленными на выборках конечного объема, всегда будет больше нуля (Klingenberg, 1996). Таким образом, по значению исходных углов судить о сонаправленности векторов нельзя. Всегда необходимо проверять, достоверно ли отличается полученный угол от нуля: если отличие достоверно, то тренды изменчивости не сонаправлены, если не достоверно, то тренды изменчивости совпадают. В большинстве работ по соответствующей тематике эта методическая проблема игнорируется, поэтому разработка и апробирование соответствующих тестов представляет методический интерес.

Целью этой работы было сравнение направлений и масштаба возрастных изменений на поздних стадиях онтогенеза у песцов материковых и командорских популяций, у самцов и самок разных популяций. Для этого необходимо было решить следующие задачи: 1) выработать комплексный подход к исследованию направления и масштаба возрастных изменений, 2) сравнить направления векторов возрастной изменчивости в разных популяциях, у самцов и самок разных популяций, 3) сравнить длины векторов возрастной изменчивости в разных популяциях, у самцов и самок разных популяций, 4) сравнить животных разных популяций по размеру и форме черепа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Было исследовано 390 черепов песка, принадлежащих пяти географическим выборкам: Чукотка (78 экз.), п-в Диксона (80), Архангельская обл. (76), о-в Беринга (80), о-в Медный (76).

Обработанный материал хранится в Зоологическом музее МГУ, Москва, Зоологическом институте РАН, С.-Петербург.

С каждого черепа снимали электронным штангенциркулем (Sylvac) 32 промера (рис. 1). Исследовали возрастную (фактор **ВОЗРАСТ**), половую (**ПОЛ**), географическую (**ГЕОГРАФИЯ**) формы изменчивости. Пол и место сбора животных принимали по этикеточным данным. Возраст определяли по форме черепа, степени облитерации швов и стертости зубов (Цалкин, 1944; Долгов, Россолимо, 1966; Загребельный, 2000), на основании этих показателей выделяли две возрастные группы: молодые (0+, животные возраста 7–8 месяцев) и взрослые (>1+, животные старше одного года). Половозрастные группы представлены в каждой выборке в равном объеме (около 20 в каждой половозрастной группе).

Все расчеты проведены на логарифмированных (ln) оценках признаков (Pimentel, 1979; Reyment, 1991; Klingenberg, 1996). При описании методики под исходными данными подразумеваются именно логарифмированные данные.

В этой работе термины “тренд” изменчивости и “вектор” изменчивости употребляются как синонимы. Под словом “выборка” я понимаю географическую выборку, а под словом “группа” половозрастную группу в составе отдельной выборки.

Для оценки сходства направлений возрастных трендов в разных популяциях использовали две процедуры.

Во-первых, исходные данные проецировали с помощью метода Burnaby (1966) на гиперплоскость ортогональную общему для всех пяти выборок возрастному вектору, тем самым убирая возрастную изменчивость, общую для всех выборок. Возрастной вектор рассчитывали как первый собственный вектор ковариационной матрицы эффектов фактора **ВОЗРАСТ** (MANOVA III). Далее для проверки того, позволяет ли удаление общего возрастного вектора изменчивости полностью устранить различия по возрасту в разных географических выборках, оценивали достоверность взаимодействия факторов **ГЕОГРАФИЯ** и **ВОЗРАСТ** на трансформированных данных (MANOVA III). Эту процедуру провели для всех пяти выборок в совокупности. Для выявления отличающихся групп использовали post-hoc анализ (MANOVA), Newman-Keuls тест.

Этот же тест выполнили для самцов и самок каждой выборки. В этом случае оценивали достоверность взаимодействия факторов **ПОЛ** и **ВОЗРАСТ** на трансформированных данных (MANOVA III).

Во-вторых, рассчитывали угол между векторами возрастной изменчивости соответствующих выборок (Klingenberg, 1996; Drake, Klingenberg, 2008; Блэкит, 1968; Лисовский, Павлинов, 2008). Углы сначала были попарно рассчитаны между возрастными векторами изменчивости всех пяти имеющихся географических выборок песка для

