

На правах рукописи

Нанова Ольга Геннадьевна

**СТРУКТУРА МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРИЗНАКОВ
ЧЕРЕПА И ЗУБОВ ТРЁХ ВИДОВ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
(MAMMALIA: CARNIVORA)**

03.00.08 - зоология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва – 2009

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета и в Зоологическом музее Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук
Павлинов Игорь Яковлевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Потапова Елена Георгиевна
Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН

кандидат биологических наук
Пузаченко Андрей Юрьевич
Институт географии РАН

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных
УрО РАН, г. Екатеринбург

Защита диссертации состоится «30» ноября 2009 г. в 17:00 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, д. 1, стр. 12, Биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

Проблема биологического разнообразия одна из ключевых в современных как эволюционных, так и экологических направлениях исследований (Foote 1993, 1996, 1997; Roy, Foot, 1997; Wagner, 1999; Ciampaglio et al., 2001; Hulsey, Wainwright, 2002; McClain et al., 2004; Kaplan, 2004; Chakrabarty, 2005; Willis et al., 2005; Wainwright, 2007; Шварц, 1963; Яблоков, 1966; Васильев и др., 2003б; Васильев, 2005, 2009; Павлинов, 2008). В систематике и ориентированных на нее дисциплинах биоразнообразие изучается главным образом в таксономическом аспекте (Norton, 1986; Sarkar, 2002), в этом случае внутривидовая изменчивость устраняется как «шум». Очевидно, что таксономическим аспектом биоразнообразия не исчерпывается (Gould, 1989; McGee, 1991; Ereshefsky, Matthen, 2005; Pavlinov, 2007; Чайковский, 1990; Павлинов, 2008). Так, в биосистематике и экоморфологической систематике внимание концентрируется на формах любого «качества» (биотипы, экотипы, жизненные формы и т.п., Тахтаджян, 1954), в микроэволюционных исследованиях – на индивидуальной изменчивости и любых локальных формах (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Майр, 1974).

Биологическое разнообразие представляет собой комплекс различных форм изменчивости, образующих сложнопереесеченную структуру. Поэтому и изучать биоразнообразие необходимо комплексно (Шварц, 1963; Яблоков, 1966; Васильев и др., 2003б; Васильев, 2005; Павлинов, 2008). В связи с этим одна из ключевых биологических задач – изучение тотальной структуры биоразнообразия, включая все его формы (Чайковский, 1990; Васильев и др., 2003б; Павлинов, 2008). В биологии сформировалось направление исследований, где акцент делается именно на изучении структуры изменчивости в целом, на анализе соотношений между разными формами изменчивости (Gould, 1989; Erwin, 2007; Шварц, 1963, 1980; Яблоков, 1966; Павлинов, 2008). Делаются попытки на основе выявленных соотношений объяснить причину структурированности биологического разнообразия. Данное представление о морфологическом разнообразии, альтернативное традиционному таксономическому, как одном из ключевых аспектов разнообразия организмов (Gould, 1989) в англоязычной литературе зафиксировано терминологически: за таксономическим аспектом разнообразия закреплён термин *diversity* (разнообразие собственно), за морфологическим – *disparity* (разнородность) (Foote, 1996; Wills, 2001; Kaplan, 2004; Erwin, 2007; Павлинов, 2008).

Многоплановость морфологического разнообразия обуславливает необходимость изучения его структурированности, проявляющейся во взаимосвязи между разными формами изменчивости (Pavlinov, 2007; Павлинов, 2008; Нанова, Павлинов, 2009), т.е. изучение соотношений между формами изменчивости. Настоящая диссертационная работа выполнена в рамках этого структурного подхода.

Исходная гипотеза

В основу исследования положена *простая ростовая модель* соотношения разных форм изменчивости размерных признаков черепа. Её основным допущением является признание ключевой роли роста в формировании разнообразия размерных признаков (O'Higgins, Jones, 1998; Eble, 1999; Блэкинг, 1968; Павлинов, 2008; Павлинов, Нанова, Спасская, 2008). Возрастная изменчивость принималась в качестве базовой формы, другие формы изменчивости – её производные. В простейшем случае различия между половыми, географическими и др. группами определяются главным образом различиями в продолжительности и/или скорости роста, тогда как относительный рост частей черепа одинаков в исследуемых группах, т.е. имеет место одинаковая для всех групп аллометрия. Если изменчивость обусловлена только продолжительностью и/или скоростью роста, мы будем называть эту изменчивость обусловленной простыми ростовыми закономерностями. В такой ситуации между проявлениями возрастной и другими формами изменчивости должна существовать прямая статистическая связь. В том случае, если различия между указанными группами не сводимы к простым ростовым закономерностям – различиям в скорости и/или продолжительности роста – указанная связь не выполняется. Условием проверки гипотезы служит сравнительный анализ направлений основных трендов форм изменчивости размерных признаков в общем морфопространстве.

В рамках принятой ростовой модели отсутствие прямых статистических связей между направлениями трендов форм изменчивости не менее важно, чем обнаружение этих связей. Отклонение от прямой связи, постулируемой моделью, указывает на то, что возможны механизмы урегулирования разных форм изменчивости, не сводимые к простым ростовым закономерностям.

Цель работы

Выявление общих свойств и видовой специфики структуры морфологического разнообразия размерных признаков черепа у песца *Alopex lagopus*, лисицы *Vulpes vulpes* и корсака *V. corsac*.

Задачи работы

1. Дать количественную оценку соотношений между разными формами групповой изменчивости размерных признаков черепа песца, лисицы и корсака на основе разработанного комплекса морфометрических методов.
2. Рассмотреть соотношения между возрастной, половой и географической изменчивостью с точки зрения простой ростовой модели формирования структуры разнообразия размерных признаков.
3. Выявить специфические черты изменчивости морфометрических признаков песцов о. Медный и о. Беринга.
4. Выявить корреляции признаков и оценить уровень изменчивости разных групп признаков.
5. Исследовать соотношение изменчивости размеров и формы щёчных зубов трех видов хищных на основе разных методов.

Научная новизна

Впервые использован комплексный подход к изучению структуры морфологического разнообразия. Оригинальным является комплексное использование количественных методов дисперсионного анализа в различных его вариантах совместно с методами реорганизации выборок. На основе выработанного комплексного подхода охарактеризована в сравнительном аспекте структура внутривидового морфологического разнообразия (возрастные, половые и географические различия) мерных признаков черепа и зубов песца, лисицы и корсака. Впервые данные по морфометрической внутривидовой изменчивости указанных видов хищных использованы для тестирования простой ростовой модели соотношения между формами изменчивости размерных признаков черепа. Показано, что специфика морфологии черепа песца о. Медный определяется более сложными преобразованиями онтогенеза, нежели различия в продолжительности и скорости роста, в частности отличием аллометрического паттерна. На основе исследования корреляций зубной системы песца, лисицы, корсака с использованием разработанного метода оценки статистической значимости выявляемых корреляционных плеяд показано существование сильных связей между малыми премолярами, связей между окклюдирующими молярами и отсутствие корреляционной целостности хищнических зубов. С помощью методов геометрической морфометрии проанализирована внутривидовая и межвидовая изменчивость формы верхнего ряда щечных зубов песца, лисицы и корсака. Показана специфичность песца о. Медный по форме зубного ряда относительно других песцов и отсутствие различий по форме зубного ряда между лисицей и корсаком.

