

УДК 599.735.3

## ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ ВЕРХНИХ ЗУБНЫХ РЯДОВ ПЕСЦОВ (*ALOPEX LAGOPUS*, CANIDAE) ЕВРАЗИИ

© 2008 г. И. Я. Павлинов, О. Г. Нанова

Зоологический музей Московского государственного университета, Москва 125009, Россия

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

Поступила в редакцию 04.09.2006 г.

Исследованы различия между 5 выборками песцов Евразии по конфигурации верхнего ряда щечных зубов средствами геометрической морфометрии. Изменчивость зубного ряда в целом незначительна. Наибольший вклад в различия дают изменения положения 3-го и передней части 4-го предкоренных. Между разными отделами зубного ряда корреляция невысокая. Наиболее специфичны песцы с о-ва Медного; песцы с о-ва Беринга по морфометрическим характеристикам занимают промежуточное положение между ними и материковыми. Связь изменчивости конфигурации и размеров зубного ряда незначима.

В географической изменчивости песцов (*Alopes lagopus*) одна из наиболее примечательных черт – резко выраженная специфика двух островных популяций с Командорских о-вов, каждая из которых была выделена в самостоятельный подвид (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Гептнер и др., 1967). Недавние детальные краниометрические исследования (Загребельный, Пузаченко, 2006) подтвердили прежние данные, одновременно представив существенно новые сведения по структуре внутривидового разнообразия. В частности, было показано, что заметный вклад в отличия островных форм вносит строение зубной системы.

Такого рода исследования представляют значительный интерес для понимания влияния островной изоляции на формирование морфологического облика и характера изменчивости у крупных млекопитающих (Dayan, Simberloff, 1988).

В настоящей публикации представлены краткие сведения по изменчивости формы верхнего ряда зубов у материковых и островных форм песцов Евразии. Методическую основу исследования составила геометрическая морфометрия, позволяющая исследовать форму морфологических объектов, исключая влияние размеров (Павлинов, Микешина, 2002).

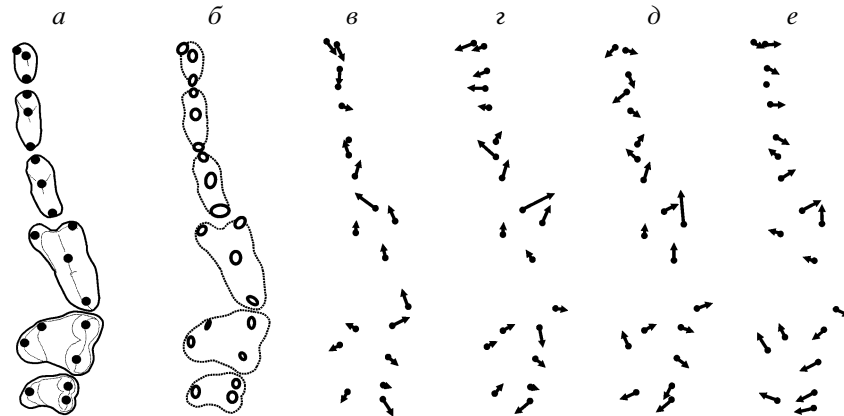
### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изменчивость щечных зубов у евразийских песцов исследована в следующих пяти выборках (в скобках число экземпляров): 1 – Архангельская обл. (12), 2 – Чукотка (9), 3 – о-в Диксон (10), 4 – о-в Беринга (14), 5 – о-в Медный (4). В выборки включены только сеголетки с минимально стертymi зубами; возраст определяли по степени застарения швов и стертости зубов; самцов и са-

мок рассматривали совместно. В тексте выборки 1–3 обозначаются как “материковые”, выборки 4 и 5 – как “командорские” (беринговская и медновская, соответственно).

Для расстановки меток черепа фотографировали снизу, располагая перед фотоаппаратом таким образом, чтобы плоскость твердого неба была параллельна фокальной плоскости объектива. На оцифрованных изображениях зубных рядов расставляли метки (рис. 1а) с помощью компьютерной программы TPSDig (Rohlf, 1996). Каждый череп фотографировали и каждое изображение размечали по три раза. В расчетах повторные разметки индивидуальных черепов использовали для: а) оценки ошибки измерений, которую трактовали в качестве показателя “шума” при анализе флуктуирующей асимметрии, и б) вычисления усредненной конфигурации зубного ряда для данного экземпляра (программа TPSrelw; Rohlf, 1998), которую включали во все дальнейшие сравнения. Левые зубные ряды размечали в их исходном изображении; правые зубные ряды размечали на зеркальном отображении, чтобы обеспечить их сравнимость с левыми. Для каждого экземпляра вычисляли центроидный размер с помощью программы TPSrelw.

