

УДК 599.742.21–22:591.431.4

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЗУБНЫХ РЯДОВ ПЕСЦА (*VULPES LAGOPUS* L. 1758), РОЛЬ АСИММЕТРИИ И АЛЛОМЕТРИИ

© 2023 г. В. В. Гасилин^{a, *}, О. Г. Нанова^{b, **}

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия

^bНаучно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

*e-mail: GasilinV@yandex.ru

**e-mail: nanova@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.2022 г.

После доработки 06.12.2022 г.

Принята к публикации 07.12.2022 г.

Исследована географическая изменчивость формы рядов верхних щечных зубов песцов с помощью методов геометрической морфометрии. Географическая изменчивость изучена с использованием 288 экземпляров из 19 локалитетов Северной Америки, Евразии, а также островов Тихого и Северного Ледовитого океанов. Показана значительная мономорфность зубных рядов всех материковых песцов, а также песцов из Гренландии и о-ва Св. Лаврентия. Песцы четырех тихоокеанских популяций — двух командорских и двух прибыловских — существенно отличаются от материковых песцов формой зубных рядов. При этом песцы о-ва Медного, о-ва Беринга и о-вов Прибылова также различаются между собой. Песец о-ва Медного обладает самыми укороченными и широко расставленными зубными рядами, а также очень крупными зубами. Песец о-вов Прибылова, напротив, самый мелкозубый. Аллометрия не играет существенной роли в формировании географической изменчивости зубных рядов песцов. Обнаружен высокий уровень флуктуирующей асимметрии у песцов о-ва Медного и о-ва Св. Георгия по сравнению с ее уровнем в других популяциях песцов. Наиболее вероятно, что для песца о-ва Медного это обусловлено известным низким генетическим разнообразием популяции вследствие прохождения экстремального бутылочного горлышка численности в недавнем прошлом. Выдвинуто предположение о тождественности факторов флуктуирующей асимметрии, действовавших на песцов о-вов Медного и Св. Георгия.

Ключевые слова: млекопитающие, коренные зубы, морфология, геометрическая морфометрия, циркумполярный ареал, островная изоляция

DOI: 10.31857/S0044513423030066, **EDN:** BWQVTA

Песец (*Vulpes lagopus* L. 1758) населяет тундровую зону Евразии и Северной Америки, включая острова (Гептнер, Наумов, 1967). Во многом генетическая и морфологическая структура изменчивости вида определяется океаническим ледовым покровом (Dalén et al., 2005; Geffen et al., 2007; Нанова, 2022), позволяющим, либо позволявшим в прошлом, активно перемещаться на большие дистанции (Сдобников, 1940; Гептнер, Наумов, 1967; Fuglei, Taggroux, 2019).

Географическая изменчивость черепа песца достаточно хорошо изучена. Так, изолированные тихоокеанские популяции песцов Командорских о-вов и о-вов Прибылова отличаются более крупными размерами и более робустной формой черепа по сравнению с материковыми популяциями (Цалкин, 1944; Загребельный, Пузаченко, 2006; Martin-Serra et al., 2019; Нанова, 2022). Песцы Гренландии, напротив, более мелкие (Vibe, 1967; Нано-

ва, 2022). Песцы остальной части ареала в значительной степени однородны по размеру и форме черепа (Пузаченко, Загребельный, 2008; Нанова, 2022).

Несмотря на функциональную связь с костями черепа, зубная система млекопитающих представляет собой отдельный онтогенетический корреляционный модуль (Goswami, Polly, 2010), и ее изменчивость не всегда полностью согласована с изменчивостью черепа (Нанова, 2009). Изменчивость зубной системы песца исследована не так подробно, как кости черепа. В работе Daitch и Guralnick (2007) изучена географическая изменчивость формы первого верхнего моляра с помощью методов геометрической морфометрии. Авторы показали низкий уровень изменчивости формы этого зуба среди населения материка. При этом песцы о-ва Беринга и о-ва Св. Павла наиболее сильно отличались по форме зуба от материковых песцов и друг от друга (о-в Медный и о-в Св. Георгия не

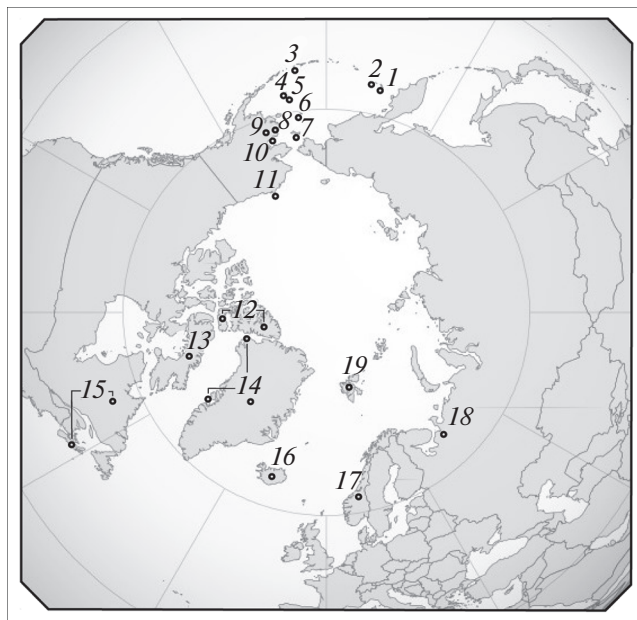


Рис. 1. Пункты добычи особей песца в Северном полушарии и соответствие им нумерации локалитетов в исследовании: 1 – о-в Беринга, 2 – о-в Медный, 3 – о-в Сигуам, 4 – о-в Св. Георгия, 5 – о-в Св. Павла, 6 – о-в Св. Матвея, 7 – о-в Св. Лаврентия, 8 – устье р. Юкон, 9 – пункт Андреевская одиночка, 10 – о-в Св. Михаила, 11 – окр. г. Уткиагвик, 12 – о-ва Элсмир и Девон, 13 – Баффинова Земля, 14 – о-в Гренландия (включая выборки из окр. пункта Иита и залива Диско), 15 – п-ов Лабрадор (включая локалитеты в заливе Унгава, окр. г. Норт Ривер и о-ва Баррен-Айленд), 16 – о-в Исландия, 17 – Скандинавский п-ов, 18 – Архангельская обл. РФ, 19 – о-в Западный Шпицберген.

включены в их анализ). В этой же работе подтверждена мелкозубость песца о-ва Св. Павла, ранее описанная Pengilly (1981). Сопоставление формы щечного зубного ряда одной из сторон черепа песцов Евразии с помощью методов геометрической морфометрии (Нанова, 2009) показало высокую специфичность песца о-ва Медного по этому параметру. Полномасштабного исследования изменчивости зубной системы песцов проведено не было.

В задачи нашей работы входит: 1) исследовать географическую изменчивость формы верхних рядов коренных зубов песцов; 2) оценить роль асимметрии в географической изменчивости формы верхних рядов коренных зубов песцов; 3) оценить роль изменчивости размеров в географической изменчивости формы верхних рядов коренных зубов песцов.

МАТЕРИАЛ

Район исследования – европейский и североамериканский сегменты (включая о-ва Северно-

го Ледовитого океана), а также два острова в азиатском сегменте циркумполярного ареала песца.

Изучены черепа особей, добытых в двух десятках пунктов с кон. 19 (Аляска, п-ов Лабрадор, о-в Гренландия и др.) по кон. 20 вв. Островные локалитеты составили 63%, из которых 71% локалитетов приходится на американский сегмент ареала. Общая исследованная выборка составила 288 черепов, принадлежащих взрослым особям обоих полов с развитой зубной системой. Старые особи с сильно стертymi коронками зубов исключены. Частные выборки черепов варьируют от 1 до 63 экз. из одного локалитета. Наименьшие географические расстояния между локалитетами – на Аляске и архипелагах Берингова моря. Эти локалитеты оказались также наиболее обеспеченными материалом (табл. 1).

Из Заполярья происходит 29% черепов. На материковую Европу приходится 7% экземпляров, на островную – 2%, на материковую Северную Америку – 16%, на островную – 58% (38% особей с островов – из Гренландии), на островную Азию (Командорские о-ва) – 17% (рис. 1).

МЕТОДИКА

Предметом исследования являлась изменчивость общей формы рядов щечных зубов обеих сторон черепа песца. Анализ формы проводили методом геометрической морфометрии (Klingenberg, 2011; Zelditch et al., 2012; Васильев и др., 2018).

