

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/297810787>

Geographical variability of skull and horns in holarctic moose (*Alces, artiodactyla*)

Article · January 2001

CITATIONS

6

READS

197

2 authors:



[Gennady Boeskorov](#)

Russian Academy of Sciences

148 PUBLICATIONS 2,281 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Andrey Puzachenko](#)

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences

203 PUBLICATIONS 1,781 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА И РОГОВ ЛОСЕЙ (ALCES, ARTIODACTYLA) ГОЛАРКТИКИ

© 200 г.

Г.Г. БОЕСКОРОВ¹, А.Ю. ПУЗАЧЕНКО²

¹ Музей мамонта при Институте прикладной экологии Севера АН Республики Саха (Якутия), Якутск 677891;

² Институт географии РАН, Москва 109017

Поступила в редакцию

Методами многомерного анализа (многомерное шкалирование, кластерный анализ) исследована изменчивость 11 промеров черепа, 6 промеров рогов и 6 фенетических признаков у лосей, обитающих на территории Евразии и северной части Северной Америки; подвиды: *A. a. alces* (Скандинавия, Восточная Европа, Западная Сибирь), *A. a. pfizenmayeri* (Восточная Сибирь), *A. a. cameloides*, (Сихотэ-Алинь), *A. a. buturlini* (Северо-Восток Сибири), *A. a. gigas* (Аляска и бассейн р. Юкон), *A. a. andersoni* (Северная Канада). В результате выделено 4 морфологических типа особей, различия между которыми обусловлены изменчивостью ростральной части черепа. Показана географическая упорядоченность распределения морфологических типов. Морфологические различия между *A. alces* ($2n=68$) и *A. americanus* ($2n=70$) континуальны, а единственным четким морфологическим критерием дифференцирующим хромосомные формы является строение отростка межчелюстной кости. Предлагается гипотеза параллельной географической изменчивости пропорций и размеров черепа лосей Евразии и Северной Америке.

GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF SKULL AND HORNS IN HOLARCTIC MOOS (ALCES, ARTIODACTYLA)

G. G. Boeskorov and A. Yu. Puzachenko

Museum of mammoth at Institute of applied ecology of North AS of Republic Saha (Yakutia), Yakutsk, 677891 Russia

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, 109017 Russia

Nonparametric multivariate methods (multidimensional scaling, cluster analysis) used for research of variability of 11 measurements of skull, 6 measurements of horns and 6 phenes in moos from Eurasia and northern part of Northern America; subspecies: *A. a. alces* (Scandinavia,

East Europe, Western Siberia), *A. a. pfizenmayeri* (East Siberia), *A. a. cameloides* (Schihote-Alin mountain), *A. a. buturlini* (Northeast of Siberia), *A. a. gigas* (Alaska and base of Ukon river), *A. a. andersoni* (Northern Canada). In result 4 morphological types specimens were allocated which distinction basically was caused by relative variability of rostrum part of skull. The classifications on measurements of a skull and horns have appeared were similar, however, complete similarity was not observed. The distinctions between clusters determined on measurements of horns were caused in the sizes of these formations. Geographical distribution of morphological types was shown. As a whole, distinction between *A. alces* and *A. americanus* are continuous and unique precise morphological criterion differentiating this species is a shape of process of intermaxillary bon. In view of genetic and phenetic data, according to which European and Asian - American species were enough precisely differentiated authors offered the hypothesis of parallel geographical variability of proportions and sizes of a skull at both species. The basic tendency of geographical variability is increase in sizes and relative length of rostrum direct to north and northeast in Eurasia and to north and northwest in Northern America. Detached small morphological forms of moose with short rostrum and "deerlike" horns arisen in southern mountain sites of area in Eurasia (Caucasus, *A. a. caucasicus*; Schihote-Alin, *A. a. cameloides*) and Northern America (southern part of Rocky Mountains, *A. a. shirasi*).

До недавнего времени преобладало мнение, что Северную Евразию и Северную Америку населяет один вид лося *Alces alces* L. (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Филонов, 1983; Peterson, 1955; Mammal species of the World, 1992).

Тем не менее многие териологи полагали, что североамериканских лосей следует рассматривать в качестве отдельного вида *A. americanus* Clinton, отличного от европейского *A. alces*. Наиболее обстоятельно эти взгляды обосновал Флеров (Флеров, 1952), который на основе морфологических различий предложил рассматривать два вида лосей: *A. alces*, населяющего часть Западной и Восточной Европы, Урал и Западную Сибирь на восток до р. Енисей, и *A. americanus*, обитающего в Северной Америке, в Сибири к востоку от Енисея и на Дальнем Востоке. Мнение Флерова в то время не нашло широкой поддержки и впоследствии он сам стал считать, что различия европейских и американских лосей не превышают подвидового уровня (см.: Боесков, 1998).

