

**АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЩЁЧНЫХ ЗУБОВ
ТРЕХ ВИДОВ ПСОВЫХ (МАММАЛИА:
CANIDAE) МЕТОДАМИ СТАНДАРТНОЙ И
ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ**

О. Г. Нанова

Зоологический музей МГУ

e-mail: nanova@mail.ru

**Analysis of variation of the cheek teeth in three
canid species (Mammalia: Canidae) by means
of standard and geometric morphometrics**

O. G. Nanova

Zoological Museum of Moscow University

Several methods of minimizing size from overall variation are compared, which are shape variables of geometric morphometrics, two methods of data standardization (by character means and by specimen centroids), and principal component analysis. The original data are cheek teeth in three canid species (*Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*). The shape variables and variables drawn from specimen centroids standardization are shown to give most close, though not identical similarity patterns. Contrary to this, the variables obtained by character means standardization give nearly identical similarity patterns with the one given by original measurements.

Morphological disparity of dentition of those three species is studied based on previous results of segregation of the shape and size components. All teeth are equally variable by their size while premolars are most variable in respect to their shape as compared to molars. It is shown that size variation does not correlate with the shape one. *V. vulpes* and *V. corsac* differ mutually by size only, while their differences from *A. lagopus* involve mainly shape component. The Medny Isl. population of the latter species is most specific by its toothrow shape.

Одной из проблем морфометрических исследований является соотношение между изменчивостью формы и размеров как разных аспектов морфологического разнообразия. Способы разделения этих двух составляющих любой достаточно сложной морфосистемы до сих пор остаются спорными и требующими осмысления (Rohlf, 1986; Bookstein, 1991; Navarro et al., 2004).

В стандартной морфометрии способы выявления формы на основе анализа линейных промеров сводятся к избавлению от размера и получению «в остатке» чего-то, что предположительно является формой (Bookstein, 1989, 1991). Таким образом, они дают лишь косвенную оценку различий по форме, не рассматривая форму как таковую.

Простейшим случаем такого подхода является вычисление различных индексов или стандартизация — например, деление индивидуальных значений каждого признака на его средневыворочное значение. Такая стандартизация снимает размерные различия между признаками, но не убирает размерные различия между экземплярами. Другим вариантом является деление признаков каждого экземпляра на его центроид. Такая стандартизация снимает размерные различия между экземплярами.

Еще один метод исключения размерных различий — метод главных компонент (Atchley et al., 1981). Многие исследователи допускают, что первая главная компонента берет на себя все размерные различия (либо большую их часть). Соответственно, принимается допущение, что прочие главные компоненты можно интерпретировать как переменные формы (Jolicœur, 1963). Однако в силу скоррелированности признаков и аллометрических зависимостей первая главная компонента берет на себя и некоторую часть изменчивости формы, а часть размерной составляющей распределяется по остальным осям (Somers, 1989). Поэтому данный метод, по-видимому, не позволяет полностью разделить эти две составляющие морфологического разнообразия.

Вычисление корреляционных дистанций по линейным промерам позволяет убирать размерные различия, в отличие, скажем от Евклидовых дистанций.

В отличие от стандартных морфометрических техник, методы геометрической морфометрии направлены именно на решение проблем работы с формой объектов как таковой (Bookstein, 1991; Rohlf, 1993; Павлинов, Микешина, 2002). Здесь объект описывается не линейными промерами, а координатами меток. Наряду с количествен-

ными оценками собственно переменных формы возможен визуальный анализ различий. В последнее десятилетие эти методы стали популярны в морфометрических исследованиях; к сожалению, они наиболее эффективны при работе с двумерными объектами, анализ трехмерных сложных объектов затруднен (Dean, 1996; Reig, 1998).

Работ, где используется одновременно несколько разных подходов к анализу морфологической изменчивости совсем немного (Corti et al., 1996; Claude et al., 2007), **еще меньше исследований, посвященных** сравнению методов выявляющих разные аспекты разнообразия (Rohlf, 1986; Navarro et. al., 2004).