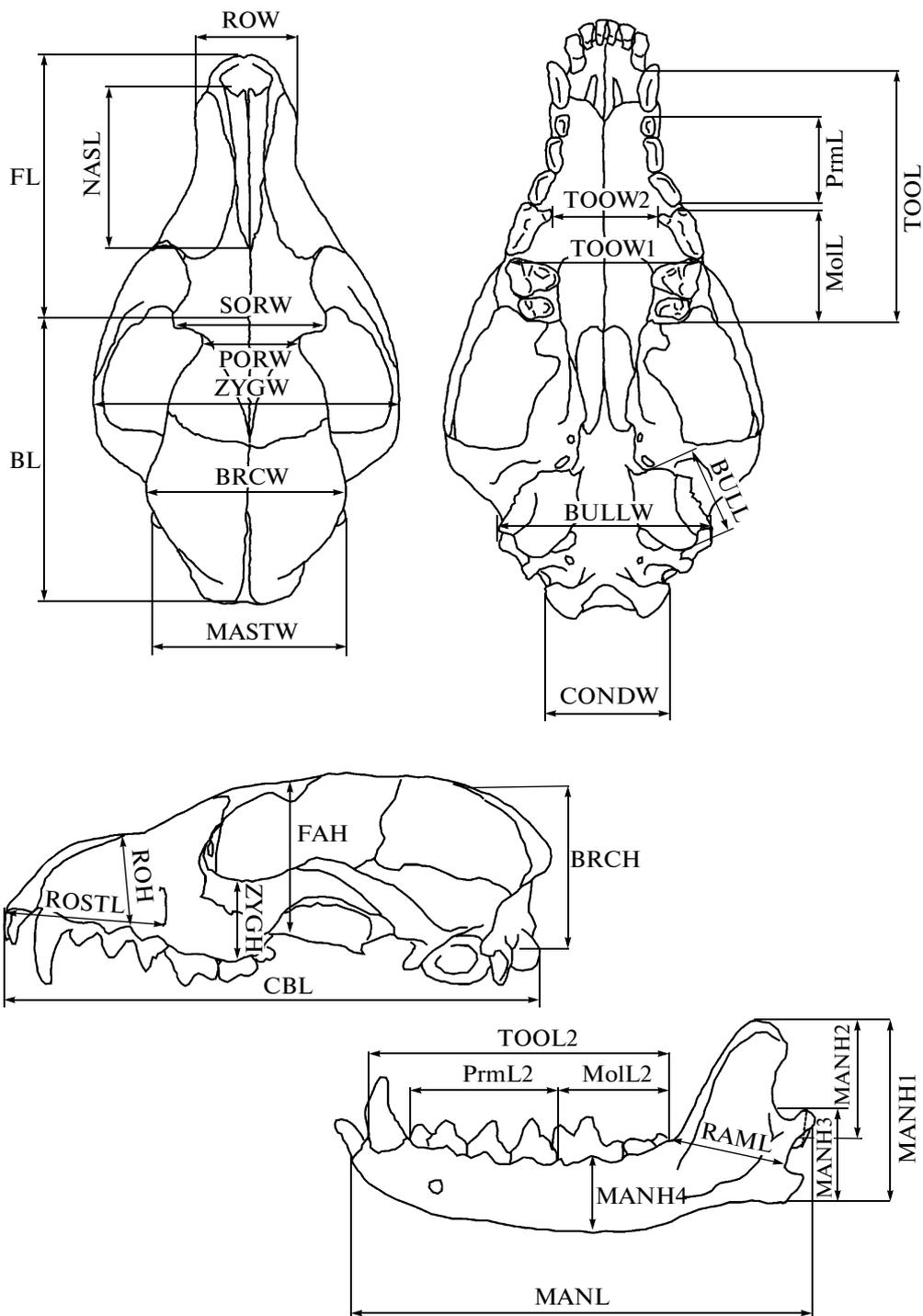


Рис. 1. Промеры черепа.

самцов и самок в совокупности. При этом векторы возрастной изменчивости вычисляли с учетом фактора **ПОЛ**. Затем рассчитали угол между векторами возрастной изменчивости самцов и самок внутри каждой популяции.

Как уже говорилось во Введении, угловые меры являются смещенными оценками, поэтому

необходимо проверять достоверность отличия полученного угла от нуля.

Для ответа на вопрос, отличается ли угол между векторами от нуля, использовали следующую процедуру. Исходные данные преобразовывали таким способом, что на них априори выполнялось условие (нулевая гипотеза) равенства нулю

угла между векторами соответствующих двух выборок (Efron, Tibshirani, 1993; Klingenberg, 1996). С этой целью вычисляли объединенный возрастной вектор для двух выборок. Объединенный возрастной вектор вычисляли с учетом факторов **ГЕОГРАФИЯ** и **ПОЛ**. После этого исходные данные представляли в виде суммы средних всех выделенных групп и регрессионных остатков, используя для этого дисперсионный анализ (MANOVA III). При выделении групп учитывали факторы **ГЕОГРАФИЯ**, **ПОЛ**, **ВОЗРАСТ**. Полученные средние групп проецировали с помощью стандартной процедуры (см., например, NTSYS-рс 2.1, Rohlf, 2000) на объединенный для двух выборок возрастной вектор, в результате чего средние оказывались на одной прямой, что приводило угол между возрастными векторами двух групп либо выборок к нулю. Регрессионные остатки суммировали с соответствующими спроецированными средними значениями. В итоге получили данные, где средние всех групп по фактору **ВОЗРАСТ** лежат на одной прямой, а отклонения от этих средних для каждого экземпляра соответствуют отклонениям этих же экземпляров для исходных данных. Для трансформированных данных проводили бутстрэп, в каждом случае генерировали по 1000 реплик, и получали интервал значений угла между интересующими факторами при условии выполнения нулевой гипотезы о равенстве исходного угла между возрастными векторами двух выборок нулю (Klingenberg, 1996). В случае попадания значения исходного угла в 95%й доверительный интервал (в этом случае использовали односторонний тест) принималась гипотеза о полной сонаправленности векторов, в противном случае данная гипотеза отвергалась. При этом уровень значимости p рассчитывали сначала без поправки на множественные сравнения, а затем — с поправкой на множественные сравнения, вводя поправку Бонферрони (Bonferroni, 1935).

Сначала проверили достоверность отличия от нуля углов между возрастными векторами изменчивости попарно у всех пяти географических выборок. При этом векторы по фактору **ВОЗРАСТ** вычисляли с учетом фактора **ПОЛ**. Затем проверили достоверность отличия от нуля углов между возрастными векторами изменчивости самцов и самок внутри каждой географической выборки.

Для оценки изменчивости координат каждого вектора рассчитывали углы между бутстрэп-репликами одного и того же вектора, генерировали по 1000 реплик в каждом случае.

Для проверки гипотезы о том, что векторы разных популяций различаются по длине, использовали следующие процедуры.