Научная и практическая значимость

Продемонстрирована продуктивность простой ростовой модели соотношения между формами изменчивости размерных признаков черепа как исходной биологической гипотезы. Исследования структуры морфологического разнообразия на основе этой модели позволяют выявить связь между изменчивостью размерных признаков черепа и биологией развития, рассматривая эту связь как один из механизмов структуризации внутри- и межвидового разнообразия.

Опробованные в данной работе на обширном материале новейшие методы морфометрических исследований в дальнейшем могут быть использованы для широкого круга задач, связанных с выявлением морфологической специфики групп животных, оценкой статистической значимости характеристик морфологического разнообразия и выявлением факторов, определяющих эту структуру. Подготовленная методическая база имеет большой потенциал для развития исследований по структуре морфологического разнообразия.

Полученные данные по специфике морфологической изменчивости песца, лисицы и корсака могут служить основой для дальнейшего изучения механизмов внутривидовой дифференциации этих видов млекопитающих.

Апробация работы

Результаты работы изложены на международном совещании «Териофауна России и сопредельных регионов», г. Москва (2007); международной научной конференции молодых ученых МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва (2008); конференции молодых учёных «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее», г. Екатеринбург (2008); конференции молодых ученых «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых», г. Москва (2008); на международной конференции «International conference of arctic fox biology», Volodalen, Sweden (2009); на всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 90-летию со дня рождения академика С.С. Шварца, г. Екатеринбург (2009). Работа неоднократно (4 коллоквиума) обсуждалась на коллоквиумах териологического отдела Зоомузея МГУ (2007, 2008, 2009 гг.). Доклад по материалам диссертации представлен в лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных (заведующий лабораторией д.б.н. Васильев А.Г.), г. Екатеринбург (2009), на заседании научного совета Зоологического музея МГУ (2009). Цикл статей «Структура морфологического разнообразия краниума млекопитающих и подходы к ее изучению» (Нанова О.Г.) вошел в список победителей Конкурса на присуждение грантов поддержки талантливых студентов, аспирантов и молодых ученых МГУ им. М.В. Ломоносова (2009).

По теме диссертации опубликовано 11 работ (5 статей в журналах из списка ВАК, 1 статья в других изданиях, 5 материалов и тезисов конференций).

Структура и объем работы

Диссертация состоит из общей характеристики работы, введения, описания материалов и методов исследования, шести глав с изложением результатов и их обсуждением, общего обсуждения, выводов, списка литературы и 2х приложений. Работа изложена на 224 страницах, содержит 32 рисунка, 17 таблиц. Список литературы включает 243 работы, в том числе 146 на иностранных языках.

Благодарности

Я благодарна научному руководителю Игорю Яковлевичу Павлинову, который явился инициатором этой работы, и без чьего деятельного участия и помощи осуществление данной работы было бы невозможно. Я признательна Владимиру Святославовичу Лебедеву за участие в разработке методики, используемой в настоящей диссертационной работе, написание оригинальных программ, с помощью которых выполнены необходимые расчеты, а также за дружескую поддержку.

Я благодарна бывшему директору Зоологического музея МГУ О.Л. Россолимо, действующему директору Зоологического музея МГУ М.В. Калякину, сотрудникам териологического отдела и отдела сравнительной анатомии Зоологического музея МГУ С.В. Крускопу, Н.Н. Спасской, А.А. Лисовскому, Е.В. Оболенской за помощь на разных этапах выполнения работы. Автор также выражает благодарность Г.Ф. Барышникову, Н.Н. Корытину, А.Б. Бекену, С.В. Загребельному, А. Ангенборну, Н. Эйд, М. Эриксону.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, гранты 06-04-49134-а, 09-04-00283-а.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. ВВЕДЕНИЕ: МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Главе представлен обзор способов понимания терминов «разнообразие», «изменчивость» и взглядов на свойства изменчивости, основных направлений исследования биологического разнообразия – эволюционного, адапционистского, онтогенетического, структурного. В качестве основного в данной работе принят структурный подход. В этом случае акцент делается на выявлении соотношений между формами изменчивости. Рассмотрены основные понятия, используемые в области знаний о структуре морфологического разнообразия (Sneath, Sokal, 1973; Foote, 1997; Zelditch et al., 2004; Павлинов, 2008). Например, одним из важных понятий является *морфопространство* – совокупность актуальных и потенциальных состояний некоторой морфосистемы, реализованных на некоторой совокупности организмов (Павлинов, 2008). Следует подчеркнуть, что морфопространство является теоретическим конструктом, имеющим отношение к морфологическому разнообразию как таковому, при его описании никакие «физические» параметры, такие как реальное время или географическое пространство, во внимание не принимаются (Павлинов, 2008; Нанова, Павлинов, 2009).

Морфометрия – область, связанная с количественными оценками, поэтому мы приводим краткий обзор статистических методов, с помощью которых можно исследовать структуру морфологического разнообразия.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Материал

2.1.1. Краниологический материал

Всего для трех видов исследовано 1193 черепа. Из них 390 экземпляров песца (Чукотка, п-в Диксона, Архангельская обл., о. Беринга, о. Медный), 609 экз. лисицы (Европейская часть России, Средний Урал, Южный Урал, Северный Казахстан, Восточный Казахстан, Южная Туркмения, Приморье, Чукотка), 194 экз. корсака (Северный Казахстан). Исследовали возрастную (фактор ВОЗРАСТ), половую (ПОЛ) форму изменчивости у каждого из трех видов, географическую (ГЕОГРАФИЯ) изменчивость песца и лисицы. Возраст определяли по форме черепа, степени облитерации швов и стертости зубов (Цалкин, 1944; Загребельный, 2000), на основании этих показателей выделяли две возрастные группы: молодые (0+) и взрослые (>1+). Половозрастные группы представлены в каждой выборке в равном объеме (около 20 в каждой половозрастной группе). С каждого черепа было снято 32 промера электронным штангенциркулем.

2.1.2. Одонтологический материал

2.1.2.1. Промеры зубов

Измеряли зубы только молодых животных с хорошей сохранностью зубов. Зубы измерены у 526 сеголеток для трех видов. Для каждой стороны левой и правой брали по 23 промера зубов верхней и нижней челюсти (т.е. всего с каждого экземпляра взято 46 промеров зубов). Измерения зубов проводили по их электронным изображениям с помощью экранного дигитайзера TPSDig (Rohlf, 1996).

2.1.2.2. Материал для геометрической морфометрии

Для исследования изменчивости формы верхнего ряда щечных зубов с помощью методов геометрической морфометрии использовали только экземпляры с идеальной сохранностью полного набора зубов. На оцифрованных изображениях левых верхних зубных щечных рядов расставляли метки (15 меток на каждом изображении) в программе TPSDig, каждое изображение зубного ряда размечали тоже по три раза. Эти отдельные разметки использовались для вычисления усредненной конфигурации зубного ряда каждого экземпляра с помощью программы TPSrelw (Rohlf, 1998a), эту конфигурацию использовали при сравнении выборок. Была измерена общая длина зубного ряда по крайним меткам на электронных изображениях – для последующего анализа согласованности изменчивости общей длины зубного ряда с изменчивостью формы зубного ряда.

Обработанный материал хранится в Зоологическом музее МГУ (г. Москва), Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург), Институте экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург), Зоологическом институте НАН Казахстана (г. Алма-Аты).