Однако в дальнейшем генетические исследования подтвердили правильность представлений Флерова о разделении лосей на две группы: европейско-западносибирскую и восточносибирско-американскую, дивергенция между которыми достигает высокого уровня. Между представителями этих групп были обнаружены различия в числах хромосом: в Западной и Восточной Европе, а также на Алтае лоси имеют $2n=68$, а в Северной Америке, Восточной и Северо-восточной Сибири $2n=70$. Подобные различия сами по себе могут свидетельствовать о видовом уровне дивергенции между указанными группами *Alces*. Между лосями из Европы и Северной Америки были также обнаружены различия в электрофоретической подвижности белков, звуковой сигнализации и по многим другим особенностям (см.: Боесков, 1998).

Исследование ДНК, проводимое в последние годы, также подтверждает разделение лосей на две большие группы, различия между которыми имеют высокий уровень (Mikko, Andersson, 1995; Udina, Danilkin, 1998).

Несмотря на обилие работ по морфологии этих животных, многими авторами отмечалось, что морфологическая (в том числе и морфометрическая) диагностика европейско-западносибирских и восточносибирско-американских

лосей и составляющих эти группы подвидов довольно затруднительна в силу наличия трансгрессии между многими популяциями по многим признакам. В особенности это касается одномерного рассмотрения признаков. В то же время немаловажным является вопрос о пространственной структуре морфологической изменчивости, вне зависимости от того, насколько ее анализ способствует диагностике разных форм (видов и подвидов) лосей.

В последние годы Марковым и Данилкиным проведено интересное исследование по многомерному анализу краниометрических признаков лосей Евразии, которое показало правомочность их разделения на европейско-западносибирскую и восточносибирско-американскую группы (Марков, Данилкин, 1996), уровень дивергенции между которыми, по всей видимости, превышает межподвидовой. К сожалению, в это исследование не были вовлечены животные из Северной Америки; кроме того, данные о промерах лосей из Северо-Востока Сибири (*A. a. buturlini*) были взяты из литературы и весьма неполны.

Многие систематики (Гептнер и др., 1961; Heptner, Nasimowitsch, 1967; Филонов, 1983; Чернявский, 1984; Bubenik, 1986) в пределах рода *Alces* выделяют 8-9 подвидовых форм. Подвид *A. a. alces* L., 1758 распространен в Западной и Восточной Европе на восток до Урала, Западной Сибири и Алтая. В Западной Сибири и на севере ареала этого подвида лоси несколько крупнее, чем в европейских популяциях (Филонов, 1983). Относительно мелкий, со слабо развитой лопатой рогов, вымерший в начале XIX в. подвид *A. a. caucasicus* Verestschagin, 1955 обитал на территории северного и западного Кавказа (Верещагин, 1959). Крупный, с сильно развитой лопатой рогов восточносибирский или якутский лось *A. a. pfizenmayeri* Zukowsky, 1910 распространен на восток от Енисея до Приморья и Северо-Востока Сибири и, на юг до северных районов Монголии. Наиболее крупные лоси в Евразии обитают на Северо-Востоке Сибири (в бассейнах рек Индигирка, Колыма, Анадырь и Пенжина). Многие специалисты идентифицировали их с аляскинскими *A. a. gigas*, а Чернявский с Железновым выделили в отдельный подвид - *A. a. buturlini* Chernyavski et Zhelesnov, 1982. Мелкий со слабо развитой лопатой уссурийский подвид лоса *A. a. cameloides* Milne-Edwards, 1822 обитает на юге Дальнего Востока (Сихотэ-Алинь) и в Северо-Восточном Китае. В

соседних регионах (Нижнее Приамурье, Восточное Забайкалье) отмечена форма, промежуточная между последним подвидом и *A. a. pfizenmayeri*. Самый крупный из североамериканских подвидов аляскинский лось *A. a. gigas* Miller, 1899 распространен на северо-западе Северной Америки (Аляска, западный Юкон, северо-запад Британской Колумбии) по размерам тела, размерам и форме рогов близок к лосям северо-восточной оконечности Евразии. На юге, в западном Вайоминге, Айдахо, Альберте и на юго-востоке Британской Колумбии обитает относительно мелкий ширасский лось *A. a. shirasi* Nelson, 1914. К юго-востоку от ареала аляскинского лося распространен среднего размера западно-канадский лось *A. a. andersoni* Peterson, 1950. Более крупный подвид, восточно-канадский лось *A. a. americana* Clinton, 1822 обитает на территории от штата Мэн и Новой Шотландии, в Квебеке и на севере Онтарио.

В целом размеры лосей как в разных участках ареала, так и в пределах небольших территорий подвержены сильной изменчивости. Компонентами этой изменчивости являются: возрастная изменчивость, половой диморфизм, индивидуальную и географическую изменчивость (Филонов, 1983). Аналогичная изменчивость характеризует размеры и форму рогов (там же). По строению лопаты удастся выделить три основных морфологических типа: 1 - лопата неразделенная; 2- лопата разделенная; 3 - лопата отсутствует, рога оленеобразные. Следует отметить, что в ходе индивидуального развития животного могут меняться не только размеры рогов, но и их форма вплоть до смены "типа" (Филонов, 1983; Бромлей, Кучеренко, 1983). Тем не менее, существуют данные, свидетельствующие в пользу генетической обусловленности формы рогов у лосей, и мы полагаем, что форма рогов взрослых, достигших физиологической зрелости особей, не имеющих явных отклонений в развитии, может служить для диагностических целей (см.: Боескоров, 1998).