Сначала исходные данные проецировали с помощью стандартной процедуры на общий возрастной вектор. Таким образом, мы задавали единое направление для возрастных векторов всех

выборок. Для проверки гипотезы, согласно которой длины возрастных векторов всех выборок одинаковы, оценивали достоверность взаимодействия факторов **ГЕОГРАФИЯ** и **ВОЗРАСТ** на трансформированных данных (MANOVA III). Вычисления проводили отдельно для материковых, отдельно для островных выборок.

Эту же операцию использовали для проверки гипотезы, предполагающей, что длины возрастных векторов самцов и самок внутри каждой выборки одинаковы. В этом случае исходные данные по каждой выборке проецировали с помощью стандартной процедуры на общий для данной выборки возрастной вектор. После этого оценивали достоверность взаимодействия факторов **ПОЛ** и **ВОЗРАСТ** на трансформированных данных (MANOVA III) по совокупности пяти выборок с учетом фактора **ГЕОГРАФИЯ**. Это позволило в среднем оценить достоверность различий длин векторов возрастной изменчивости между самцами и самками.

Далее для получения оценки длин векторов возрастной изменчивости использовали первые собственные числа ковариационных матриц эффектов фактора **ВОЗРАСТ** (MANOVA III). При этом большее собственное число соответствует большей длине своего первого собственного вектора. Вычисляли первые собственные числа для каждого из проанализированных векторов возрастной изменчивости.

Для визуализации расположения средних разных групп друг относительно друга и направлений и длин возрастных векторов использовали проекцию средних каждой группы на первые две главные компоненты (PC1, PC2).

Для сравнения исследуемых выборок по общим размерам в качестве размерной характеристики использовали кондилобазальную длину черепа (CBL). Выборки сравнивали между собой по значению CBL с помощью t -теста Стьюдента и дисперсионного анализа (MANOVA III). Сравнения проводили сначала без учета пола, а затем с учетом пола.

Все вычисления выполнены в программе Statistica 6.0 (StatSoft, 2001) и в пакете программ R 2.7.0. (2008). Скрипты для R написаны при участии Лебедева В.С. Методика анализа данных разработана совместно с В.С. Лебедевым.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка сонаправленности векторов возрастной изменчивости географических выборок

Взаимодействие между факторами **ГЕОГРАФИЯ** и **ВОЗРАСТ** на трансформированных с помощью метода Burnaby данных оказалось достоверным (Wilks $\lambda = 0.58$, $F = 1.63$, $p < 0.00$). Post-hoc анализ различий между половозрастными групп-

Таблица 1. Значения углов между трендами возрастной изменчивости разных географических выборок

Выборки	Угол (рад)	Верхняя граница 95%-го интервала для нулевого угла	<i>p</i>
Чукотка—п-в Диксона	0.40	0.54	0.393
Чукотка—Архангельская обл.	0.58	0.59	0.054
п-в Диксона—Архангельская обл.	0.45	0.52	0.159
Чукотка—о-в Беринга	0.48	0.51	0.086
Чукотка—о-в Медный	0.71	0.72	0.054
о-в Беринга—о-в Медный	0.70	0.60	0.023
п-в Диксона—о-в Беринга	0.36	0.40	0.110
п-в Диксона—о-в Медный	0.79	0.67	0.027
Архангельская обл.—о-в Беринга	0.39	0.45	0.177
Архангельская обл.—о-в Медный	0.93	0.72	0.013

Примечания. Верхняя граница 95% доверительных интервалов соответствующих нулевых углов (1000 бутстрэп–реплик), *p* – уровень значимости для вероятности отличия исходного угла от нуля (без учета поправки на множественные сравнения). Жирным шрифтом выделены углы, достоверно отличающиеся от нуля при уровне значимости $p = 0.05$.

пами популяций показал, что достоверно различаются между собой материковые и островные выборки песка ($p < 0.00$). Материковые выборки песка не различаются между собой ($p = 0.23–0.88$). Исключение составляют взрослые самцы песка Архангельской области ($p = 0.001–0.049$), но в большинстве случаев отличие этой группы от остальных групп материкового песка проявляется на грани достоверности. Половозрастные группы песка о-ва Беринга и песка о-ва Медного в основном не различаются между собой ($p = 0.03–0.7$).

Из табл. 1 можно увидеть, что исходные углы, вычисленные между трендами возрастной изменчивости песка о-ва Медного и трендами возрастной изменчивости остальных выборок песка всегда больше, чем углы между трендами возрастной изменчивости остальных выборок песка.

От нуля отличаются углы между возрастными трендами изменчивости песка о-ва Медного и возрастными трендами изменчивости песцов других географических выборок (табл. 1). Исключением является угол между возрастными трендами изменчивости выборок с Чукотки и о-ва Медный, но вероятность равенства этого угла нулю приближается к 0.05. В остальных случаях углы между возрастными трендами изменчивости не отличаются от нуля. При введении поправки на множественные сравнения все углы между трендами возрастной изменчивости выборок песка не отличаются достоверно от нуля.

Из рис. 2а, где изображены векторы возрастной изменчивости для каждой географической выборки, видно, что возрастной вектор для песка о-ва Медный наиболее сильно отклоняется по направлению от векторов возрастной изменчивости остальных географических выборок. Возрастные

векторы песцов о-ва Беринга и песцов о-ва Медный сдвинуты в гиперплоскости, перпендикулярной направлению возрастной изменчивости относительно возрастных векторов материковых выборок и друг относительно друга. При этом средние значения обоих возрастных групп о-ва Медный более удалены от средних значений материковых выборок, чем средние значения для о-ва Беринга.

