

УДК 599.735.3

## КОРРЕЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПЕСЦА (*ALOPEX LAGOPUS*)

© 2008 г. И. Я. Павлинов<sup>1</sup>, О. Г. Нанова<sup>2</sup>, А. А. Лисовский<sup>3</sup>

Зоологический музей МГУ, Москва 125009, Россия

e-mail: <sup>1</sup>igor\_pavlinov@zmmu.msu.ru, <sup>2</sup>nanova@mail.ru, <sup>3</sup>andlis@zmmu.msu.ru

Поступила в редакцию 06.06.2007 г.

На современной методической основе проанализирована изменчивость и структура корреляций щечных зубов песцов Евразии. Изменчивость невелика и носит в основном случайный характер: на учтенные факторы приходится только 37% изменчивости корреляций. Рассмотрены три типа сложно взаимодействующих связей зубов – “билатеральные” (правые и левые ряды), “по смежности” (в одном ряду) и “вертикальные” (верхние и нижние ряды). Первые две сопоставимы по силе, но по-разному выражены в разных отделах зубных рядов. Связи между зубами верхних и нижних рядов заметно ниже и сильно зависят от способа их оценки. Отмечено разделение промеров хищнических зубов на несколько обособленных плеяд. Обсуждаются некоторые методические вопросы исследования корреляционной структуры зубной системы.

Анализ корреляций между характеристиками сложного морфологического образования имеет своей основной целью выяснение его внутренней структуры – наличия (выраженности) устойчивых взаимосвязей между его элементами (Olson, Miller, 1958; Терентьев, 1959; Ростова, 2002). Результаты такого анализа дают основания для выяснения факторов, определяющих эту структуру. В частности, такой подход служит одним из важных источников косвенных свидетельств при обсуждении концепции уровней интеграции в тех случаях, когда прямые наблюдения и/или эксперименты по индивидуальному развитию невозможны (Olson, Miller, 1958; Gould, Garwood, 1969).

Один из популярных зоологических объектов для исследований структуры корреляционных связей – зубная система млекопитающих (Van Valen, 1965; Gould, Garwood, 1969; Gingerich, 1974). Корреляции между элементами зубного ряда исследованы у основных представителей этого класса, наиболее полно у хищных и приматов, в меньшей степени – у других отрядах млекопитающих. В цикле этих работ большое внимание уделено концепции морфогенетических полей: в упрощенной форме она названа “правилом ближайшего соседа”, согласно которому соседние зубы должны быть взаимосвязаны наиболее сильно (Kurten, 1953; Van Valen, 1962, 1965).

Неспециализированные псовые (семейство Canidae) представляют собой один из удобных модельных объектов для исследований корреляционной структуры щечных зубов. В частности, несколько работ выполнено на песце (*Alopex lagopus*) и лисице (*Vulpes vulpes*) (Gingerich, Winkler, 1979; Pengilly, 1984; Szuma, 2000; Dayan et al.,

2002). Их зубная система, с одной стороны, достаточно полна, с другой – четко дифференцирована на отделы. Основным результатом стала демонстрация интегрированности премолярного и молярного отделов зубных рядов, значительная скоррелированность верхних и нижних премоляров.

В этих и других подобных исследованиях вне внимания оставалась изменчивость самой корреляционной структуры, не был исследован и весьма важный аспект интегрированности зубной системы – корреляции между правыми и левыми зубными рядами. Кроме того, недостаточное внимание было уделено корреляциям внутри усложненных зубов, которые характеризовались только общими промерами.

“Первичная база” корреляционного анализа – вычисление коэффициентов корреляции – определена достаточно строго. Однако процедуры сравнения корреляционных матриц, выявления и представления их структуры разработаны недостаточно (Van Valen, 1965; Smouse et al., 1986; Ростова, 2002). Вне внимания до настоящего времени оставалась надежность выявления структуры корреляций. Одним из эффективных можно считать разработанный Ростовской (2002) так называемый эвристический подход к исследованию изменчивости корреляций, включающий разные методы сравнения корреляционных матриц. В частности, предложено применять раздельную оценку различных матриц по уровню и структуре связей на основе метода главных компонент. В настоящем исследовании он дополнен относительно новым методом оценки достоверности структуры межпризнаковых связей.

В предлагаемой статье на современной методической основе детально исследованы корреляции всех четырех рядов щечных зубов песка. При этом мы решали две основные задачи: оценку а) изменчивости/устойчивости межзубных связей и б) структуры этих связей, включая характеристики как разных, так и одних и тех же зубов. Полученные материалы дают основание для рассмотрения некоторых важных содержательных и методических вопросов, касающихся анализа уровней интеграции зубной системы у млекопитающих.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Структуру корреляций щечных зубов у евразийских песцов изучали на материале из следующих трех выборок (в скобках указано число экземпляров): Чукотка (78), Архангельская обл. (76), остров Беринга (80). Все исследованные черепа хранятся в Зоологическом музее МГУ. Возраст особи определяли по форме черепа, степени облитерации швов и стертости зубов (Цалкин, 1944; Долгов, Россолимо, 1966; Загребельный, 2000). Каждая географическая выборка разделена на четыре поло-возрастные группы: самцы и самки, сеголетки и взрослые. Всего, таким образом, выделено 12 групп, каждая представлена от 18 до 20 экземплярами. Исследовали левые и правые щечные зубы (премоляры и моляры) верхней и нижней челюстей; поскольку 3-й нижний моляр редко сохраняется у коллекционных черепов, этот зуб пришлось исключить из анализа.

Осевые черепа фотографировали (фотоаппарат Canon EOS 350D, объектив Canon Macro 100 mm) снизу, располагая их перед фотоаппаратом таким образом, чтобы плоскость твердого неба была параллельна фокальной плоскости объектива. Нижние челюсти фотографировали сверху, закрепляя их так, чтобы оба зубных ряда находились в одинаковом положении относительно плоскости объектива. Размерные показатели зубов характеризовали с помощью 46 (по 23 промера с каждой стороны) линейных промеров (рис. 1), которые снимали на мониторе компьютера с помощью экранного дигитайзера TPSDig (Rohlf, 1996). Строго говоря, мы измеряли не зубы как таковые, а их проекции. Для идентификации зубов использованы следующие обозначения: d – правый, s – левый, D – верхний, V – нижний, M – моляр, P – премоляр; для верхнего и нижнего зубных рядов принята независимая нумерация промеров, начиная с 1-го премоляра. Кроме того, для выяснения значения “размерного фактора” в определении корреляционной структуры зубных рядов измеряли кондиллобазальную длину черепа и длину нижней челюсти.

В каждой группе черепов между всеми признаками попарно вычисляли пирсоновы корреляции  $r_{pr}$  и частные корреляции  $r_{pt}$  (последние – при фикса-

ции общих размеров хищнических зубов). Нормализацию распределения коэффициентов корреляции для данной пары признаков проводили с помощью их z-преобразования по формуле  $z = 0.5 \ln[(1 + r)/(1 - r)]$  (Van Valen, 1965; Ростова, 1999). Для оценки общего уровня связей в каждой выделенной группе черепов для соответствующей матрицы вычисляли обобщенный коэффициент детерминации  $R^2$  (Ростова, 1999). Этот метод нам представляется более состоятельным, чем вычисление средних коэффициентов корреляции (Pengilly, 1984), поскольку позволяет оценивать силу связи без учета ее знака. Соответствие распределения z-преобразованных коэффициентов корреляций нормальному в каждой данной корреляционной матрице оценивали с помощью критерия  $\chi^2$  (Митропольский, 1971); для каждой данной пары признаков на совокупности всех матриц – с помощью непараметрического теста Лиллефорса (более чувствительный аналог критерия Колмогорова–Смирнова).