Для демонстрации уровня и характера изменчивости каждой метки использовали программу GRF (Rohlf, Slice, 1990), вычисления проводили на объединенной выборке. Для сравнения выборок по всей совокупности меток использован метод тонких пластин, расчеты проводили с помощью программы TPSrelw при значении коэффициента шкалирования  $\alpha = 0$ . Для оценки связи изменчивости конфигурации зубного ряда с центроидным размером использованы программы TPSregr (Rohlf, 1998a) и TPSpls (Rohlf, 1998b). С помощью послед-



**Рис. 1.** Верхний левый ряд щечных зубов песка (вид снизу): *a* – размещение меток; *б* – дисперсия вокруг них на усредненной конфигурации; *в* – векторное представление трансформаций зубного ряда относительно центроида для материковых выборок; *г* – то же для о-ва Беринга; *д* – то же для о-ва Медного; *е* – то же при сравнении выборок с материка и Командорских о-вов.

ней программы исследована также сопряженность варьирования трех выделенных отделов зубного ряда – малых премоляров (1–3), хищнического зуба и моляров. Для оценки различий между выборками по усредненным конфигурациям использована прокрустовая дистанция (в программе TPSsplin; Rohlf, 1997). Для оценки этих же различий с учетом внутривыборочной дисперсии использован *F*-критерий Гудолла (в программе TPSsegr). Для дополнительной иллюстрации различий между выборками использован дискриминантный анализ (в программе Statistica, версия 6.0), в качестве количественных переменных формы использованы значения первых 10 относительных деформаций (вычислены в программе TPSrelw). Во всех этих сравнениях использованы только левые зубные ряды. Для сравнения различий между экземплярами по конфигурациям левых и правых зубных рядов использована программа NTSYS (Rohlf, 2000).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В качестве предварительного этапа мы исследовали структуру сходственных отношений по конфигурациям правого и левого зубных рядов на объединенной выборке. Для этого сравнили матрицы прокрустовых дистанций между экземплярами, вычисленными по правым и левым рядам: высокое значение *t*-критерия Мантеля (8.91) показывает хорошее соответствие распределений дистанций на двух матрицах ( $p = 1.00$ ). Это позволяет в дальнейших сравнениях использовать только левый зубной ряд.

Вклад отдельных элементов зубного ряда в его изменчивость оценивали с помощью нескольких методов, давших сходные результаты. Эллипсы, показывающие степень и направление отличий индивидуальных зубных рядов от усредненной (для

обобщенной выборки) конфигурации в каждой метке, мало различаются между собой (рис. 1б). При этом наибольший размах изменчивости, судя по размерам эллипсов, свойствен третьему и отчасти четвертому предкоренным. При вычислении относительных деформаций для этой же обобщенной выборки (метод тонких пластин) оказалось, что 75% объясненной дисперсии приходится на первые семь, 90% – на 13, 95% – на 17 из 36 выделенных деформаций (более полные данные не приведены ввиду их несущественности для нашего исследования). Дополнительную информацию о локализации изменений можно извлечь также из векторного представления относительных деформаций (рис. 1в–1е).

Взаимная корреляция трех выделенных отделов зубного ряда не очень велика. Канонический анализ показал, что наиболее тесная связь существует между малыми (1–3) и 4 премолярами (корреляция 0.63), несколько меньше – между молярами и малыми премолярами (0.61), самая слабая – между молярами и 4 премоляром (0.50). В первых двух сравнениях корреляции статистически значимы.

Множественный регрессионный анализ показал весьма слабую корреляцию между переменными формы и центроидными размерами экземпляров в обобщенной выборке: значение *F*-критерия Гудолла 1.39, уровень значимости  $p = 0.06$ . Канонический анализ подтвердил это: коэффициент корреляции между указанными переменными составляет 0.43.