В настоящей работе в сравнительном аспекте на основе некоторых методов стандартной и геометрической морфометрии рассмотрена изменчивость верхних щёчных зубов трех видов семейства псовых — песца (*Alopex lagopus*), лисицы (*Vulpes vulpes*) и корсака (*V. corsac*). Основные задачи включают: а) сопоставление результатов, полученных разными способами исключения размерной составляющей из изменчивости зубных рядов; б) на этой основе оценка соотношения разных проявлений групповой изменчивости по размерной составляющей и составляющей формы у названных видов.

Материал и методика

Исследовали черепа, принадлежащие трем видам псовых из следующих географических точек: песец — Чукотка (11; 11), Архангельская обл. (10; 12), о. Беринга (8; 14), о. Медный (10; 4); лисица — Чукотка (14; 4), Приморье (14; 3), Московская область (10; 13), Восточный Казахстан (5; 6), Туркмения (6; 2); корсак — Северный Казахстан (6; 8), Туркмения (8), Забайкалье (10). В скобках указано число самцов и самок соответственно. Для корсака из Туркмении и Забайкалья пол был известен не для всех экземпляров, поэтому в них анализировали все экземпляры в совокупности. Половую группу каждой географической выборки (для корсака из Туркмении и Забайкалья — географическую выборку) мы называем элементарной группой. В исследовании использовали только черепа сеголеток с наименее стертymi зубами.

Верхний зубной ряд фотографировали на виде снизу, закрепляя черепа таким образом, чтобы плоскость твердого неба была параллельна фокальной плоскости объектива. На твердом небе закрепляли линейку для масштабирования промеров зубов. Каждый зубной ряд фотографировали три раза. На оцифрованных изображениях щёчных зубных рядов расставляли метки (рис. 1а) с помощью компьютерной программы TPSdig (Rohlf, 1996). **Форму зубного ряда характеризова-**

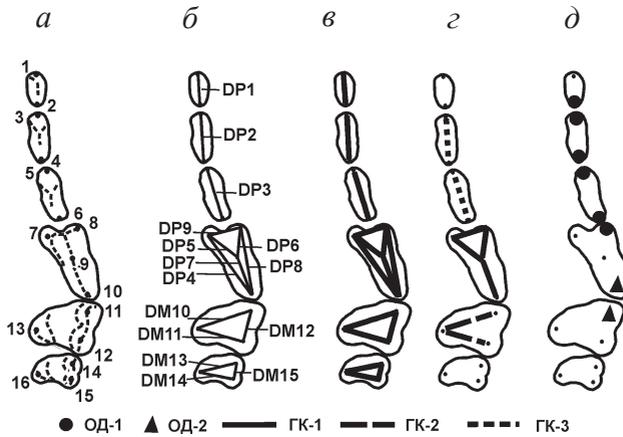


Рис. 1. Метки (а) и промеры (б) на верхних зубах псовых; их маркировка показывает их наибольший вклад в первые ГК (ОД) для разных типов данных: *в* – исходные промеры и СТД_1, *з* – СТД_2, *д* – метки.

Fig. 1. Position of landmarks (а) and measurements (б) on canid upper dentition; indicated are their most significant inputs in the first principal components or landmarks for different data types: *в* – original measurements and character means standardization, *з* – specimen centroids standardization, *д* – landmarks.

ли шестнадцатью точками. Каждое изображение зубного ряда размечали по три раза. Для каждого экземпляра на основе этих отдельных разметок вычисляли усредненную конфигурацию зубного ряда с помощью программы TPSrelw (Rohlf, 1998), которую использовали в дальнейшем анализе.

Щёчный зубной ряд характеризовали с помощью пятнадцати промеров. Измерения зубов проводили по тем же меткам (рис. 1б), которые использовали для анализа формы. Таким образом, наборы меток и промеров содержат близкое количество информации (хотя и не идентичное) о зубном ряде, что делает полученные на их основе результаты сопоставимыми.

