

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Учреждение Российской Академии наук
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
Сибирского отделения РАН

**СООБЩЕСТВА И ПОПУЛЯЦИИ
ЖИВОТНЫХ:**
экологический и морфологический
анализ

Ответственный редактор:
академик РАН
В.Н. Большаков

Товарищество научных изданий КМК
Новосибирск – Москва ♦ 2010

УДК 599(571.15):591.15

ББК Е681

С63

Ответственный редактор: академик РАН В.Н. Большаков

Рецензенты: д.б.н., проф. Г.А. Соколов, д.б.н., проф. Л.Н. Ердаков,
к.б.н. В.С. Жуков

С63 **Сообщества** и популяции животных: морфологический и экологический анализ / Ю.Н. Литвинов и др. – Новосибирск–Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 258 с. – (Труды Института систематики и экологии животных СО РАН, вып. 46).

ISBN 978-5-87317-663-2

В книге представлены работы сотрудников, работающих в области изучения экологии популяций и сообществ позвоночных животных ИСиЭЖ СО РАН. Первый раздел посвящен изучению сообществ мелких млекопитающих в ландшафтно-географическом и временном аспектах и обсуждению особенностей организации населения мелких млекопитающих Сибири, проблем стабильности и устойчивости сообществ. Анализируются структурные перестройки сообществ грызунов в связи с изменением климата в период с позднего плейстоцена до современности. Во втором разделе представлены работы по экологии, внутри- и межвидовой изменчивости животных разных таксономических групп. Представлены статьи по оценке взаимоотношений разных форм морфологической изменчивости млекопитающих и рыб.

Книга представляет интерес для зоологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов.

Утверждено к печати Ученым советом ИСиЭЖ СО РАН

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (гранты № 06-04-49232, № 08-04-00037) и интеграционного проекта, выполняемого совместно с УрО РАН, № 63.

УДК 599(571.15):591.15

ББК Е681

© Авторы, 2010
© ИСиЭЖ СО РАН, 2010
© Товарищество научных изданий КМК, 2010

ISBN 978-5-87317-663-2

С.А. Абрамов

ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАЗНЫМИ ФОРМАМИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НА ПРИМЕРЕ КОПЫТНЫХ

Изучение соответствия между фенотипом и средой важно для понимания механизмов существования в пространстве и во времени популяций, видов и отдельных особей. Характер фенотипической реализации наследственной информации играет решающую роль в эволюционном (в широком смысле) процессе.

Изменчивость в природных популяциях в конечном итоге имеет в своем основании генетическое разнообразие, хотя влияние среды не менее значимо, поскольку она определяет путь, каким эта генетическая информация реализуется на уровне фенотипа. Общепринятым считается, что наследуются не признаки, а норма реакции. Значит, одно и то же наследственное изменение вызывает различное фенотипическое действие, в зависимости от того, в какой среде развивается животное. И, наоборот, один и тот же фенотип может сформироваться на основе разной генетической информации в результате действия тех или иных факторов (Васильев и др., 2003). Поэтому важно разобраться, каков диапазон фенотипической изменчивости в разных группах организмов, какова доля участия разных форм изменчивости в общем разнообразии.

Как правило при исследовании морфометрической (краниометрической) изменчивости выделяется возрастная, половая, географическая или межпопуляционная. Анализируются различия между разными систематическими группами (например, видами и подвидами). Кроме того, рассматриваются различия, связанные с экологическими условиями обитания или, например, фазами численности. При этом разные формы изменчивости анализируются изолированно от других форм. Крайне мало работ посвящено изучению соотношения и взаимосвязи между разными формами изменчивости. Отчасти это объясняется отсутствием адекватных методов исследования.

Очевидно, что в основе большинства форм изменчивости лежат онтогенетические процессы. Параметры роста (скорость, продолжительность) на разных этапах онтогенеза играют существенную (а во многих случаях определяющую) роль в формировании морфологического разнообразия млекопитающих (Паавер, 1976; Шварц, 1977, 1980; Рэф, Кофман, 1986; Грант, 1991).

Ранее, на основе анализа общих размеров и формы черепа северных оленей из разных популяций, было показано, что скорость и продолжи-

тельность роста оказывают существенное влияние на проявление других форм изменчивости, хотя их развитие осуществляется на основе сходной онтогенетической программы (Абрамов и др., 2000). Однако взаимодействию и количественному соотношению факторов изменчивости было уделено недостаточное внимание.

Главной целью настоящей работы является исследование взаимосвязи между разными формами краниометрической изменчивости на основе представлений об общей онтогенетической природе морфологической реакции организма.

Такое исследование может быть полезно для понимания причинно-следственных связей при формировании структуры биологического разнообразия, для оценки степени морфогенетической пластичности и устойчивости популяций в условиях флуктуирующей среды, понимания того, каким образом при чрезвычайно высоком разнообразии ответов на отбор (Левонтин, 1978) организмы могут развиваться в достаточно ограниченном числе направлений (Беляев, Трут, 1989; Belousov, 1993; Goodwin, 1993, цит. по: Гродницкий, 2001).

Материал и методы

Основным материалом для данной работы послужила коллекция черепов северного оленя из Сибирского зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН. Кроме того, дополнительно использовались материалы Вениамина Иосифовича Цалкина по промерам черепов горных баранов, опубликованные в его монографии «Горные бараны Европы и Азии» (Цалкин, 1951). Всего проанализировано 323 черепа северных оленей разного возраста из четырех популяций (таймырской, томской, якутской, эвенкийской) и 120 черепов горных баранов разных систематических групп.

