

УДК 599.735.3

СТРУКТУРА МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА ТРЕХ ВИДОВ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (CARNIVORA)

© 2009 г. О. Г. Нанова¹, И. Я. Павлинов²

Зоологический музей МГУ, Москва 125009, Россия

e-mail: ¹nanova@mail.ru; ²igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

Поступила в редакцию 20.08.2008 г.

Рассмотрена структура морфологического разнообразия (МР) 14 краниометрических признаков у песца, лисицы и лесной куницы. Рассмотрены доли дисперсии и сонаправленность преобладающих трендов географической, возрастной и половой изменчивости. У куницы и лисицы МР более структурировано, чем у песца. Тренды возрастной и половой изменчивости у всех видов сонаправлены. У песца и лисицы тренды возрастной и половой изменчивости сонаправлены, у куницы они разнонаправлены. У лисицы тренды возрастной и географической изменчивости сонаправлены, у песца разнонаправлены. Общая интерпретация полученных результатов основывается на допущении, что соотношения между преобладающими трендами определяются соотношением “внутренних” (эпигенетических) и внешних факторов, влияющих на рост черепа.

Одним из важных аспектов биологического разнообразия, которому в последнее время уделяется все больше внимания, является морфологическое разнообразие (МР) (McGhee, 1991; Foote, 1997; Eble, 2000; Фалеев и др., 2003; Zelditch et al., 2004; Павлинов, 2008). Основными компонентами МР являются формы изменчивости, такие как индивидуальная, возрастная, половая и т.п. Соотношение между ними определяет структуру МР, изучение которой составляет одно из условий познания механизмов формирования разнообразия организмов.

Ключевой формализацией для рассмотрения МР служит концепция морфопространства (McGhee, 1991; Foote, 1997; Zelditch et al., 2004; Павлинов, 2008), которая в простейшем случае представляет собой частную интерпретацию общей концепции фенетического гиперпространства (Sneath, Sokal, 1973). При этом принимается, что свойства морфопространства изоморфны свойствам того фрагмента (аспекта) МР, которое исследуется на основе некоторого набора признаков. Эти последние задают оси морфопространства, его элементами (точками морфопространства) являются экземпляры с конкретными значениями признаков, его основными компонентами – исследуемые формы изменчивости, каждой из которых соответствуют особое подпространство.

Морфопространство и любое из его подпространств характеризуется скалярными и векторными характеристиками (Павлинов, 2008; Лисовский, Павлинов, 2008). Основной скалярной характеристикой является объем морфопространства/подпространства, отражающий диапазон исследуемых форм изменчивости. Одной из его оце-

нок служит приходящаяся на данную форму изменчивости доля общего разнообразия, соответствующего объему всего морфопространства. Векторная характеристика подпространства соответствует его ориентации в общем морфопространстве, отражает преобладающий тренд рассматриваемой формы изменчивости в последнем.

Следует подчеркнуть, что морфопространство является теоретическим конструктом, при описании которого никакие “физические” параметры, такие как реальное время или географическое пространство, во внимание не принимаются. В этом отношении оно аналогично понятию экологической ниши, с помощью которого описывают подразделенность пространства возможных состояний экологических факторов (Пианка, 1981). Поэтому все заключения о структуре морфологического разнообразия, полученные на основе данной выборки, действительны строго в рамках соответствующего ей морфопространства. Их экстраполяция на другие морфопространства (например, заданные другими признаками), равно как “проецирование” свойств морфопространств на другие, менее абстрактные пространства (например, заданные географическими координатами), требуют специальных дополнительных допущений, относящихся к области не столько описания, сколько объяснения морфологического разнообразия.

Изучение МР в таком “структурном” аспекте только начинается. В отличие от ранее проводимых исследований по изменчивости (например, Яблоков, 1966; Шварц, 1977), в настоящее время разрабатываются количественные методы, которые позволяют давать сопоставимую оценку ска-

лярных характеристик (например, долей в общем разнообразии) самых разных форм групповой изменчивости (Pavlinov et al., 1993; Foote, 1997; Zelditch et al., 2004; Павлинов и др., 2008). С другой стороны, разрабатываются мало известные ранее подходы, позволяющие давать векторную характеристику форм изменчивости (Блэкит, 1968; Лисовский, Павлинов, 2008). Это делает возможным налаживание планомерных исследований по структуре МР, направленных на выявление общих и специфических особенностей ее проявления у разных видов в зависимости от особенностей их биологии.