Использовали несколько способов снятия размерных различий по исходным данным (ИД):

— стандартизация данных, которую проводили двумя способами: 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, вычисляется как квадратный корень из суммы квадратов признаков данного экземпляра (метод СТД_2);

— метод главных компонент (ГК), с помощью которого исследовали исходные и стандартизованные данные. ГК вычисляли на всей совокупности экземпляров, использовали ковариационную матрицу. Поскольку ГК1 берет на себя основную часть размерной изменчивости, то остальную совокупность ГК мы рассматривали в качестве переменных формы. Нагрузки промеров на отдельные главные компоненты рассматривали как их вклад в соответствующую долю изменчивости. Мы анализировали нагрузки промеров на первые две ГК в случае ИД и СТД_1 и нагрузки промеров на первые три ГК в случае СТД_2;

— методы геометрической морфометрии. В качестве переменной формы использовали значения относительных деформаций (ОД), которые вычисляли в программе TPSrelw при $\alpha=0$ (Rohlf, 1998), которые, по сути, являются главными компонентами частных деформаций. По совокупности относительных деформаций вычисляли Евклидовы дистанции, которые являются полным аналогом прокрустовых дистанций.

— корреляционные дистанции, которые вычисляли по средним значениям показателей элементарных групп на основе всех типов данных — исходные ИД, стандартизованных СТД_1, СТД_2, главных компонент промеров с исключенной ГК1, совокупности первых трех ОД. Кроме того, на основе этих же данных были рассчитаны Евклидовы дистанции. Для сравнения полученных матриц дистанций между ними рассчитали коэффициент кофенетической корреляции R_{COFH} , гипотезу о неслучайности матриц друг относительно друга проверяли с помощью теста Мантеля (p).

Выявление структуры изменчивости зубов проводили с помощью анализа компонент дисперсии (Straney, 1978; Leamy, 1983) всех типов данных. Использовали алгоритм наибольшего правдоподобия (иерархическая модель) (Павлинов и др., 2009). В качестве нефиксированных факторов рассматривали формы изменчивости — видовую, географическую, половую. Долю каждой формы изменчивости рассчитали в процентах от суммарной изменчивости, учитывая неопределенную изменчивость.

Анализ данных проводили с использованием пакетов программ серии TPS, NTSYS/pc+, Statistica 6.0.

Табл. 1. Результаты сравнения матриц Евклидовых и корреляционных дистанций для разных типов данных.

Table 1. Results of comparison of matrices of Euclidian and correlation distances for different data types.

	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

Примечание. 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. Обозначения данных: ИД — исходные промеры, СТД_1 — стандартизация промеров по средним, СТД_2 — стандартизация экземпляров по центроидам, ГК — главные компоненты с удаленной ГК1, ОД — относительные деформации по данным геометрической морфометрии.

Результаты и обсуждение

1. Сравнение матриц дистанций

В настоящем разделе сравниваются оценки общей структуры сходственных отношений, получаемые на основе дистантного анализа (Евклидовы и корреляционные дистанции) при разной форме представления исходных данных (исходные и стандартизованные промеры, координаты меток) (табл. 1).

Матрицы Евклидовых дистанций, полученные на данных ИД и СТД_1, оказались идентичны: $R_{\text{СОРН}} = 0.99, p = 1.00$. Матрицы Евклидовых дистанций, рассчитанные на ОД и ГК с исключенной ГК1, оказались случайны относительно матрицы, рассчитанной на данных ИД.

Матрицы дистанций, рассчитанные на СТД_1, не скоррелированы с матрицами, рассчитанными на ОД и на главных компонентах с исключенной ГК1, но слабо скоррелированы с матрицей, рассчитанной на СТД_2.

Все матрицы, рассчитанные на данных, где так или иначе удалена размерная составляющая (за исключением СТД_1), имеют достоверную связь между собой ($p = 1.00$), хотя коэффициент корреляции невысок ($R_{\text{сopн}} = 0.36\text{--}0.44$).

Матрицы корреляционных дистанций, рассчитанные на ИД и СТД_2, идентичны, что тривиально математически. Во всех сравнениях тест Мантеля показал достоверную неслучайность матриц корреляционных дистанций, рассчитанных на разных типах данных, друг относительно друга. Матрицы, полученные на ОД, наименее скоррелированы со всеми остальными матрицами корреляционных дистанций: $R_{\text{сopн}} = 0.40\text{--}0.41$.