При анализе краниометрической изменчивости копытных использованы стандартные схемы промеров черепа (Цалкин, 1951; Banfield, 1961; Марков и др., 1994; Абрамов и др., 2000). Определение возраста северных оленей с точностью до года выполнено на основе гистологического анализа продольных срезов резцов, окрашенных гематоксилином (Клевезаль, Клейненберг, 1967).

Для статистической обработки данных использовали общепринятые методы одномерной и многомерной статистики: t-критерий Стьюдента, коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена, метод главных компонент, канонический дискриминантный и кластерный анализ (Плохинский, 1961; Закс, 1976; Ким и др., 1989; Statistica, 2001).

Для описания структуры возрастной изменчивости матрицы признаков обрабатывались методом главных компонент. Все распределения были

стандартизованы к среднему значению, равному 0, и дисперсии, равной 1, в пределах выборки особей одного пола из одной популяции. Эта процедура применяется из-за различий в средних и дисперсиях между выборками. Первые главные компоненты всех четырех географических выборок использовались для вычисления Евклидова расстояния между признаками. Эти расстояния были подвергнуты иерархическому кластерному анализу (метод Уорда), чтобы оценить отношения между признаками.

Межгрупповая изменчивость анализировалась с применением стандартного дисперсионного анализа (модель III для несбалансированных комплексов; см. руководство для Statistica 6.1). Формы изменчивости – половая, возрастная и географическая – рассматривались как факторы. Все переменные (морфологические признаки) имели приблизительно нормальное распределение. Для оценки соотношения факторов в изменчивости отдельных признаков анализировалось распределение долей дисперсии (в %), связанных с соответствующими формами изменчивости. Связь между формами изменчивости характеризовали с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R_s).

Все вычисления выполнены в пакете статистического анализа данных Statistica 6.1.

Результаты и обсуждение

Возрастная изменчивость

Метод главных компонент позволяет выделять различные тренды на основе корреляций и хорошо зарекомендовал себя при исследовании разных типов морфологической изменчивости (Фалеев, 1982; Фалеев, Галактионов, 1997; Галактионов и др., 1995; Фалеев, Елифанцева, 2000). При анализе разновозрастных выборок северного оленя первая компонента описывает увеличение размеров с возрастом (Абрамов и др., 2000). Большая часть дисперсии (табл. 1) описывается первыми компонентами, что свидетельствует о сильной структурированности возрастной изменчивости. Все признаки черепа имеют высокие коэффициенты корреляции с первой компонентой, что отражает сильную степень интеграции между структурами черепа в процессе роста. Под ростом в данном случае понимается увеличение линейных размеров отдельных структур и всего черепа в целом.

На основе коэффициентов корреляции признаков с первой компонентой (табл. 1) можно выделить группы признаков, отражающие структуру возрастной изменчивости. Для этого вклады признаков в первую компоненту были обработаны иерархическим кластерным анализом (рис. 1). Все признаки распались на три основных кластера. Такие признаки,

Таблица 1. Коэффициенты корреляции признаков с первой главной компонентой возрастной изменчивости северного оленя разных популяций.

Признаки	Самцы				Самки			
	таймырская	якутская	томская	эвенкийская	таймырская	якутская	томская	эвенкийская
1. Ширина носовых костей	0,76	0,87	0,76	0,49	0,59	0,76	0,53	0,42
2. Высота затылочной кости	0,84	0,92	0,84	0,69	0,93	0,88	0,71	0,33
3. Длина мозговой части	0,88	0,87	0,73	0,51	0,80	0,87	0,63	0,68
4. Длина нижн. зубного ряда	0,87	0,88	0,66	0,75	0,82	0,92	0,79	0,62
5. Длина верх. зубного ряда	0,88	0,87	0,67	0,74	0,80	0,93	0,82	0,82
6. Диаметр резцового отверстия	0,87	0,90	0,82	0,80	0,84	0,90	0,65	0,70
7. Длина носовых костей	0,91	0,95	0,81	0,73	0,84	0,94	0,68	0,68
8. Межглазничная ширина	0,96	0,96	0,87	0,86	0,93	0,94	0,79	0,63
9. Длина нижн. диастемы	0,93	0,95	0,95	0,88	0,95	0,95	0,88	0,66
10. Ростральная высота	0,96	0,97	0,94	0,87	0,96	0,96	0,87	0,69
11. Высота нижн. челюсти	0,94	0,96	0,93	0,78	0,88	0,97	0,83	0,85
12. Мастоидная ширина	0,91	0,95	0,92	0,90	0,84	0,93	0,86	0,77
13. Скуловая ширина	0,91	0,96	0,93	0,89	0,94	0,90	0,80	0,77
14. Длина верхн. диастемы	0,96	0,97	0,94	0,90	0,96	0,97	0,95	0,82
15. Ширина лицевой части	0,93	0,97	0,91	0,93	0,95	0,96	0,87	0,80
16. Наибольшая ширина	0,97	0,98	0,95	0,88	0,96	0,97	0,87	0,77
17. Наибольшая длина	0,99	0,99	0,97	0,97	0,99	0,98	0,97	0,89
18. Длина нижн. челюсти	0,99	0,98	0,96	0,95	0,97	0,98	0,98	0,88
19. Длина лицевой части	0,98	0,99	0,96	0,94	0,99	0,98	0,96	0,90
20. Основная длина	0,99	0,99	0,97	0,93	0,99	0,98	0,96	0,91
Собственное число, %	85,4	89,2	77,5	69,0	81,5	87,6	68,8	55,5