2.1.3. Другие материалы

В работе с целью подчеркнуть уровень сходств и различий в структуре разнообразия исследуемых видов псовых использовали дополнительный материал по далекому в систематическом отношении виду – лесной кунице *Martes martes* (200 экз.) из Печоро-Илычского заповедника, исследованный ранее Павлиновым И.Я. (Россолимо, Павлинов, 1974; Павлинов, 1977). У куницы брали 14 промеров черепа, исследовали возрастную и половую формы изменчивости.

2.2. Методы

2.2.1. Описание общей дифференциации выборок

На предварительном этапе исследования мы дали общую характеристику дифференциации исследуемых групп по размеру и форме черепа с помощью стандартных методов морфометрии – t-теста Стьюдента, дисперсионного анализа (MANOVA), дискриминантного анализа. В качестве размерной характеристики мы использовали кондилобазальную длину черепа (CBL). Для сравнения выборок по форме черепа исходные данные с помощью метода Burnaby (1966) спроецировали на плоскость ортогональную возрастному и изометрическому векторам.

На основном этапе работы мы проанализировали соотношения между разными формами изменчивости.

2.2.2. Анализ долей дисперсии

2.2.2.1. Суммарная оценка долей дисперсии

Анализ долей дисперсии (Variance Components Analysis) мы использовали для оценки количества дисперсии, приходящейся на каждую из форм изменчивости (Pavlinov et al., 1993; Павлинов, Нанова, Спасская, 2008). Мы провели расчеты сначала для исходных данных (ИД), а затем для данных, где каждый признак делен на центроидный размер экземпляра с целью удаления размерных различий между отдельными экземплярами.

Для проверки гипотезы об отличии доли дисперсии, приходящейся на каждую из форм изменчивости, от нуля использовали метод рандомизации выборок по анализируемым факторам (Klingenberg, 1996). Для проверки гипотезы об отличии долей дисперсии, приходящихся на разные формы изменчивости, друг от друга использовали непараметрический бутстрэп с замещением (Efron, Tibshirani, 1993). В каждом случае генерировали по 100 реплик.

Дисперсионный анализ использовали и для ответа на вопрос, сколько процентов половой и географической изменчивости объясняет возрастной фактор. Для этого рассчитали отношение дисперсий (%) по интересующим факторам на данных, из которых вектор возрастной изменчивости удален, и на исходных данных.

2.2.2.2. Оценка долей дисперсии, приходящихся на отдельные признаки

Для оценки вклада каждого признака в каждую из форм изменчивости рассчитали долю дисперсии (%), приходящуюся на каждый признак по ка-

ждой форме изменчивости от общей дисперсии данного признака. (MANOVA, Павлинов, Нанова, Спасская, 2008).

2.2.3. Векторный анализ

Для оценки сходства направлений трендов разных форм изменчивости мы рассчитывали угол между векторами, отражающими направление наибольшего разнообразия в морфопространстве по интересующим факторам (Klingenberg, 1996; Drake, Klingenberg, 2008; Блэкинг, 1968; Лисовский, Павлинов, 2008). Именно угол между соответствующими векторами мы использовали в качестве оценки сходства проявлений закономерностей разных форм изменчивости (Лисовский, Павлинов, 2008; Нанова, Павлинов, 2009).

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 равенства нулю угла между векторами по интересующим факторам (например, по факторам ВОЗРАСТ и ПОЛ) (Klingenberg, 1996). 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 нулю (Klingenberg, 1996). В случае попадания значения исходного угла в 95%й доверительный интервал, принималась гипотеза о полной сонаправленности векторов, в противном случае данная гипотеза отвергалась.

Для проверки гипотезы об отличии углов друг от друга использовали непараметрический бутстрэп с замещением. Для каждого сравнения генерировали по 100 бутстрэп-реплик данных.

2.2.4. Анализ возрастной изменчивости морфометрических признаков черепа материкового песца и песца Командорских островов

Использовали векторный анализ. Оценивали сонаправленность векторов возрастной изменчивости и длины векторов возрастной изменчивости. В качестве одной из оценок длин векторов возрастной изменчивости использовали значения соответствующих первых собственных чисел.

2.2.5. Корреляционный анализ

Для оценки силы связей между дентальными и краниальными признаками использовали коэффициенты пирсоновых корреляций. Дальнейший анализ провели отдельно для краниальных и дентальных признаков. Использовали пирсоновы корреляции и частные корреляции, исключаяющие влияние размера.

Все половозрастные группы в каждой географической выборке сравнили по силе (коэффициент детерминации) и структуре (коэффициент кофенетической корреляции) связей.

Анализ структуры межпризнаковых корреляций провели на объединённой для каждого вида выборке. Для выявления и графического представления корреляционной структуры признаков применяли кластерный анализ (метод UPGMA) на матрице корреляционных дистанций $(1 - |r|)$ между при-

знаками. Близость признаков на дендрограмме рассматривали как свидетельство их тесной скоррелированности (Van Valen, 1965; Pengilly, 1984; Павлинов, Нанова, Лисовский, 2008). Для оценки устойчивости структуры дендрограмм, получаемых в результате кластерного анализа, использовали метод взятия подвыборок (subsampling) (Hartland et al., 1998; Павлинов, Нанова, Лисовский, 2008).

2.2.6. Анализ изменчивости формы верхнего ряда щечных зубов, сравнительный анализ изменчивости формы и размеров верхнего ряда щечных зубов

Основной задачей было сопоставить разные методы снятия размерных различий и проанализировать межвидовые, географические, половые различия формы у песца, лисицы, корсака.

Использовали несколько способов снятия размерных различий: методы геометрической морфометрии (ГМ); стандартизацию данных: 1) делением каждого значения признака на среднее значение этого признака в общей совокупности экземпляров (метод СТД_1); 2) делением признаков каждого экземпляра на центроидный размер данного экземпляра (метод СТД_2, Нанова, 2008а); метод главных компонент (ГК); корреляционные дистанции. Для всех типов данных были рассчитаны Евклидовы дистанции между признаками. Для сравнения полученных матриц дистанций между ними рассчитали коэффициент кофенетической корреляции, гипотезу о неслучайности матриц друг относительно друга проверяли с помощью теста Манна-Уитни. Для анализа межвидовой, географической, половой изменчивости формы верхнего ряда щечных зубов песца, лисицы и корсака использовали методы геометрической морфометрии.

2.3. Используемые статистические программы и модули

Для расчетов использованы программы R 2.7.0. (автор скриптов под R Лебедев В.С.), Statistica 6.0 (Лисовский А.А.), Systat 12 (Лебедев В.С.) и ряд оригинальных скриптов для них, NTSYS-pc 2.1., программы серии TPS.

3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ИССЛЕДУЕМЫХ ВЫБОРОК

Показано, что три исследованных вида статистически значимо различаются по размеру и форме черепа ($F=1936.1$, $p<0.00$). Песец по размеру и форме черепа распадается на две хорошо обособленные группы – материковых песцов и Командорских песцов. При этом различий между тремя выборками песцов с материковой части ареала не обнаружено ($t=0.26-0.66$, $p=0.51-0.80$). Т.е. далее под географической изменчивостью песца мы будем понимать различия между материковыми и командорскими выборками. У лисицы на ареале хорошо выражена размерная изменчивость черепа ($F=36.9$, $p<0.00$).