На начальном этапе исследования при помощи фиксированной цифровой фотокамеры (Canon 650D) получали изображения отобранных черепов с вентральной стороны. Затем в программах TpsUtil 1.74 и TpsDig2 на основе цифровых изображений создавали надлежащие tps-файлы и представляли лантмарки (Zelditch et al., 2012), призванные отразить форму рядов щечных зубов у песцов из различных локалитетов. Каждый экземпляр охарактеризовали при помощи 32 лантмарок, помечающих передние и задние края коронок и долинок между буграми премоляров и моляров верхней челюсти (табл. 2, рис. 2). Полный набор лантмарок каждой особи схематично очерчивает форму зубных рядов и называется конфигурацией. Расстановка лантмарок осуществлялась троекратно ради последующей оценки ее точности (ошибки), обусловленной личностным фактором исследователя. Дальнейшие расчеты проводили на усредненных по трем сериям расстановки консенсусных конфигурациях.

Собственно анализ формы, ее изменчивости проводили в программе MorphoJ (Klingenberg, 2011). Сравнение конфигураций зубных рядов песцов предварено процедурой прокрустового совмещения, которая устраняет информацию о масштабе объектов и об их положении в пространстве. Прокрустово совмещение делает возможным непосред-

Таблица 1. Локалитеты и объем изученной коллекции, экз.

Номер выборки	с.ш.	в.д.	Локалитет	Регион	Страна	1	2	0	<i>n</i>	Коллекция
1	55.06	166.26	о-в Беринга	Командорские острова	РФ	11	12	1	24	ЗММГУ
2	54.71	167.71	о-в Медный	Командорские острова	РФ	1	4	20	25	ЗММГУ
3	52.32	172.53	о-в Сигуам	Андреяновские острова, Алеутский архипелаг	США	—	—	1	1	NMNH
4	56.58	169.61	о-в Св. Георгия	Прибылова острова	США	2	3	2	7	NMNH
5	57.18	170.28	о-в Св. Павла	Прибылова острова	США	9	12	42	63	NMNH
6	60.43	172.71	о-в Св. Матвея	—	США	—	1	—	1	NMNH
7	63.39	170.34	о-в Св. Лаврентия	—	США	13	11	—	30	BNHM, NMNH
8	62.60	164.81	устье р. Юкон	Аляска	США	—	1	—	1	NMNH
9	51.96	175.72	пункт Андреевская одинокка	Аляска	США	—	—	3	3	NMNH
10	63.28	162.09	о-в Св. Михаила	—	США	—	—	3	4	NMNH
11	71.34	156.75	окр. г. Уткиагвик	Аляска	США	7	12	0	19	NMNH
12	80.70	78.03	о-в Элсмир	Нунавут	Канада	2	1	2	5	NMNH
	75.44	87.63	о-в Девон	Нунавут	Канада	1	—	—	1	NMNH
13	68.59	74.65	—	Баффинова Земля	Канада	—	—	—	36	BNHM
14	—	—	—	Гренландия, остров	Дания	3	2	—	20	AMNH
	78.31	72.63	окр. пункта Иита	Гренландия, остров	Дания	—	—	—	1	AMNH
	69.19	52.07	залив Диско	Гренландия, остров	Дания	—	—	1	1	NMNH
15	—	—	—	Лабрадор, полуостров	Канада	—	—	6	6	BNHM
	59.74	67.56	залив Унгава	Лабрадор, полуостров	Канада	14	3	—	17	AMNH
	53.82	57.10	окр. г. Норт Ривер	Лабрадор, полуостров	Канада	—	1	—	1	AMNH
	44.95	62.04	о-в Баррен-Айленд	Новая Шотландия	Канада	1	—	—	1	AMNH
16	64.80	18.19	о-в Исландия	—	Исландия	—	—	—	2	BNHM
17	—	—	—	Скандинавский полу- остров	Норвегия	—	—	—	5	BNHM
18	—	—	—	Архангельская обл.	РФ	6	8	—	14	ЗММГУ
19	78.31	17.32	о-в Зап. Шпицберген	Шпицберген, архипелаг	Норвегия	—	—	—	4	BNHM

Примечания. 1 — самец, 2 — самка, 0 — пол неизвестен, точность координат условна. ЗММГУ — Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, NMNH — Smithsonian National Museum of Natural History, BNHM — Museum für Naturkunde Berlin, AMNH — American Museum of Natural History. В тексте и в расчетах экземпляры с соседствующих островов Элсмira и Девона рассмотрены совокупно, в качестве выборки из одного локалитета (12), аналогично экземпляры из разных частей Гренландии и экземпляры из нескольких мест на Лабрадоре сведены в две выборки, соответствующие условным локалитетам (14 и 15). *n* — число черепов.

ственное сравнение форм вне зависимости от размеров объектов, что важно, т.к. у песцов существует географическая изменчивость размера (Цалкин, 1944; Vibe, 1967; Frafjord, 1993; Загребельный, Пузаченко, 2006; Нанова, 2022). Различия между конфигурациями выявляли на уровне межгрупповой изменчивости. Исходно группы формировали по локалитету (месту добычи особи). Визуальный анализ существенных различий проводили между консенсусными конфигурациями. Для облегчения визуального распознавания различий их усиливали путем применения двукратного коэффициента

утрирования к консенсусным конфигурациям, полученным по главным компонентам и каноническим переменным. Консенсусная конфигурация, полученная усреднением по общей выборке, называется в работе эталонной.

Разработанный Клиндженбергом (Klingenberg et al., 2002; Klingenberg, 2015) подход позволяет разложить общую ковариационную матрицу на две — симметричную и асимметричную — составляющие. Обе составляющие изменчивости занимают ортогональные друг другу области морфопространства. Вместе они образуют общее тангенци-

Таблица 2. Местоположение ландрмарки относительно коронки верхнего щечного зуба

Ландрмарка	Положение ландрмарки
1, 17	Передний край P1
2, 18	Задний край P1
3, 19	Передний край P2
4, 20	Задний край P2
5, 21	Передний край P3
6, 22	Задний край P3
7, 23	Передний край P4 между паракондом и протоконом
8, 24	Вершина паракона P4
9, 25	Задний край P4
10, 26	Передний край M1
11, 27	Долинка между паракондом и метакондом M1
12, 28	Точка перегиба лингвального края гипокона M1
13, 29	Задний край M1
14, 30	Долинка между паракондом и метакондом M2
15, 31	Лингвальный край гипокона M2
16, 32	Задний край M2

альное пространство форм. Каждое из этих двух подпространств имеет меньшую мерность по сравнению с общим морфопространством. Симметричную и асимметричную составляющие анализировали отдельно при помощи набора статистических методов, что позволило рассмотреть соответствующие аспекты изменчивости.

Анализ главных компонент на прокрустовых координатах провели для оценки общей структуры изменчивости. Канонический анализ в сочетании с перекрестной проверкой (1000 пермутаций) выполнили на прокрустовых координатах для исследования различий конфигураций между группами особей (Klingenberg, Monteiro, 2005; Viscosi, Cardini, 2012; Zelditch et al., 2012) из разных локалитетов. Ме-

тод использовали для изучения обособленности групп, соответствующих локалитетам, и для получения распределения вариантов конфигурации зубных рядов вдоль канонических осей.

Анализ ANOVA на прокрустовых координатах использовали для оценки флуктуирующей асимметрии и индивидуальной изменчивости в отдельных группах песцов по методике, реализованной в программе MorphoJ (Klingenberg, 2015).

Роль аллометрии в изменчивости формы зубных рядов протестировали с помощью линейной регрессии, где в качестве зависимой переменной выступают прокрустовы координаты, а в качестве независимой переменной — кондильо-базальная длина черепа, измеренная с помощью электронного штангенциркуля Sylvac с точностью до 0.01 мм. Для оценки достоверности связи проведен пермутационный тест (10 000 пермутаций).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Симметричная составляющая изменчивости. Методом главных компонент выявлено, что 90% изменчивости (дисперсии) формы зубных рядов 288 особей песцов объясняется восемью главными компонентами, из которых на две первые приходится почти 76% дисперсии (табл. 3), в силу чего они и рассмотрены.

Распределение групп особей в пространстве первых двух главных компонент отражает сложную структуру неоднородной выборки (рис. 3).