Матрицы Евклидовых и корреляционных дистанций оказались сходными для СТД_2 и ГМ, различны для ИД и СТД_1.

Как видно, исходные данные и стандартизованные по методу СТД_1 дают практически идентичную картину сходственных отношений. С другой стороны, отсутствие связи между сходственными отношениями по ИД и СТД_2, свидетельствует о том, что эти два способа представления данных действительно выявляют разные аспекты изменчивости зубной системы. При этом существенно, что сходственные отношения по данным СТД_2 и ГМ имеют общие черты. В целом, различные типы данных, где размерная составляющая (или ее существенная часть) удалена, дают сходные, хотя и не идентичные оценки. Наиболее сильно отличающуюся оценку сходственных отношений от линейных промеров, как исходных, так и стандартизованных, дает анализ координат меток.

Таким образом, из двух методов стандартизации исходных данных, СТД_1 и СТД_2, первый не решает задачи устранения размерной составляющей из различий между зубами у изученных видов. Такой результат несколько неожидан; возможная причина — малый диапазон варьирования значений промеров, которые были использованы нами для описания зубов. По-видимому, подобное вряд ли возможно, если абсолютные величины промеров различаются на порядок (например, для черепа или разных частей тела). Однако данный вывод требует специальной проверки с привлечением обоих примененных нами методов стандартизации.

В отличие от этого, метод СТД_2 весьма эффективен для решения названной задачи. Данный вывод можно считать, по-видимому, достаточно надёжным, если принять во внимание, что процедура приведения экземпляров к единому размеру делением на центроидный размер, описываемых набором промеров в стандартной морфо-

метрии, аналогична сведению экземпляров, описываемых набором координат в геометрической морфометрии. На этом основании можно полагать, что рассматриваемый метод стандартизации исходных данных приведением к центроидному размеру позволяет применять методы традиционной морфометрии для выявления различия по форме. Они могут быть эффективны, например, в тех случаях, когда использование геометрической морфометрии ограничено техническими сложностями при оцифровке и анализе сложных трехмерных объектов. Неполное соответствие данных СТД_2 и ГМ может быть связано с тем, что принятая нами система промеров не полностью описывает принятую систему точек: как показал В.А. Лапшов (1992), эта проблема решается триангуляционной системой промеров, связывающих попарно все точки на поверхности сложной морфосистемы. Проверка зависимости соответствия координат точек и промеров от полноты системы промеров требует отдельного исследования.

Важно отметить, что метод СТД_2 лишен существенного ограничения, неустранимо присутствующего в геометрической морфометрии. Как было сказано в начале статьи, в этой последней объекты выравниваются относительно эталона, параметры которого вычисляются на основании исходных данных и, таким образом, зависят от состава выборки. В отличие от этого, в процедуре СТД_2 стандартизация промеров каждого экземпляра происходит относительно его собственного центроида и не зависит от состава выборки.

2. Анализ главных компонент

В настоящем разделе рассмотрены соотношения долей дисперсии и вклады признаков (меток) в главные компоненты (относительные деформации) для разных способов представления исходных данных.

Для данных, учитывающих размерную изменчивость экземпляров, более 80% изменчивости приходится на первые две ГК. Так, в случае исходных промеров на ГК1 и ГК2 (из пятнадцати выделенных) приходится 85.83% общей изменчивости. При этом на ГК1 приходится 78.41% разнообразия, на ГК2 — 7.42% разнообразия. В случае данных СТД_1 на ГК1 и ГК2 (также из пятнадцати выделенных) приходится 82.85% общего разнообразия. При этом на ГК1 приходится 71.17%, на ГК2 — 11.68%. В обоих случаях все признаки вносят высокий вклад в ГК1 (корреляция более 0.7) (рис. 1в), их вклад в остальные четырнадцать ГК невелик (<0.7).