4. СООТНОШЕНИЕ ФОРМ ГРУППОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ – ВЫЯВЛЕНИЕ СТРУКТУРЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

4.1. Сравнение структуры внутривидовой изменчивости у песца, лисицы и корсака по совокупности промеров

Череп

Исследованные виды различаются структурированностью морфопространства. Здесь мы имеем в виду, что, чем выше доля объясненной дисперсии, тем более структурировано (выше упорядоченность элементов) морфопространство. Наиболее структурировано морфопространство у лисицы (66.36% дисперсии приходится на объясненную долю изменчивости) за счет наибольшей доли дисперсии, приходящейся на географическую изменчивость. Структурированность морфопространства у песца (54.18%) немного ниже, чем у лисицы, у корсака она наименьшая (28.36%).

У всех трех видов доля дисперсии, приходящаяся на возрастную изменчивость, одинакова (10.39%-12.59%). У лисицы, доля дисперсии, приходящаяся на географическую изменчивость, статистически значимо ($p < 0.05$) выше (41.75%), чем у песца (22.73%). Уровень полового диморфизма, оцененный с помощью долей дисперсии, у песца (19.20%) статистически значимо выше ($p < 0.05$), чем у лисицы (14.22%). У корсака доля дисперсии (15.77%), приходящаяся на половую изменчивость, не отличается значимо ($p > 0.05$) от долей дисперсии, приходящихся на половую изменчивость у песца и у лисицы. При удалении размерного фактора с помощью деления признаков на центроидный размер доля дисперсии, приходящаяся на возрастную и половую формы изменчивости, у всех трех видов статистически значимо ($p < 0.05$) снижается. Доля изменчивости, приходящаяся у лисицы на географическую изменчивость, при делении данных на центроидный размер статистически значимо ($p < 0.05$) снижается с 41.75% до 35.15%. У песца при этой процедуре доля дисперсии, приходящаяся на географическую изменчивость, остается на том же уровне ($p > 0.05$). Т.о. географическая изменчивость песца, в отличие от лисицы, относится в большей степени к изменчивости формы черепа, чем к размерной изменчивости.

Зубы

Показано, что структура морфопространства, заданного дентальными признаками, отличается от структуры морфопространства, заданного краниальными признаками. Процент дисперсии, приходящийся на половую изменчивость по дентальным признакам, ниже (у песца – 6.17%, лисицы – 7.62%, корсака – 1.34%), чем приходящийся на половую изменчивость по краниальным признакам. Существующий незначительный половой диморфизм по зубам обусловлен более крупными размерами самцов по сравнению с самками.

4.2. Сравнение структуры внутривидовой изменчивости (по совокупности промеров) песца, лисицы и корсака со структурой внутривидовой изменчивости лесной куницы

Куница обладает наиболее структурированным (72.93% дисперсии приходится на объясненную долю изменчивости) по сравнению с исследуемыми видами псовых, морфопространством. При этом большая часть дисперсии (67.39%) приходится на половую изменчивость.

4.3. Сколько процентов половой и географической изменчивости объясняет возрастная изменчивость?

У песца возрастная изменчивость объясняет 93.67 % половой изменчивости, у лисицы 85.87 %, у корсака 94.50 %, а у куницы только 13.16%. У лисицы возрастная изменчивость объясняет 84.61 % географической изменчивости, тогда как у песца только 33.28%.

4.4. Сравнение структуры внутривидовой изменчивости у песца, лисицы и корсака на основе анализа отдельных промеров

Череп

4.4.1. Внутривидовые сравнения

Сопоставление внутри каждого вида возрастной и половой изменчивости. У песца, лисицы и корсака картина половой изменчивости признаков сходна с картиной возрастной изменчивости. Для промеров, имеющих высокий вклад возрастной изменчивости, вклад половой изменчивости также высок (рис. 1). Наиболее высок вклад возрастной и половой изменчивости у всех трех видов псовых в промеры черепа, отражающие общие размеры животных. Такие как длины черепа (CBL, MANL, TOOL) и скуловая ширина (ZYGW).

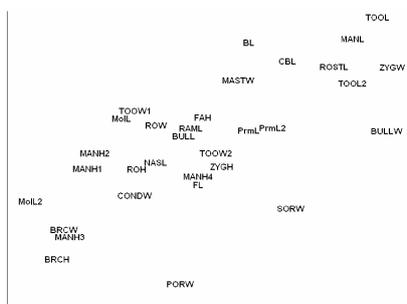


Рис. 1. Распределение долей дисперсии возрастной и половой форм изменчивости на пространстве краниальных признаков. По оси абсцисс – возрастная изменчивость, по оси ординат – половая изменчивость. В качестве примера приведены данные по песцу. Сокращение на графике (например, TOOL) – обозначения промеров.

Сопоставление внутри каждого вида возрастной и географической изменчивости. У песца наиболее изменчивы географически признаки, наименее изменчивые с возрастом (рис. 2) – высоты нижней челюсти (MANH1, MANH3), длины молярных рядов (MOIL2), высоты черепа (BRCH). У лисицы, напротив, географически наиболее изменчивы признаки, вклад фактора ВОЗРАСТ в которые также высок.

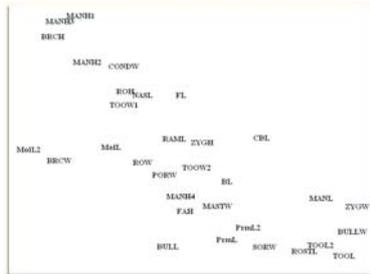


Рис. 2. Распределение долей дисперсии возрастной и географической форм изменчивости на пространстве краниальных признаков. По оси абсцисс – возрастная изменчивость, по оси ординат – географическая изменчивость. В качестве примера приведены данные по песцу.

4.4.2. Межвидовые сравнения

Вклад факторов половой (коэффициент ранговой корреляции Спирмена R для распределений вкладов фактора ПОЛ в отдельные промеры между разными видами равен 0.57-0.73, $p < 0.05$) и возрастной изменчивости ($R = 0.56-0.60$, $p < 0.05$) в отдельные промеры сходен у трех рассматриваемых видов. Географическая изменчивость песца и лисицы связана с разными признаками ($R = 0.14$, $p = 0.46$). У лисицы – это в основном признаки, непосредственно связанные с общими размерами черепа (длины черепа, скуловая ширина), у песца – это признаки слабо коррелированные с общими размерами черепа (высоты черепа, ширина неба, длины молярных рядов).

4.4.3. Сравнение с лесной куницей

Вклад возрастной изменчивости в изменчивость отдельных признаков различен для исследованных видов псовых и для лесной куницы ($R = 0.13-0.18$, $p = 0.55-0.67$). Вклад половой изменчивости в изменчивость отдельных признаков сходен для исследованных видов псовых и для лесной куницы ($R = 0.55-0.82$, $p < 0.05$).

Зубы

4.4.4. Межвидовые сравнения

У исследованных видов псовых половая и географическая изменчивость зубов связаны с изменчивостью хищнических зубов – верхнего и нижнего. Вклад факторов ПОЛ и ГЕОГРАФИЯ в промеры хищнических зубов в 3–5 раз (в некоторых случаях в 8 раз) превышает вклад этих факторов в промеры других зубов.