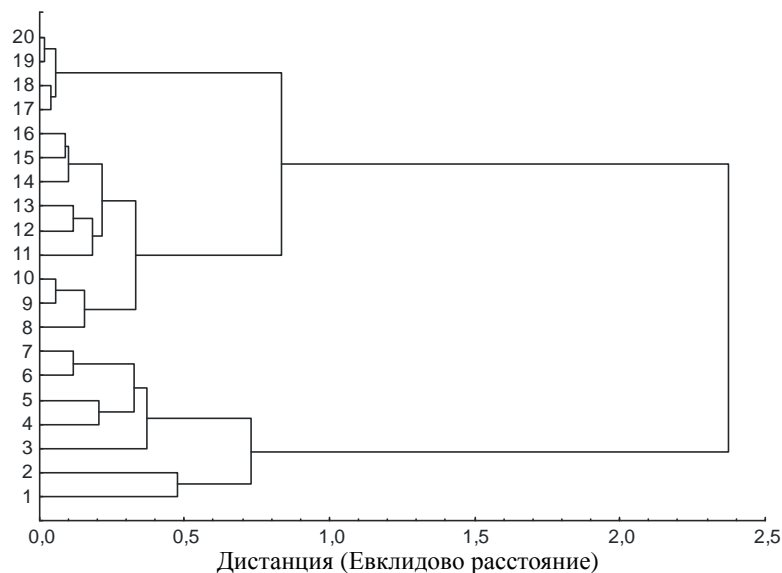


Рис. 1. Отношения между признаками черепа северного оленя на основе их вкладов в первые главные компоненты возрастной изменчивости в разных популяциях (названия признаков: см. табл. 1).

как наибольшая, основная длина, длина лицевой части, длина нижней челюсти, проявляют наибольшую изменчивость с возрастом, образуя наиболее плотный кластер, а длины зубных рядов и признаки тесно связанные с размерами мозговой коробки – наименьшую.

Относительно меньшая связь признаков с компонентой как правило объясняется их более ранним становлением в онтогенезе (Абрамов и др., 2000). Так, например, увеличение мозговой части в основном заканчивается к 2 годам, в то время как большинство признаков, в том числе длина лицевой части, продолжают расти на протяжении практически всей жизни животного.

Сравнение направлений первой возрастной компоненты у самцов и самок из одной популяции, а так же из разных популяций, показало высокое сходство, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции между ними (табл. 2). Это позволяет говорить об относительно слабой специфичности возрастной изменчивости в отношении пола и географического фактора.

Половые различия

Половой диморфизм один из основных источников изменчивости между взрослыми животными одного вида. Различия между самцами и

Таблица 2. Коэффициенты корреляции (R_s) между 1 главными компонентами краниометрической изменчивости выборок северного оленя.

			1	2	3	4	5	6	7
самцы	таймырская	1							
	якутская	2	0,92						
	томская	3	0,87	0,94					
	эвенкийская	4	0,82	0,85	0,83				
самки	таймырская	5	0,87	0,95	0,93	0,83			
	якутская	6	0,93	0,89	0,83	0,79	0,86		
	томская	7	0,88	0,86	0,87	0,91	0,86	0,90	
	эвенкийская	8	0,75	0,72	0,68	0,75	0,63	0,77	0,76

самками в меньшей степени проявляются в строении мозговой части черепа, в большей – лицевой части. Большинство исследований также сходится в том, что половой диморфизм у животных с асимптотическим ростом происходит путем «онтогенетического масштабирования» в силу того, что и самцы, и самки следуют сходной онтогенетической траектории с остановкой в разных ее точках (Stamps, 1993). Наверное, у большинства видов млекопитающих половой диморфизм, если он обнаруживается, связан с более крупными размерами самцов (Ralls, 1977), хотя есть масса примеров больших размеров самок по сравнению с самцами, например, у шиншиллы (Lammers et al., 2001) или в некоторых популяциях бурундуков (Schulte-Hostedde, Millar, 2000). Встречаются и более сложные случаи. Например, у коротконосого крылана (*Cynopterus sphinx*) самцы крупнее на севере ареала, а самки – на юге (Storz et al., 2001). Показано, что выраженность половых различий может меняться как в разных популяциях одного вида, так и в одной популяции, например, на разных фазах динамики численности (Фалеев и др., 2002).

Традиционно, исследования диморфизма сосредоточены на рассмотрении варьирования полового диморфизма в строении черепа между видами. Вариации в параметрах роста (скорости и сроках) самцов и самок создают видовые особенности полового диморфизма. Как правило, выраженность размерных половых различий рассматривается как эволюционный феномен. При этом адаптивность регистрируемых различий самцов и самок часто принимается *a priori*. Вместе с тем, половые различия

в росте и конечных размерах некоторых костей могут быть адаптивными, но могут быть лишь следствием действия генов, контролирующих развитие как целое (Lammers et al, 2001).

Выше уже говорилось о слабой специфичности возрастной краниометрической изменчивости северного оленя в отношении пола. Вместе с тем, были отмечены различия между самцами и самками: во всех анализируемых выборках на первую возрастную главную компоненту у самцов приходится большая, по сравнению с самками той же популяции, доля изменчивости (см. табл. 1), что свидетельствует о более выраженном росте у самцов.