В рамках общего направления исследований по структуре МР особо привлекательным представляется изучение изменчивости размерных признаков. Причина в том, что для подавляющей их части одним из основных факторов, структурирующих МР, является рост как таковой. Он определяет основные свойства морфопространства, в том числе его структуру, т.е. соотношение между разными формами изменчивости таких признаков. Это позволяет формулировать биологически содержательные гипотезы об этих факторах и достаточно просто тестировать их (Павлинов и др., 2008).

В настоящей статье рассмотрена структура морфологического разнообразия признаков черепа трех видов хищных млекопитающих – песца (*Alopex lagopus*), лисицы (*Vulpes vulpes*), лесной куницы (*Martes martes*). Выбор видов обусловлен необходимостью сравнения таксонов, как сходных, так и различных по конфигурации черепа и проявлениям его изменчивости, а также возможностью получения выборок, достаточно репрезентативных для комплексного изучения изменчивости. В число основных задач входит оценка а) долей разных форм изменчивости в общем разнообразии и б) сопоставленности трендов этих форм изменчивости у названных видов. При этом мы будем рассматривать в сравнительном аспекте характеристики как разных форм изменчивости в пределах каждого вида, так и одних и тех же форм изменчивости у разных видов. Одновременно будет рассмотрен вопрос о соотношении двух способов – векторной и скалярной – оценки сопоставленности форм изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали следующие материалы по названным выше видам (в скобках указано число молодых самцов, молодых самок, взрослых самцов, взрослых самок): песец (общий объем 390 экз.) – 1 – Архангельская обл. (17, 20, 20, 19), 2 – о-в Диксона (20, 20, 20, 20), 3 – Чукотка (20, 19, 20, 19), 4 – о-в Беринга (20, 20, 20, 20), 5 – о-в Медный (20, 16, 20, 20); лисица (общий объем 391 экз.) – 1 – европейская часть России (20, 20, 20, 20), 2 – Средний

Урал (20, 20, 20, 20), 3 – Восточный Казахстан (20, 20, 20, 20), 4 – Южная Туркмения (20, 11, 20, 20), 5 – Приморье (20, 20, 20, 20); лесная куница (общий объем 200 экз.) – Печоро-Ильчский заповедник, объем каждой элементарной популяционной группы 20 экз.

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

Пол животных принимали по этикеточным данным. Возраст песца и лисицы определяли по форме черепа, степени облитерации швов и стертости зубов (Цалкин, 1944; Долгов, Россолимо, 1966; Загребельный, 2000), на основании этих показателей выделяли две возрастные группы: молодые (0+) и взрослые (>1+). Абсолютный возраст куниц был определен по слоистой структуре клыка (Павлинов, 1977), в настоящей работе для этого вида выделили пять возрастных групп: 0+, 1+, 2+, 3+, >4+.

С каждого черепа снимали штангенциркулем 14 промеров, отражающих основные размерные параметры черепа: кондиллобазальная длина (CBL), длина лицевой части (FAL), длина мозговой камеры (BRCL), длина рострума (ROL), длины верхней ряда щечных зубов (TOOL), высота лицевой части (FAN), высота мозговой камеры (BRCH), ширина между зубными рядами на уровне М1 (TOOW), надглазничная ширина (SORW), заглазничная ширина (PORW), скуловая ширина (ZYGW), ширина мозговой камеры (BRCW), длина нижней челюсти (MANL), высота нижней челюсти по вентальному отростку (MANH).

Методическую основу исследования составил дисперсионный анализ, в котором признаки черепа рассматривали как зависимые переменные, формы изменчивости – как нефиксированные факторы (Straney, 1978; Pavlinov et al., 1993; Павлинов и др., 2008). Соответственно, рассматривали четыре фактора: ВИД, ГЕОГРАФИЯ, ПОЛ, ВОЗРАСТ. Взаимодействие между факторами не учитывали. Учитывая неполную сопоставимость видов в отношении выделенных форм изменчивости (у куницы не представлена географическая дифференциация), сравнения проводили по следующему протоколу: все виды сравнивали по соотношению долей объясненной и неопределенной изменчивости; куницу и виды псовых сравнивали по соотношению долей и векторов половых и возрастных различий; виды псовых сравнивали по соотношению долей и векторов всех форм групповой изменчивости. Сопоставимость географических трендов двух последних видов, несмотря на несовпадение исследованных частей их

ареалов, обеспечивается подчеркнутой в вводимом разделе конструктивностью морфопространства.