4.5. Обсуждение результатов главы

Отмечена пригодность анализа долей дисперсии для решения задач выявления структуры морфологического разнообразия (Павлинов, Нанова, Спасская, 2008). Доля дисперсии, приходящаяся на ту или иную форму изменчивости, может быть в разной степени связана с размерным фактором. Так, географическая изменчивость краниометрических признаков песца и лисицы носит качественно различный характер. У лисицы за географические изменения в большей степени ответственен размер, в то время как в географической изменчивости песца форма черепа играет не только не меньшую, а возможно и большую роль, чем размерная изменчивость.

Заключение

Исследованные виды различаются структурой внутривидовой изменчивости, что связано с разным вкладом в нее отдельных форм изменчивости у этих видов. Куница сильно отличается от исследованных видов псовых резкой выраженностью полового диморфизма.

Вклад размерного фактора выражен в разной степени для половой и географической изменчивости исследованных видов. Половая изменчивость песца, лисицы и корсака, географическая изменчивость лисицы определяются в основном размерным фактором, тогда как о географической изменчивости песца и половой изменчивости куницы этого сказать нельзя. В географической изменчивости песца и половой изменчивости куницы вклад изменчивости формы так же высок, как и изменчивости размеров.

Половой диморфизм песца, лисицы и корсака практически полностью объясняется простыми ростовыми закономерностями. Это свойство является общим для структуры внутривидовой изменчивости трех исследованных видов. Географическая изменчивость лисицы в значительной степени объясняется простыми ростовыми закономерностями. Различия между материковой и командорскими популяциями песца не могут быть объяснены возрастной изменчивостью. Половой диморфизм куницы так же не может быть объяснен возрастной изменчивостью, т.е. простым гиперморфозом самцов относительно самок.

Вклад полового фактора в изменчивость отдельных промеров сходен у всех исследованных видов – песца, лисицы, корсака, куницы. Вклад возрастного фактора в изменчивость признаков сходен у песца, лисицы, корсака, но существенно отличается у куницы. Распределение вкладов полового и возрастного факторов в изменчивость отдельных признаков подчиняется общим закономерностям у песца, лисицы и корсака. Вклад признаков в географическую изменчивость различен у песца и лисицы.

5. ВЫЯВЛЕНИЕ ОБЩИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ДЛЯ РАЗНЫХ ФОРМ ВНУТРИВИДОВОЙ ГРУППОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ – СОНАПРАВЛЕННОСТЬ ОСНОВНЫХ ТРЕНДОВ ФОРМ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Череп

5.1.1. Внутривидовые сравнения

В качестве оценки сходства проявлений закономерностей возрастной изменчивости, с одной стороны, и половой, географической форм изменчивости, с другой, мы использовали угол между векторами, отражающими направление наибольшего разнообразия в морфопространстве по интересующим факторам.

Углы между возрастным и половым трендом изменчивости у песца (10.31 град, $p > 0.05$), лисицы (22.35, $p < 0.05$) и корсака (16.62, $p > 0.05$) малы. Это говорит о том, что половой диморфизм псовых можно считать в значи-

тельной степени следствием простой ростовой изменчивости, т.е. различий в скорости либо продолжительности роста самцов и самок.

Угол между возрастным и географическим трендами изменчивости у лисицы мал (17.76), а у песца – большой (49.85) – эти углы статистически значимо различаются между собой ($p < 0.05$). Значит, географическая изменчивость лисицы является в основном ростовой и определяется различиями в скоростях либо продолжительности роста у животных из разных выборок. Географическая изменчивость песца не может рассматриваться как следствие простой ростовой изменчивости.

5.1.2. Межвидовые сравнения

Во всех случаях угол между половыми трендами статистически значимо ($p < 0.05$) меньше (9.52-11.86 град), чем угол между возрастными трендами (18.42-21.50).

5.1.3. Сравнение с лесной куницей

У куницы угол между основными трендами половой и возрастной изменчивости намного больше, чем у исследованных видов псовых, составляет 43 град ($p < 0.05$). Половой диморфизма куницы, в отличие от исследуемых видов псовых, не может быть объяснен простыми ростовыми закономерностями. Значения исходных углов между трендами половой изменчивости у псовых, с одной стороны, и куницы, с другой, меньше, чем углы между трендами возрастной изменчивости.

Зубы

5.2.1. Межвидовые сравнения

Тренды половой изменчивости по дентальным признакам не выражены. Угол между основными трендами географической изменчивости песца и лисицы составляет 34.95 град и достоверно больше нуля ($p < 0.05$).

5.3. Обсуждение результатов главы

Полученные в настоящей главе результаты обсуждаются на основе исходной – «ростовой» – гипотезы формирования структуры разнообразия размерных признаков черепа. Половой диморфизм песца, лисицы и корсака можно рассматривать как следствие различий в скоростях и продолжительности роста между самцами и самками. Географическая изменчивость лисицы также является в основном ростовой изменчивостью и определяется различиями в скоростях либо продолжительности роста у животных из разных выборок. Географическая изменчивость песца не может рассматриваться как следствие ростовой изменчивости.

Закключение

При использовании угловых оценок в качестве меры сонаправленности необходимо использовать тесты для проверки статистической значимости отличия полученных угловых мер на выборках конечного объема от нуля.

Половой диморфизм песца, лисицы и корсака, в отличие от куницы, практически полностью объясняется простыми ростовыми закономерностями, т.е. некоторым гиперморфозом самцов относительно самок. Это свойст-

во является общим для структуры внутривидовой изменчивости трех исследованных видов.

Географическая изменчивость песца в отличие от географической изменчивости лисицы, не может быть объяснена простыми ростовыми закономерностями. Это указывает на существенную роль других факторов в формировании изменчивости черепа песца.

Направления половых и возрастных трендов изменчивости очень сходны у близких видов псовых – песца, лисицы и корсака; направления этих трендов для куницы отличаются от направлений этих трендов у указанных видов псовых в большей степени, чем они различаются между этими видами псовых.

6. КОРРЕЛЯЦИИ МЕЖДУ ПРОМЕРАМИ ЗУБОВ И ЧЕРЕПА

6.1. Изменчивость корреляций

Показано, что уровень связи между зубами и общими размерами черепа на внутривидовом уровне низкий, но высокий на межвидовом уровне.

Показано, что при удалении информации об общих размерах с помощью вычисления частных корреляций сильные связи между признаками черепа исчезают, а между дентальными признаками – нет.

6.2. Структура корреляций

Зубы

При рассмотрении всех зубных рядов у каждого из трех видов попарно объединяются промеры «по симметрии» (правые и левые).

На основе анализа зубов верхнего и нижнего рядов левой стороны черепа более детально исследованы соотношения корреляций, группирующих промеры «по смежности» и «по вертикали», когда исключены билатеральные связи. Одни и те же блоки выделяются у всех трех видов. Основные различия связаны с преобладанием связей «по вертикали» у лисицы, корсака и связей «по смежности» у песца. В качестве примера на рис. 3 приведена дендрограмма промеров зубов корсака.