Первая главная компонента объясняет более половины изменчивости (табл. 3), и вдоль нее большинство изучаемых групп перекрывается в наименьшей степени, так что в графике можно выделить две области (рис. 3). В левой области (с отрицательными значениями по первой главной компоненте) располагается несколько умеренно перекрытых вдоль второй компоненты групп (в полигональных контурах), в правой области — много значительно перекрывающихся вдоль обеих компонент групп. Левую область характеризуют островные тихоокеанские локалитеты, правую —

Таблица 3. Распределение дисперсии по осям главных компонент и канонической переменной в анализе симметричной составляющей изменчивости

Ось	Собственные значения	Дисперсия, %	Кумулята, %
Главная компонента			
1	0.001076	66.148	66.148
2	0.000156	9.588	75.736
3	8.13E-05	5.002	80.738
Каноническая переменная			
1	4.96	39.79	39.79
2	3.10	24.86	64.65
3	1.02	8.15	72.80

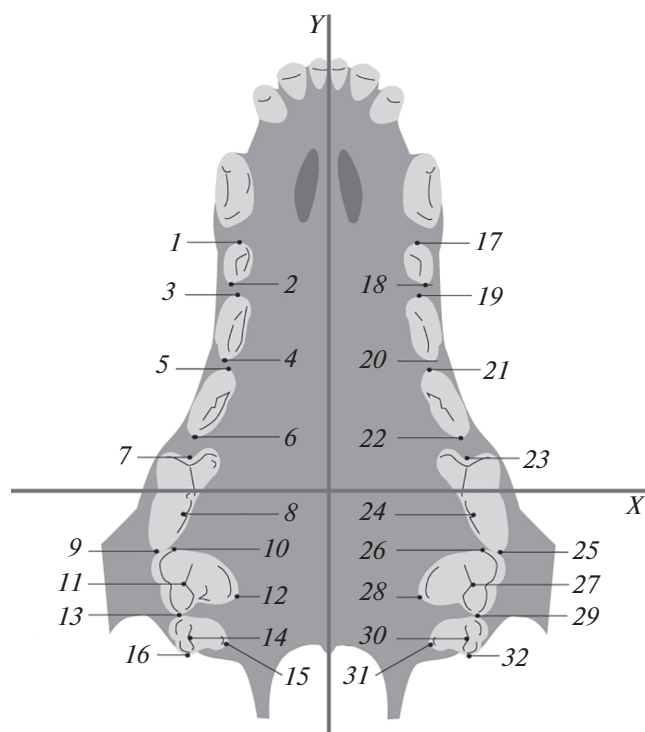


Рис. 2. Расположение ланмарок на верхней челюсти песца. Вид снизу. Обозначения см. в табл. 2.

другие островные и все материковые локалитеты (рис. 3). Ось, которая бы проходила вблизи средних значений групп, лежащих в левой области, можно провести по координате -0.03 первой главной компоненты, а аналогичную ось для групп правой области — по координате 0.03 . Им соответствуют консенсусные конфигурации, которые рассмотрены после применения к координатам коэффициента утрирования 2 (рис. 4а, 4б).

Песцы левой области графика (рис. 3), происходящие из локалитетов на о-вах Беринга (1), Св. Георгия (4), Св. Павла (5) и Медном (2), характеризуются в среднем укороченными (по оси Y) и при этом шире расположенными (по оси X) рядами щечных зубов относительно полученной по общей выборке эталонной (усредненной) конфигурации, т.е. представляются массивными (рис. 4а). Наоборот, песцы правой области, происходящие из остальных локалитетов (рис. 3), обладают удлинёнными и сближенными в латеральном направлении рядами зубов по сравнению с эталонной конфигурацией и оказываются грацильными (рис. 4б).

В отношении степени вытянутости соответствующих конфигураций наибольшие различия между ними сказываются в обоих (оральном и аборальном) направлениях от ланмарок зуба Р4, которые по оси Y хорошо совместимы у всех кон-

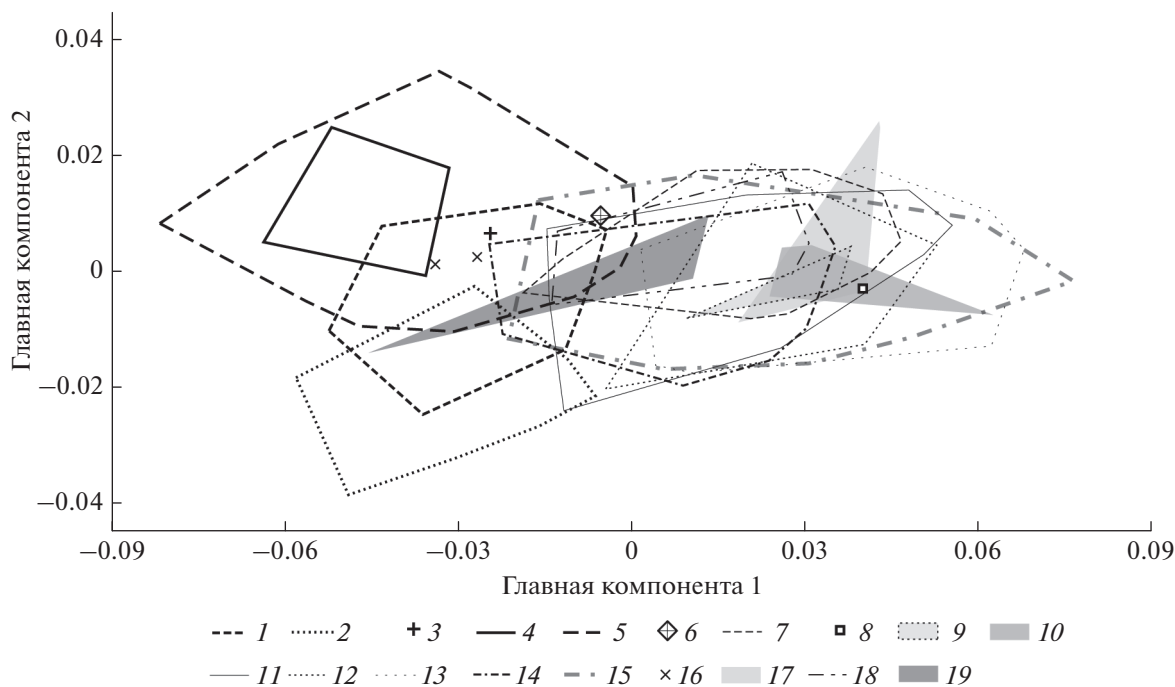


Рис. 3. Распределение групп особей песцов в пространстве первых двух главных компонент. Оконтурированы крайние положения соответствующих особям точек: 1 — о-в Беринга, 2 — о-в Медный, 3 — о-в Сигуам, 4 — о-в Св. Георгия, 5 — о-в Св. Павла, 6 — о-в Св. Матвея, 7 — о-в Св. Лаврентия, 8 — устье р. Юкон, 9 — пункт Андреевская одиночка, 10 — о-в Св. Михаила, 11 — окр. г. Уткиагвик, 12 — о-ва Элсмир и Девон, 13 — Баффинова Земля, 14 — о-в Гренландия (включая выборки из окр. пункта Иита и залива Диско), 15 — п-ов Лабрадор (включая локалитеты в заливе Унгава, окр. г. Норт Ривер и о-ва Баррен-Айленд), 16 — о-в Исландия, 17 — Скандинавский п-ов, 18 — Архангельская обл. РФ, 19 — о-в Западный Шпицберген.

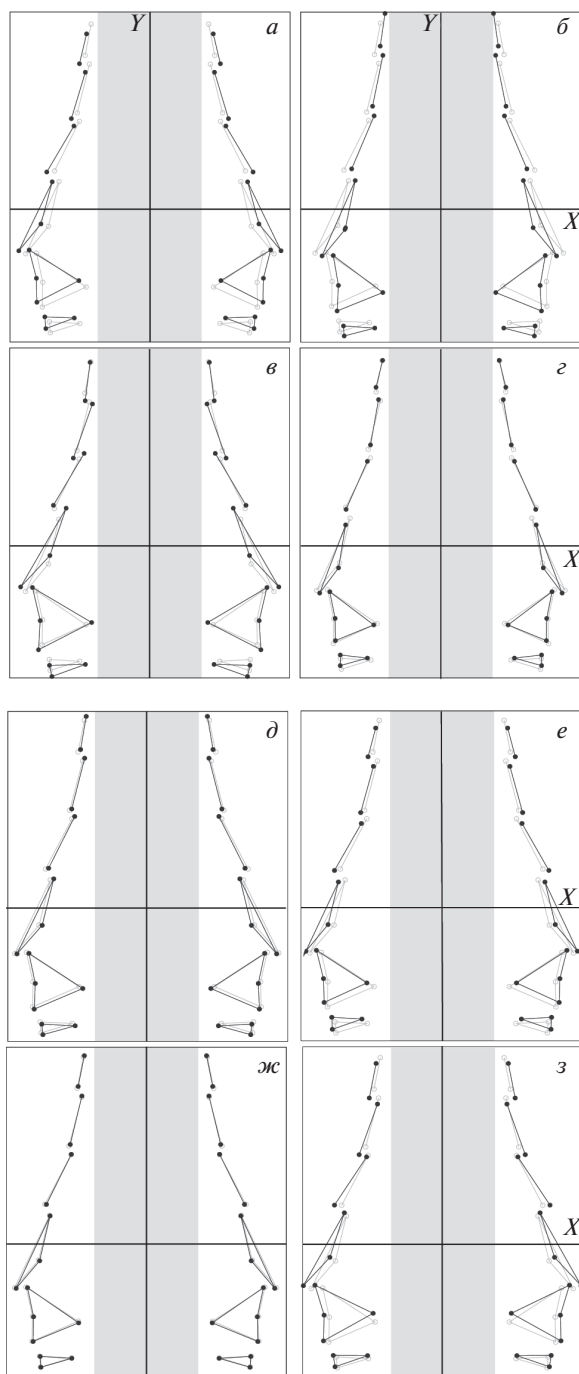


Рис. 4. Консенсусные конфигурации верхних рядов щечных зубов песцов (эталонная конфигурация выполнена светло-серыми отрезками) для крупных скопленных особей вдоль первых двух осей главных компонент (первая *a*, *б*; вторая *в*, *г*) и канонических переменных (первая *д*, *е*; вторая *ж*, *з*). Координаты конфигураций до применения коэффициента утрирования (множителя 2): *a* – (0.03), *б* – (–0.03), *в* – (–0.025), *г* – (0.015), *д* – (–2), *е* – (4), *ж* – (–1), *з* – (5).