При анализе данных СТД_2 84.42% общего разнообразия приходится на первые шесть ГК. На ГК1 приходится 36.99% разнообразия,

на ГК2 приходится 16.89%, на ГК3 приходится 10.69%. В данном случае значимый вклад в ГК1 вносят промеры верхнего хищнического зуба DP5, DP6, DP7 и DP9, в ГК2 — поперечные промеры первого верхнего моляра DM10 и DM11 (рис. 1з). Вклад всех промеров в ГК3 ниже, чем в ГК1 и ГК2, наиболее скоррелированы с ГК3 промер DP2 (0.68) и DP3 (0.65).

При анализе данных геометрической морфометрии 80.65% общего разнообразия приходится на восемь первых относительных деформаций из выделенных двадцати восьми. На ОД1 приходится 30.48%, на ОД2 — 18.56%, на ОД3 — 9.40% разнообразия. Наибольший вклад в ОД1 вносят премоляры (точки 2, 3, 4, 5, 6, 8). Наибольший вклад в ОД2 вносит задний край третьего премоляра, четвертый премоляр и одна точка на первом моляре (точки 6, 8, 10, 11). В ОД3 наибольший вклад вносят точки 2, 3, 4, 5 (рис. 1д).

Таким образом, мерность пространства ГК, достаточная для описания разнообразия щёчных зубов, при анализе ИД и STD_1 оказывается существенно более низкой, чем при анализе STD_2 и данных геометрической морфометрии. В первом случае для адекватного описания этого разнообразия (доля объясненной дисперсии не менее 80%) достаточны всего две ГК, во втором — шесть (для STD_2) и восемь (для координат меток) ГК. Как и в предыдущем разделе (дистантный анализ), результаты анализа исходных данных и STD_1 сходны между собой, а анализа исходных данных, STD_1 с одной стороны и STD_2, координат меток с другой различны.

Распределение нагрузок меток сходно для исходных данных и STD_1: все промеры вносят значимый вклад в ГК1. Для STD_2 и координат меток картина распределения нагрузок иная. Помимо ГК1 нагрузки на себя берут и ГК2, ГК3 (ОД2, ОД3), происходит распределение промеров по разным ГК. Это распределение не идентично для промеров STD_2 и координат меток. По промерам STD_2 вклад хищнического зуба и первого моляра выше, а малых премоляров ниже по сравнению с координатами точек, по которым эти промеры брали.

3. Соотношение долей изменчивости

В настоящем разделе рассмотрены результаты дисперсионного анализа при разных способах представления исходных данных (табл. 2), основное внимание уделено суммарным долям дисперсии, приходящимся на разные формы морфологического разнообразия.

На объясненную дисперсию приходится 77.46% и 73.91% для ИД и STD_1 соответственно и 40.86%, 41.33%, 16.70% для данных

Табл. 2. Доли дисперсии (%), приходящиеся на отдельные формы изменчивости по результатам дисперсионного анализа, для разных типов данных.

Table 2. Portions of dispersion (%) explained by particular forms of variation as resulted from dispersion analysis applied to different data types.

Формы данных	Формы изменчивости			
	SPE	GEO	SEX	UNC
ИД	63.01	12.18	2.27	22.54
СТД_1	60.42	12.09	1.40	26.09
СТД_2	28.65	11.74	0.47	59.14
ГК	5.04	11.36	0.29	83.30
ОД	16.98	23.76	0.59	58.67

Примечание. Обозначения см. типов данных в табл. 1. Обозначения форм изменчивости: SPE — межвидовые различия, GEO — географические различия, SEX — половые различия, UNC — неопределённая изменчивость.

СТД_2, ГМ, главных компонент при удалении ГК1 (соответственно). В случае анализа главных компонент при удалении ГК1 большая доля дисперсии приходится на неопределённую изменчивость (83.3%).

Основная часть изменчивости для ИД и СТД_1 приходится на различия между видами: с ними связано 63.01% и 60.42% общего разнообразия. Доля географической изменчивости по сравнению с видовой в этих случаях низка — 12.18% и 12.09%. При исключении размерного фактора уровень межвидовых различий (28.65% для СТД_2, 16.98% для геометрической морфометрии) сопоставим с уровнем географических различий (11.74% и 23.76% соответственно).