В качестве скалярных характеристик рассматривали доли (в %) названных форм изменчивости в общем разнообразии по каждому признаку и по всей совокупности признаков: соответствующие показатели аналогичны оценкам объемов подпространств, приходящихся на каждую форму изменчивости в исследуемом общем морфопространстве (Павлинов, 2008). Для оценки указанных долей по каждому признаку применяли модель III MANOVA; по всей совокупности признаков – анализ компонент дисперсии (Variance Components Analysis) по алгоритму наибольшего правдоподобия (StatSoft, 2001). Анализ межвидовых различий проводили на всей совокупности морфометрических данных, использовали иерархический двухуровневый дизайн, где фактор ВИД отнесли к высшему уровню. Для выявления долей прочих форм изменчивости для каждого вида в отдельности использовали одноуровневый дизайн.

Сходство распределений долей дисперсии, приходящихся на признаки для разных форм изменчивости, оценивали количественно с помощью коэффициента корреляции Пирсона.

В качестве векторной характеристики формы изменчивости рассматривали первый собственный вектор ковариационной матрицы эффекта данного фактора (Лисовский, Павлинов, 2008). Для оценки сонаправленности трендов использовали угол между векторами: этим методом сравнивали а) тренды одноименной формы изменчивости у разных видов или в разных географических выборках, б) тренды разных форм изменчивости в пределах одного вида или одной географической выборки.

Доверительные интервалы для указанных выше оценок долей и сонаправленности форм изменчивости вычисляли с помощью следующих методов реорганизации выборок. При проверке нуль-гипотезы о равенстве долей дисперсии нулю использовали рандомизацию: генерировали по 100 реплик, рандомизированных по анализируемым факторам. Для проверки нуль-гипотезы о равенстве долей дисперсии и направлений векторов использовали бутстреп: в первом случае анализ проводили на 100, во втором – на 1000 бутстреп-репликах исходных данных. Во всех случаях в качестве доверительного принимали 95%-ный интервал диапазона значений, полученных при реорганизации выборок.

Все вычисления выполнены в статистическом программном продукте Statistica (общий модуль обобщенных линейных моделей, версия 6.0) и в пакете программ R (2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В общей совокупности всех видов доли дисперсии для всех форм изменчивости достоверно отличаются от нуля (табл. 1). Доля определенной изменчивости составляет 97.46% при сравнении всех трех видов и 86.14% при исключении куницы из общей выборки. На межвидовые различия в первом случае приходится 90.27% общего разнообразия, во втором их доля снижается до 50.58%. Таким образом, на формы внутривидовой изменчивости в первом случае приходится в сумме всего около 7% общего разнообразия, во втором – около 35%. При этом при анализе двух видов псовых доля возрастных различий в общем разнообразии составляет 5.76%, половых различий – 7.74%.

У лисицы на определенную изменчивость приходится 74.6% общей дисперсии. При этом основная часть приходится на географическую изменчивость (52.34%), доли половой (11.91%) и возрастной (10.35%) изменчивости достоверно ниже по сравнению с предыдущей, различия между ними по вкладу в общее разнообразие недостоверны.

У песца доля общей определенной изменчивости составляет 56.23%, причем доля географической изменчивости достоверно ниже (21.92%), чем у лисицы. Эта изменчивость обусловлена в основном различиями между материковыми и островными популяциями, в пределах каждой территориальной группы доля географических различий достоверно ниже (3.19% и 8.21%, соответственно). С географическими различиями по вкладу сходны половые (20.52%), при этом данный показатель у песца достоверно выше, чем у лисицы. На возрастную изменчивость у песца, сходно с лисицей (различия между видами недостоверны) приходится наименьшая доля разнообразия (13.69%) в сравнении с другими формами.

У куницы доля определенной изменчивости (72.93%) столь же высока, как у лисицы, но основной вклад в различия вносит половая изменчивость (67.39%). Этот показатель у куницы достоверно выше, чем у песца и лисицы, тогда как доля возрастной изменчивости (5.54%) достоверно ниже.

Анализ сонаправленности преобладающих трендов изменчивости на основе сопоставления векторов дал следующие результаты. При сравнении одноименных форм изменчивости у разных видов наиболее сходными оказываются половые тренды (табл. 2). При сравнении песца и лисицы соответствующий показатель составляет всего 0.11 рад, при сравнении этих видов с куницей он несколько выше – до 0.28 рад. Сонаправленность трендов возрастной изменчивости у разных видов менее выражена: у псовых этот показатель составляет 0.24, при их сравнении с куницей – 0.60. Для географических трендов лисицы и песца отмечена наименьшая сонаправленность (0.68 рад).