фигураций. Все ландмарки P1–3 относительно ландмарок эталонной конфигурации смещены аборально (рис. 4*a*) у песцов из левой области распре-

деления (рис. 3) и орально – у песцов из правой ее области. Вместе с тем все ландмарки M1–2 относительно ландмарок эталонной конфигурации смещены орально (рис. 4*a*), у песцов из левой области графика (рис. 3) и аборально – у песцов правой области.

Вторая главная компонента объясняет менее 10% дисперсии (табл. 3), и вдоль нее наблюдается значительное перекрытие полигональных контуров многих групп (рис. 3). В наименьшей мере по ней перекрыты полигоны, соответствующие особям песцов с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4), Св. Павла (5). Ось вдоль координаты 0.015 второй главной компоненты пересекает полигоны для песцов с о-ва Св. Павла (5) и Св. Георгия (4), а ось вдоль координаты –0.025 проходит через центр полигона для особей с о-ва Медного (2). Соответствующие им две утрированные консенсусные конфигурации (рис. 4*в*, 4*г*) отражают пропорциональность зубов. Так, в отличие от песцов о-вов Св. Павла и Св. Георгия (рис. 4*г*), песец о-ва Медного (рис. 4*в*) имеет крупные зубы относительно и общего ряда зубов, и эталонной конфигурации. Массивность зубов песца о-ва Медного обуславливает заметное стеснение в ряду зубов P1–4: передние их края заходят за задние края впереди стоящих. Этот же ряд зубов песцов о-вов Св. Павла и Св. Георгия сохраняет строй. Площади проекций, занимаемые конфигурациями M1 и M2 песца о-ва Медного (рис. 4*в*), больше, а аналогичные площади проекций песцов о-вов Св. Павла и Св. Георгия (рис. 4*г*) меньше площади эталонной конфигурации зуба.

Канонический анализ выявил, что 90% изменчивости так же, как и в случае с главными компонентами, объясняется восемью первыми каноническими переменными, из которых на первые две приходится почти 65% дисперсии, причем первая каноническая переменная объясняет порядка 40% изменчивости (табл. 3). Распределение особей в их осях напоминает трилистник (рис. 5): положительные значения по первой переменной – у особей с о-вов Св. Георгия (4) и Св. Павла (5), отрицательные значения – в основном у особей материковых локалитетов.

По второй переменной от этих групп наилучшим образом дифференцированы песцы о-ва Медного (2) и – в несколько меньшей степени – песцы о-ва Беринга (1), контур полигона изменчивости которых незначительно перекрывается с контуром группы о-ва Медного (2). Можно видеть, что распределение в канонических переменных отражает, по сути, характер распределения групп в главных компонентах (рис. 3): песцы с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4) и Св. Павла (5) дифференцированы от особей с материков и других островов по первым двум осям (рис. 5).

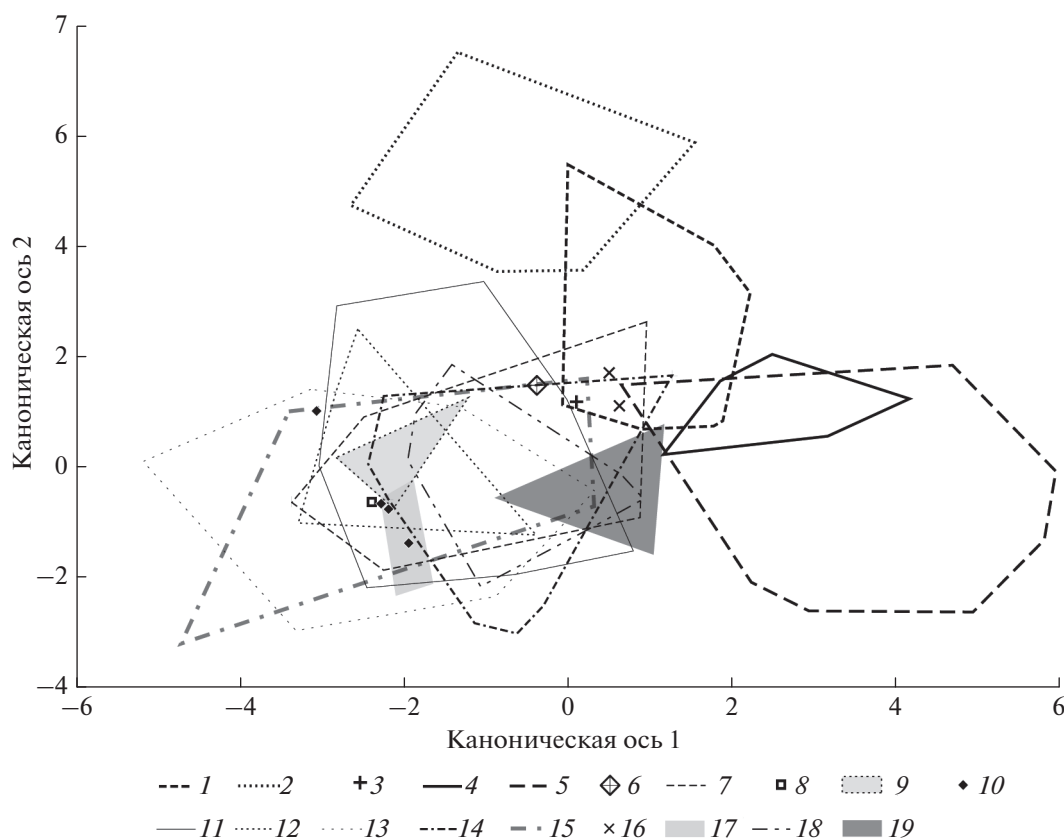


Рис. 5. Распределение групп особей песцов в пространстве первых двух канонических переменных. Оконтуры крайние положения соответствующих особям точек (номера обозначений см. в подписи к рис. 3).

На ось первой переменной через центры отчетливо дифференцированных вдоль нее двух скоплений опущены перпендикуляры и получены координаты конфигураций (рис. 4д, 4е). Координате -2 соответствует консенсусная конфигурация (рис. 4д), которая слабо отличается от эталонной, поскольку координата проходит через область с наибольшей плотностью. Тем не менее отличия наблюдаются в том, что ряды щечных зубов этих песцов удлинены (по оси Y) и сближены в латеральном направлении (по оси X). Вытянутость обусловлена смещением, во-первых, лантмарок P1–3 в оральном направлении относительно лантмарок эталонной конфигурации и относительно лантмарок зуба P4 (по оси Y совместимы с таковыми эталонной конфигурации), во-вторых, лантмарок M1–2 в аборальном направлении также относительно лантмарок соответствующей эталонной конфигурации и лантмарок P4 (рис. 4д).

Координате 4 на первой канонической переменной соответствует консенсусная конфигурация (рис. 4е), лучше отличающаяся от эталонной, поскольку отражает форму зубного ряда почти исключительно песка с о-ва Св. Павла (рис. 5). Ряды щечных зубов здесь укорочены (по оси Y) и больше удалены друг от друга в латеральном направле-

нии (по оси X), чем у других песцов. Укороченность обусловлена смещением, во-первых, лантмарок P1–3 в аборальном направлении, во-вторых, лантмарок M1–2 в оральном направлении относительно лантмарок соответствующей эталонной конфигурации (рис. 4д). Эти отличительные особенности при анализе главных компонент выделяли среди прочих песка о-ва Медного (рис. 4а). Но песок о-ва Св. Павла имеет и другие черты: конфигурации лантмарок P2–3 определенно отражают укорочение их коронок (по оси Y), а конфигурация M1 – сужение его коронки (по оси X) относительно эталонной конфигурации.