Оценка длин векторов возрастной изменчивости географических выборок

Первое собственное число, характеризующее длину вектора, для вектора возрастной изменчивости песка о-ва Беринга наибольшее (табл. 2). Вектор возрастной изменчивости песка о-ва Беринга обладает наибольшей устойчивостью, т.е. характеризуется наименьшей ошибкой при бутстрэпе данных (табл. 2). Первое собственное число для вектора возрастной изменчивости песка о-ва Медный наименьшее (табл. 2) и соответственно вектор возрастной изменчивости песка о-ва Медный обладает наименьшей устойчивостью. Из рис. 2а видно, что вектор возрастной изменчивости песка о-ва Медный обладает наименьшей из векторов всех популяций длиной, а вектор возрастной изменчивости песка о-ва Беринга – наибольшей длиной.

При анализе трансформированных данных, спроецированных на общий возрастной вектор, выяснилось, что для материковых выборок взаимодействие факторов **ГЕОГРАФИЯ** и **ВОЗРАСТ** недостоверны $F = 0.54$, $p = 0.58$, т.е. длины векторов возрастной изменчивости не различаются между собой в разных выборках материкового песка. Для островных выборок взаимодействие

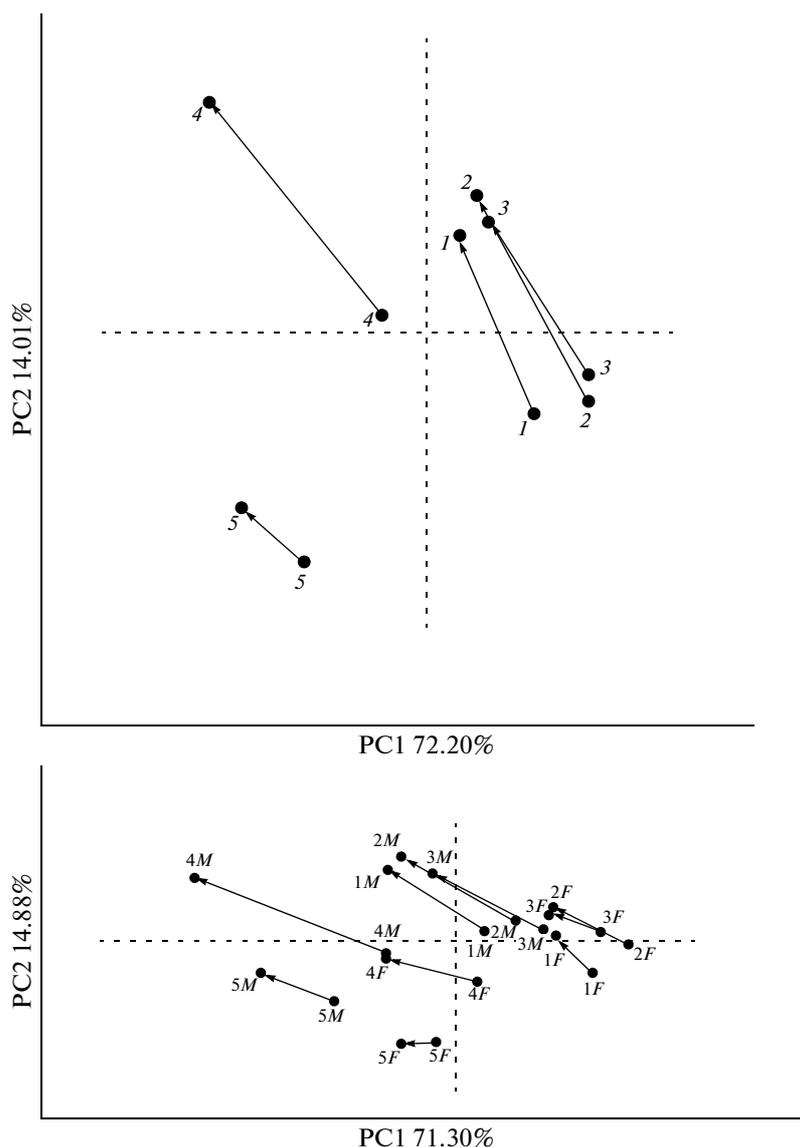


Рис. 2. Распределение средних значений выборок в пространстве первых двух главных компонент (PC1, PC2), векторы возрастной изменчивости выборок: *a* – без учета пола, *b* – с учетом пола. Все векторы направлены от сеголеток к взрослым. Выборки: 1 – Чукотка, 2 – п-в Диксона, 3 – Архангельская обл., 4 – о-в Беринга, о-в Медный; М – самцы, F – самки.

факторов **ГЕОГРАФИЯ** и **ВОЗРАСТ** достоверны $F = 2.87$, $p = 0.02$, т.е. длины векторов возрастной изменчивости песца о-ва Беринга и песца о-ва Медный различаются между собой.

Оценка сонаправленности векторов возрастной изменчивости самцов и самок из каждой географической выборки

Взаимодействие между факторами **ПОЛ** и **ВОЗРАСТ** на трансформированных с помощью метода Вигнабу данных оказалось недостоверным для выборок Чукотка ($Wilks \lambda = 0.48$, $F = 1.51$, $p = 0.10$), Архангельская обл. ($Wilks \lambda = 0.47$, $F = 1.51$, $p = 0.11$),

о-в Беринга ($Wilks \lambda = 0.47$, $F = 1.66$, $p = 0.06$), о-в Медный ($Wilks \lambda = 0.63$, $F = 0.78$, $p = 0.76$) и достоверным для выборки п-в Диксона ($Wilks \lambda = 0.39$, $F = 2.32$, $p < 0.00$).