Таблица 1. Доли дисперсии (%), приходящиеся на формы изменчивости по совокупности признаков

Вид	Показатель	Форма изменчивости			
		географическая	половая	возрастная	неопределенная
Песец (весь)	Доля	21.92	20.62	13.69	43.77
	Доверительный интервал при рандомизации	0.00–2.40	0.00–1.43	0.00–1.04	98.23–100.00
	Доверительный интервал при бутстреппе	19.84–29.05	16.7–25.16	10.13–17.33	36.95–49.49
	STD при бутстреппе	1.63	1.89	1.60	2.14
Песец (материк)	Доля	8.21	24.65	15.71	51.43
	Доверительный интервал при рандомизации	0.00–0.87	0.00–1.06	0.00–0.48	98.84–100.00
	Доверительный интервал при бутстреппе	7.14–11.36	20.64–37.23	7.61–19.72	42.99–55.52
	STD при бутстреппе	0.84	2.58	2.30	2.82
Песец (острова)	Доля	3.19	23.65	16.94	56.23
	Доверительный интервал при рандомизации	0.00–0.46	0.00–1.23	0.00–1.01	97.69–99.92
	Доверительный интервал при бутстреппе	2.20–6.68	16.74–30.43	7.23–23.99	48.56–67.70
	STD при бутстреппе	0.82	3.42	3.23	4.04
Лисица	Доля	52.34	11.91	10.35	25.40
	Доверительный интервал при рандомизации	0.00–5.32	0.00–2.13	0.00–0.54	94.48–100.00
	Доверительный интервал при бутстреппе	49.6–56.38	8.86–14.31	7.93–13.53	22.20–27.91
	STD при бутстреппе	1.41	1.16	1.09	1.11
Куница	Доля	–	67.39	5.54	27.07
	Доверительный интервал при рандомизации	–	0.00–2.16	0.00–2.97	96.02–100.00
	Доверительный интервал при бутстреппе	–	63.00–71.59	3.97–9.20	22.07–30.40
	STD при бутстреппе	–	1.78	1.12	1.39

Таблица 2. Оценки соотношения между основными трендами одноименных форм изменчивости у разных видов и региональных групп

Виды	Показатели	Форма изменчивости		
		географическая	половая	возрастная
Песец–лисица	Угол/коэфф. корреляции	0.68/–0.06	0.11/0.91	0.24/0.47
	Доверительный интервал при бутстреппе	0.51–0.9	0.06–0.27	0.14–0.54
	STD при бутстреппе	0.06	0.03	0.06
Куница–лисица	Угол/коэфф. корреляции	–	0.28/0.58	0.60/–0.1
	Доверительный интервал при бутстреппе	–	0.22–0.40	0.21–1.46
	STD при бутстреппе	–	0.03	0.18
Песец (материк)–песец (острова)	Угол/коэфф. корреляции	1.05/–0.18	0.17/0.76	0.17/0.47
	Доверительный интервал при бутстреппе	0.84–1.56	0.08–0.56	0.08–0.23
	STD при бутстреппе	0.13	0.04	0.01

Сравнение трендов возрастных и половых различий в материковых и островных популяциях песца показал их высокое совпадение (в обоих случаях 0.17 рад). В отличие от этого тренды географических различий в пределах каждой из указанных территориальных группировок разнонаправлены (1.05 рад).

Сопоставление трендов разных форм изменчивости в пределах каждого вида показывает следующее (табл. 3). У песца тренды возрастной и половой изменчивости высоко сонаправлены (0.16 рад), тогда как тренды возрастной и географической изменчивости существенно различны (0.72 рад). У лисицы сонаправленность трендов

Таблица 3. Оценки соотношения между основными трендами разных форм изменчивости в пределах видов

Вид	Показатели	Формы изменчивости	
		возраст–пол	возраст–география
Песец	Угол/коэфф. корреляции	0.16/0.67	0.72/–0.84
	Доверительный интервал при бутстрепе	0.1–0.35	0.56–0.88
	STD при бутстрепе	0.03	0.05
Лисица	Угол/коэфф. корреляции	0.29/0.09	0.23/0.31
	Доверительный интервал при бутстрепе	0.16–0.59	0.15–0.38
	STD при бутстрепе	0.06	0.03
Куница	Угол/коэфф. корреляции	0.75/–0.78	–
	Доверительный интервал при бутстрепе	0.52–1.14	–
	STD при бутстрепе	0.08	–

разных форм изменчивости весьма сходна (0.23–0.29 рад), причем, в отличие от песка, сонаправленность возрастной и географической изменчивости достаточно велика. Во всех сравнениях различия между видами достоверны. У куницы угол между трендами половой и возрастной изменчивости намного больше, чем у исследованных видов псовых (0.75 рад).