Доля половой изменчивости во всех случаях низкая (0.47–2.27%). При этом доля половой изменчивости максимальна для исходных данных (хотя по сравнению с остальными формами изменчивости мала), минимальна для СТД_2 и данных геометрической морфометрии. Это означает, что половые различия у исследованных видов в основном связаны с размерами.

Для данных с минимизированной размерной составляющей (СТД_2 и ГМ) доля межвидовых различий меньше по сравнению с ИД и СТД_1. Значит, межвидовые различия по зубам связаны в

основном с размерами, во внутривидовых (географических) различиях доля размерной компоненты меньше. При этом на межвидовые различия с учетом размерной составляющей приходится более половины всей дисперсии — около 60%, а без учета размерной составляющей — около 20–30%. Можно предполагать, исходя из условий аддитивности дисперсий, что разность между этими цифрами соответствует вкладу размерной составляющей в изменчивость видов (т.е. 30–40% разнообразия), остальная доля объяснённой дисперсии приходится на изменчивость формы.

Структура изменчивости двух форм представления данных, учитывающих размерную составляющую (ИД и СТД_1), сходна. Структура изменчивости двух форм представления данных с минимизированной размерной составляющей — СТД_2 и ГМ тоже оказалась сходна. Мы предполагаем, сходство структуры СТД_2 и ГМ связано с тем, что в обоих случаях снимается сильнейший фактор — размерный.

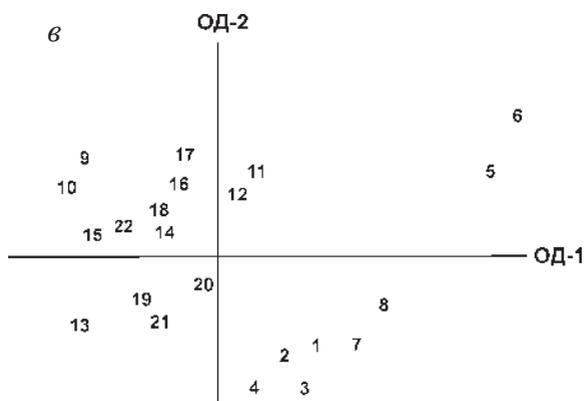
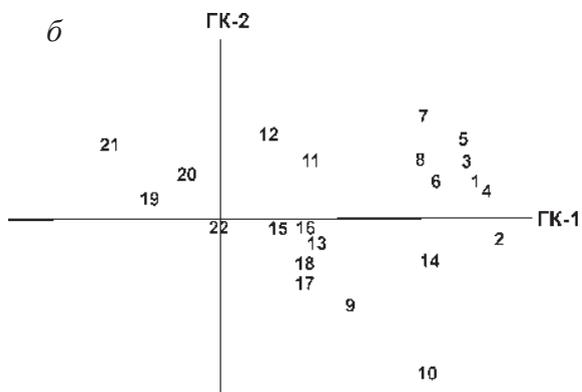
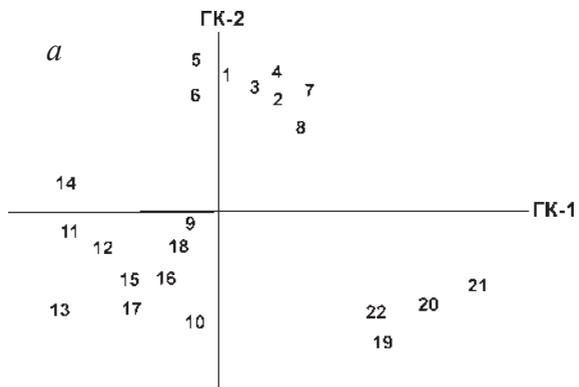
4. Сравнение видов и географических выборок

В настоящем разделе рассмотрены различия между видами и географическими выборками, основное внимание уделено соотношению между выборками в разных морфопространствах (рис. 2).