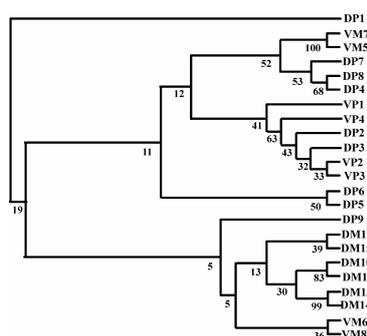


Рис. 3. Дендрограмма признаков левого верхнего и нижнего зубных рядов для корсака, построенная на основе общих пирсоновых корреляций. Обозначения: V- нижний зуб, D- верхний, M- моляр, P- премоляр; для верхнего и нижнего зубных рядов принята независимая нумерация промеров, начиная с первого премоляра.

В зубной системе можно выделить несколько основных корреляционных плеяд. Наиболее сильны корреляции между неокклюдирующими малыми премолярами. В отдельные корреляционные плеяды выделяются промеры противоположащих верхних и нижних моляров и режущих поверхностей хищнических зубов. Хищнические зубы не представляют собой единого корреляционного целого. Так, талонид нижнего хищнического зуба оказался сильно скоррелирован с соседним вторым моляром, а не с другими промерами нижнего хищнического зуба. Этот факт отмечен для каждого из трех исследованных видов.

Череп

В черепе у трех исследованных видов псовых не обнаружено выраженных блоков, как в случае зубной системы. Наиболее сильно корреляции выражены между промерами длин черепа.

6.3. Изменчивость корреляционных плеяд

Показано, что половая изменчивость краниальных признаков (4.34–47.78%) выше, чем дентальных (0.00–36.17%). Географическая и половая изменчивость моляров (0.00–26.50%) мала по сравнению с изменчивостью премоляров (4.86–36.17%).

6.4. Обсуждение результатов главы

Полученные результаты обсуждаются с точки зрения концепции морфогенетических полей (Van Valen, 1965; Gould, Garwood, 1969). Обсуждаются методические проблемы исследования корреляций между признаками. Важной частью алгоритма должен быть метод обоснования устойчивости (надёжности) выявляемых корреляционных плеяд. В нашем исследовании мы применили для этого процедуру «subsampling» (Hartland et al., 1998; Павлинов, Нанова, Лисовский, 2008; Нанова, 2008б), которая позволяет ввести количественную оценку надёжности распознавания корреляционных плеяд, а тем самым – и всей корреляционной структуры.

Заключение

Рост является основным интегрирующим фактором для черепа исследованных видов псовых, для зубной системы ростовой фактор менее значим.

В зубной системе четко выражены «билатеральные» связи между соответствующими друг другу правыми и левыми промерами. Симметричность корреляций может быть нарушена в молярной группе промеров, когда связи «по смежности» внутри одного зуба сильны. В зубной системе четко выделяются премолярная и молярные плеяды промеров. Внутри каждой из этих групп промеров связи «по смежности» и «по вертикали» обусловлены функциональными причинами. Хищнические зубы исследованных видов не представляют собой корреляционных целостностей: несмотря на то, что зубы в онтогенезе закладываются как единое целое, имеющие разную функциональную нагрузку части этих сложных зубов в большей степени интегрированы с частями соседних или противоположащих зубов.

7. АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЩЁЧНЫХ ЗУБОВ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ И СТАНДАРТНОЙ МОРФОМЕТРИИ

7.1. Сопоставление сходственных отношений признаков на исходных данных и данных с удаленной размерной компонентой

Показано, что исходные данные и стандартизованные по методу СТД_1 дают практически идентичную картину сходственных отношений (табл. 1). Связь между сходственными отношениями по ИД и СТД_2 отсутствует. Сходственные отношения по данным СТД_2 и ГМ имеют общие черты. В целом, различные типы данных, где размерная составляющая удалена, дают сходные, хотя и не идентичные оценки.

Табл. 1. Результаты сравнения матриц Евклидовых и корреляционных дистанций для разных типов данных. В ячейках перед диагональю коэффициент корреляции, после диагонали тест Мантеля. Диагональные элементы соответствуют сравнениям между матрицами Евклидовых и корреляционных дистанций, ниже диагонали – сравнениям матриц Евклидовых дистанций, выше диагонали – сравнениям корреляционных дистанций.

	ИД	СТД_1	СТД_2	ГК	ОД
ИД	0.18/0.97	0.68/1.00	1.00/1.00	0.52/1.00	0.40/1.00
СТД_1	0.99/1.00	0.12/0.92	0.69/1.00	0.68/1.00	0.41/1.00
СТД_2	0.32/1.00	0.39/1.00	0.97/1.00	0.53/1.00	0.41/1.00
ГК	-0.20/0.23	-0.13/0.10	0.44/1.00	0.42/1.00	0.45/1.00
ОД	-0.09/0.22	-0.02/0.43	0.36/1.00	0.39/1.00	0.70/1.00

7.2. Анализ изменчивости отдельных промеров зубов и меток на разных типах данных

Распределение нагрузок меток на ГК сходно для исходных данных и СТД_1: все промеры вносят значимый вклад в ГК1. Для СТД_2 и координат меток картина распределения нагрузок иная. Помимо ГК1 нагрузки на себя берут и ГК2, ГК3 (ОД2, ОД3). Согласно анализу координат меток наибольший вклад в ОД1 вносят премоляры. Наибольший вклад в ОД2 вносит задний край третьего премоляра и верхний хищнический зуб.

7.3. Структурированность изменчивости на основе анализа разных типов данных

Структура изменчивости двух форм представления данных, учитывающих размерную составляющую (ИД и СТД_1), сходна (на объясненную долю изменчивости приходится соответственно 77.46% и 73.91% дисперсии). Структура изменчивости двух форм представления данных с минимизированной размерной составляющей – СТД_2 и ГМ тоже оказалась сходна (на объясненную долю изменчивости приходится соответственно 40.86% и 41.33% дисперсии).

7.4. Сравнение выборок

Дифференциацию выборок по форме зубного ряда исследовали с помощью методов геометрической морфометрии (рис. 4). Половой диморфизм по форме зубного ряда у исследуемых видов не выражен. Медновский песец резко отличается по форме зубного ряда от материкового песца и песца о. Беринга. По форме зубного ряда песец отличается от лисицы и корсака. Лисица и корсак по форме зубного ряда образуют единую группу.

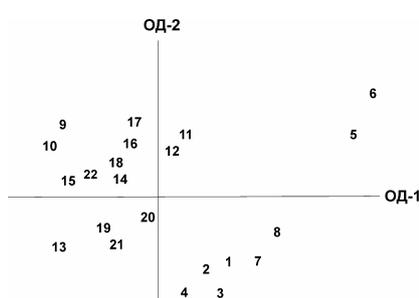


Рис. 4. Распределение центроидов групп в пространстве ОД. Песец: 1,2 (самцы и самки соответственно) – Чукотка, 3,4 – Арх. обл., 5,6 – о. Медный, 7,8 – о. Беринга; лисица: 9,10 – Туркмения, 11,12 – Чукотка, 13,14 – Приморье, 15,16 – Московская обл., 17,18 – Вост. Казахстан; корсака: 19,20 – Сев. Казахстан, 21 – Туркмения, 22 – Забайкалье.

Дифференциация исследованных видов по размерной составляющей и составляющей формы происходит по-разному. Самой крупной из них является лисица, корсак – самый мелкий, песец по размерным характеристикам занимает промежуточное положение. Форма зубного ряда лисицы и корсака одинакова, а песец отличается по форме зубного ряда от лисицы и корсака.