Корреляционные матрицы для выделенных групп попарно сравнивали с помощью коэффициента кофенетической корреляции  $R_{CORH}$ , статистическую значимость сходства матриц оценивали с помощью теста Мантеля (Smouse et al., 1986). Всю совокупность корреляционных матриц исследовали методом главных компонент, при этом корреляции каждой пары признаков рассматривали как исходные переменные, их значения в каждой группе черепов – как состояния этой переменной. Кроме того, метод главных компонент применяли для оценки скоррелированности промеров черепа и зубов. Для оценки соотношения разных аспектов разнообразия корреляций, связанных с географией, полом и возрастом, использовали анализ компонент дисперсии: корреляции интерпретировали так же, как в предыдущем случае, факторы “географическая выборка”, “возраст” и “пол” рассматривали как случайные эффекты, при вычислениях использовали модель I многофакторного дисперсионного анализа (обоснование подхода см.: Straney, 1978). Учитывая очень высокий уровень корреляций между правыми и левыми зубными рядами (см. раздел “Результаты”), во избежание получения завышенных оценок все перечисленные сравнения проводили только по зубам левой стороны черепа.

Анализ структуры межпризнаковых корреляций проводили на объединенной выборке из 116 черепов сеголеток с минимально стертими зубами. Для выявления и графического представления этой структуры применяли кластерный анализ (алгоритм UPGMA) на матрице корреляционных дистанций  $(1 - |r|)$  между признаками, которая позволяет оценивать силу связи без учета ее знака. При этом близость признаков на дендрограмме рассматривали как свидетельство их тесной скоррелированности (Van Valen, 1965;

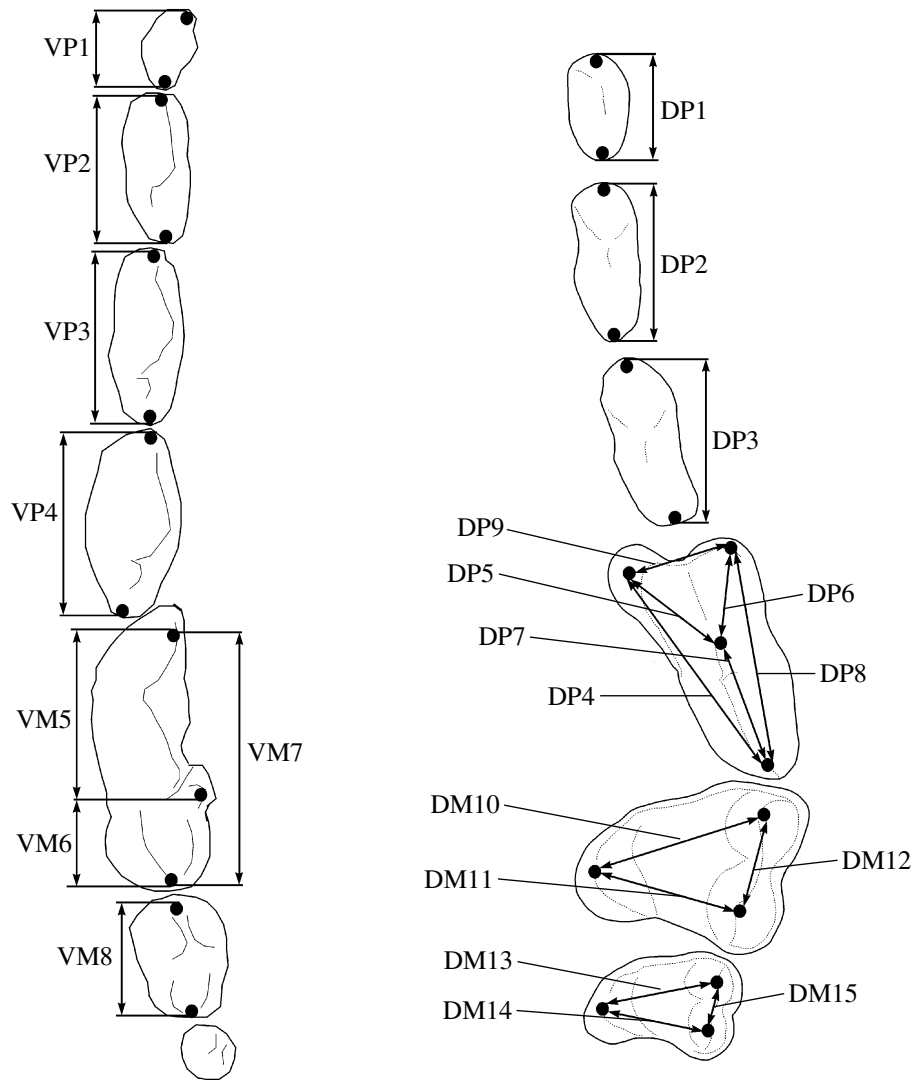


Рис. 1. Схема промеров щечных зубов песца.

Россолимо, Павлинов, 1977; Pengilly, 1984). Данный подход представляется более эффективным в сравнении с другими графическими способами – “корреляционными полями”, “корреляционными плеядами” в разных версиях (Olson, Miller, 1958; Терентьев, 1959; Kurten, 1967; Gould, Garwood, 1969), поскольку позволяет акцентировать внимание на иерархической компоненте структуры корреляций.

Для оценки устойчивости корреляционных плеяд, выделяемых в результате кластерного анализа, использовали метод взятия случайных подвыборок (subsampling), который допустимо считать вариантом бутстреп-анализа (Jain, Moreau, 1987; Hartland et al., 1998). Названный метод состоит в следующем. Из вышеназванной объединенной выборки случайным образом (на основе рандомизированной классифицирующей переменной со значениями 0 и 1) выделяли подвыборку в 58 экз.,

для которой проводили кластерный анализ по стандартной процедуре. Эту операцию повторяли 100 раз для признаков всего набора зубных рядов, обоих рядов левой стороны черепа и каждого из этих двух рядов в отдельности. Количественной оценкой устойчивости кластеров (корреляционных плеяд) служила доля дендрограмм в каждой совокупности всех подвыборок, на которых выделены соответствующие кластеры (аналог стандартной бутстреп-поддержки).

Все вычисления проводили в статистическом пакете Statistica for Windows 6.0, для решения некоторых задач с использованием оригинальных программ, написанных на языке STATISTICA Visual Basic. Построение согласованных деревьев и оценку поддержки их кластеров проводили в программе PHYLIP 3.66.

**Таблица 1.** Вклады признаков черепа и зубов песца в первые 3 главные компоненты

Признак	Главная компонента		
	ГК-1	ГК-2	ГК-3
ДЧ	-0.14237	0.839748	0.26044
ДМ	-0.21813	0.788345	0.278599
sDP1	-0.54542	0.403802	-0.05522
sDP2	-0.56042	0.453885	-0.019
sDP3	-0.61085	0.484016	-0.12386
sDP4	-0.73587	0.158675	-0.15336
sDP5	-0.57291	-0.1271	-0.13826
sDP6	-0.26479	0.205417	-0.01185
sDP7	-0.3505	0.382314	0.01676
sDP8	-0.62957	0.471208	-0.04754
sDP9	-0.48098	0.29066	0.068366
sDM10	-0.70993	-0.34483	0.100225
sDM11	-0.74611	-0.38717	0.073137
sDM12	-0.62735	-0.18225	0.05386
sDM13	-0.56233	-0.29239	0.647753
sDM14	-0.65335	-0.34111	0.550769
sDM15	-0.30098	0.039428	0.727049
sVP1	-0.39278	-0.10664	-0.06133
sVP2	-0.80838	0.074575	-0.1566
sVP3	-0.84277	0.141944	-0.19809
sVP4	-0.84053	0.103219	-0.27194
sVM5	-0.63847	-0.2774	-0.23188
sVM6	-0.78183	-0.33107	-0.13554
sVM7	-0.82307	-0.30926	-0.24984
sVM8	-0.75431	-0.32008	0.143662

Примечания. ГК – главные компоненты, ДМ – длина нижней челюсти, ДЧ – длина черепа. Обозначения промеров зубов см. на рис. 1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Вычисленные значения коэффициентов корреляции на всей совокупности пар признаков и выборок принимают значения от  $-0.736$  до  $0.951$  (данные не приводятся из-за большого объема). Значения критерия  $\chi^2$ , рассчитанного для каждой из 12 корреляционных матриц, составляют от 3.493 до 32.258 (высоко значимы). Следовательно, соответствующие совокупности коэффициентов корреляции во всех выделенных группах черепов статистически разнородны: разные пары признаков значимо различаются уровнем корреляции, что делает осмысленным весь последующий анализ.