Распределение экземпляров в пространстве первых двух ГК для исходных промеров и данных СТД_1 идентично, поэтому здесь мы приводим только первый график (рис. 2а). На диаграмме четко видны три группы — песца, лисицы и корсака, при этом лисица и корсак расходятся по ГК1, берущей на себя большую часть размерной изменчивости, но не расходятся по ГК2. По ГК2 песец обособляется от двух других видов. При этом медновский песец несколько отделяется от материковой группировки песца по ГК1, чего нельзя сказать о беринговском песце.

Распределение экземпляров в пространстве двух первых ГК для данных СТД_2 (рис. 2б) оказалось практически идентичным распределению экземпляров по исходным данным в пространстве ГК2 и ГК3 для исходных данных. Песец в этом случае обособлен от лисицы и корсака, хотя и не так четко, как в случае исходных данных, а также данных геометрической морфометрии.

В пространстве первых двух ОД песец обособлен от лисицы и корсака как по ОД1, так и по ОД2 (рис. 2в). Лисица и корсак по форме зубного ряда образуют единую группу. Резко обособленное положение по форме зубного ряда занимает медновский песец. Берингов-



ский песец также несколько обособлен от материкового, но в гораздо меньшей степени, чем медновский.

Дифференциация видов по размерной составляющей и составляющей формы происходит по-разному. По размерным характеристикам песец занимает промежуточное положение между лисицей и корсаком: лисица — наиболее крупный из этих видов, корсак — наименьший (Гептнер и др., 1967). По составляющей формы два более близких в таксономическом отношении вида — лисица и корсак — не отличаются. Песец, как наиболее далекий и в таксономическом, и в экологическом плане вид, отличается по составляющей формы зубного ряда от лисицы и корсака. При этом командорские популяции песца резко обособлены от материковых по форме зубного ряда, из них медновская — в наибольшей степени.

Заключение

Стандартизация метрических данных по центроидному размеру экземпляров минимизирует размерную изменчивость и дает результаты, сходные с таковыми методами геометрической морфометрии. Стандартизация отдельных промеров зубного ряда не влияет на общую оценку структуры изменчивости; возможно, причина в том, что диапазон варьирования размеров между разными элементами зубного ряда невелик.

Метод стандартизации данных по центроидному размеру можно использовать в качестве приближенной оценки сходственных

Рис. 2. Распределение центроидов групп в пространстве первых двух ГК (или ОД) для разных типов данных: *a* — исходные промеры, *b* — СТД₂, *v* — метки. Выборки песца: 1,2 — Чукотка, 3,4 — Архангельская обл., 5,6 — о. Медный, 7,8 — о. Беринга; лисицы: 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. Для песца и лисицы «соседние» (по номерам) пары точек соответствуют самцам и самкам одной географической выборки.

Fig. 2. Distribution of group centroids in the hyperspaces of the first two principal components (or relative warps) for different data types: *a* — original measurements, *b* — specimen centroids standardization, *v* — landmarks. The samples of *A. lagopus*: 1,2 — Chukotka, 3,4 — Arkhangelsk Reg., 5,6 — Medny Isl., 7,8 — Bering Isl.; *V. vulpes*: 9,10 — Turkmenia, 11,12 — Chukotka, 13,14 — Maritim Reg., 15,16 — Moscow Reg., 17,18 — E Kazakhstan; *V. corsac*: 19,20 — N Kazakhstan, 21 — Turkmenia, 22 — Transbacia. For *A. lagopus* and *V. vulpes*, two “neighbour” (by numbers) pairs of points correspond to males and females of the same geographic sample.

отношений форм в случае, когда более точные методы по тем или иным причинам недоступны. В отличие от методов геометрической морфометрии, метод стандартизации признаков по центроидному размеру не зависит от выбора эталонного объекта, что является его несомненным плюсом. Неполное совпадение результатов отчасти объясняется тем, что для адекватного описания формы необходима более детальная система промеров.