7.5. Обсуждение результатов главы

Дифференциация выборок по форме верхнего ряда щечных зубов обсуждается в свете экологических особенностей исследованных видов и относительно размерной дифференциации исследованных выборок. Показана эффективность метода СТД₂ для снятия размерных различий при работе с промерами зубов псовых.

Заключение

Стандартизация метрических данных по центроидному размеру экземпляров (СТД₂) является эффективным методом снятия размерных различий между экземплярами и может использоваться в случае, когда использование методов геометрической морфометрии затруднительно.

По форме верхнего зубного ряда лисица и корсак не различаются, тогда как все выборки песца отличаются от них. Островная изоляция в необычных для песца условиях способствовала формированию резкого отличия песца о. Медный по форме зубного ряда от материковых песцов и песца о. Беринга. Межвидовая и внутривидовая изменчивость формы зубного ряда не связана с размерными различиями.

8. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА МАТЕРИКОВОГО ПЕСЦА И ПЕСЦА КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ: ФОРМИРОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ КОМАНДОРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ПЕСЦА

Нами показано, что песцы о. Беринга и о. Медный отличаются от материкового песца по целому комплексу морфологических (Нанова, 2008а; Павлинов, Нанова, 2008) признаков. Этот результат согласуется с данными предыдущих исследователей (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Гептнер, Наумов, 1967; Загребельный, 2000; Загребельный, Пузаченко, 2006; Пузаченко, Загребельный, 2008). Однако данные по формированию морфологической специфики островных песцов и специфики полового диморфизма в онтогенезе до сих пор практически отсутствуют. Целью этой Главы было сравнение направлений и масштаба возрастных изменений на поздних стадиях онтогенеза у песцов материковых и командорских популяций, у самцов и самок разных популяций.

8.1. Оценка сонаправленности векторов возрастной изменчивости географических выборок

Возрастные вектора песцов о. Беринга и песцов о. Медный сдвинуты в гиперплоскости, перпендикулярной направлению возрастной изменчивости, относительно возрастных векторов материковых выборок и друг относительно друга (рис. 5). Направление вектора возрастной изменчивости песца о. Медный достоверно отличается ($p < 0.05$) от направления соответствующих векторов материковых выборок и песца о. Беринга. Достоверных отличий в направлении векторов возрастной изменчивости разных выборок материкового песца не обнаружено ($p > 0.05$). Направление вектора возрастной изменчивости песца о. Беринга не отличается от направления возрастных векторов материкового песца ($p > 0.05$).

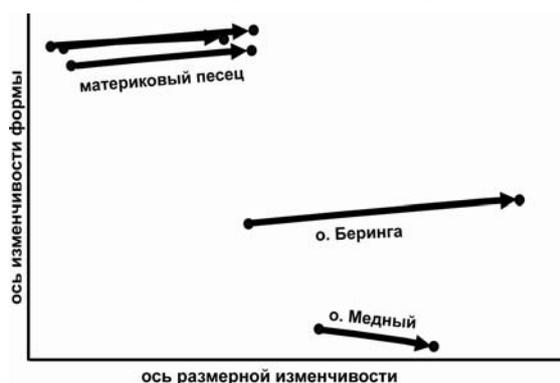


Рис. 5. Векторы возрастной изменчивости песцов разных выборок, спроецированные на плоскость. Ось размерной изменчивости – ГК1 для обобщенной внутригрупповой изменчивости, ось изменчивости формы – ГК1 для общей изменчивости, вычисленная на данных с удаленной осью размерной изменчивости.

8.2. Оценка длин векторов возрастной изменчивости географических выборок

Показано, что вектор возрастной изменчивости песца о. Медный имеет самую малую длину (первое собственное число равно 0.0039), вектор возрастной изменчивости песца о. Беринга – самый длинный (0.0169).

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

Векторы возрастной изменчивости самцов и самок каждой географической выборки сонаправлены, углы между ними не отличаются от нуля ($p > 0.05$).

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

Векторы возрастной изменчивости самцов (Чукотка – 0.0115; п-ов Диксона – 0.0141; Архангельская область – 0.0124; о. Беринга – 0.0324; о. Медный – 0.0070) имеют большую длину, чем векторы возрастной изменчивости самок (соответственно 0.0033; 0.0063; 0.0034; 0.0081; 0.0032) для каждой географической выборки.

8.5. Оценка различий животных разных групп по кондиллобазальной длине черепа

Командорские песцы, как молодые, так и взрослые животные обоих полов значительно превосходят по размерам материковых песцов ($p < 0.00$). Между выборками материкового песца различий по размеру черепа не обнаружено ни в одном из вариантов анализа ($p > 0.05$).

Взрослые беринговские самцы в среднем крупнее взрослых медновских самцов ($t = 2.13$, $p = 0.04$), но взрослые самки песцов о. Беринга и о. Медный при этом не различаются по размеру черепа ($t = 1.27$, $p = 0.21$). Однако, молодые медновские песцы достоверно крупнее молодых беринговских песцов ($t = 2.06$, $p = 0.04$).

8.6. Обсуждение результатов главы

Направление вектора возрастных изменений песца о. Медный наиболее специфично по сравнению со всеми остальными исследованными нами популяциями песца. Это говорит о том, что относительный рост частей черепа песца о. Медный в позднем онтогенезе отличен от относительного роста частей черепа в других выборках песца – материкового и песца о. Беринга.

Различия длин возрастных векторов отражают различия в темпе и/или продолжительности роста на тех стадиях развития, для которых вычислены эти возрастные вектора. Оказалось, что песцы о. Беринга и о. Медный растут по-разному. Так, сеголетки песца на о. Медный в среднем крупнее, чем сеголетки песца на о. Беринга. Это означает, что щенки медновского песца растут быстрее либо/и рождаются уже более крупными, чем щенки беринговского песца. Однако, к концу первого года жизни ситуация изменяется – в это время беринговские песцы растут быстрее медновских песцов.

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 песца во всех исследованных популяциях растут дольше и/или быстрее самок, но относительный рост частей черепа одинаков у самцов и самок.

Обсуждается методическая проблема использования угловых мер в качестве оценки сонаправленности векторов, связанная с их смещенностью, как неизбежным следствием конечности исследуемых выборок.

Заключение

Результат анализа сонаправленности векторов зависит от длины векторов и ошибки определения координат векторов, возникающей неизбежно в силу конечности используемых в анализе выборок. Поэтому необходимо оценивать статистическую достоверность получаемых различий в направлении и длине векторов.

Уже молодые особи трех исследованных популяций – материковой и двух островных – сильно отличаются друг от друга, что говорит о том, что различия в пропорциях черепа формируются в более раннем возрасте, чем был доступен нам для изучения. Песцы о. Беринга и о. Медный на поздних стадиях онтогенеза растут по-разному. Половой диморфизм песца во всех исследованных популяциях объясняется простым гиперморфозом самцов относительно самок.

ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ

Продемонстрирована продуктивность простой ростовой модели соотношения между формами изменчивости размерных признаков как исходной биологической гипотезы: она позволяет в первом приближении оценивать соотношение вкладов роста как такового и иных возможных факторов в формирование структуры морфологического разнообразия. Это позволяет выявлять связь между изменчивостью размерных признаков черепа и биологией развития.

Рост является основным интегрирующим фактором для черепа исследованных видов псовых, для зубной системы ростовой фактор не так значим; это объясняет различия в уровне и характере скоррелированности соответствующих комплексов признаков.