Анализ главных компонент (ГК) промеров зубов и черепа на объединенной выборке сеголеток показал следующее (табл. 1). ГК-1 (38.0% общей

дисперсии) формируется главным образом некоторыми промерами зубов, вклад в нее промеров черепа невелик. Эти последние промеры формируют ГК-2 (12.7% общей дисперсии), в которую невелик вклад зубных признаков. При попарном сравнении двух названных групп признаков коэффициенты корреляции не превышают 0.44, статистически значима связь длины черепа только с некоторыми промерами верхних предкоренных (DP1-3, DP8). Все это показывает, что скоррелированность размеров черепа с промерами зубов в целом очень низка.

### Изменчивость корреляций

Анализ частотного распределения каждого из 253 коэффициентов корреляции на совокупности 12 матриц, полученных для разных групп черепов, показал следующее. Из этих корреляций только для 15 показано достоверное (при  $p < 0.05$ ) отклонение от нормального распределения, свидетельствующее об их статистической разнородности. К их числу относятся некоторые связи промеров верхнего хищнического зуба и 1-го и 2-го нижних премоляров.

При попарном сравнении данных матриц тест Мантеля во всех случаях показывает статистически значимое сходство их структуры ( $p = 1.0$ ). Правда, коэффициенты кофенетической корреляции, вычисленные попарно между матрицами, не слишком высоки и составляют 0.312–0.614 (табл. 2). Можно полагать, что данное обстоятельство связано с большой размерностью сравниваемых матриц.

Общий уровень скоррелированности признаков, характеризующих зубные ряды, в целом невелик, соответствующие коэффициенты детерминации для разных матриц составляют: по всем зубным рядам от 0.104 до 0.262 (табл. 3), отдельно для верхней челюсти от 0.079 до 0.237, для нижней челюсти от 0.132 до 0.443. Эти коэффициенты, рассчитанные для возрастных, половых и географических выборок, наиболее высоки у молодых особей (особенно у самцов).

Оценка соотношения суммарных долей дисперсии, вычисленных для каждой формы изменчивости межпризнаковых корреляций, показывает следующее. Наибольшая доля (63.2%) совокупного разнообразия приходится на неопределенную изменчивость, наименьшая (8.9%) – на географические различия, на возрастные и половые различия приходится 17.1 и 10.6% общего разнообразия, соответственно.

Применение метода главных компонент (ГК) ко всей совокупности корреляционных матриц промеров зубов дало следующие результаты (данные не приводятся из-за большого объема; они не существенны для дальнейшего анализа).

**Таблица 2.** Результаты прямого сравнения корреляционных матриц для разных географических и полово-возрастных выборок песка

Группа			Чукотка				Архангельская обл.				о. Беринга			
			самцы		самки		самцы		самки		самцы		самки	
			молодые	взрослые	молодые	взрослые	молодые	взрослые	молодые	взрослые	молодые	взрослые	молодые	взрослые
Чукотка	самцы	молодые		8.33630	7.78270	6.83000	8.17680	7.62130	6.76210	6.96890	8.49400	7.19990	8.60080	9.21330
		взрослые	0.58958		8.01720	8.00310	7.83970	8.93500	6.65410	6.91940	7.83970	8.25220	8.43680	8.63780
	самки	молодые	0.49180	0.48046		7.49410	7.76140	9.73870	8.18590	5.92400	7.34570	6.85470	9.52910	8.81220
		взрослые	0.45330	0.50214	0.42625		7.89010	7.66310	8.64910	6.31540	7.02490	7.66310	8.09130	8.78160
Архангельская обл.	самцы	молодые	0.55497	0.50234	0.44959	0.47744		8.78810	7.78870	6.45380	8.24860	7.54210	9.56960	8.53990
		взрослые	0.48415	0.5381	0.53472	0.43784	0.51144		8.43740	6.97210	7.92340	8.16890	9.45030	8.97540
	самки	молодые	0.44120	0.41087	0.45921	0.5057	0.46417	0.47541		7.86470	6.94290	8.73630	7.77730	8.37780
		взрослые	0.42016	0.39695	0.3121	0.3451	0.3587	0.36875	0.42429		6.97580	10.03330	8.11790	6.76890
О-в Беринга	самцы	молодые	0.61415	0.50234	0.44841	0.44948	0.53925	0.48612	0.43701	0.40714		7.36880	8.51720	8.89910
		взрослые	0.43592	0.47526	0.36233	0.43784	0.42073	0.43349	0.47295	0.51242	0.43181		7.83480	8.65090
	самки	молодые	0.56133	0.52109	0.53468	0.47321	0.57046	0.53261	0.4483	0.43805	0.53625	0.42424		9.74370
		взрослые	0.60243	0.53444	0.4952	0.51441	0.50992	0.50661	0.48368	0.36576	0.5613	0.46909	0.56268	

Примечание. Ниже диагонали – коэффициенты кофенетической корреляции ( $R_{CORH}$ ), выше диагонали – значения  $t$ -критерия (тест Мантеля)

**Таблица 3.** Коэффициенты детерминации ( $R^2$ ) корреляционных матриц для разных групп черепов песка

Группа	Самцы	Самки
Чукотка		
Молодые	0.262	0.117
Взрослые	0.179	0.115
Архангельская обл.		
Молодые	0.209	0.121
Взрослые	0.118	0.120
О-в Беринга		
Молодые	0.235	0.143
Взрослые	0.104	0.176

На ГК-1 приходится 24%, на ГК-2 – 13% общей дисперсии. В ГК-1 с наибольшими весами входят некоторые корреляции поперечных промеров 1-го верхнего коренного (DM10-11) и длины 2-го нижнего коренного (VM8). В ГК-2 с наибольшими весами входят некоторые корреляции длины 2-го верхнего коренного (DM15).

### Структура корреляций

В данном разделе мы рассматриваем межпризнаковые корреляции, вычисленные в обобщенной выборке черепов сеголеток. На первом этапе проводится анализ всех четырех зубных рядов: это позволяет оценить соотношение степени скоррелированности зубов, относящихся к одному и к разным зубным рядам как в верхней и нижней, так и в правой и левой челюстях. На втором этапе исследуются корреляции верхних и нижних зубов одной стороны черепа. Наконец, на завершающем этапе более детально рассмотрена корреляционная структура верхнего и нижнего зубных рядов в отдельности.

При анализе всех зубных рядов (рис. 2) поддержки кластеров снижаются от концевых ветвей и их ближайших объединений к высшим уровням дендрограммы. В первых случаях они могут достигать 90–100%, свидетельствуя о высокой устойчивости межпризнаковых связей. Во вторых случаях они могут не превышать 10%, что говорит о неустойчивости выделяемых здесь плеяд вследствие слабости связывающих их межзубных корреляций. Правда, есть одно исключение: длина 2-го верхнего моляра (DM15) с очень высокой поддержкой занимает наиболее обособленное положение, что указывает на существенную автономность этого параметра.