Углы между трендами возрастной изменчивости самцов и самок внутри каждой географической выборки не отличаются достоверно от нуля (табл. 3).

Оценка длин векторов возрастной изменчивости самцов и самок из каждой географической выборки

Собственные числа, соответствующие векторам возрастной изменчивости у самцов, всегда

Таблица 2. Значения углов между бутстрэп–репликами одного вектора (1000 бутстрэп–реплик)

Выборка	95%-й интервал углов (рад), характеризующий вектор	STD вектора	Собственное число вектора
Чукотка	0.27–0.66	0.10	0.0059
П-в Диксона	0.21–0.48	0.07	0.0088
Архангельская обл.	0.23–0.60	0.09	0.0069
О-в Беринга	0.16–0.34	0.05	0.0169
О-в Медный	0.27–0.81	0.15	0.0039

Примечания. STD – стандартное отклонение для этого угла и собственные числа соответствующих возрастных векторов, характеризующие их длину.

Таблица 3. Значения углов между возрастными трендами изменчивости самцов и самок каждой географической выборки

Выборка	Угол (рад)	Верхняя граница 95%-го интервала для нулевого угла	<i>p</i>	Собственное число вектора	
				Самцы	Самки
Чукотка	0.8	1.17	0.255	0.0115	0.0033
П-в Диксона	0.63	0.72	0.124	0.0141	0.0063
Архангельская обл.	0.67	0.97	0.294	0.0124	0.0034
О-в Беринга	0.52	0.68	0.178	0.0324	0.0081
О-в Медный	0.68	1.08	0.428	0.007	0.0032

Примечания. Верхняя граница 95% доверительных интервалов соответствующих нулевых углов (1000 бутстрэп–реплик), *p* – уровень значимости для вероятности отличия исходного угла от нуля (без учета поправки на множественные сравнения), собственные числа соответствующих возрастных векторов для самцов и самок каждой выборки.

больше, чем у самок (табл. 3). При этом и у самцов, и у самок песца о-ва Медный длина возрастных векторов наименьшая из всех географических выборок (рис. 2б). Для песца о-ва Беринга и у самцов, и у самок длина возрастных векторов наибольшая из всех географических выборок.

Анализ трансформированных данных, спроецированных на возрастные вектора каждой отдельной выборки, показал, что взаимодействие факторов ПОЛ и ВОЗРАСТ достоверны $F = 17.43$, $p < 0.00$, т.е. длины векторов возрастной изменчивости значимо различаются между самцами и самками песца.

Оценка различий животных разных групп по кондилобазальной длине черепа

Взрослые животные (суммарно самцы и самки) песцов о-ва Беринга и о-ва Медный не отличаются друг от друга по размеру черепа ($t = 1.78$, $p = 0.08$). Взрослые самцы с о-ва Беринга в среднем крупнее взрослых самцов с о-ва Медный ($t = 2.13$, $p = 0.04$), но взрослые самки песцов о-ва Беринга и о-ва Медный при этом не различаются по размеру черепа ($t = 1.27$, $p = 0.21$).

Молодые песцы о-ва Медный в целом достоверно крупнее молодых песцов о-ва Беринга ($t = 2.06$,

$p = 0.04$). При сравнении отдельно молодых самцов ($t = 1.63$, $p = 0.11$) и молодых самок ($t = 1.23$, $p = 0.23$) песцов о-ва Беринга и о-ва Медный достоверных различий по размеру не выявили, хотя сеголетки – самцы и самки – песца о-ва Медный несколько больше сеголеток песца о-ва Беринга.

Между выборками материкового песца различий по размеру черепа не обнаружено ни в одном из вариантов анализа: между всеми взрослыми животными в совокупности ($F = 0.33$, $p = 0.72$), между всеми молодыми в совокупности ($F = 0.09$, $p = 0.92$), между взрослыми самцами ($F = 0.41$, $p = 0.67$), между взрослыми самками ($F = 1.06$, $p = 0.35$), между молодыми самцами ($F = 1.28$, $p = 0.29$), между молодыми самками достоверных различий нет ($F = 1.22$, $p = 0.30$).

Командорские песцы, как молодые (для самцов $F = 15.42$, $p < 0.00$, для самок $F = 13.88$, $p < 0.00$), так и взрослые (для самцов $F = 24.19$, $p < 0.00$, для самок $F = 16.03$, $p < 0.00$) животные обоих полов, значительно превосходят по размерам материковых песцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из данных предыдущих авторов (Загребельный, 2000) и наших собственных (Нанова, 2008;

Нанова, Павлинов, 2009; результаты настоящей статьи) видно, что уже сеголетки в командорских популяциях песка не только крупнее молодых особей материковых популяций, но и отличаются от них формой черепа, причем эти различия по форме черепа не определяются исключительно ростовой аллометрией. Различия этого же характера присутствуют между песцами о-ва Беринга и о-ва Медный, при этом песец о-ва Медный отличается от материкового песка сильнее, чем песец о-ва Беринга. Таким образом, различия между командорскими и материковыми популяциями песка, между популяциями песка о-ва Беринга и о-ва Медный формируются на более ранних стадиях онтогенеза, чем те, что были доступны нам для изучения и не связаны с простыми ростовыми закономерностями.

Наши данные подтвердили существующую точку зрения, что песцы на материковой части ареала в России не различаются между собой и, по-видимому, представляют собой единую популяцию (Гептнер, Наумов, 1967).