Распределения долей дисперсий, соответствующих вкладом отдельных признаков в рассматриваемые формы изменчивости, ранее рассмотрены нами для лисицы и песка (Павлинов и др., 2008), и потому мы их здесь в деталях не анализируем; некоторые примеры будут приведены в разделе “Обсуждение”. Здесь же мы ограничимся сопоставлением количественных оценок соотношения между трендами и указанными распределениями. В первом случае мерой сходства является угол между векторами, во втором – корреляция между распределениями дисперсий (в принципе обе эти меры однотипны). Между двумя этими оценками обнаруживается значительное совпадение (с обратным знаком): чем меньше угол между векторами, тем выше корреляция между распределениями долей дисперсий для сравниваемых форм изменчивости (табл. 2, 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из представленных данных, на разные формы групповой изменчивости признаков черепа приходятся разные доли общего разнообразия; различаются эти формы и сонаправленностью. Это достаточно наглядно показывает, что виды в большей или меньшей степени различаются структурой МР.

Выясняется, что при сравнении даже таких морфологически достаточно сходных видов, как песец и лисица, основная доля разнообразия приходится на межвидовые различия, тогда как доля внутривидового разнообразия относительно не-

велика. Данный результат показывает, что при изучении структуры морфопространства на основе дисперсионного анализа желательно сравнивать сходные виды, чтобы межвидовые различия не брали на себя основную часть объема морфопространства. При более широких сравнениях необходим иерархический подход, при котором сначала выявляется общая структура МР, а затем, если распределение долей существенно асимметрично, из анализа исключается та форма изменчивости, на которую приходится наибольшая доля исследуемого МР.

Полученные результаты показывают, что виды отчетливо различаются как совокупной долей всех форм внутривидовой изменчивости в общем МР, так и соотношением долей разных форм. Так, у куницы, несмотря на то, что рассмотрены только половые и возрастные различия, общая доля входящегося на них МР больше, чем у видов псовых, у которых в анализ включена также географическая изменчивость. У лисицы и куницы внутривидовая дифференциация по признакам черепа в целом выражена в большей степени, чем у песка. На этом основании можно говорить, что у первых двух видов морфопространство более структурировано, чем у третьего. Доля половых различий у куницы существенно выше, чем у двух видов псовых, что вполне очевидно, принимая во внимание данные, полученные ранее традиционными методами (Россолимо, Павлинов, 1974; Загребельный, Пузаченко, 2006). Песец и лисица заметно различаются соотношением долей географической и половой изменчивости, тогда как доля разнообразия, приходящаяся на возрастные различия, у них сходна. Во внутривидовую дифференциацию лисицы по краниометрическим признакам, в отличие от песка, основной вклад вносят различия между географическими выборками.

Для содержательной (“качественной”) интерпретации количественных данных по сонаправленности форм изменчивости в качестве исход-

ных примем следующие общие допущения (Павлинов, 2008; Павлинов и др., 2008). Чем более сходны направления векторов в общем морфопространстве, тем (при прочих равных) более сходны факторы, определяющие эти направления. Градиенты исследуемых нами размерных признаков, как подчеркивалось в вступительном разделе статьи, задаются ростом животных. С этой точки зрения разные формы групповой изменчивости могут считаться проявлениями специфики роста, присущей исследуемым биологическим группам – видам, географическим популяциям, полам и т.д. (Мина, Клевезаль, 1976). Это допущение справедливо в общем случае; при разных аспектах сравнения оно приобретает разный смысл. При сравнении одноименных форм изменчивости у разных видов, половозрастных и других групп допустимо говорить о “параллелизмах” в их проявлении вследствие сходства действия факторов в таких группах. При сравнении разных форм изменчивости особое значение имеет их “прямая” ростовая интерпретация, для чего принимается следующая нуль-гипотеза: чем более сходны направления векторов возрастной и других форм изменчивости, тем (при прочих равных) больше влияние роста на структуризацию этих других форм. В данном случае можно говорить о “преемственности” между разными формами изменчивости относительно возрастной, где последняя форма является своего рода “исходной”, прочие – ее “производные”. Существенное отклонение от предсказанного этой нуль-гипотезой совпадения возрастных и иных трендов означает, что формы “не-возрастной” изменчивости складываются в основном под воздействием факторов, не сводимых к ростовому.