При анализе концевых кластеров указанной дендрограммы отчетливо видны две основные тенденции группирования зубных промеров на низших уровнях. Одна из них заключается в том,

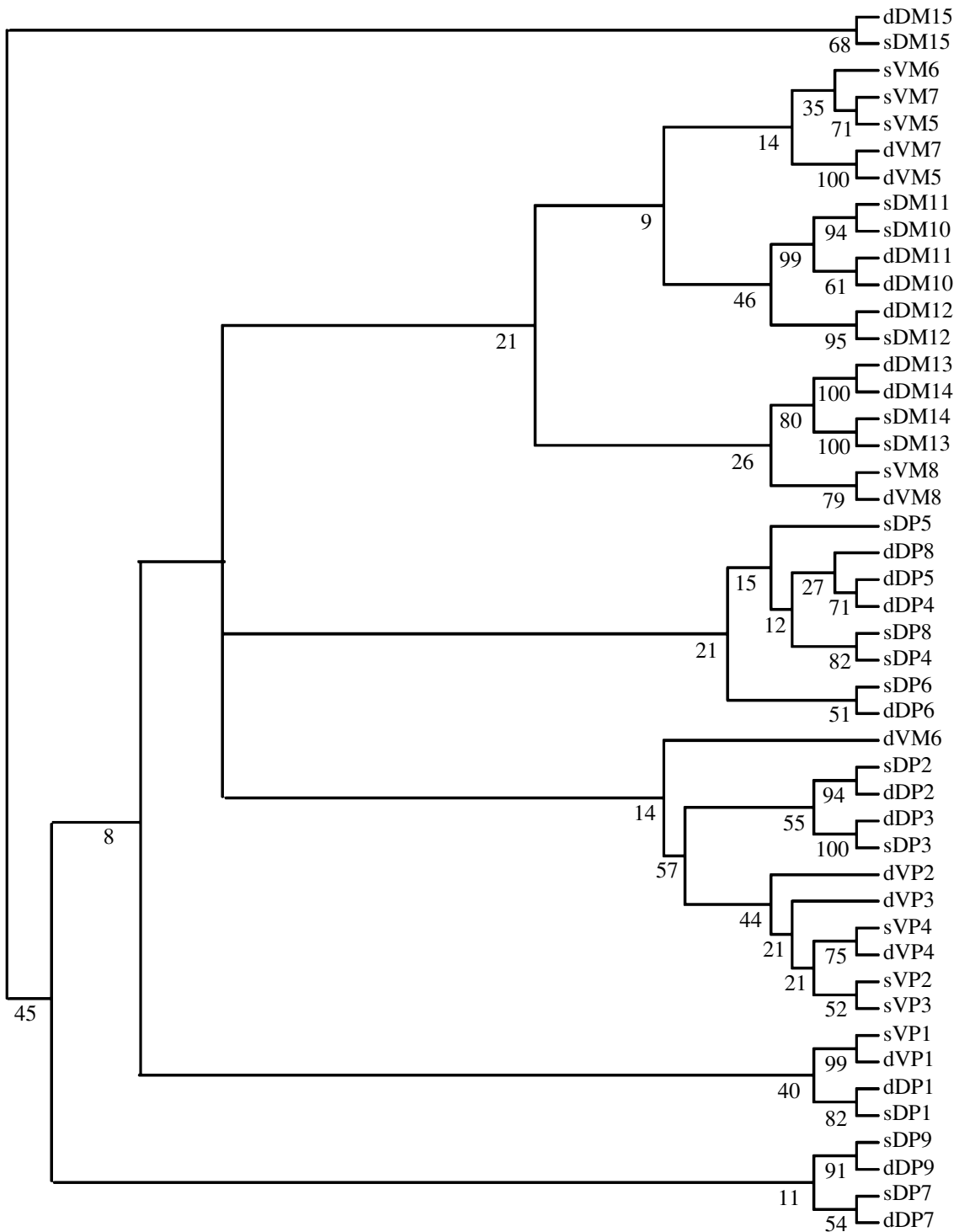
что попарно объединяются “по симметрии” (правые и левые) одноименные промеры; другая соответствует объединению “по соседству” промеров одного зубного ряда – либо смежных простых зубов, либо элементов одного сложного зуба. Образующие такими промерами кластеры имеют наиболее высокую поддержку – не ниже 60%, обычно не ниже 90% (в виде исключения около 50%).

Сильные “билатеральные” связи формируют промеры, относящиеся либо к продольным измерениям моляров (DM12, DM15, VM8), либо к “малым” премолярам, особенно верхним (DP1, DP2, DP3, VP1, VP4), сюда же относится один из промеров верхнего хищнического зуба (DP6). В пары “по смежности” чаще объединяются признаки, относящиеся к одному зубу, на котором снято несколько промеров, – к 1-му (DM10–DM11) и 2-му (DM13–DM14) верхним молярам, 1-му нижнему моляру (DVP5–DVP7), 4-му верхнему премоляру (DP4, DP5, DP8). Впрочем, два последних зуба не слишком показательны, поскольку в обоих случаях соответствующие признаки связаны “размерным фактором” (см. схему промеров на рис. 1). Сильно скоррелированную смежную пару образуют измерения длины соседних нижних премоляров (VP2, VP3).

Нередко отмечается наложение этих двух тенденций, причем оно может быть двоякого рода. Так, поперечные измерения верхних моляров (DM10-11, DM13-14) объединяются сначала “по смежности”, затем – “билатерально”. Противоположная или довольно сложная смешанная картина наблюдается в случае верхнего хищнического зуба (DP4, DP5, DP7-9).

На более высоком уровне иерархии дендрограммы отмечается еще одна тенденция – объединение признаков “по вертикали”, когда в одну плеяду собираются одноименные промеры зубов верхнего и нижнего зубных рядов. В одних случаях поддержка получаемых плеяд остается довольно высокой (более 50%), в других не превышает 25%. Соответственно, топология дендрограммы с учетом поддержки кластеров позволяет выделить на этом уровне следующие корреляционные плеяды признаков. Одна из них включает почти все промеры верхних и нижних моляров (исключая продольный промер верхнего M2), другая – промеры верхних и нижних 2-х и 3-х премоляров; еще одна, весьма обособленная плеяда объединяет промеры верхних и нижних 1-х премоляров.