Найдены различия в направлении возрастных трендов изменчивости, т.е. относительно росте частей черепа, у песка о-ва Медного и материковых популяций песка. Направление тренда возрастной изменчивости песка о-ва Беринга в целом сходно с направлением тренда возрастной изменчивости материкового песка. Направление векторов возрастной изменчивости во всех трех выборках материкового песка одинаково, что является еще одним аргументом в пользу утверждения о единстве популяции песка на материковой части российского ареала.

Для анализа сонаправленности возрастных трендов в разных выборках использовали два теста: параметрический — анализ трансформированных с помощью метода *Wignaby* данных и непараметрический, основанный на вычислении углов. Используемые нами тесты различаются по своей чувствительности, и каждый, помимо достоинств, имеет свои ограничения в применении. Первый из этих двух тестов является более чувствительным. При дисперсионном анализе трансформированных с помощью метода *Wignaby* данных достоверность/недостоверность взаимодействия анализируемых факторов указывает на наличие/отсутствие различий в направлении векторов. Однако отсутствие/наличие различающихся групп при проведении *post-hoc* теста не свидетельствует однозначно о сонаправленности/отсутствии сонаправленности анализируемых векторов — в этом случае различия в длине векторов также играют роль. Так, если два вектора различны не только по направлению, но и по длине, то их проекции на гиперплоскость в некоторых случаях могут совпадать и *post-hoc* тест в этом случае не позволит выявить существующие отличия соответствующих групп по направлению анализи-

руемых векторов. Очевидно отсутствие достоверных различий в этом тесте между выборками о-ва Беринга и о-ва Медный может быть связано с сильными различиями в длине векторов возрастной изменчивости между двумя этими выборками. Именно поэтому наряду с дисперсионным анализом трансформированных с помощью метода *Wignaby* данных использовали угловые меры между векторами возрастной изменчивости и специальный анализ длин векторов возрастной изменчивости.

Необходимо отметить, что вычисление векторов возрастной изменчивости по методу, использованному в настоящей статье, оправдано только для двух возрастных групп, поскольку две точки всегда можно соединить прямой. Однако, если возрастных групп больше, то необходимо проверять, лежат ли центроиды всех возрастных групп на одной прямой, т.е. существует ли реально единый ростовой вектор. Единый для всех стадий онтогенеза ростовой вектор существует не всегда. Например, на капуцинах *Cercocebus torquatus* показано, что аллометрический паттерн черепа самцов этого вида резко изменяется перед началом полового созревания (O'Higgins, Jones, 1998). Если исследуемые возрастные группы не лежат на одной прямой, например, вследствие изменения аллометрического паттерна на какой-либо из возрастных стадий, то использованный в нашей статье метод вычисления векторов возрастной изменчивости не применим.

Угловые меры являются смещенными оценками. Это хорошо видно из значений исходных и соответствующих нулевых углов, приведенных в табл. 1, 3. Смещение угла является неотрицательной величиной, с увеличением смещения значение оценки угла увеличивается. Смещение угла зависит от ошибки оценки координат векторов, которая в свою очередь зависит от объема выборки и длины векторов. Смещение увеличивается при уменьшении объема выборки и при уменьшении длины векторов. Проблему с объемом выборок решили, взяв выборки равного объема, но возникает законный вопрос: является ли наибольшее значение угла между вектором возрастной изменчивости песка о-ва Медный и векторами остальных выборок следствием лишь наименьшей длины вектора возрастной изменчивости песка о-ва Медный, или наибольшее значение угла между вектором возрастной изменчивости песка о-ва Медный и векторами остальных выборок отражает реальное отклонение в направлении возрастных изменений песка о-ва Медный по сравнению с остальными популяциями песка? Вектор возрастной изменчивости песка о-ва Медный, действительно, самый короткий из всех. Полученное нами для песка о-ва Медный наибольшее из всех остальных популяций стандартное отклонение угла между бутстрэп-репликами возраст-

ного вектора говорит о том, что ошибка оценки координат вектора для о-ва Медный наибольшая. Однако использованный нами тест на достоверность отличия угла между векторами изменчивости от нуля с помощью бутстрэпа данных показал, что углы между вектором возрастной изменчивости песка о-ва Медный и векторами остальных выборок достоверно отличаются от нуля. Достоверность отличия угла от нуля не зависит от длины анализируемых векторов — для угла между более короткими векторами мы получаем больший по размаху интервал значений. С помощью этого теста нами показано, что отклонение направления вектора возрастной изменчивости песка о-ва Медный от возрастных векторов остальных популяций отражает истинные отличия в относительном росте частей черепа песка о-ва Медный от других исследованных нами популяций песка, и не связано исключительно с различиями в длине возрастных векторов.

Подводя итог анализа направлений векторов возрастной изменчивости разных популяций, можно заключить, что направление вектора возрастных изменений песка о-ва Медный наиболее специфично по сравнению со всеми остальными исследованными нами популяциями песка, тогда как направления возрастных векторов материкового песка и песка о-ва Беринга в общем сходны.

Основные различия векторов возрастной изменчивости материкового песка, песка о-ва Беринга и песка о-ва Медный заключаются в сдвиге этих векторов друг относительно друга в морфопространстве (Павлинов, 2008; Нанова, Павлинов, 2008) и их разной длине. Сдвиг проанализированных возрастных векторов связан с тем, что уже молодые особи песцов трех исследованных популяций (материковой, беринговской и медновской) сильно различны. Как уже было отмечено, эти различия не являются следствием простых ростовых закономерностей. Сдвиг векторов возрастной изменчивости друг относительно друга хорошо виден на изображении проекции этих векторов на PC1 и PC2 (рис. 2).