Оценка “параллелизмов” в трендах при межвидовых сравнениях показывает, что наиболее сходны у видов проявления полового диморфизма, сонаправленность трендов возрастной изменчивости несколько ниже, наименьшая она в географической изменчивости. При этом важно подчеркнуть, что в первых двух случаях (половая и возрастная изменчивость) виды псовых оказываются более сходны между собой, чем с лесной куницей. В целом сходная картина получена и при сравнении двух территориальных группировок песца (материковой и островной): тренды половых и возрастных различий оказываются более устойчивыми, чем географических.

Для этих результатов, как представляется, наиболее пригодной может быть следующая интерпретация. Половые и в меньшей степени возрастные тренды в изменчивости признаков черепа в основном формируются эпигенетическими механизмами, регулируемыми рост черепа (понятно, что мы здесь их обсуждать не можем). Этим, по всей вероятности, вполне объяснимо и то обстоятельство, что два близких вида псовых

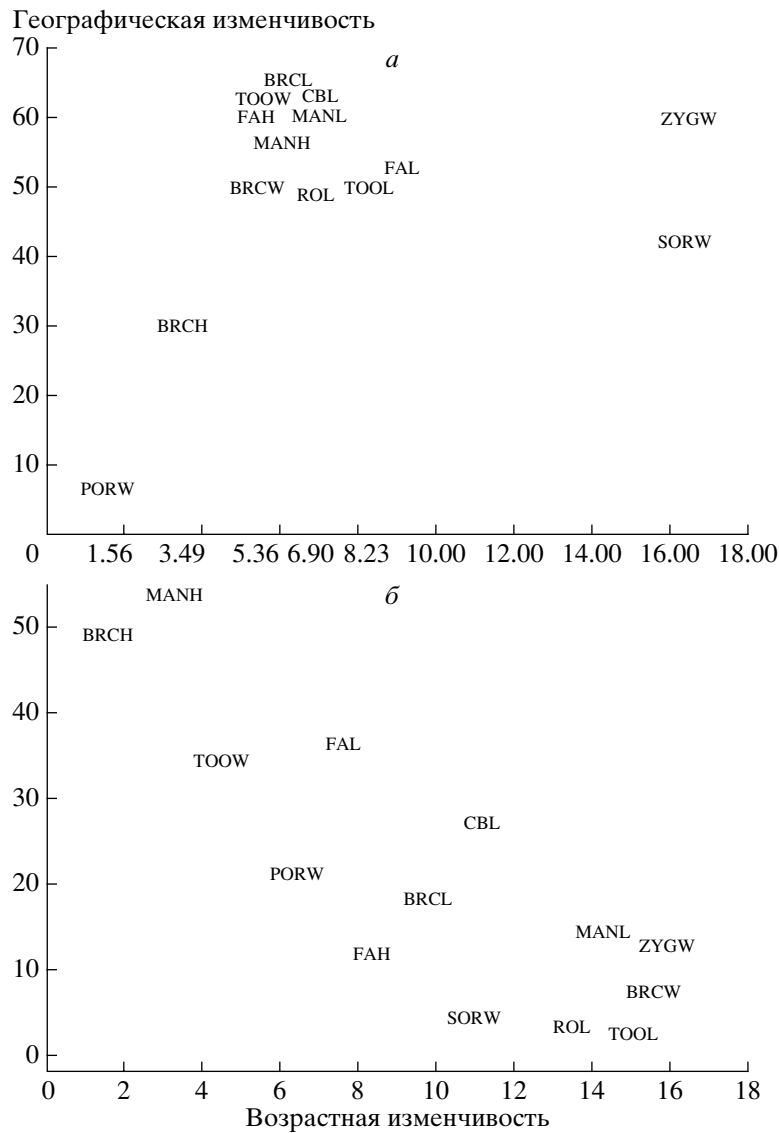
по этим показателям более сходны между собой, чем с далекой от них куницей. В отличие от этого, межпопуляционные (географические) тренды складываются под воздействием внешних факторов и поэтому оказываются в целом более лабильными.