Ранее было показано, что изменение структур (размеров) черепа с возрастом у самцов и самок северного оленя происходит сходным образом до наступления половой зрелости (Абрамов и др., 2000), а после ее достижения различия накапливаются. Значимые различия по отдельным признакам обнаруживаются у полувзрослых (3 года) и взрослых особей, что связано с торможением активного роста самок. В таком случае различия в росте (скорости роста) на этапе после наступления полового созревания в наибольшей степени сказываются на выраженности половых различий. Поэтому для сопоставления половой и возрастной изменчивости имеет смысл рассматривать именно этот этап онтогенеза.

Анализ связи возрастной и половой изменчивости выполнен для наиболее многочисленной выборки оленей якутской популяции. Для оценки направлений межгрупповой изменчивости использовался канонический дискриминантный анализ. Определялись направления изменчивости между взрослыми самцами и взрослыми самками (половой диморфизм), а также между полувзрослыми (2–3 года) и взрослыми самцами (возрастная изменчивость). Сопоставление этих направлений (табл. 3) показало высокое соответствие между ними – коэффициент корреляции Спирмена равен 0,8.

Для оценки доли разных факторов в варьировании тех или иных признаков и соотношения разных форм межгрупповой изменчивости может быть полезен дисперсионный анализ (Павлинов, Нанова, 2008). При сравнении половой и возрастной изменчивости их доли в изменчивости большинства признаков черепа оленей якутской популяции сопоставимы (рис. 2). Доля полового и возрастного факторов в изменчивости зубных рядов верхней и нижней челюсти близка к нулю, поскольку их формирование завершается до того, как проявляются различия в скорости роста между самцами и самками.

Таким образом, половая и возрастная изменчивость северного оленя сходны по направлению и сопоставимы по величине, что позволяет говорить о высокой степени преобладания половой изменчивости в

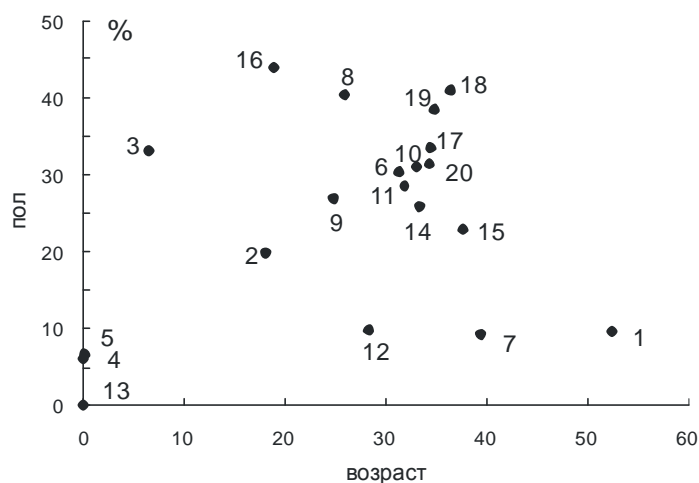


Рис.2. Соотношение между долями дисперсии признаков, связанными с половой и возрастной изменчивостью в якутской популяции северного оленя (названия признаков: см. табл. 1).

отношении возрастной, что, в свою очередь, свидетельствует о слабой специфике механизмов формирования половых различий у северного оленя.

Межпопуляционная изменчивость

Другая форма изменчивости – межпопуляционная (географическая) – одна из наиболее обсуждаемых в литературе, поскольку она тесно связана с вопросами эволюции. Изменчивость (вариация, разнообразие) в природных популяциях может определяться как генетически, так и средовыми факторами. Известно, что изменения в длине светового дня влияют на соматический рост, рост рогов (Suttie, Webster, 1995) и потребление пищи у копытных (Eriksson et al., 1981). Эксперименты с содержанием в неволе диких северных оленей показали, что рост пойманных оленей опережает рост оленей в природе, что выявляется при сравнении как веса тела, так и промеров скелета (McEwan, Wood, 1966). Это связано с увеличением потребления кормов и меньшими энергетическими тратами содержащихся в неволе оленей по сравнению с дикими.

Ранее на основе анализа общих размеров и формы было показано, что северные олени из разных географических популяций имеют разную скорость роста, что приводит к формированию межпопуляционных различий (Абрамов и др., 2000). Довольно часто в природе можно наблю-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции признаков черепа северного оленя якутской популяции с дискриминантными осями.

Признаки	1 ДО (пол)	1 ДО (возраст)
1 Ширина носовых костей	0,51	0,74
2 Высота затылочной кости	0,82	0,72
3 Длина мозговой части	0,75	0,53
4 Длина нижн. зубного ряда	0,09	-0,26
5 Длина верхн. зубного ряда	0,11	-0,07
6 Диаметр резцового отверстия	0,68	0,61
7 Длина носовых костей	0,78	0,84
8 Межглазничная ширина	0,67	0,50
9 Длина нижн. диастемы	0,80	0,67
10 Ростральная высота	0,84	0,78
11 Высота нижн. челюсти	0,72	0,66
12 Мастоидная ширина	0,92	0,88
13 Скуловая ширина	0,73	0,77
14 Длина верхн. диастемы	0,87	0,75
15 Ширина лицевой части	0,80	0,77
16 Наибольшая ширина	0,87	0,70
17 Наибольшая длина	0,90	0,82
18 Длина нижн. челюсти	0,93	0,84
19 Длина лицевой части	0,90	0,81
20 Основная длина	0,93	0,86
χ^2	73,5	62,4
df	20	20
p	<0,001	<0,001