Следует отметить, что признаки верхнего хищнического зуба четко разделены на несколько обособленных плеяд. Одну из них составляют промеры DP4, DP5, DP6, DP8 со смешанной структурой связей “по смежности” и “билатеральные”. В другую входят промеры DP7 и DP9; moreover,

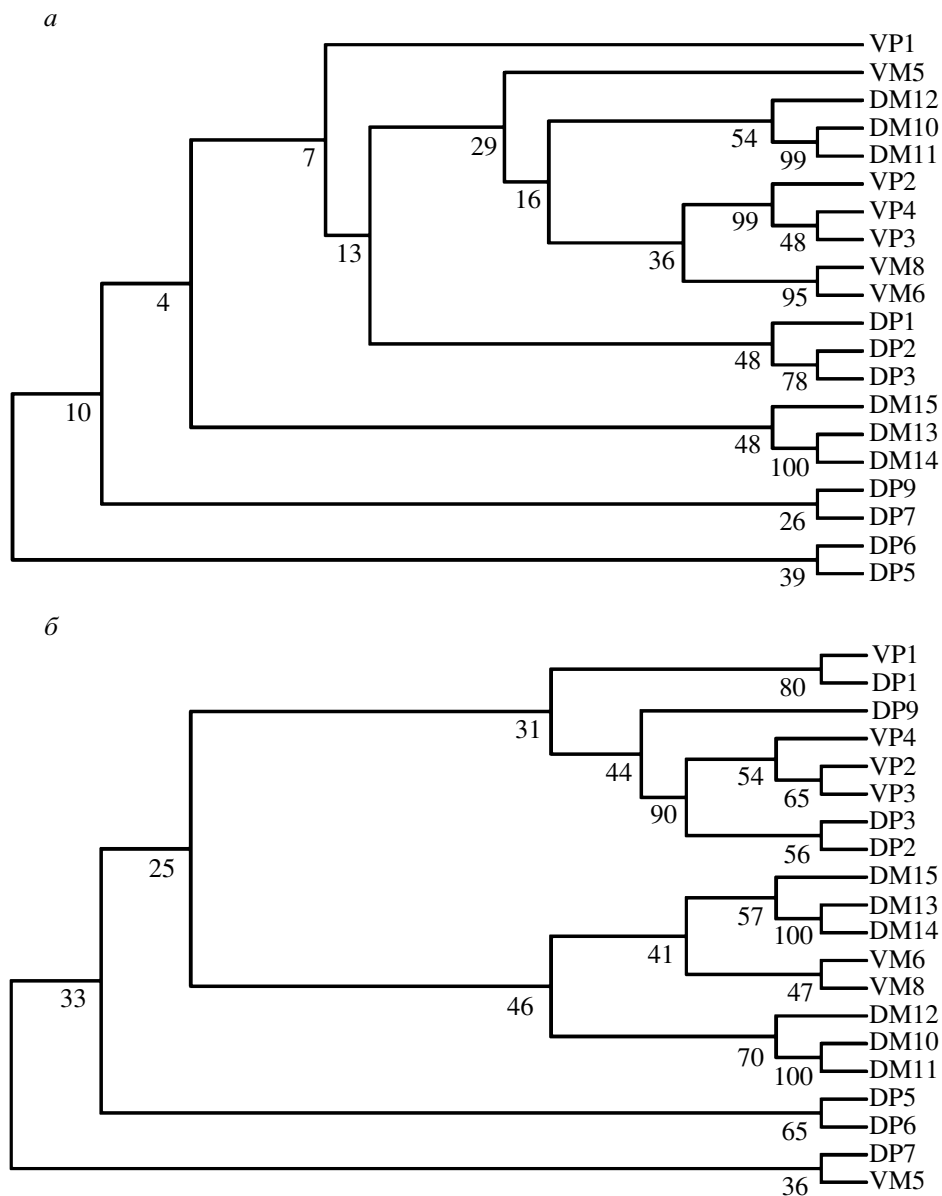


**Рис. 2.** Дендрограмма для всех зубных рядов на основе пирсоновых корреляций. Расшифровку обозначений признаков см. в тексте. Цифры на ветвях указывают поддержку кластеров (%) на 100 повторностях подвыборок (см. детали в тексте).

она имеет слабую поддержку. Все эти особенности будут рассмотрены подробнее при анализе корреляционной структуры верхнего зубного ряда.

На основе анализа зубов верхнего и нижнего рядов левой стороны черепа более детально ис-

следованы соотношения корреляций, группирующих промеры “по смежности” и “по вертикали”, когда исключены билатеральные связи (рис. 3). Рассматриваются пирсоновы и частные корреляции, во втором случае фиксируются промеры, ха-



**Рис. 3.** Дендрограмма для верхнего и нижнего левых зубных рядов на основе: *а* – пирсоновых корреляций, *б* – частных корреляций. Обозначения как на рис. 2.

рактически общую длину хищнических зубов (DP8 и VM7). Данный выбор обоснован тем, что показатели, характеризующие размеры черепа, не обнаружили существенной связи с промерами зубов (см. выше).

При анализе структуры пирсоновых корреляций (рис. 3а) общая структура связей складывается из следующих основных “блоков” промеров зубов. Один из них включает почти все зубы нижнего ряда, исключая 1-й премоляр. Отдельные блоки составляют: “малые” верхние премоляры; промеры каждого из верхних 1-го и 2-го моляров, причем первый из них составляет общую корреляционную

плеяду с нижними зубами; самостоятельные плеяды сформированы двумя парами промеров верхнего хищнического зуба (DP7–DP9 и DP5–DP6).

Структура частных корреляций заметно иная (рис. 3б), хотя сохраняются некоторые важные “блоки” – например, корреляционные плеяды промеров 1-го и 2-го верхних моляров. Принципиальное отличие от предыдущей структуры состоит в усилении “вертикальных” связей: все промеры “малых” премоляров верхнего и нижнего рядов составляют единую корреляционную плеяду, в которую входит также поперечный промер



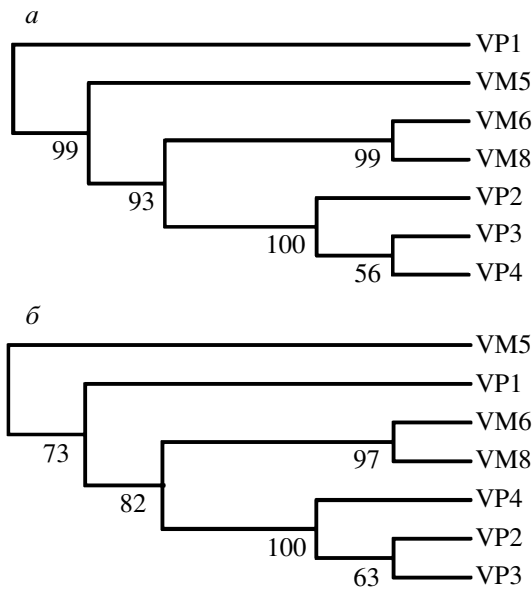


Рис. 4. Дендрограммы для нижнего зубного ряда на основе: *а* – пирсоновых корреляций, *б* – частных корреляций. Обозначения как на рис. 2.

4-го верхнего премоляра (DP9), ближайший к 3-му премоляру. Промеры нижних моляров при такой оценке корреляций входят в существенно разные плеяды: VM5 группируется с DP7; VM6 и VM8 группируются со всеми промерами верхних моляров DM10-15.

Корреляционная структура нижнего ряда довольно проста и отчетлива, с хорошими поддержками всех кластеров дендрограммы, практически не зависит от способа оценки корреляций (рис. 4). Наиболее “автономен” 1-й предкоренной (VP1); слабо скоррелирована с прочими промерами зубов и длина переднего отдела 1-го коренного (VM5). Его задний отдел (талонид, VM6) образует единую корреляционную плеяду с длиной 2-го коренного (VM8). 2-й–4-й премоляры также образуют единую плеяду.

Корреляционная структура верхнего ряда заметно сложнее, причем пирсоновы и частные корреляции, как и в предыдущем случае, показывают сходную картину (рис. 5). На дендрограммах, имеющих хорошую поддержку большинства кластеров, достаточно надежно выделяются плеяды промеров моляров и “малых” премоляров (включая промер 4-го премоляра DP9), а также кластер из двух промеров хищнического зуба (DP5–6). В зависимости от способа оценки корреляций варьирует положение длины режущей части хищнического зуба: промер DP7 либо входит в “премолярную плеяду”, либо занимает обособленное положение.