Сопоставление трендов возрастной и прочих форм изменчивости в пределах каждого из исследуемых видов позволяет характеризовать “преемственность” между ними. Здесь выявлено значительное разнообразие показателей. Так, у песца тренды возрастной и половой изменчивости высоко сонаправлены, а у куницы они существенно расходятся. У лисицы тренды возрастных и географических различий расходятся не слишком сильно, у песца они разнонаправлены. Таким образом, здесь явной закономерности, проявляющейся на рассматриваемой выборке признаков и видов, выявить не удается.

Векторная характеристика соотношения между формами изменчивости является “интегральной” в том смысле, что не позволяет оценивать вклад разных признаков в эту изменчивость, и, соответственно, более предметно рассмотреть общие и специфические особенности этих соотношений. Между тем, постановка задачи детального анализа последних более чем осмысленна, поскольку череп представляет собой сложную конструкцию и характеризующие его признаки нельзя рассматривать как “статистический ансамбль”, на котором должны выполняться простые статистические закономерности (Павлинов и др., 2008). Эта задача решается в принципе довольно просто, если учесть, что степень совпадения трендов изменчивости определяется тем, насколько сходно признаки связаны с той или иной формой изменчивости. Соответственно, одним из пригодных решений является сопоставление долей дисперсий (скалярная характеристика), приходящихся на отдельные признаки по разным формам изменчивости.

Полезной формализацией, связывающей два подхода к оценке соотношения трендов, один из которых – векторный, а другой – скалярный, является представление о Q- и R-аспектах рассмотрения морфопространства (Павлинов, 2008). В первом случае рассматриваются разные формы изменчивости в пространстве признаков, что соответствует стандартному представлению морфопространства: здесь тренд данной формы изменчивости есть ее вектор. Во втором случае рассматриваются разные признаки в пространстве форм изменчивости: в таком инверсном морфопространстве тренд представим как распределение долей дисперсии на совокупности признаков по данной форме изменчивости.

Очевидно, что характеристики форм изменчивости, соответствующие двум названным аспек-



Соотношение долей дисперсии, приходящихся на возрастную и географическую формы изменчивости по разным признакам: *а* – у лисицы, *б* – у песца (по: Павлинов и др., 2008).

там рассмотрения морфопространства, в определенной степени “тавтологичны”, коль скоро основаны на соотношениях долей дисперсии. Поэтому неудивительно, что полученные нами результаты показывают высокую скоррелированность оценок соотношения форм изменчивости, полученных двумя названными способами. Таким образом, эти два способа рассмотрения трендов дают принципиально сходные результаты, на основании чего их можно рассматривать не только как взаимодополнительные, но и взаимозаменяемые при анализе соотношения трендов разных форм изменчивости.

В качестве примера мы приведем распределения признаков, соответствующие R-аспекту рассмотрения морфопространства, для случаев, когда

разные формы изменчивости одно- или разнонаправлены. Их общая интерпретация достаточно “прозрачна”: если признаки распределены вдоль диагонали скаттер-диаграммы, тренды совпадают, если нет, тренды различны. Наиболее наглядна специфика корреляции трендов возрастной и географической изменчивости признаков черепа у лисицы и песца: у первого вида они в значительной степени совпадают, у второго существенно различны (рисунок). Это значит, что у лисицы различия между исследованными территориальными группировками являются по преимуществу “ростовыми”: можно предполагать, что животные в разных частях ареала различаются в основном скоростью роста. Распределение, полученное для песца, показывает, что признаки, наиболее изменчивые географически, наиболее стабильны

в позднем онтогенезе. В результате у этого вида различия между материковыми и островными формами, хотя и затрагивают размеры (Загребельный, Пузаченко, 2006), отнюдь не сводятся к простым ростовым закономерностям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании морфопространства, заданного размерными признаками черепа, у трех видов хищных основная доля разнообразия приходится на межвидовые различия.

Исследованные виды различаются структурой морфопространства. У куницы и лисицы оно более структурировано, чем у песца. У куницы это связано с высокой долей половых различий, у лисицы – географических различий.