дать, что более крупные особи являются своего рода пропорционально увеличенной копией более мелких (Рэф, Кофман, 1986). При таком механизме формирования межпопуляционных различий должна наблюдаться высокая степень преимущества межпопуляционной изменчивости в от-

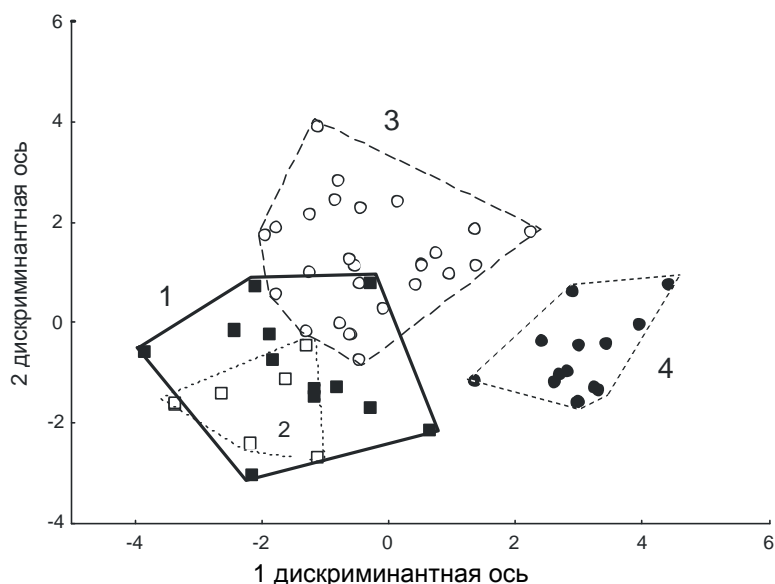


Рис. 3. Распределение выборок серного оленя в дискриминантном пространстве. Выборки: 1 – таймырская, 2 – томская, 3 – якутская, 4 – эвенкийская.

ношении возрастной. Как показал дискриминантный анализ взрослых животных (самцов) из разных популяций, достоверна дискриминация только вдоль первых двух осей (рис. 3, табл. 4). В дискриминантном пространстве наилучшим образом обособлены выборки из Эвенкии и Якутии, характеризующиеся наибольшими размерами черепа. Основные различия по всем выборкам проявляются именно вдоль первой дискриминантной оси, на которую приходится основная доля изменчивости (более 64 %). По второй оси (26 %) выявляются только отличия выборки якутской популяции от остальных, связанные главным образом с диаметром резцового отверстия. Таким образом, первая дискриминантная ось может рассматриваться как основное направление межгрупповой изменчивости исследованных выборок.

Коэффициенты корреляции между возрастными главными компонентами (см. табл. 1) и дискриминантными осями (табл. 4) незначимы, что свидетельствует о разнонаправленном характере этих двух форм изменчивости.

Сравнение долей дисперсии, связанных с возрастной и межпопуляционной изменчивостью, не показывает какой-либо определенной зависимости. Можно отметить только, что доля возрастной изменчивости зна-

Таблица 4. Коэффициенты корреляции признаков черепа с дискриминантными функциями, характеризующими межпопуляционную изменчивость северного оленя.

Признаки		1 ДО	2 ДО
1	Ширина носовых костей	0,59	0,32
2	Высота затылочной кости	0,40	0,23
3	Длина мозговой части	0,29	0,09
4	Длина нижн. зубного ряда	0,57	0,24
5	Длина верхн. зубного ряда	0,53	0,12
6	Диаметр резцового отверстия	0,19	0,70
7	Длина носовых костей	0,26	0,18
8	Межглазничная ширина	0,49	0,23
9	Длина нижн. диастемы	0,46	0,11
10	Ростральная высота	0,57	0,06
11	Высота нижн. челюсти	0,54	0,06
12	Мастоидная ширина	0,41	0,15
13	Скуловая ширина	0,50	0,32
14	Длина верхн. диастемы	0,47	0,19
15	Ширина лицевой части	0,47	0,23
16	Наибольшая ширина	0,43	0,34
17	Наибольшая длина	0,73	0,05
18	Длина нижн. челюсти	0,40	0,43
19	Длина лицевой части	0,53	0,19
20	Основная длина	0,56	0,24
χ^2		128,29	59,72
df		60	38
p		<0,001	0,01

чительно больше доли межпопуляционной. Однако если исключить из рассмотрения ширину и длину носовых костей (рис. 4), то появляется вполне отчетливая отрицательная зависимость ($R_s = -0,74$, $p < 0,001$) меж-

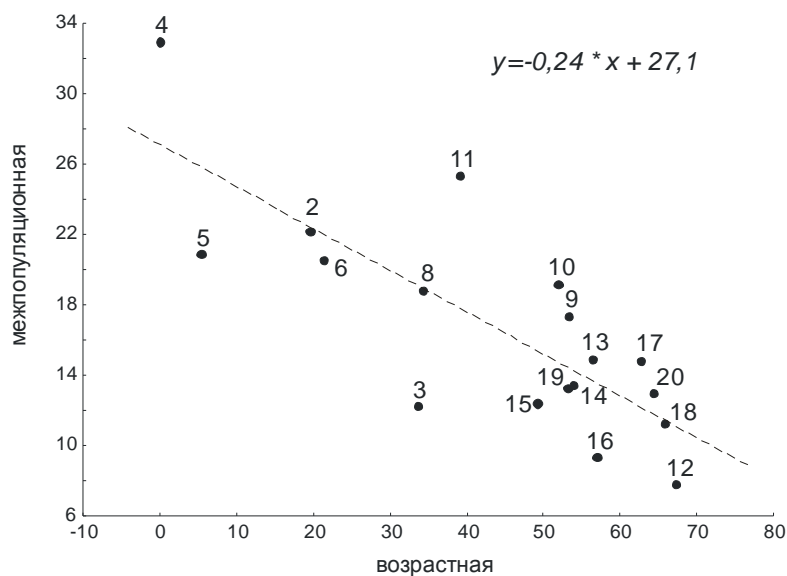


Рис. 4. Соотношение между долями дисперсии признаков, связанными с межпопуляционной и возрастной изменчивостью самцов северного оленя якутской популяции (названия признаков: см. табл. 1).