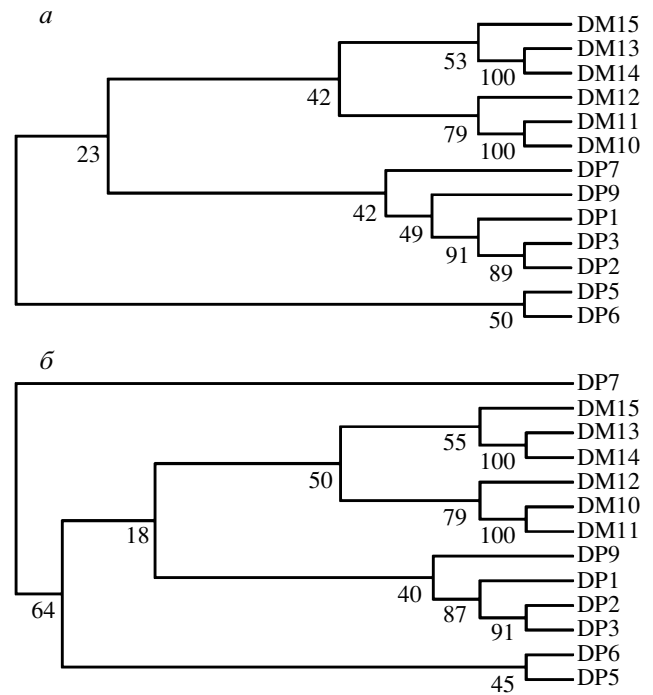


Рис. 5. Дендрограммы для верхнего зубного ряда на основе: *а* – пирсоновых корреляций, *б* – частных корреляций. Обозначения как на рис. 2.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На основании результатов, полученных разными способами оценки разнообразия межзубных корреляций, можно заключить, что корреляционная структура зубных рядов песца на исследованной части ареала довольно устойчива. Об этом свидетельствует незначительная доля коэффициентов корреляции, для которых показана статистически значимая разнородность, статистически высоко значимое сходство выборок по структуре корреляционной матрицы, а также результаты анализа компонент дисперсии, согласно которым больше половины разнообразия корреляций составляет неопределенная изменчивость.

Судя по результатам анализа компонент дисперсии, среди биологических факторов, с которыми связана изменчивость межзубных корреляций, преобладает половой, на географические различия приходится наименьшая доля разнообразия. Таким образом, полученные (впрочем, весьма ограниченные) данные позволяют предполагать отсутствие специфичности географических популяций песца в отношении корреляционной структуры зубных рядов.

Следует отметить, что ранее для корреляций признаков черепа некоторых млекопитающих показана значительная географическая изменчивость (Россолимо, Павлинов, 1976). Как видно, этот результат отличается от полученного нами

на зубах песка. Целесообразно это несоответствие проверить на более широком сравнительном материале по разным видам: такого рода данные послужат основой для обсуждения степени внутривидовой устойчивости корреляционных связей разных морфологических структур.

При анализе отдельных коэффициентов корреляций наиболее разнородными оказываются некоторые связи зубов премолярного ряда, при совокупном анализе корреляционных матриц наибольший вклад в общее разнообразие вносят связи между зубами молярного ряда. На основании этих данных можно заключить, что различия между географическими, половыми и возрастными выборками в основном обусловлены изменчивостью корреляционных связей моляров, тогда как изменчивость премоляров скорее носит незакономерный характер.

Из возрастных различий следует отметить более высокий общий уровень скоррелированности щечных зубов в выборке молодых особей, особенно у самцов. По-видимому, возрастное стирание зубов снижает их исходную скоррелированность, складывающуюся при формировании постоянной генерации зубной системы в раннем постнатальном периоде развития. На этом основании при изучении деталей корреляционной структуры зубных рядов желательнее анализировать экземпляры с минимально стертными зубами. Отсутствие выраженных различий между группами черепов по структуре и силе корреляций позволяет объединить всех молодых особей в единую выборку без различий географии и пола. Это существенно увеличивает объем общей выборки, повышая надежность суждений о структуре межзубных корреляций.

Полученные нами результаты можно рассматривать как свидетельство не очень сильной интегрированности зубных рядов у песка. Это показывают как относительно низкие значения суммарных коэффициентов детерминации для корреляционных матриц, так и результаты применения метода главных компонент (ГК) ко всей их совокупности. В частности, низкие значения долей дисперсии, приходящихся на первые ГК, позволяют утверждать, что в изменчивости зубной системы песка отсутствуют какие-либо четкие тенденции, обусловленные небольшим числом взаимосвязанных межзубных корреляций. Иными словами, эта изменчивость в целом слабо “структурирована”. Примечательно, что в целом уровень интеграции зубов нижнего ряда несколько выше, чем верхнего, о чем свидетельствуют различия в уровне коэффициентов детерминации.

Из трех типов связей между отдельными зубами и их элементами – “по смежности”, “билате-

ральных” и “вертикальных” – первые два самые сильные. При этом среди промеров моляров преобладают связи “по смежности”, среди промеров премоляров – “билатеральные”. В пределах каждого из зубных рядов связи “по смежности” достаточно отчетливо выделяют две основные корреляционные плеяды – премоляров (в верхнем зубном ряду – без P4) и моляров, что ранее уже отмечалось (Gingerich, Winkler, 1979; Cochard, 1980; Dayan et al., 2002). Связи между зубами верхних и нижних рядов заметно ниже и к тому же сильно зависят от способа их оценки (см. далее); при этом они сильнее в пределах каждой из групп зубов, чем между группами, что позволяет подчеркнуть интегрированность последних.

Последнее верно, прежде всего, в отношении премоляров: в нижнем ряду неизменно выделяется плеяда, включающая P2–4, в верхнем – плеяда из P1–3. Молярная группа в верхнем зубном ряду выделяется наиболее четко частными корреляциями, тогда как пирсоновы корреляции позволяют идентифицировать лишь плеяды каждого из моляров в отдельности. В нижнем ряду молярная группа как единое целое фактически не выделяется, распадаясь на две плеяды. Корреляционная структура хищнических зубов довольно сложна, в некоторых отношениях они не представляют собой единого “корреляционного целого”. Анализ их корреляций представляет особый интерес и дан ниже.

“Вертикальные” связи между верхним и нижним зубными рядами выглядят по-разному в системах пирсоновых и частных корреляций. Первый подход показывает, что в нижнем зубном ряду связи “по смежности” преобладают над “вертикальными”, тогда как в верхнем ряду соотношение, по-видимому, обратное. Во втором случае выявляется иная корреляционная структура: связи “вертикальные” и “по смежности” оказываются почти равноценными. Во всяком случае, измерения верхних и нижних премоляров (включая P1) образуют единую смешанную плеяду, из моляров верхний M1 теснее скоррелирован с нижним “талонидным” блоком, чем с верхним M2. Еще одна плеяда включает два промера (DP7, VM5), описывающие длину режущих гребней верхнего и нижнего хищнических зубов.

С точки зрения концепции уровней интеграции (Gould, Garwood, 1969) и концепции морфогенетических полей (Van Valen, 1965) изложенные выше материалы могут быть обобщены следующим образом.

Прежде всего, “фактор размерности”, обычно относимый к наиболее высокому уровню интеграции, в который могут быть вовлечены линейные характеристики зубной системы (Gould, Gar-

wood, 1969), в нашем случае не столь важен. Об этом говорит прежде всего отсутствие значимых корреляций размеров черепа с большинством промеров зубов, что показано ранее в других исследованиях (Gingerich, Winkler, 1979; Dayan et al., 2002; Meiri et al., 2005). Кроме того, в нашем случае в пользу этого косвенно свидетельствует минимальный вклад географического фактора в изменчивость корреляционной структуры зубной системы песца. Этот довод мы считаем уместным в связи с тем, что основные различия между островными и материковыми формами песца приходятся именно на указанный фактор (Загребельный, Пузаченко, 2006). Следует, впрочем, заметить, что масштаб размерных различий и в нашем случае, и в исследовании Гингрича и Винклера весьма невелик; на более широком диапазоне размерной изменчивости, возможно, действуют иные статистические закономерности (Gould, 1975; Creighton, 1980). Поэтому было бы интересно исследовать их у близких форм псовых, существенно различающихся размерами тела, черепа и, соответственно, зубов.