При оценке соотношения трендов форм групповой изменчивости в исследуемом морфопространстве эффективен подход, основанный на анализе векторов и соотношения долей дисперсий. Он позволяет характеризовать соотношения этих трендов на межвидовом и внутривидовом уровнях, создавая предпосылки для выявления причин сходной или разной структуры морфопространств. При этом в случае размерных признаков возможно в первом приближении выявлять соотношение вкладов “фактора роста” и иных причин в указанную структуру.

Полученные результаты показывают, что у изученных видов тренды половых различий весьма сходны, что, по исходному допущению, отражает сходное соотношение факторов, влияющих на рост черепа у самцов и самок этих видов. По этому же допущению, у лисицы преобладающий тренд географических различий в основном объясняется “фактором роста”, тогда как у песца – иными причинами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.С. Лебедеву за создание скриптов (для работы в пакете программ R 2.7.0), существенно облегчивших расчеты.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блэкинг Р.Э., 1968. Морфометрический анализ // Математическая и теоретическая биология. М.: Мир. С. 248–273.
- Долгов В.А., Россолимо О.Л., 1966. Возрастные изменения некоторых особенностей строения черепа и бакулум хищных млекопитающих и метода 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 им. Ломоносова. 280 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.
- Лисовский А.А., Павлинов И.Я., 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 6. С. 508–514.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных (анализ на уровне организма). М.: Наука. 291 с.
- Павлинов И.Я., 1977. Возрастные изменения черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia: Mustelidae) в позднем постнатальном периоде развития // Бюл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол. Т. 82. Вып. 5. С. 33–50. – 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Сб. трудов Зоол. муз. МГУ. Т. 49. С. 343–388.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спаская Н.Н., 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение диапазонов форм групповой изменчивости на разных признаках // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 5. С. 344–354.
- Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., 1974. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы (*Martes martes* L.: Mammalia, Mustelidae) // Бюл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол. Т. 79. Вып. 6. С. 23–35.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Васильев А.Г., 2003. Общие проблемы изучения внутривидовой морфологической изменчивости млекопитающих // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 8–26.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т. 23. Вып. 4. С. 156–169.
- Шварц С.С., 1977. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 279–290.
- Яблоков А.В., 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 364 с.
- Eble G.J., 2000. Theoretical morphology: state of the art // Paleobiol. V. 26. № 3. P. 520–528.
- Foote M., 1997. The evolution of morphological diversity // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 28. P. 129–152.
- McGhee G.R., 1991. Theoretical morphology: the concept and its applications // Analytical paleobiology. Short

- courses in paleontology, V. 4 Knoxville (Tenn.): Paleontol. Soc. P. 87–102.
- Pavlinov I.Ja., Puzachenko A.Yu., Shenbrot G.I., Rossolimo O.L., 1993. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by studying measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia) // Журн. общей биол. Т. 54. № 3. С. 324–328.
- R, 2008. The R Project for Statistical Computing, version 2.7.0. <http://www.R-project.org/>.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R., 1973. Numerical taxonomy: principles and practice of numerical classification. San Francisco: W.H. Freeman. 573 p.
- StatSoft, 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.0. <http://www.statsoft.com>.
- Straney D.O., 1978. Variance partitioning and nongeographic variation // J. Mammal. V. 59. № 1. P. 1–11.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W., 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Acad. Press. 416 p.

THE STRUCTURE OF MORPHOLOGICAL DISPARITY OF SKULL TRAITS IN THREE CARNIVOROUS ANIMALS

O. G. Nanova¹, I. Ya. Pavlinov²

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia

e-mail: ¹nanova@mail.ru; ²igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

The structure of morphological disparity of 14 skull measurements is considered in three carnivorous animals (*Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, and *Martes martes*). It is defined as interrelations between different forms of variation. The forms considered include differences between species, geographic, age, and sex variation as well. Each form is characterized by its portion in the overall disparity and by the predominating trend in the morphospace. The dispersion analysis was used for processing the data. The differences between the species are shown to take the most portion of the disparity considered. The overall disparity is more structured in *Vulpes* and *Martes* as compared to that in *Alopex*. Geographic variation predominates in the former species and sex variation, in the latter. Trends of age and sex differences are highly codirectional among all three species, whereas the trends of geographic variation are different in them. In *Vulpes* and *Alopex*, unlike *Martes*, trends of age and sex variability are codirectional. The trends of age and geographic variation are highly codirectional in *Vulpes* but not in *Alopex*. The general interpretation of these results is based on a supposition that the degree of codirectionality among trends depends on the ratio of internal (epigenetic) and external factors affecting the skull growth.