ду долями дисперсии. Т.е., географическая изменчивость проявляется в большей степени по признакам, меньше связанным с возрастом особей: длине верхнего и нижнего зубных рядов, высоте мозговой части черепа, межглазничной ширине, диаметру резцового отверстия, что также указывает на разнонаправленный характер возрастной и межпопуляционной (географической) изменчивости.

Межвидовая и географическая изменчивость горных баранов

Географическая изменчивость часто обсуждается в контексте эволюционных преобразований, считаясь исходной базой при формировании новых видов. При таком подходе географическую и межвидовую изменчивость можно рассматривать как отражение разных фаз микроэволюционного процесса.

Горные бараны, имея широкое распространение в разных частях Европы и Азии, характеризуются большим разнообразием географических форм (Цалкин, 1951; Громов и др., 1963). По мнению В.И. Цалкина, размах географической изменчивости горных баранов не имеет себе равных среди млекопитающих или даже среди позвоночных (Цалкин, 1951). Это делает их удобным объектом для исследования географической изменчивости.

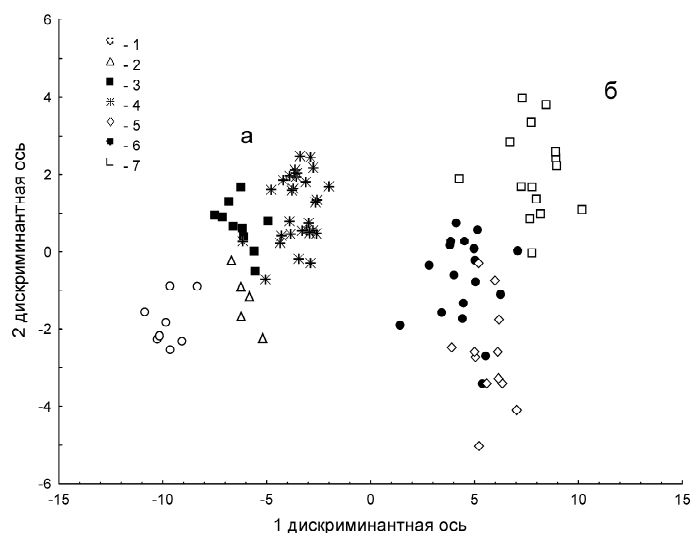


Рис. 5. Распределение выборок горных баранов в дискриминантном пространстве: а – *Ovis orientalis*: 1 – *O. o. musimon*, 2 – *O. o. gmelini*, 3 – *O. o. bochariensis*, 4 – *O. o. cycloceros*; б – *Ovis ammon*: 5 – *O. a. polii*, 6 – *O. a. karelini*, 7 – *O. a. ammon*.

Не вдаваясь в дискуссию о таксономическом статусе горных баранов в исследуемых выборках, можно сказать, что по краниометрическим признакам все они распадаются в дискриминантном пространстве на две основные группы уровня разных видов – муфлонов и архаров (рис. 5, табл. 5). Первая ось отражает межвидовую изменчивость, вторая – различия между разными географическими формами, которые имеют подвижной статус (Громов и др., 1963). Причем, судя по распределению выборок в пространстве первых двух дискриминантных осей, направление географической изменчивости у обоих видов сходно: географические выборки каждого вида расположились приблизительно параллельно друг другу в направлении второй оси.

Различия между архарами и муфлонами (1 дискриминантная ось) связаны практически со всеми признаками черепа, поскольку все признаки имеют высокие положительные коэффициенты корреляции с осью (табл. 5). Географические различия (вторая дискриминантная ось) касаются в основном соотношения ряда признаков ширины и высоты черепа, а также длины зубного ряда.

Сопоставление направлений дискриминантных осей (табл. 5) с направлением первой возрастной компоненты (табл. 6) копетдагского муф-

Таблица 5. Коэффициенты корреляции признаков черепа горных баранов с дискриминантными функциями.

Признаки	Дискриминантные оси	
	1	2
1. Общая длина	0,98	-0,02
2. Кондило-базальная длина	0,98	-0,04
3. Базилярная длина	0,98	-0,03
4. Длина лицевой части	0,98	-0,05
5. Длина морды	0,98	0
6. Длина мозговой части	0,97	0
7. Длина носовых костей	0,91	0
8. Длина лобно-носового профиля	0,92	0,09
9. Длина предальвеолярной части верхн. челюсти	0,95	0
10. Длина верхн. ряда ложных коренных зубов	0,74	0,26
11. Длина верхн. ряда коренных зубов	0,96	-0,07
12. Высота черепа	0,86	0,16
13. Длина межчелюстной кости	0,91	-0,13
14. Ширина морды 1	0,89	-0,18
15. Ширина морды 2	0,95	-0,05
16. Межглазничная ширина	0,97	0
17. Ширина по задним стенкам орбит	0,98	-0,01
18. Ширина в области слуховых барабанов	0,94	0,14
19. Ширина мозговой части	0,97	0,05
20. Ширина носовых костей	0,85	-0,21
21. Диаметр глазницы	0,93	-0,05
22. Длина переднего носового отверстия	0,95	-0,04
23. Ширина переднего носового отверстия	0,89	-0,24
χ^2	625,1	325,9
df	138	110
p	<0,001	<0,001

лона (*O. o. cycloceros*) показало, что эти направления мало связаны. Коэффициенты корреляции между возрастной компонентой и дискриминантными осями не значимы, т.е. географическая и межвидовая изменчивость не являются продолжением возрастной изменчивости.