На ось второй переменной также через центры дифференцированных вдоль нее скоплений опущены перпендикуляры и получены координаты для двух конфигураций (рис. 4ж, 4з). Координате -1 соответствует консенсусная конфигурация (рис. 4ж), которая по той же причине, что и в предыдущем случае, слабо отличается от эталонной. Консенсусная конфигурация по координате 5 (рис. 4з) отражает форму зубного ряда исключительно песка о-ва Медного. Ряды щечных зубов здесь вновь укорочены (по оси Y) за счет описанных разнонаправленных смещений P1–3 и M1–2, но в латеральном направлении (по оси X) смещены в стороны

Таблица 4. Прокрустовы дистанции между группами (под диагональю) по симметричной составляющей изменчивости и их *p*-значимость по перестановочному тесту (10000 перестановок)

	1	2	4	5	7	11	12	13	14	15	17	18
1		<0.0001	0.0005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
2	0.0224		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
4	0.0231	0.0369		0.0099	<0.0001	<0.0001	0.0003	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0027	<0.0001
5	0.0177	0.0357	0.0195		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
7	0.0517	0.0617	0.0681	0.0544		0.0959	0.1472	<0.0001	0.0007	0.3406	0.0581	0.0412
11	0.066	0.0725	0.083	0.0691	0.0191		0.1157	<0.0001	0.0545	0.3288	0.0637	0.2271
12	0.0599	0.0224	0.0231	0.0177	0.0517	0.02		0.0559	0.0135	0.435	0.4816	0.0262
13	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232		<0.0001	0.0077	0.2413	0.2271
14	0.0456	0.0289	0.0324	0.0358	0.0764	0.013	0.0229	0.0242		0.0238	0.0178	0.0071
15	0.0527	0.0347	0.0262	0.0261	0.0585	0.01	0.014	0.0152	0.0152		0.2278	0.1107
17	0.0638	0.0725	0.0791	0.0664	0.0205	0.0255	0.0198	0.0161	0.0247	0.0203		0.0141
18	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232	0.027	0.016	0.014	0.0269	

Номера выборок см. в табл. 1.

Таблица 5. Распределение дисперсии по осям первых трех главных компонент и канонических переменных в анализе асимметричной составляющей

Ось	Собственные значения	Дисперсия, %	Накопленная доля дисперсии, %
Главная компонента			
1	3.81E-05	30.833	30.833
2	1.92E-05	15.483	46.316
3	1.27E-05	10.249	56.565
Каноническая переменная			
1	1.83	33.47	33.47
2	0.79	14.51	47.98
3	0.51	9.40	57.38

(от оси *Y*) лишь конфигурации P1 и P4. У зубов P2 и P3 в стороны смещены только задние края, при этом оба зуба сближены: P3 заходит передним краем за P2. Площадь проекции конфигурации M1 превосходит таковую эталонной конфигурации зуба. Наконец, точка перегиба (ландмарки 12 и 28) лингвального края его гипокона (рис. 2) смещена орально относительно ландмарки эталонной конфигурации (рис. 4з).

Многие величины прокрустовых дистанций между парами групп ($n > 4$) достоверны (табл. 4).

Достоверно отличаются группы особей с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4), Св. Павла (5) от остальных групп, происходящих из локалитетов на материках или ближайших к ним островов. Некоторое исключение составляет группа с о-ва Св. Георгия, которая показала меньше достоверных различий с другими группами. Между собой группы особей с названных четырех островов также достоверно различаются, за исключением песцов с о-вов Св. Георгия и Св. Павла (табл. 4).

Асимметричная составляющая изменчивости. Метод главных компонент продемонстрировал, что 91% дисперсии объясняется четырнадцатью главными компонентами. Первая главная компонента вобрала менее трети изменчивости (табл. 5).

Такое распределение изменчивости свидетельствует о множестве факторов, которые обуславливают асимметричную составляющую изменчивости. В результате в пространстве первых двух главных компонент полигональные контуры, соответствующие группам особей из различных локалитетов, оказались в значительной степени совмещенными (рис. 6).

По первой главной компоненте полностью оказались разобщены группы с географически соседствующих островов: с одной стороны это песец с Баффиновой Земли (13), с другой стороны — песцы о-вов Элсмира и Девона (12), а также о-ва Св. Лаврентия (7).

Канонический анализ позволил установить, что 92% изменчивости объясняется одиннадцатью пер-

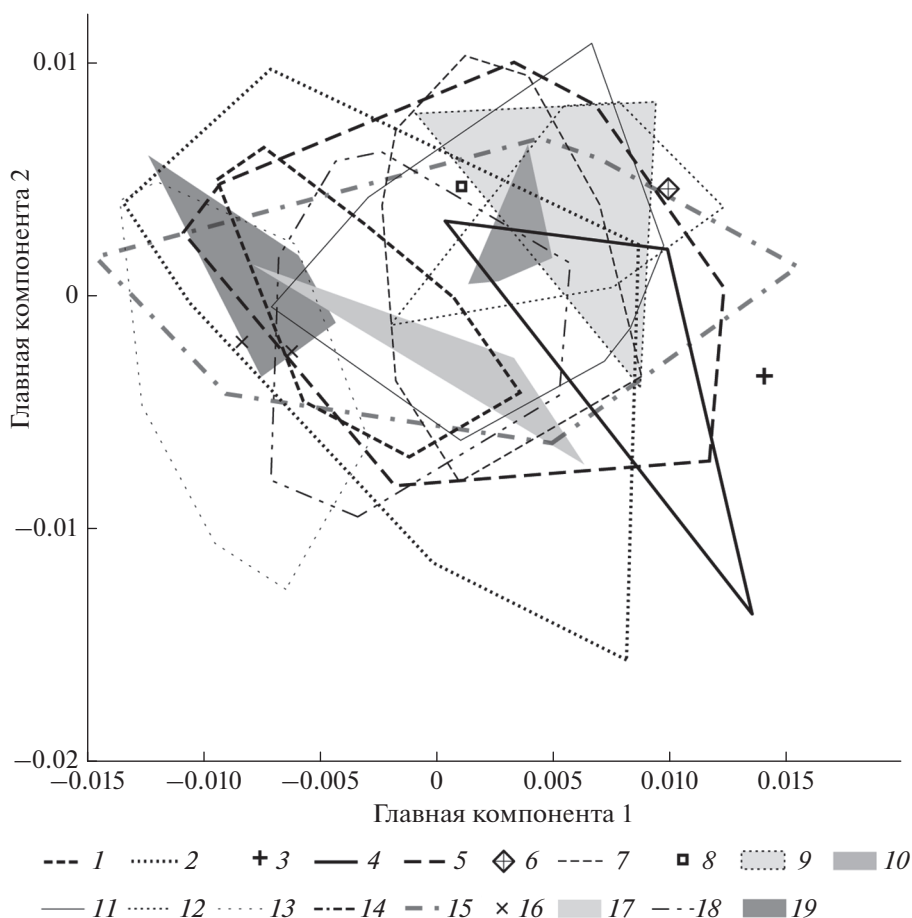


Рис. 6. Распределение групп особей песцов из 19 локалитетов в пространстве первых двух главных компонент асимметричной составляющей изменчивости конфигурации зубных рядов. Контуры проведены по крайним положениям точек, соответствующих особям (номера обозначений см. в подписи к рис. 3).

выми каноническими переменными. Первая переменная вбирает треть изменчивости (табл. 5). В пространстве двух первых канонических переменных контуры различных групп снова значительно совмещены, но благодаря максимизации межгрупповой изменчивости разобщенных контуров гораздо больше, чем в случае главных компонент (рис. 7).

Так, от общего скопления оказался изолированным полигон малой группы особей с о-ва Шпицбергена (19), абсолютно разобщены группы особей с Баффиновой Земли (13) и о-вов Элсмira и Девона (12), группы особей с Баффиновой Земли (13) и Уткигвика (11), группы о-ва Беринга (1) и Уткигвика (11), группы о-ва Беринга (1) и о-вов Элсмira и Девона (12).

Попарные дистанции между группами ($n > 4$) и значимость их величин приведены в виде матрицы (табл. 6).

Как и в случае с симметричной составляющей, вновь достоверно отличаются группы особей с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Павла (5) от

остальных групп. Различия групп между собой также достоверны. Группа особей с о-ва Св. Георгия (4) по-прежнему занимает неопределенное положение (табл. 6).

Дисперсионный анализ провели в отношении набора групп, сокращенного путем частичного объединения. На основании результатов анализа главных компонент и канонического анализа данные по особям из материковых локалитетов Северной Америки и Евразии объединены в две соответствующие группы (табл. 7). Сравнение дисперсий показало, что самый большой уровень флуктуирующей асимметрии — на о-ве Медном, следующий за ним — на о-ве Св. Георгия. При этом самый низкий уровень индивидуальной изменчивости наблюдается у песцов о-ва Медного (2) и о-ва Беринга (1).