Из трех рассмотренных нами аспектов межзубных корреляций – “по смежности”, “вертикальных” и “билатеральных” – подавляющее большинство авторов внимание уделяет первым двум. Подразумевается, что связь между билатеральными структурами с очевидностью должна быть высокой в силу действия эпигенетических механизмов, поэтому чаще такого рода структуры рассматриваются в работах по флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1987). Между тем полученные нами данные по зубной системе песца показывают, что такой подход едва ли оправдан: при анализе корреляционной структуры зубной системы связи между правыми и левыми рядами следует рассматривать наравне с другими.

Так, выше было показано, что связи “по смежности” по своей силе вполне сопоставимы с “билатеральными”, при этом у одних зубов доминируют первые, у других – вторые. “Билатеральные” связи более четко выражены и преобладают над связями “по смежности” у верхних премоляров и продольных измерений верхних моляров. Обратное соотношение характерно главным образом для поперечных измерений верхних моляров. Из этого видно, что доминирование “билатеральных” связей не является обязательным правилом: оно проявляется часто на продольных измерениях простых зубов (“малых” премоляров, исключая нижние) и не выполняется на более сложных зубах, где силен эффект связей “по смежности”.

Корреляции “по смежности”, охватывающие соседние элементы зубного ряда, служат излюбленным объектом спекуляций в исследованиях по зубной системе млекопитающих. Именно они лежат в основе “правила ближайшего соседа”, упо-

мянутого в вводном разделе настоящей статьи. Полученные нами данные отчасти подтверждают это правило, но лишь на “макроуровне”: его действие выражается в подразделенности верхнего и отчасти нижнего зубных рядов на премолярную и молярную группы. Впрочем, эта закономерность проявляется только в системе частных корреляций (рис. 3б); при совместном анализе структуры верхнего и нижнего зубных рядов на основе пирсоновых корреляций верхняя молярная группа как целое отсутствует (рис. 3а). Как видно, при таком рассмотрении, когда присутствует “размерный фактор”, у промеров моляров “вертикальные” связи оказываются сильнее таковых “по смежности”.

С учетом этих последних связей особого внимания заслуживают “внутренние” корреляции между промерами сложных зубов. Они показывают, что прямое приложение названного правила к таким зубам едва ли корректно.

В случае верхних моляров оказывается, что поперечные промеры этих зубов существенно сильнее связаны между собой, чем с продольными. Слабая скоррелированность продольных и поперечных промеров одного зуба отмечалась неоднократно (Olson, Miller, 1958; Van Valen, 1962; Wallace, 1968; Gould, Garwood, 1969), так что в этом отношении верхние моляры песца не составляют исключения. Мы можем лишь добавить, что у промеров длин связи “по смежности” слабее “билатеральных”, а при исключении последних каждый из названных зубов ведет себя как “корреляционное целое”. Этого нельзя сказать о хищнических зубах, которые, несмотря на анатомическую монолитность, состоят из мало скоррелированных между собой частей, т.е. с точки зрения корреляционной структуры зубных рядов не представляют собой единого целого. Ранее этот факт не отмечался, поскольку исследователи характеризовали соответствующие зубы только через общие промеры длины и ширины; поэтому он заслуживает более подробного рассмотрения.

Корреляционная структура нижнего хищнического зуба выглядит следующим образом. Он характеризуется двумя промерами – длиной режущей части (тригонида, VM5) и длиной давящей части (талонида, VM6). В корреляционной структуре нижнего зубного ряда первый промер либо занимает автономное положение, либо (реже) входит в премолярную группу. Второй промер неизменно наиболее тесно скоррелирован с длиной 2-го моляра (VM8). Таким образом, в отношении рассматриваемого зуба “правило ближайшего соседа” проявляет себя весьма своеобразно: два промера одного зуба мало скоррелированы между собой, но один из них тесно связан с промером другого зуба, расположенного рядом (признаки VM6–VM8).

Верхний хищнический зуб (P4) представлен четырьмя промерами, три из которых (DP5, DP6, DP9) описывают его передний отдел, четвертый (DP7) – задний режущий гребень. Передний поперечник этого зуба (DP9) неизменно входит в одну корреляционную группу с “малыми” премолярами (очевидная связь “по смежности”); промер DP7 также тяготеет к ней. Корреляции двух продольных промеров переднего “треугольника” (DP5, DP6) на дендрограммах неизменно выделяются в обособленный кластер (правда, с невысокой бутстреп-поддержкой), что свидетельствует о сопряженности их варьирования и слабой связи с двумя другими промерами этого зуба.

Рассмотрение промеров хищнических зубов в контексте “вертикальных” связей позволяет обнаружить еще один важный аспект корреляционной структуры зубной системы песца. В системе частных корреляций, когда исключено влияние размеров зубов на их связи, выделяются две важные корреляционные плеяды: одну из них составляют режущие части верхнего и нижнего хищнических зубов (VM5 и DP7), другую – нижний “талонидный комплекс” и верхние моляры (VM6–8 и DM10–15). В обоих случаях очевидна функциональная подоплека этих связей: каждую из плеяд составляют окклюдирующие структуры, имеющие ключевое значение при механической обработке пищи в ротовой полости.

Из всего предыдущего видно, что корреляционная структура зубной системы песца имеет довольно сложный характер. В ней в разной степени присутствуют все три взаимодействующих типа связей – “билатеральные”, “по смежности” и “вертикальные”. Применение к ним каких-либо простых правил не дает общего удовлетворительного объяснения. Это, очевидно, означает, что они формируются разными механизмами, по-разному проявляющимися не только в разных частях зубных рядов, но и на отдельных зубах.

Поскольку рассмотренные корреляции нельзя, строго говоря, считать эргонтическими, складывающимися в результате механического (прямого или опосредованного) взаимодействия между зубами, в формировании их структуры ключевая роль, как нам представляется, принадлежит эпигенетическим механизмам (в широком смысле) (Jernvall, Jung, 2000). Эти последние включают целый комплекс причин соответствия между зубами – “топографические” (корреляции малых премоляров одного зубного ряда) и функциональные (корреляции “тригонидного комплекса” и верхних моляров, режущих частей верхнего и нижнего хищнических зубов). Корреляции “по вертикали” между не-окклюдирующими премолярами, не поддающиеся прямой функциональной интерпретации (Gingerich, Winkler, 1979; Pengilly, 1984), а также “билатеральные”, можно полагать, обес-

печиваются именно этими механизмами. Они же, по-видимому, разделяют сложные зубы на отдельные корреляционные плеяды, делая их в известном смысле “разнородными целыми”, если к тому есть функциональные основания.

Сложность корреляций между элементами зубного ряда, в частности, проявляется в том, что никакой единственный метод их выявления и представления не дает исчерпывающей картины. Как было показано выше, разные методы дают разную оценку корреляционной структуры, выявляя разные ее аспекты в зависимости от разрешающих возможностей самого метода. Данное обстоятельство ни в коем случае не должно обескураживать исследователей и побуждать их к поискам некоего “самого правильного” метода – таковой вряд ли существует. Скорее, необходимо уметь пользоваться разными методами, корректно применяя их и интерпретируя полученные результаты.