Сравнение выборок проводили по усредненным конфигурациям и с учетом внутривыборочной дисперсии. В первом случае значения прокрустовой дистанции между центроидами выборок составляют 0.14–0.50 (таблица). При этом различия в пределах материка наименьшие (0.14–0.22),

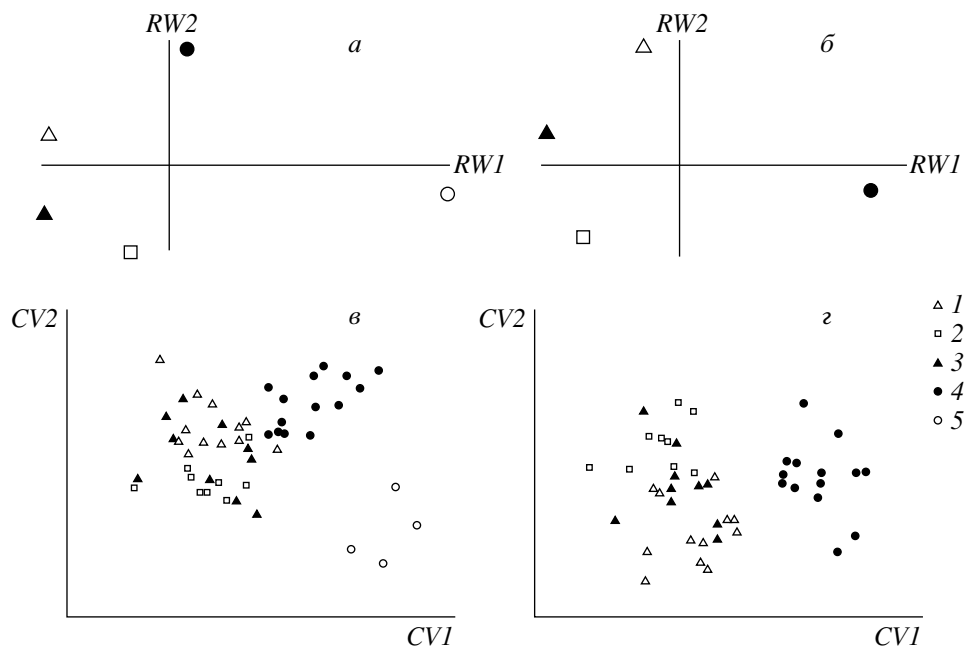
Значения прокрустовой дистанции между центроидами конфигураций верхних зубных рядов у евразийских песцов

Выборки	Архангельск	Чукотка	О-в Диксон	О-в Беринга
Чукотка	0.22			
О-в Диксон	0.14	0.17		
О-в Беринга	0.23	0.27	0.27	
О-в Медный	0.50	0.42	0.50	0.39

отличия материковых песцов от беринговских несколько выше (0.23–0.27), от медновских песцов – наибольшие (0.42–0.50); различия между командорскими выборками также весьма значительны (0.39). Эти данные наглядно иллюстрируют распределения выборок в пространстве первых двух относительных деформаций (рис. 2а, 2б) и первых двух канонических переменных (рис. 2в, 2г). Медновские песцы занимают наиболее обособленное положение; при их исключении беринговские песцы также оказываются достаточно специфичными относительно материковых: в пространстве канонических переменных соответствующие выборки не перекрываются. Из-за небольшого объема материала статистическая оценка различий невысокая: на всей совокупности выборок значения  $F$ -критерия Гудолла составляют 1.28 ( $p = 0.12$ ).

Более детальную картину характера различий между выборками дает векторное представление различий, получаемых при совмещении конфигураций зубных рядов (рис. 1в–1д). За основу взят подход, реализованный в программе TPSrelw. Это

позволяет не попарно сравнивать конфигурации, а исследовать общий тренд их изменений по градиенту относительных деформаций (в данном случае рассмотрена только первая деформация). Как видно из соотношения размеров и направлений векторов, в пределах материковых выборок (рис. 1в) основной тенденцией является некоторое продольное сжатие ряда премоляров (включая хищнический зуб) и расширение моляров. При характеристике песцов о-ва Беринга (рис. 1г) можно говорить о некотором “повороте” всего зубного ряда: премоляры смещаются наружу, моляры – внутрь. Наконец, песцы о-ва Медного (рис. 1д) отличаются тем, что у них молярный отдел зубного ряда как бы вращается вокруг своей вертикальной оси. Общими для всех сравниваемых форм можно считать следующие тенденции: а) наибольшие изменения связаны с дистальным отделом третьего предкоренного и б) смещение вперед как этого зуба, так и переднего отдела четвертого предкоренного.