Многомерный анализ регрессии формы на кондлобазальную длину черепа по симметричной составляющей показал небольшую роль аллометрии: ею значимо ($p < 0.0001$) объяснено 18.5% дисперсии ($S_{\text{общ}} = 0.288$). Из распределения групп

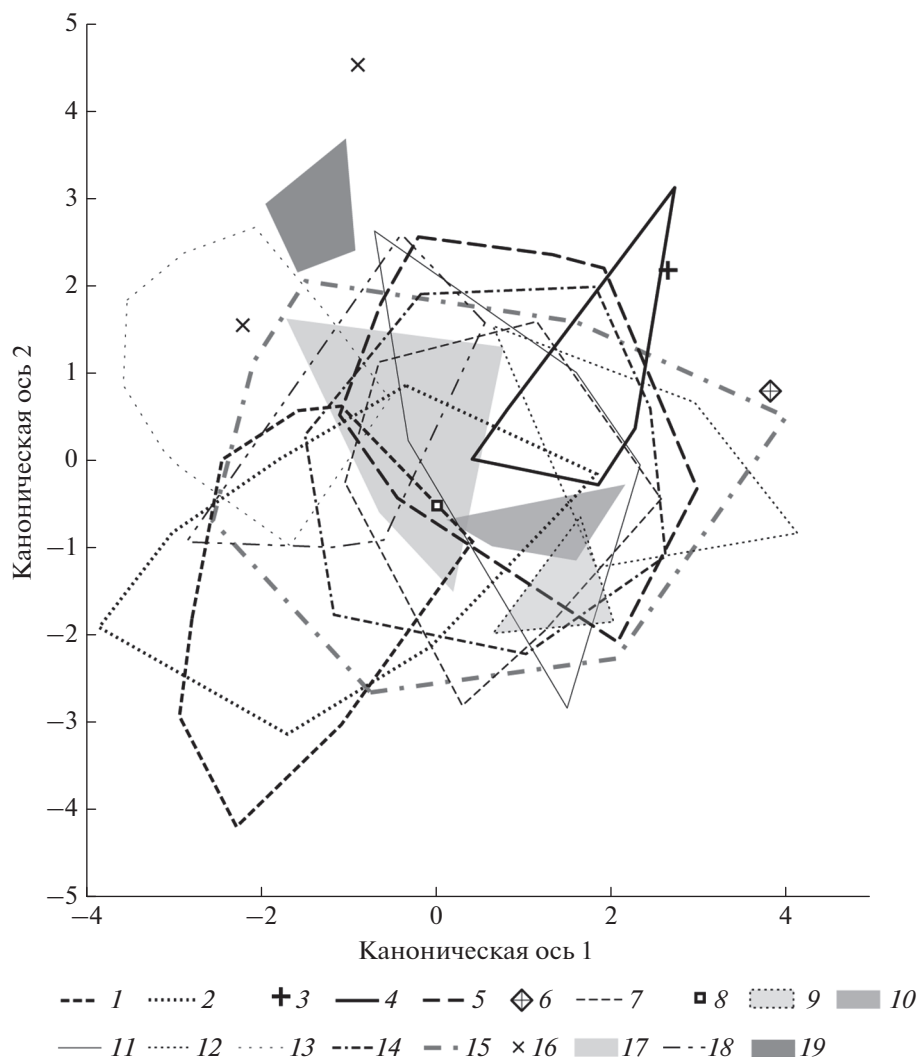


Рис. 7. Распределение групп особей песцов из 19 локалитетов в пространстве первых двух канонических переменных по асимметричной составляющей изменчивости конфигурации зубных рядов. Контуры проведены по крайним положениям точек, соответствующих особям (номера обозначений см. в подписи к рис. 3).

(рис. 8) следует, что своеобразие конфигураций щечных зубов песцов с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4), Св. Павла (5) в небольшой мере связано и с общими, более крупными, чем у других песцов, размерами черепов.

Многомерный анализ регрессии формы на кондилобазальную длину черепа по асимметричной составляющей показал отсутствие влияния аллометрии — на нее приходится лишь 0.48% дисперсии.

ОБСУЖДЕНИЕ

По форме щечных рядов зубов можно выделить следующие группы песцов: материковые песцы, включающие в себя локалитеты из Евразии и Северной Америки, песцы о-вов Прибылова и песцы Командорских о-вов, при этом последние — песцы о-ва Медного и о-ва Беринга —

также заметно различаются между собой. Особи из Исландии и о-ва Сегуам наиболее близки в морфопространстве популяциям зверей с о-вов Св. Павла и Беринга. Песцы о-ва Св. Павла и двух Командорских о-вов отличаются от других песцов более широким костным небом. Особи с Командорских о-вов отличаются от всех других песцов расположением второго моляра кпереди относительно переднего края хоан. Песец о-ва Медного отличается от песца о-ва Беринга редкостью наличия диастем между премолярами. Коронки премоляров песца о-ва Медного выделяются массивностью, расположены более плотно, чаще повернуты по отношению к оси коронки соседнего зуба, скученны. Диастемы между премолярами у песца о-вов Прибылова, напротив, более выражены, т.к. коронки зубов мельче при относительно крупном черепе. Песцы о-ва Шпицбергена, Европы, Север-

Таблица 6. Прокрустовы дистанции между центроидами групп (под диагональю) по асимметричной составляющей изменчивости и их *p*-значимость по перестановочному тесту (10000 перестановок)

	1	2	4	5	7	11	12	13	14	15	17	18
1		<0.0001	0.0005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
2	0.0224		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
4	0.0231	0.0369		0.0099	<0.0001	<0.0001	0.0003	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0027	<0.0001
5	0.0177	0.0357	0.0195		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
7	0.0517	0.0617	0.0681	0.0544		0.0959	0.1472	<0.0001	0.0007	0.3406	0.0581	0.0412
11	0.066	0.0725	0.083	0.0691	0.0191		0.1157	<0.0001	0.0545	0.3288	0.0637	0.2271
12	0.0599	0.0224	0.0231	0.0177	0.0517	0.02		0.0559	0.0135	0.435	0.4816	0.0262
13	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232		<0.0001	0.0077	0.2413	0.2271
14	0.0456	0.0289	0.0324	0.0358	0.0764	0.013	0.0229	0.0242		0.0238	0.0178	0.0071
15	0.0527	0.0347	0.0262	0.0261	0.0585	0.01	0.014	0.0152	0.0152		0.2278	0.1107
17	0.0638	0.0725	0.0791	0.0664	0.0205	0.0255	0.0198	0.0161	0.0247	0.0203		0.0141
18	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232	0.027	0.016	0.014	0.0269	

Номера выборок см. в табл. 1.

Таблица 7. Оценка дисперсии для флуктуирующей асимметрии и индивидуальной изменчивости песцов в различных локалитетах

Локалитеты/дисперсия	Флуктуирующая асимметрия	Индивидуальная изменчивость
Северная Америка	1.26E-05	9.25E-05
Евразия	1.10E-05	7.34E-05
о-в Гренландия	9.40E-06	6.84E-05
о-в Св. Лаврентия	6.55E-06	6.83E-05
о-в Медный	1.78E-05	5.78E-05
о-в Беринга	8.49E-06	5.55E-05
о-в Св. Георгия	1.49E-05	6.70E-05
о-в Св. Павла	1.21E-05	7.54E-05

ной Америки, о-вов Св. Лаврентия и Св. Михаила имеют относительно более узкое нёбо и стройные ряды некрупных премоляров с диастемами, в результате чего задний край альвеолы второго моляра оказывается отнесенным кзади от переднего края хоан.