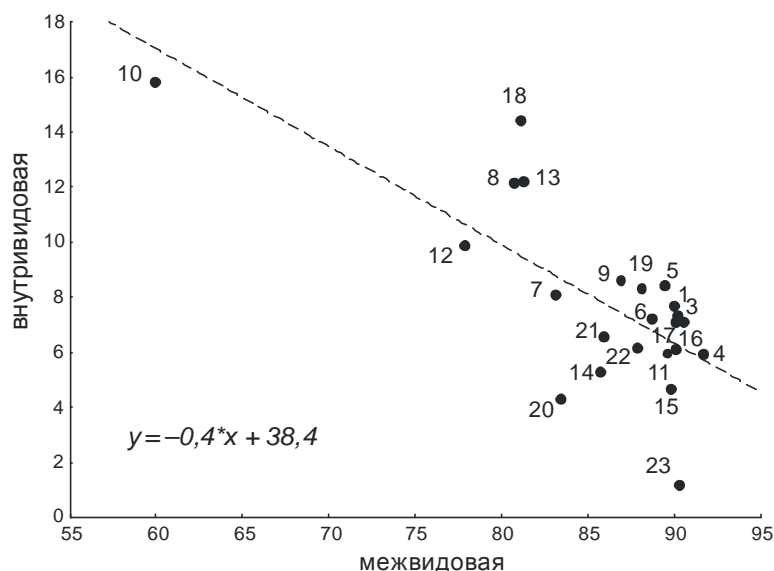


Рис. 6. Соотношение между долями дисперсии признаков, связанными с разными формами изменчивости горных баранов (названия признаков: см. табл. 5).

Был проведен дисперсионный анализ по двум факторам – географическому и видовому (рис. 6). Использовался иерархический дизайн, при этом видовой фактор был отнесен к высшему порядку. Между долями дисперсии по каждому фактору наблюдается отрицательная корреляция ($R_s = -0,6$), что позволяет говорить о слабой преемственности межвидовой изменчивости относительно внутривидовой и отражает разнонаправленное влияние факторов, определяющих межвидовую и внутривидовую изменчивость.

Заключение

Характер соотношения между формами изменчивости косвенно определяется тем, как те или иные факторы влияют на рост различных отделов черепа на разных отрезках онтогенеза. Преемственность между формами изменчивости означает, что существенная часть какой либо из форм изменчивости является следствием (продолжением) другой (Павлинов, Нанова, 2008). В случае же, когда такой преемственности не наблюдается, очевидно, что формирование морфологических различий связано с какими-либо другими факторами.

Поскольку речь идет о размерных признаках, подверженных росту, основной структурирования морфологического разнообразия является возрастная изменчивость. Проведенный анализ возрастной изменчивости на основе

Таблица 6. Коэффициенты корреляции признаков черепа *O.o.cycloceros* с 1 главной компонентой возрастной изменчивости.

Признаки		1 главная компонента
1	Общая длина	0,94
2	Кондило-базальная длина	0,92
3	Базиллярная длина	0,93
4	Длина лицевой части	0,91
5	Длина морды	0,90
6	Длина мозговой части	0,80
7	Длина носовых костей	0,70
8	Длина лобно-носового профиля	0,82
9	Длина предальвеолярной части верхн. челюсти	0,77
10	Длина верхн. ряда ложных коренных зубов	-0,48
11	Длина верхн. ряда коренных зубов	0,46
12	Высота черепа	0,81
13	Длина межчелюстной кости	0,20
14	Ширина морды 1	0,74
15	Ширина морды 2	0,78
16	Межглазничная ширина	0,78
17	Ширина по задним стенкам орбит	0,86
18	Ширина в области слуховых барабанов	0,89
19	Ширина мозговой части	0,77
20	Ширина носовых костей	0,69
21	Диаметр глазницы	0,30
22	Длина переднего носового отверстия	0,47
23	Ширина переднего носового отверстия	0,67
Собственное число, %		55,90

корреляций позволяет выделять комплексы взаимосвязанных признаков. Очевидно, что такие комплексы формируются как следствие сходного поведения признаков в онтогенезе. Структура возрастной изменчивости северного оленя сходна у самцов и самок, а так же в разных популяциях, что объясняется тесной интеграцией морфологических структур в процессе роста.

Высокая степень преимущества половой изменчивости в отношении возрастной свидетельствует о слабой специфике механизмов формирования половых различий северного оленя. Возрастная и межпопуляционная изменчивость имеют разнонаправленный характер. Межпопуляционная изменчивость имеет тенденцию проявляться больше на признаках, которые раньше формируются в онтогенезе, и, следовательно, меньше подвержены возрастной изменчивости. Это свидетельствует в пользу того, что межпопуляционная изменчивость северного оленя определяется иными факторами, чем возрастная.