Важной частью алгоритма исследования корреляций должен быть, как нам представляется, метод обоснования “достоверности” выявляемых корреляционных плеяд. Ранее этот вопрос не ставился: обсуждались лишь способы оценки значимости различий между отдельными корреляциями или разнородности корреляционной матрицы, но не ее структуры. Для выявления последней нередко используют методы корреляционных полей или плеяд в разных версиях (Olson, Miller, 1958; Терентьев, 1959; Kurten, 1967; Gould, Garwood, 1969), но они не дают вероятностных оценок структуры корреляционных связей.

Очевидно, что коль скоро разные способы выявления корреляций показывают несовпадающие результаты, при прочих равных наибольшего внимания заслуживают те межпризнаковые связи, которые устойчивы относительно разных методов анализа. Таковыми, как правило, являются наиболее сильные корреляции, реже корреляции среднего уровня; слабые корреляции наименее устойчивы в указанном здесь смысле, хотя имеют свои исключения. В этом же направлении обычно снижается и уровень надежности суждений о корреляционной структуре, а тем самым – и осмысленности ее обсуждения. Следовательно, при обсуждении уровней интеграции морфологических систем необходимо исследовать не только сами корреляции, но и их “статистическую устойчивость”. В нашем исследовании мы применили для этого процедуру взятия подвыборок (subsampling) (Hartland et al., 1998), которая позволяет ввести количественную оценку надежности распознавания корреляционных плеяд, а тем самым – и всей корреляционной структуры.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.С. Лебедеву, Н.С. Ростовской и А.Т. Терехину за обсуждение изложенных выше материалов.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (06-04-49134-а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Долгов В.А., Россолимо О.Л., 1966. Возрастные изменения некоторых особенностей строения черепа и бакулума хищных млекопитающих и методика определения возраста на примере песца (*Alopex lagopus* L.) // Зоол. журн. Т. 45. Вып. 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. Гос. природный заповедник "Командорский", МГУ. 28 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. Вып. 8. С. 1007–1023.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). М.: Наука. 213 с.
- Митропольский А.К., 1971. Техника статистических вычислений. М.: Наука. 576 с.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., 1976. Географическая изменчивость коррелятивных связей признаков черепа у млекопитающих // Бюл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол. Т. 81. Вып. 6. С. 16–31. – 1977. К методике сравнительного изучения географической изменчивости млекопитающих. Корреляционный анализ сходства географической изменчивости признаков и видов // Зоол. журн. Т. 56. Вып. 3. С. 450–458.
- Ростова Н.С., 1999. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) // Бот. журн. Т. 84. Вып. 11. С. 50–66. – 2002. Корреляции: структура и изменчивость // Труды С.-П. об-ва естествоисп. Т. 94. Сер. 1. 306 с.
- Терентьев П.В., 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та Вып. 9. С. 137–141.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т. 23. Вып. 4. С. 156–169.
- Cochard L.R., 1980. Patterns of size variation and correlation in the dentition of the red colobus monkey (*Colobus badius*) // Amer. J. phys. anthrop. V. 54. № 1. P. 139–146.
- Creighton G.K., 1980. Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals // J. Zoology. V. 191. № 3. P. 435–443.
- Dayan T., Wool D., Simberloff D., 2002. Variation and covariation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals // Paleobiology. V. 28. № 4. P. 508–526.
- Gingerich P.D., 1974. Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species // J. Paleontology. V. 48. № 5. P. 895–903.
- Gingerich P.D., Winkler D.A., 1979. Patterns of variation and correlation in the dentition of the red fox, *Vulpes vulpes* // J. Mammalogy. V. 60. № 4. P. 691–704.
- Gould S.J., 1975. On the scaling of tooth size on mammals // Amer. Zool. V. 15. № 2. P. 315–362.
- Gould S.J., Garwood R.A., 1969. Levels of integration in mammalian dentitions: an analysis of correlations in *Nesophontes micrus* (Insectivora) and *Oryzomys couesi* (Rodentia) // Evolution. V. 23. № 2. P. 276–300.
- Hartland E.L., Robins-Browne R.M., Sherman M., 1998. Efficiency and robustness in subsampling for dependent data // J. Stat. Plan. Infer. V. 75. № 1. P. 133–146.
- Jain A.K., Moreau J.V., 1987. The bootstrap approach to clustering // Pattern recognition: theory and applications. Bonn: Springer-Verlag. P. 63–71.
- Jernvall J., Jung H.-S., 2000. Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters // Yearbook phys. anthrop. V. 43. P. 171–190.
- Kurten B., 1953. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal population // Acta zool. fennica. V. 76. № 1. P. 1–122. – 1967. Some quantitative approaches to dental microevolution // J. Dental res. V. 46. № 5. P. 817–828.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D., 2005. Variability and correlations in carnivore crania and dentition // Funct. ecol. V. 19. № 2. P. 337–343.
- Olson E.C., Miller R.L., 1958. Morphological Integration. Chicago. 318 p.
- Pengilly D., 1984. Developmental versus functional explanations for patterns of variability and correlation in the dentitions of foxes // J. Mammalogy. V. 65. № 1. P. 34–43.
- Rohlf F.J., 1996. TPSdig. Version 1.11. N.Y.: State University at Stony Brook (program).
- Smouse P.E., Long J.C., Sokal R.R., 1986. Multiple regression and correlation extension of the Mantel test of matrix correspondence // Syst. Zool. V. 35. № 4. P. 627–632.
- Straney D.O., 1978. Variance partitioning and nongeographic variation // J. Mammalogy. V. 59. № 1. P. 1–11.
- Szuma E., 2000. Variation and correlation patterns in the dentition of the red fox from Poland // Ann. Zool. Fennici. V. 37. P. 113–127.
- Van Valen L., 1962. Growth fields in the dentition of *Peromyscus* // Evolution. V. 16. № 2. P. 272–277. – 1965. The study of morphological integration // Evolution. V. 19. № 3. P. 347–349.
- Wallace J.T., 1968. Analysis of dental variation in wild-caught California house mice // Amer. Midl. Natur. V. 80. № 2. P. 360–380.

## CORRELATION STRUCTURE OF CHEEK TEETH IN THE POLAR FOX (*ALOPEX LAGOPUS*, CANIDAE)

I. Ya. Pavlinov, O. G. Nanova, A. A. Lisovskii

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia

e-mail: igor\_pavlinov@zmmu.msu.ru

The structure and variation of cheek teeth in the polar fox, *Alopex lagopus*, was analyzed on the basis of a sampling of 234 skulls, including two land and one island populations and using chi-square and Lilljefors criterion, and the variance analysis. The correlation matrices were compared by the Mantel test, and the entire set of correlation coefficients was analyzed using the principal component analysis. The cluster analysis was applied to reveal and represent a correlation pattern; the stability of correlation pleiads recognized by this analysis was assessed using a random subsampling procedures. The size of skull was shown not to affect the interdental structure. Nearly 37% of its total diversity is explained by the factors taken for the consideration; 8.9% is explained by the geographical factor, 17.1 and 10.6% of the total diversity fall on the age and sex differences, respectively. The integration of the tooththrows (especially of the upper one) in polar fox is rather weak. The correlation structure of teeth has several interacting levels. The correlation between the bilateral teeth (premolars and molars) and adjacent teeth (minute premolars) is the highest. Premolar and molar groups of the lower and upper tooththrows are united at the next integration level; these "vertical" correlations are weaker than the previous ones, and various methods reveal different (biologically interpretable) pleiads. The carnassials are weakly integrated, their traits being included into different correlation pleiads. An overall interdental correlation pattern is discussed from the standpoint of the concept of integration levels, and the significant role of epigenetic processes in the integration pattern of tooththrows is supposed. The results obtained make it clear that such kind of investigations should be based on a complex of methods that make it possible to analyze various aspects of morphological correlations.