Изменчивость размеров черепа песца слабо влияет на форму зубных рядов и, как видно из наших результатов, не связана с изменчивостью размеров зубов. Так, крупный медновский песец имеет очень крупные зубы, при этом такой же крупный прибыловский песец имеет мелкие зубы. Роль аллометрии в формировании рядов щечных зубов незначительна, что можно объяснить особенностью онтогенеза млекопитающих, которая заключается в том, что развитие костей черепа и развитие зубной системы регулируются по независимым механизмам (Hanken, Hall, 1993; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002). Кроме того, у хищных млекопитающих зубы прекращают рост после прорезывания. Тем не менее, благодаря объединению этих раз-

ных модулей в одной функциональной системе и позиционной связи, некоторую согласованность в структуре изменчивости зубной системы и костей черепа все же можно заметить. Например, песец о-ва Медного наиболее своеобразен среди всех изученных популяций, как по форме черепа, так и по форме зубных рядов. Помимо специфического увеличения зубов, форма зубных рядов также связана с расширением и укорочением рострума (Martin-Serra et al., 2019; Нанова, 2022), что означает более широко расставленные зубные ряды, особенно на уровне хищнических зубов. Географическая изменчивость зубной системы у материковых песцов также слабо выражена, как и изменчивость размера и формы черепа (Пузаченко, Загребельный, 2008; Нанова, 2022). Общая асимметрия, оцениваемая методами ординации по асимметричной составляющей, приняла сходные уровни в большинстве групп. В то же время уровень флуктуирующей асимметрии, рассчитываемый как отклонение симметрии каждого индивидуума от популя-

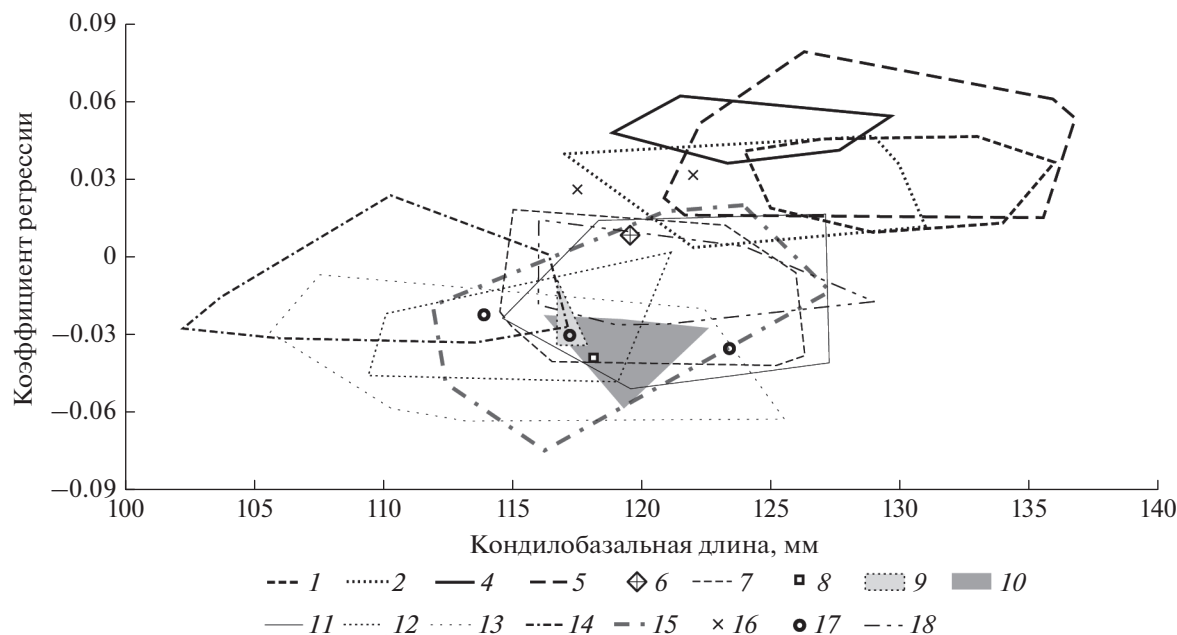


Рис. 8. Регрессия конфигураций зубных рядов в прокрустовых координатах на абсолютные кондильнобазальные длины черепов песцов по симметричной составляющей с перекрестной проверкой (10000 перестановок). Номера обозначений см. в подписи к рис. 3.

ционного среднего, оказался самым высоким для песка о-ва Медного. Асимметрия в рядах зубов песка о-ва Медного настолько выражена, что ее можно наблюдать невооруженным глазом. Уровень флуктуирующей асимметрии многие авторы рассматривают как показатель стабильности онтогенеза животных в популяции (Van Valen, 1962; Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Van Dongen, 2006). Идея в том, что у билатерально-симметричных животных правые и левые гомологичные структуры регулируются одними и теми же генами и находятся в одинаковой среде (Klingenberg, 2003). В идеальном случае правые и левые части структуры должны быть полностью симметричны. Флуктуирующая асимметрия возникает в результате мельчайших случайных ошибок развития структур, и чем более нестабилен этот путь, тем выше уровень асимметрии. Иногда флуктуирующая асимметрия рассматривается как индикатор благополучия популяции. Как правило, в высокоинбредных популяциях или в популяциях, среда обитания которых находится под воздействием сильных загрязнений, уровень флуктуирующей асимметрии повышается (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 1992; Thornhill, Møller, 1997; Van Dongen, Gangestad, 2011; Васильев и др., 2018). Полученный для песка о-ва Медного более высокий по сравнению с остальными песцами уровень флуктуирующей асимметрии вполне укладывается в эту теорию. Население песка о-ва Медного испытало крайне резкое падение численности — до нескольких репродуктивных пар особей — в ре-

зультате эпизоотии и сейчас представляет высокоинбредную популяцию (Goltsman et al., 2005; Ploshnitsa et al., 2012; Ploshnitsa et al., 2013). Кроме того, обнаружено, что песцы, чей рацион связан с продуктами моря — они представляют так называемый береговой экотип, к которому относятся и Командорские популяции, — более чем другие песцы подвержены влиянию ртути (Bocharova et al., 2013). Возможно, оба фактора повлияли на стабильность онтогенеза популяции. Наряду с этим флуктуирующая асимметрия у песка о-ва Беринга и материковых популяций находится на одном уровне. Песцы о-ва Беринга и о-ва Медного обитают в одних экологических условиях, а это уже позволяет полагать, что в наблюдаемых процессах ведущая роль принадлежит высокому уровню инбредности и низкому уровню генетического разнообразия. Важный вопрос, который предстоит еще исследовать, не был ли уровень флуктуирующей асимметрии также высок у песка о-ва Медного до резкого снижения численности? Ответ на него даст возможность оценить, насколько стабильность развития животных в этой популяции связана с быстрым формированием специфичной морфологии черепа и зубов. Примечательно, что уровень флуктуирующей асимметрии формы зубных рядов также достаточно высок у песка с о-ва Св. Георгия по сравнению с этим уровнем у материковых песцов и песка соседнего о-ва Св. Павла. Наши результаты позволяют предположить сходные популяционные процессы для о-ва Св. Георгия и о-ва

Медного, но этот вопрос требует дальнейшего исследования.

Низкий уровень изменчивости формы щечных зубных рядов у песцов на материке и островах, соединенных с ним ледовым покровом, вновь отражает единство циркумполярной популяции животного. Изоляция от нее песцов Командорских о-вов и о-вов Прибылова заметно сказалась на их морфологии, в частности, и на форме зубных рядов.

Совокупность особенностей черепа песцов Командорских о-вов свидетельствует о тенденции к гиперкарнивории: общее увеличение размеров (Цалкин, 1944; Нанова, 2022), укорочение рострума (Martin-Serra et al., 2019), увеличение угла зевка (Nanova, Proa, 2017), устойчивость черепа к биомеханическим нагрузкам и увеличение силы укуса (Nanova et al., 2017). Наиболее гипертрофированы эти особенности у песца о-ва Медного. Укрупнение зубов песцов Командорских о-вов хорошо укладывается в эту общую морфологическую тенденцию и согласуется с характером рациона песцов на Командорских о-вах (Загребельный, 2000; Нанова, 2006¹). В историческое время здесь отсутствовали грызуны — основная добыча песцов на материке, а на о-ве Медном их нет и сейчас. Основным кормовым ресурсом на Командорских о-вах для песцов служат летом морские птицы (преимущественно, глупыш *Fulmarus glacialis*), а в зимнее время — выбросы моря, т.е. трупы морских млекопитающих, преимущественно каланов *Enhydra lutris*, а также китов. Мы предполагаем, что крупный размер (морские птицы) и жесткость (шкуры морских млекопитающих) добычи обусловили особенности морфологии черепа и зубов песцов на Командорских о-вах. На о-вах Прибылова, где рацион песца более схож с рационом песцов Командорских о-вов, чем с рационом песца на материке, мы также наблюдаем увеличение общих размеров тела и черепа особей (Vibe, 1967; Нанова, 2022). С другой стороны, форма черепа прибыловского песца ближе к таковой материкового песца, а зубы не массивны. На данном этапе трудно сказать, с чем связана мелкозубость песцов о-вов Прибылова: со специфической адаптацией или со случайными причинами (как, например, генетический дрейф), не позволившими увеличить размер зубов согласованно с размером черепа. Несмотря на то, что кости черепа и зубы позиционно связаны, они являются разными онтогенетическими модулями. Зачастую изменчивость размеров черепа и размеров зубов слабо коррелированы (Dayan et al., 2002; Meiri et al., 2005; Нанова, 2009). Это дает возможность черепу и зубам изменяться и эволюционировать разнонаправлен-