При исследовании структуры разнообразия нескольких видов одновременно наибольшая доля изменчивости приходится на межвидовые различия. Поэтому при анализе структуры морфологического разнообразия необходим иерархический подход: сначала исследуются все виды в совокупности, а затем структура морфологического разнообразия каждого вида в отдельности.

При анализе структуры морфологического разнообразия с помощью долей дисперсии необходим подход, основанный на совместном рассмотрении

Q– и R–аспектов разнообразия, межвидового и внутривидового аспектов разнообразия.

В такого рода исследованиях совокупность признаков не следует рассматривать как «статистический ансамбль», на котором реализуются простые зависимости: предметом содержательного анализа должен быть весь спектр проявлений морфологического разнообразия. Это позволяет выявить вклад изменчивости каждого из признаков в общую структуру разнообразия.

При использовании векторного анализа для оценки сонаправленности трендов форм изменчивости необходимо проверять достоверность отличия получаемых угловых мер от нуля. Исходные угловые показатели в силу своей смещенности без использования соответствующих тестов на достоверность отличия от нуля не могут служить адекватной оценкой сонаправленности векторов изменчивости.

На основании сравнительного анализа разных методов описания размеров формы черепа и зубов показано, что стандартизация данных по центроидному размеру позволяет дать приближенную оценку различий по форме сложных морфоструктур (таких как череп) и может быть использована наряду с методами геометрической морфометрии при изучении структуры морфологического разнообразия. В отличие от методов геометрической морфометрии, указанный метод стандартизации не зависит от выбора эталонного объекта, что является его несомненным достоинством.

Выводы

1. Исследованные виды различаются структурой морфопространства, определённого совокупностью размерных признаков черепа. У лисицы оно более структурировано, чем у песца и корсака, что связано с высокой долей географических различий у лисицы.

2. Вклад полового и возрастного фактора в изменчивость краниальных признаков сходен у всех исследованных видов – песца, лисицы, корсака. Распределение вкладов полового и возрастного факторов в изменчивость отдельных признаков подчиняется общим закономерностям у песца, лисицы и корсака.

3. Вклад географического фактора в изменчивость краниальных признаков различен у песца и лисицы. В этом проявляется специфика структуры морфологического разнообразия исследованных видов.

4. Исследованные виды различаются ролью размерного фактора в структурировании морфопространства краниальных признаков. У лисицы географическая изменчивость черепа является преимущественно размерной. У песца географическая изменчивость черепа, а именно различия между командорскими популяциями песца и материковым песцом, связана преимущественно с изменчивостью формы, хотя размерная изменчивость также имеет место.

5. «Ростовая» модель формирования структуры разнообразия размерных признаков может использоваться как исходная биологическая гипотеза: она позволяет оценивать вклад роста в формирование структуры морфологического разнообразия.

6. Половой диморфизм черепа у песца, лисицы и корсака практически полностью объясняется простыми ростовыми закономерностями. Это свойство является общим для структуры внутривидовой изменчивости трех исследованных видов.

7. Географическая изменчивость черепа лисицы в значительной степени объясняется простыми ростовыми закономерностями. Различия между материковой и командорскими популяциями песца не могут быть объяснены простыми ростовыми закономерностями.

8. Песец о. Медный резко отличается как от материкового песца с евразийской части ареала, так и от песца о. Беринга, по форме верхнего зубного ряда, размерам зубов, общей форме черепа. Специфика песца о. Медный определяется более сложными преобразованиями онтогенеза, нежели различия в продолжительности и скорости роста, в частности отличием аллометрического паттерна.

9. В зубной системе исследованных видов четко выражены «билатеральные» связи между соответствующими друг другу правыми и левыми промерами. Симметричность корреляций может быть нарушена в молярной группе промеров, когда связи «по смежности» внутри одного зуба сильны.

10. В зубной системе четко выделяются премолярная и молярная плеяды промеров. Внутри каждой из этих групп промеров связи «по смежности» и «по вертикали» обусловлены функциональными причинами.

11. Хищнические зубы исследованных видов не представляют собой корреляционных целостностей: несмотря на то, что зубы в онтогенезе закладываются как единое целое, имеющие разную функциональную нагрузку части этих сложных зубов в большей степени интегрированы с частями соседних или противоположных зубов.

12. Изменчивость формы верхнего ряда щечных зубов у песца, лисицы и корсака не связана с размерной изменчивостью, как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне.

13. В исследованиях изменчивости с использованием векторного анализа необходим комплексный подход. Результат анализа сонаправленности 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.

14. Стандартизация метрических данных по центроидному размеру экземпляров является эффективным методом снятия размерных различий между экземплярами и может использоваться в случае, когда использование методов геометрической морфометрии затруднительно.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Павлинов И.Я., Нанова О.Г., 2007. Геометрическая морфометрия верхних зубных рядов песцов (*Alopex lagopus*) Евразии // Тезисы докладов Международного совещания «Териофауна России и сопредельных регионов», Москва. С. 363.
2. Нанова О.Г., 2008. Анализ изменчивости щечных зубов трех видов псовых (MAMMALIA: CANIDAE) методами стандартной и геометрической морфометрии // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. С. 413-427.
3. Нанова О.Г., 2008. Геометрическая морфометрия верхнего зубного ряда песца (*Alopex lagopus*), лисицы (*Vulpes vulpes*) и корсака (*V. corsac*) // Тезисы докладов «Международной научной конференции молодых ученых им. М.В. Ломоносова», Москва. С. 10-11.
4. Нанова О.Г., 2008. Сравнительный анализ изменчивости корреляционной структуры краниальных и дентальных признаков песца (*Alopex lagopus*) и лисицы (*Vulpes vulpes*) // Материалы конференции молодых учёных Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее, Екатеринбург. С. 159-170.
5. Нанова О.Г., 2008. Сравнение изменчивости краниальных и дентальных признаков у песца и лисицы // Материалы конференции молодых ученых Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых, Москва. С. 251-258.
6. Павлинов И.Я., Нанова О. Г., 2008. Геометрическая морфометрия верхних зубных рядов песцов (*Alopex lagopus*, *Canidae*) Евразии // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 344-347.
7. Павлинов И.Я., Нанова О. Г., Лисовский А.А., 2008. Корреляционная структура щечных зубов песца (*Alopex lagopus*) // Зоологический журнал. Т. 87. № 7. С. 862-875.
8. Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н., 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение диапазонов форм групповой изменчивости разных признаков // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 5. С. 344-354.
9. Нанова О.Г., Павлинов И.Я., 2009. Структура морфологического разнообразия трех видов хищных млекопитающих (MAMMALIA: CARNIVORA) // Зоологический журнал. Т. 88. № 7. С. 883-891.
10. Павлинов И.Я., Нанова О.Г., 2009. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 3. Дистантный анализ объема и заполнения морфопространства // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 1. С. 35-45.
11. Nanova O.G., 2009. Geographical variability in size and shape skulls of the arctic fox *Alopex lagopus*, comparison with the red fox *Vulpes vulpes* variability // Int. conference of arctic fox biology, Volodalen, Sweden. P. 49.

Подписано в печать 22.09.2009

Формат 60x88 1/16. Объем 1.75 п.л.

Тираж 100 экз. Заказ №3507

Типография МГУ им. М.В. Ломоносова

119991, ГСП-1, г. Москва, Ленинские горы, д. 1., стр. 15