Разнонаправленность географической (подвидовой) и видовой краниометрической изменчивости горных баранов согласуется с таксономическим правилом, по которому для разделения таксонов разного уровня используются разные морфологические признаки (Майр, 1971). Такая структура краниометрической изменчивости, по видимому, может иметь под собой вполне определенную молекулярно-генетическую основу, поскольку известно, что таксоны разного уровня различаются по разному набору нуклеотидных замен (Челомина и др., 1998; Kocher et al., 1989).

Литература:

- Абрамов С.А., Белов С.Н., Фалеев В.И., 2000. Краниометрическая изменчивость дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) в связи с особенностями роста // Зоол. журн. Т. 79. № 7. С. 844–850.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука. С. 155–169.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др., 2003. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих/ Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Пикулик М.М. и др., 1995. Онтогенетические механизмы морфологической адаптации остромордой лягушки (*Amyga, Ranidae*) к физико-географическим градиентам среды // Вестн. зоологии. № 1. С. 55–61.
- Грант В., 1991. Эволюционный процесс (Критический обзор эволюционной теории). М.: Мир. 486 с.
- Гродницкий Д.Л., 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биол. Т. 62. № 2. С. 99–109.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г. А. и др., 1963. Млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 2. С. 639–2002.
- Закс Л., 1976. Статистическое оценивание. М.: Статистика. 598 с.
- Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др., 1989. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. 215 с.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих. М.: Наука. 144 с.
- Левонтин Р., 1978. Генетические основы эволюции. М: Мир. 351 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.

- Марков Г.Г., Саблин М.В., Данилкин А.А., 1994. Половой диморфизм и географическая изменчивость северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) Палеарктики (краниометрическая характеристика) // Изв. Акад. наук, сер. биол. № 3. С. 503–507.
- Паавер К.Л., 1976. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус. 256 с.
- Павлинов И. Я., Нанова О. Г., Спаская Н. Н., 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 69. № 5. С. 344–354.
- Плохинский Н.А., 1961. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СОАН СССР. 364 с.
- Рэфф Р., Кофмен Т., 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 402 с.
- Фалеев В.И., 1982. К изучению географической изменчивости краниометрических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) методом главных компонент // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 3. С. 92–96.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., 1997. Репродуктивный успех перезимовавших самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции // Доклады АН СССР. Т. 356. № 2. С. 282–284.
- Фалеев В.И., Дунал Т.А., Абрамов С.А., 2002. Изменчивость величины половых различий в популяциях полевок (Rodentia, Cricetidae) // Сибирский экол. журн. № 6. С. 819–826.
- Фалеев В.И., Епифанцева Л.Ю., 2000. Согласованная с популяционным циклом численности морфологическая изменчивость широкораспространенного (водяная полевка – *Arvicola terrestris* L.) и горного (большеухая полевка – *Alticola macrotis* Radde) видов полевок // Известия РАН. № 2. С. 213–220.
- Цалкин В.И., 1951. Горные бараны Европы и Азии. М.: МОИП. 343 с.
- Челомина Г.Н., Сузуки Х., Сучия К. и др., 1988. Секвенирование гена цитохрома b мтДНК и реконструкция матриархальных связей лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) // Генетика. Т. 34, № 5, С. 650–661.
- Шварц С.С., 1977. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 279–290.
- Шварц С.С., 1981. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Banfield A.W.F. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer* // Nat. Mus. Can. Bul. 1961. V. 177. 137 p.
- Eriksson L.O., Källqwist M.L., Mossing T., 1981. Seasonal development of circadian and short-term activity in captive reindeer, *Rangifer tarandus* L. // Oecologia. V. 48. P. 64–70.
- Goodwin B.C., 1993. Development as a robust natural process // Thinking about Biology. Eds Stein W.D., Varela F. Reading (MA): Addison-Wesley. P. 123–148.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., et al., 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers // Proc Natl Acad Sci U S A. 86 (16). P. 196–200.
- Lammers A.R., Dziech H.A., German R.Z., 2001. Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae) // J. Mammal. V. 82. № 1. P. 179–189.
- McEwan, E.H., A.J. Wood., 1966. Growth and development of the barren ground caribou. // Can. J. Zool. 44. P. 401–411.
- Ralls K., 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions // Amer. Natur. V. 111. P. 917–938.

- Schulte-Hostedde A.I., Millar J.S., 2000.* Measuring sexual size dimorphism in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*) // Can. J. Zool. V. 78. P. 728–733.
- Stamps J.A., 1993.* Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity // Biol. J. Linn. Soc. V. 50. № 2. P. 123–145.
- Statistica StatSoft, Inc., 2001.* Электронный учебник по статистике. Москва, StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
- Storz Y.F., Balasingh J., Bhat H.R., et al., 2001.* Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) // Biol. J. Linn. V. 72. P. 17–31.
- Suttie J.M., Webster J.M., 1995.* Extreme seasonal growth in arctic deer: comparisons and control mechanisms // Amer. Zool. V. 35. P. 215–221.

S. A. Abramov

Interrelations between different forms of morphological variability (on the example of hoofed animals)

Interrelations between different forms of morphological variability were studied on the example of some species of hoofed animals. Principal components, canonical discriminant function, cluster analysis and ANOVA were used to analyze 23 craniometrical measurements. The continuity between variability forms means that the essential part of one form of variability is a consequence of another form. The strong bond between age and sexual variability and absence of such bond between age and other forms of intrapopulation variability was shown. Geographical and interspecific variability (as shown for mountain sheep) are connected with different groups of craniometrical measurements.