но, что мы и наблюдаем на примере песцов Командорских о-вов и о-вов Прибылова.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (23-24-00013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., 1967. Млекопитающие СССР. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа. 1003 с.
- 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. М.: МГУ им. Ломоносова. 166 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) // Зоологический журнал. Т. 85. № 8. С. 1007–1023.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. 216 с.
- Нанова О.Г., 2009. Структура морфологического разнообразия признаков черепа и зубов трех видов хищных млекопитающих (Mammalia: Carnivora). Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 222 с.
- Нанова О.Г., 2022. Циркумполярная изменчивость черепа песца *Vulpes lagopus* с уточнением таксономического положения островных популяций // Зоологический журнал. Т. 101. № 3. С. 336–348.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В., 2008. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоологический журнал. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Сдобников В.М., 1940. Опыт массового мечения песцов // Проблемы Арктики. № 12. С. 106–110.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоологический журнал. Т. 23. № 4. С. 156–169.
- Bocharova N., Treu G., Czjirák G.Á., Krone O., Stefanski V., Wibbelt G., Unnsteinsdóttir E.R., Hersteinsson P., Schares G., Doronina L., Goltzman M., Greenwood A.D., 2013. Correlates between feeding ecology and mercury levels in historical and modern Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) // PLoS One. Vol. 8. [Электронный ресурс] Ресурс доступен: <https://doi.org/10.1371/annotation/bc347abe-8d03-4553-8754-83f41a9d51ae.t0023.cn>
- Daitch D.J., Guralnick R.P., 2007. Geographic variation in tooth morphology of the Arctic fox, *Vulpes (Alopex) lagopus* // Journal of Mammalogy. Vol. 88. P. 384–393.
- Dalén L., Fuglei E., Hersteinsson P., Kapel C.M.O., Roth J.D., Samelius G., Tannerfeldt M., Angerbjörn A., 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the Arctic fox // The Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 84. P. 79–89.

¹ Нанова О.Г., 2006. Использование песцом (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) кормовых ресурсов на острове Медный (Командорские острова). Дипломная работа. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 68 с.

- Dayan T., Wool D., Simberloff D., 2002. Variation and co-variation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals // *Paleobiology*. Vol. 28. № 4. P. 508–526.
- Frafford K., 1993. Circumpolar size variation in the skull of the arctic fox *Alopex lagopus* // *Polar Biology*. Vol. 13. P. 235–238.
- Fuglei E., Tarroux A., 2019. Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female's long run across sea ice // *Polar Research*. Vol. 38. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.33265/polar.v38.3512>
- Geffen E., Waidyaratne S., Dalen L., Angerbjörn A., Vila C., Hersteinsson P., Fuglei E., White P.A., Goltsman M., Kapel C.M., et al., 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox // *Molecular Ecology*. Vol. 16. P. 4241–4255.
- Goltsman M., Kruchenkova E.P., Sergeev S., Volodin I., Macdonald D.W., 2005. "Island syndrome" in a population of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // *Journal of zoology*. Vol. 267. P. 405–418.
- Goswami A., Polly P.D., 2010. The influence of character correlations on phylogenetic analyses: a case study of the carnivoran cranium // *Carnivoran evolution. New views on phylogeny, form, and function*. A. Goswami, A. Friscia (Eds). Cambridge: Cambridge University Press. P. 141–164.
- Hanken J., Hall B.K., 1993. *The Skull*. Vol. 1. Development. University of Chicago Press. 602 p.
- Klingenberg C.P., 2003. Fluctuating asymmetry and animal welfare: how far are we, how far should we go? (Invited guest editorial) // *The Veterinary Journal*. Vol. 166. P. 5–6.
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. Vol. 11. P. 353–357.
- Klingenberg C.P., 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications // *Symmetry*. Vol. 7. P. 843–934.
- Klingenberg C.P., Barluenga M., Meyer A., 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry // *Evolution*. Vol. 56. P. 1909–1920.
- Klingenberg C. P., Monteiro L.R., 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications // *Systematic Biology*. Vol. 54. P. 678–688.
- Martín-Serra A., Nanova O., Varón-González C., Ortega G., Figueirido B., 2019. Phenotypic integration and modularity drives skull shape divergence in the Arctic fox (*Vulpes lagopus*) from the Commander Islands // *Biology Letters*. Vol. 15. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0406>
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D., 2005. Variability and Correlations in Carnivore Crania and Dentition // *Functional Ecology*. Vol. 19. № 2. P. 337–343.
- Nanova O., Proa M., 2017. Cranial features of mainland and Commander Islands Arctic foxes *Vulpes lagopus* reflect their diverging foraging strategies // *Polar Research. Special issue on the Arctic fox biology*. Vol. 36 (S1). P. 68–72.
- Nanova O., Proa M., Fitton L., Evteev A., O'Higgins P., 2017. Comparison of cranial performance between mainland and two island subspecies of the Arctic fox *Vulpes lagopus* (Carnivora: Canidae) during simulated biting // *The Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 121. № 4. P. 923–935.
- Palmer A.R., Strobeck C., 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns // *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 17. P. 391–421.
- Palmer A.R., Strobeck C., 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical tests // *Acta Zoologica Fennica*. Vol. 191. P. 57–72.
- Pengilly D., 1981. Variation in skull measurements of north American Arctic foxes, *Alopex lagopus* L., and the taxonomic status of *A. l. hallensis* Merriam and *A. l. pribilofensis* Merriam. MSc Thesis. Fairbanks: University of Alaska. 206 p.
- Ploshnitsa A.I., Goltsman M.E., Macdonald D.W., Kennedy L.J., Sommer S., 2012. Impact of historical founder effects and a recent bottleneck on MHC variability in Commander Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) // *Ecology and Evolution*. Vol. 2. P. 165–180.
- Ploshnitsa A.I., Goltsman M.E., Happ G.M., Macdonald D.W., Kennedy L.J., 2013. Historical and modern neutral genetic variability in Mednyi Arctic foxes passed through a severe bottleneck // *Journal of Zoology*. Vol. 289. P. 68–76.
- Salazar-Ciudad I., Jernvall J., 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. Vol. 99. P. 8116–8120.
- Thornhill R., Møller A.P., 1997. Developmental stability, disease and medicine // *Biological Reviews*. Vol. 72. P. 497–548.
- Van Dongen S., 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 19. P. 1727–1743.
- Van Dongen S., Gangestad S.W., 2011. Human fluctuating asymmetry in relation to health and quality: A meta-analysis // *Evolution and Human Behavior*. Vol. 32. P. 380–398.
- Van Valen L., 1962. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution*. Vol. 16. P. 125–142.
- Vibe C., 1967. Arctic animals in relation to climatic fluctuations // *Meddelelser om Grønland*. Vol. 170. № 5. Copenhagen: C. A. Reitzel. P. 103–117.
- Viscosi V., Cardini A., 2012. Correction: Leaf Morphology, Taxonomy and Geometric Morphometrics: A Simplified Protocol for Beginners // *PLoS One*. Vol. 7 (3). [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.1371/annotation/bc347abe-8d03-4553-8754-83f41a9d51ae>
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets H., 2012. *Geometric Morphometrics for Biologists. A Primer*. 2nd Edition. Cambridge: Academic Press. 488 p.

GEOGRAPHIC VARIATIONS IN THE SHAPE OF THE UPPER TOOTHROW OF THE ARCTIC FOX (*VULPES LAGOPUS* L. 1758): EFFECTS OF ASYMMETRY AND ALLOMETRY

V. V. Gasilin^{1, *}, O. G. Nanova^{2, **}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

²*Zoological Museum, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russian Federation*

**e-mail: GasilinV@yandex.ru*

***e-mail: nanova@mail.ru*

Geographic variations in the shape of the upper cheek tooththrow were studied using geometric morphometrics. For this, 288 specimens from 19 localities (North America, Eurasia, and Pacific and Arctic islands) were employed. Monomorphism of the tooththrow for mainland foxes, both from North America and Eurasia, as well as the foxes from Greenland and St. Lawrence Island was found. The Arctic foxes of four Pacific island populations, i.e. two from the Commander Islands and two from the Pribilof Islands, differ significantly from the mainland counterparts in tooththrow shape. The Arctic foxes from the Mednyi Island, the Bering Island and the Pribilof Islands differ from each other by tooththrow shape as well. The Mednyi Island Arctic foxes show the shortest tooththrow, a wide hard palate, and the most massive teeth. On the contrary, the Pribilof Islands Arctic foxes are the most small-toothed. Allometry does not affect geographic variations in the shape of the Arctic fox tooththrow. High-level fluctuating asymmetry is found in the Mednyi Island and St. George Island Arctic foxes. Most probably the high level of fluctuating asymmetry is conditioned by both the extremely low genetic diversity as the result of a dramatic numbers decline in the recent past and the strong impact of heavy metals as the result of a coastal diet. We suppose that the same reasons, i.e. low genetic diversity and coastal diet, could have determined the high level of fluctuating asymmetry of the Arctic fox tooththrow on the St. George Island.

Keywords: mammals, cheek tooththrow, morphology, geometric morphometrics, circumpolar range, island isolation