У исследованных видов размерная изменчивость не связана с изменчивостью формы элементов щёчных зубов. Разные отделы зубного ряда различаются вкладом в изменчивость его формы. Наиболее лабильными являются премоляры, моляры более стабильны.

Межвидовые различия корсака и лисицы по верхнему зубному ряду обусловлены только размерным фактором, различия по форме минимальны. Песец обособлен от лисицы и корсака по форме зубного ряда, при этом резко выделяются по форме зубного ряда командорские, особенно медновская, популяции песца.

Половой диморфизм у исследованных видов мал по сравнению с межвидовой и географической изменчивостью. Различия между полами преимущественно размерные.

Благодарности

Автор выражает признательность И.Я. Павлинову за помощь на всех этапах проведения этой работы и В.С. Лебедеву за обсуждение ее результатов. Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 06-04-49134-а).

Список литературы

- Гептнер В.Г., Наумов Н.П. (ред.). 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч.1. М.: Высшая школа. 1003 с.
- Лапшов В.А. 1992. Проекционный анализ формы нижней челюсти черной (*Rattus rattus*), серой (*R. norvegicus*) и туркестанской (*R. turkestanicus*) крыс // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 6. С. 125–135.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2009. Соотношение разных форм групповой изменчивости краниометрических признаков у нескольких видов млекопитающих // Журн. общ. биологии. Т. 70 (в печати).
- Atchley W.R., Rutledge J.J., Cowley D.E. 1981. Genetic components

- of size and shape. 2. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull // *Evolution*. Vol. 35. № 6. P. 1037–1055.
- Bookstein F.L. 1989. «Size and shape»: a comment on semantics // *Syst. Zool.* Vol. 38. № 2. P. 173–180.
- Bookstein F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology // Cambridge: Cambridge Univ. Press. 198 p.
- Claude, J., Jolliffe, I.T., Zuur, A.F., Ieno, E.N. and Smith, G.M. 1996. Multivariate analyses of morphometric turtle data — size and shape // Eds L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, D.E. Slice / *Advances in Morphometrics*. N.Y.: Plenum Press. P. 529–546.
- Corti M., Fadda C., Simson S., Nevo E. 1996. Size and shape variation in the mandible of fossorial rodent *Spalax ehrenbergi* // Eds L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, D.E. Slice / *Advances in Morphometrics*. N.Y.: Plenum Press. P. 303–320.
- Dean D. 1996. Three-dimensional data capture and visualization // Eds L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, D.E. Slice / *Advances in Morphometrics*. N.Y.: Plenum Press. P. 53–70.
- Jolicoeur P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation // *Biometrics*. № 19. P. 497–499.
- Leamy L. 1983. Variance partitioning and effects of sex and age on morphometric traits in randombred house mice // *J. Mammal.* Vol. 64. № 1. P. 55–61.
- Navarro N., Zatarain X., Montuire S. 2004. Effect on morphometric descriptor changes on statistical classification and morphospaces // *Biol. J. Linnean Soc.* Vol. 83. P. 243–260.
- Reig S. 1998. 3D digitizing precision and sources of error in the geometric analysis of weasel skulls // *Acta Zool. Hungar.* Vol. 44. № 1. P. 61–72.
- Rohlf F. J. 1986. Relationships among eigenshape analysis, Fourier analysis, and analysis of coordinates // *Math. Geology*. Vol. 18. P. 845–854.
- Rohlf F.J. 1993. Relative warps analysis and example of its application to mosquito wings // Eds L.F. Marcus, E. Bello, A. Garcia-Valdecasas / *Contributions to morphometrics*. Madrid: C.S.C.I. P. 131–160.
- Rohlf F.J. 1996. TPSdig. Version 1.11 // N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program)
- Rohlf F.J. 1998. TPSrelw: Relative warps. Version 1.18 // N.Y.: State Univ. at Stony Brook. (program)
- Somers K. M. 1989. Allometry, isometry and shape in principal components analysis // *Syst. Zool.* Vol. 38. № 1. P. 169–173.
- Straney D.O. 1978. Variance partitioning and nongeographic variation // *J. Mammal.* Vol. 59. № 1. P. 1–11.