Различия длин возрастных векторов отражают различия в темпе и/или продолжительности роста на тех стадиях развития, для которых вычислены эти возрастные векторы. Выявленные сильные различия в длине возрастных векторов песцов о-ва Беринга и о-ва Медный особенно интересны. Известно, что командорские песцы растут намного дольше, чем материковые, командорские песцы растут вплоть до третьего года жизни, тогда как рост материковых песцов в основном прекращается к началу второго года жизни (Загребельный, 2000). Оказалось, что песцы о-ва Беринга и о-ва Медный растут по-разному. Так, сеголетки песка о-ва Медный в среднем крупнее, чем сеголетки песка о-ва Беринга. Это означает, что в первом случае щенки песка растут

быстрее либо/и рождаются уже более крупными. Однако к концу первого года жизни ситуация изменяется — в это время песцы о. Беринга растут быстрее песцов о. Медный. Различие в темпе роста может быть связано как с ускорением роста песцов о-ва Беринга, так и с замедлением роста песцов о-ва Медный. Различия в скорости роста особенно выражены у самцов — взрослые самцы песка о-ва Беринга в среднем немного крупнее самцов песка о-ва Медный, тогда как самки не различаются по размеру.

Направления векторов возрастной изменчивости самцов и самок каждой из исследованных популяций совпадают, а длины векторов возрастной изменчивости у самцов всегда больше, чем у самок. Значит, самцы песка во всех исследованных популяциях растут дольше и/или быстрее самок, но направление роста одинаково у самцов и самок. В нашей предыдущей статье (Нанова, Павлинов, 2009) мы показали, что половая изменчивость песка является следствием разной скорости и/или продолжительности роста самцов и самок. Об этом говорит обнаруженная сонаправленность векторов возрастной и половой изменчивости песка (Нанова, Павлинов, 2009). Сонаправленность векторов возрастной и половой изменчивости каждой популяции легко увидеть и на приведенных в настоящей статье данных: если на рис. 2б провести линии, соединяющие средние для самцов и самок соответствующих возрастных групп, мы получим тренды половой изменчивости, которые совпадут с векторами возрастной изменчивости. Таким образом, во всех исследованных нами популяциях песка различия между самцами и самками этого вида являются следствием гиперморфооза самцов (термин “гиперморфооз” используется в этом смысле вслед за O’Higgins, Jones, 1998), а относительный рост частей черепа одинаков у самцов и самок.

Вывод о способе формирования полового диморфизма черепа песка согласуется с ранее полученными данными других авторов. Так, на морфометрических данных было показано, что самцы песка и на материке, и на Командорских о-вах растут дольше, чем самки песка (Загребельный, Пузаченко, 2006). При этом в некоторых популяциях материкового песка с Российской части ареала самцы могут ускоряться в росте по сравнению с самками (Пузаченко, Загребельный, 2008).

Кроме того, известно, что у песка с архипелага Шпицберген различия самцов и самок по линейным промерам тела и весу связаны с более долгой продолжительностью роста самцов относительно самок, к тому же прирост самцов песцов на единицу времени больше, чем самок (Prestrud, Nilssen, 1992; Frafjord, 1994).

ВЫВОДЫ

В исследованиях возрастной изменчивости с использованием векторного анализа необходим комплексный подход. Результат анализа сопоставленности векторов зависит от длины векторов и ошибки определения координат векторов, возникающей неизбежно в силу конечности используемых в анализе выборок. Поэтому необходимо оценивать статистическую значимость получаемых различий в направлении и длине векторов.

Командорские популяции песца резко отличаются по комплексу параметров черепа от материкового песца с Российской части ареала. Песец о-ва Медный и песец о-ва Беринга сильно различаются между собой. Отличия песца о-ва Медный от материкового песца выражены сильнее, чем песца о-ва Беринга.

Направление вектора возрастной изменчивости песца о-ва Медный наиболее специфично по сравнению со всеми остальными исследованными нами популяциями песца, тогда как направления возрастных векторов материкового песца и песца о-ва Беринга сходны.

Различия между возрастными векторами материкового песца, песца о-ва Беринга, песца о-ва Медный заключаются в их сдвиге друг относительно друга в морфопространстве и их различиях по длине. Сдвиг возрастных векторов связан с тем, что уже молодые особи песцов трех исследованных популяций (материковой, беринговской и медновской) значительно различаются между собой по размеру и форме черепа.

Песцы о-ва Беринга и о-ва Медный растут по-разному. Молодые особи песца о-ва Медный крупнее, чем молодые особи песца о-ва Беринга. С конца первого года жизни песцы о-ва Беринга растут быстрее, чем песцы о-ва Медный. Различия в темпе роста может быть связано как с ускорением роста песцов о-ва Беринга, так и с замедлением роста песцов о-ва Медный.