**Рис. 2.** Распределение конфигураций зубных рядов в пространстве: а, б – первых двух относительных деформаций (RW1, RW2); в, г – первых двух канонических переменных (CV1, CV2). Выборки: 1 – Архангельская обл., 2 – Чукотка, 3 – о-в Диксон, 4 – о-в Беринга, 5 – о-в Медный.

Следует отметить, что на рис. 2а командорские и материковые выборки расположены по градиенту первой относительной деформации по разные стороны от начала осей. Это указывает на наличие специфических особенностей песцов на материке и островах, выявляемых при совмещении усредненных конфигураций, вычисленных для каждой из этих объединенных групп (рис. 1е). Основные различия состоят в том, что зубной ряд в средней части (стык 3 и 4 премоляров) смещается наружу, а в области моляров – внутрь; кроме того, несколько увеличивается хищнический зуб.

Изменчивость конфигурации зубных рядов у евразийского песца в целом невелика и слабо локализована. Это значит, что нельзя выделить какой-то особый отдел верхнего зубного ряда, с которым были бы преимущественно связаны различия между разными популяциями песца.

Невысокая корреляция между отделами зубного ряда свидетельствует о том, что дивергенция материковых и островных форм песца проявляется по-разному в разных отделах. Наиболее заметный вклад в различия дают изменения положения 3 и 4 предкоренных, а также коренных зубов.

Каждая из сравниваемых форм песца (материковая, беринговская и медновская) характеризуется специфическими закономерностями трансформации верхнего зубного ряда. Наиболее специфичны медновские песцы, тогда как беринговские более сходны с материковыми, чем с медновскими; это отчасти подтверждает ранее полученные данные по краниометрии (Загребельный, Пузаченко, 2006). Вместе с тем, имеются некоторые особенности, отличающие обе формы командорских песцов от материковых. Примечательно, что эти различия почти не связаны с размерными характеристиками.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Ф.Я. Держинскому, М.Е. Гольцману и С.В. Загребельному за помощь при выполнении работы.

Статья подготовлена при частичной поддержке РФФИ (06-04-49134-а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 2. М.: Высшая школа. 1004 с.
- Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю., 2006. Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringensis*, медновского *A. l. semenovi*, материкового *A. l. lagopus* подвидов (Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 8. С. 1007–1023.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М.–Л.: Главнаука. 776 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т. 23. Вып. 4. С. 156–169.
- Dayan T., Simberloff D., 1988. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations // Mammal Rev. V. 28. № 3. P. 99–124.
- Rohlf F.J., 1996. TPSdig. Version 1.11. N. Y.: State University at Stony Brook (program). – 1997. TPSspline: Thin-Plate Spline. Version 1.15. N. Y.: State University at Stony Brook (program). – 1998. TPSrelw: Relative warps. Version 1.18. N. Y.: State University at Stony Brook (program). – 1998a. TPSregr, version 1.23. N. Y.: State Univ. at Stony Brook (program). – 1998. TPSpls. Version 1.05. N. Y.: State University at Stony Brook (program). – 2000. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.1. Exeter Software (program).
- Rohlf F.J., Slice D., 1990. GRF: a program for generalized rotational fitting. N. Y.: State University at Stony Brook (program).

## GEOMETRIC MORPHOMETRY OF THE UPPER TOOTH ROW IN THE EURASIAN POLAR FOX (*ALOPEX LAGOPUS*, CANIDAE)

I. Ya. Pavlinov, O. G. Nanova

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia  
e-mail: igor\_pavlinov@zmmu.msu.ru

The differences in the check tooth row shape among 5 samples of the Eurasian polar fox, *Alopex lagopus*, were studied using geometric morphometry. The variation of the tooth row is not conspicuous, most differences being associated with the position of the 3<sup>rd</sup> and 4<sup>th</sup> premolars. The correlation between different parts of the tooth row is not high. Polar foxes from Mednyi Island are most specific, whereas those from Bering Island take an intermediate position between them and the mainland populations. The correlation between the shape and size of the check teeth row is insignificant.