Половой диморфизм песца во всех исследованных популяциях объясняется гиперморфозом самцов относительно самок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность В.С. Лебедеву за помощь при анализе данных и создании необходимых для расчетов скриптов и И.Я. Павлинову, А.Ю. Пузаченко, Е.Г. Потаповой за ценные комментарии, позволившие улучшить настоящую статью. Автор также благодарен Г.Ф. Барышникову за предоставленную возможность обработки краниологических коллекций в Зоологическом институте РАН (г. С.-Петербург).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (09-04-00283-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блэжит Р.Э., 1968. Морфометрический анализ // Математическая и теоретическая биология. М.: Мир. С. 248–273.
- Гентнер В.Г., Наумов Н.П., 1967. Млекопитающие СССР. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа. 1003 с.
- Джусия Е.Л., Колесников А.А., Чудакова Д.А., Загребельный С.В., Гольцман М.Е., 2007. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931, *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902) // Генетика. Т. 43. № 9. С. 1239–1245.
- Долгов В.А., Россолимо О.Л., 1966. Возрастные изменения некоторых особенностей строения черепа и бакулов хищных млекопитающих и методика определения возраста на примере песца (*Alopex lagopus* L.) // Зоол. журн. Т. 45. № 7. С. 27–43.
- Загребельный С.В., 2000. Командорские подвиды песца (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 и *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931): особенности островных популяций. Дис. ... канд. биол. наук. МГУ. 166 с.
- Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю., 2006. Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringensis*, медновского *A. l. semenovi* и материкового *A. l. lagopus* подвидов (Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 1007–1023.
- Лисовский А.А., Павлинов И.Я., 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 6. С. 508–514.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных (анализ на уровне организма). М.: Наука. 291 с.
- Нанова О.Г., 2008. Анализ изменчивости щечных зубов трех видов псовых (Mammalia: Canidae) методами стандартной и геометрической морфометрии // Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. С. 413–427.
- Нанова О.Г., Павлинов И.Я., 2009. Структура морфологического разнообразия трех видов хищных млекопитающих (Mammalia, Carnivora) // Зоол. журн. Т. 88. № 7. С. 1–9.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М.–Л.: Главнаука. 776 с.
- Павлинов И.Я., 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. С. 343–389.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., 2008. Геометрическая морфометрия верхних зубных рядов песцов (*Alopex lagopus*, Canidae) Евразии // Зоол. журн. Т. 87. № 3. С. 344–347.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В., 2008. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоол. журн. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т. 23. № 4. С. 156–169.

- Bonferroni C.E.*, 1935. Il calcolo delle assicurazioni su gruppi di teste // In Studi in Onore del Professore Salvatore Ortu Carboni. Rome. P. 13–60.
- Burnaby T.P.*, 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances // *Biometrics*. V. 22. P. 96–110.
- Cheverud J.M.*, 1982. Relationship among ontogenetic, static, and evolutionary allometry // *Amer. J. Physical Anthropology*. V. 59. P. 139–149.
- Drake A.G., Klingenberg C.P.*, 2008. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs // *Proc. R. Soc. B*. V. 275. P. 71–76.
- Efron B., Tibshirani R.J.*, 1993. An introduction to the bootstrap. Chapman, Hall. 436 p.
- Frafjord K.*, 1994. Growth rates and energy demands in captive juvenile arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard // *Polar Biol*. V. 14. P. 355–358.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Sergeev S.N., Volodin I.A., Macdonald D.W.*, 2005. “Island syndrom” in a population of Arctic fox (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // *J. Zool. Lond*. V. 267. P. 1–14.
- Klingenberg C.P.*, 1996. Multivariate allometry // *Adv. in Morphometrics*. P. 23–49.
- Mardia K.V., Jupp P.*, 2000. *Directional Statistics*. Wiley, Chichester. P. 350.
- O’Higgins P., Jones N.*, 1998. Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation // *J. Anat*. V. 193. P. 251–272.
- Pimentel R.A.*, 1979. *Morphometrics: The multivariate analysis of biological data*. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa, USA. P. 276.
- Prestrud P., Nilssen K.*, 1992. Growth, size and sexual dimorphism in arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Svalbard // *Arctic foxes in Svalbard: Population ecology and rabies*. Dr. Phil. Thesis, Norsk Polarinstitut, Oslo. P. 100–121.
- R. The R Project for Statistical Computing, version 2.7.0. 2008. <http://www.R-project.org/>.
- Reyment R.A.*, 1991. *Multidimensional palaeobiology*. Pergamon Press: Oxford. P. 377.
- Rohlf F.J.*, 2000. *NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.1*. Exeter Software (program).
- StatSoft, 2001. *STATISTICA (data analysis software system)*, version 6.0. <http://www.statsoft.com>

AGE VARIABILITY OF MORPHOMETRIC FEATURES IN SKULLS OF THE MAINLAND ARCTIC FOX (*ALOPEX LAGOPUS LAGOPUS*) AND THE COMMANDER ARCTIC FOX (*A. L. BERINGENSIS*, *A. L. SEMENOV*)

O. G. Nanova

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia
e-mail: nanova@mail.ru

The direction and scale of late age variations for the mainland arctic fox (*Alopex lagopus lagopus*) from three localities and the Commander arctic fox (*A. l. beringensis*, *A. l. semenovi*), for males and females from each population were studied. Some new original tests for the morphometric analysis were first used to reveal differences in the direction and length of the vectors and differences in angles from zero between them. Young animals of these subgenera significantly differ in the size and shape of their skulls. The age-vector direction in the arctic fox from Mednyi Island is different from that in the arctic foxes from the mainland and Bering Island. The age-vector directions in the arctic foxes from the mainland and from Bering Island are the same. Age-vectors of the mainland arctic fox, Bering arctic fox and arctic fox from Mednyi Island are different in length due to specific features of the growth of these populations. Sexual dimorphism is explained by hypermorphosis in males both in the mainland and in island populations of the arctic fox. Some methodical problems are considered. Parametric and nonparametric tests for the direction of the vectors are compared. The necessity to take into account a bias of the angular estimator is shown.