В строении черепа, помимо изменчивости размеров, выделено два крайних типа (варианта) формы верхних отростков межчелюстных: удлиненные лопатообразно расширенные и укороченные клинообразно суженные. Нами выделен также промежуточный морфотип (Боескоров, 1998). Отмечено, что абсолютное большинство (84,72%) *A. a. alces* имеют первый тип формы верхних отростков межчелюстных костей (лопатообразно расширенные) (там

же). Этот вариант характерен и для субфосильного *A.a.caucasicus*, у которого удлинённые межчелюстные кости даже соприкасались с носовыми (Верецагин, 1959, рис. 140, 141). Второй вариант с укороченными клинообразно суженными отростками межчелюстных костей является основным для восточносибирско-американской группы лосей (95,71%) (Боесков, 1998). Указанные различия были основными в обосновании существования двух видов лосей.

Цель данной работы заключалась, прежде всего, в выявлении и описании правил географической изменчивости размеров, пропорций черепа и рогов лосей в Евразии (все рецентные подвиды) и Северной Америки (*A. a. gigas* и *A. a. andersoni*). Основная задача состояла в обобщенном описании основных свойств изменчивости и построении на этой основе классификации особей. Полученная классификация сравнивалась затем с независимыми от нее разбиениями особей по географическим и подвидовым группировкам, а также по классификации на основе качественных признаков строения рогов.

Материал и методика.

В различных музеях России и Германии (см.: Боесков, 1998) нами промерены черепа и рога лосей. В настоящем исследовании нами рассмотрены также параметры животных из Иркутской обл. (по коллекционным материалам Иркутской сельхозакадемии и Иркутского областного краеведческого музея), а также из Нижнего Приамурья (по коллекциям Хабаровского отделения ВНИИОЗ и Краеведческого музея Хабаровска). Как и ранее (Боесков, 1998), нами рассматривались параметры только взрослых самцов. Объем исследованных выборок представлен в табл. 1.

У 158 особей были взяты следующие промеры черепа: v_1 - общая длина, v_2 - кондило-базальная длина, v_3 - длина верхнего зубного ряда, v_4 - скуловая ширина, v_5 - длина роstrума, v_6 - орбито-лицевая длина, v_7 - лицевая длина, v_8 - длина носовых костей, v_9 - высота черепа в точке *nasion*, v_{10} - высота черепа от хоан, v_{11} - ширина роstrума. У 140 экземпляров были определены шесть признаков рогов: p_1 - размах, p_2 - длина рога, p_3 - ширина лопаты; p_4 - окружность штанги, p_5 - длина штанги, p_6 - среднее количество отростков. Для этих же экземпляров были определены варианты формы верхних отростков межчелюстных костей (по: Боесков, 1998): 1 - морфотип "европейский"; 2 -

морфотип “промежуточный”, 3 - морфотип “американский”. У 144 особей были оценены качественные признаки строения лопаты рогов: вариант 1 - неразделенная; 2- разделенная; 3 - оленеобразная. Множества особей с промерами рогов и черепа не полностью пересекались, поэтому в качестве рабочей подвыборки было отобрано 84 экземпляра, имеющих как промеры черепа, так и рогов.

В качестве исходного положения анализа данных (“нулевая гипотеза”) принималось наличие случайной и неупорядоченной в географическом пространстве изменчивости промеров. Объектом анализа являлись отдельные особи, а не заранее заданные группировки.

Двумя способами оценивалась дистанция (расстояние) между каждой парой особей из рабочей подвыборки. Для отражения размерной изменчивости использовали дистанцию Евклида, для чего данные по каждому промеру предварительно подвергались стандартизации, так что все промеры при классификации имели одинаковые “веса”. Для анализа изменчивости по подобию варьирования отдельных признаков, отражающей изменчивость пропорций черепа, использовали корреляционную меру на основе ранговой корреляции Кендалла (Sokal, Rohlf, 1981). В этом случае дистанции (D_{ij}) оценивались по формуле $D_{ij} = 1 - r_{ij}$, где r_{ij} - корреляция Кендалла между i -той и j -той особями. Далее на базе полученных матриц методом многомерного шкалирования (Дейвисон, 1988; Красскэл, 1986; Shepard, 1962, Kruskal, 1964; 1964a) решалась стандартная задача по “снижению размерности” (Айвазян и др., 1989). В результате получали “обобщенные” переменные, в изменчивости которых были отражены основные свойства изменчивости особей. Метод многомерного шкалирования применялся нами как непараметрический аналог обычного факторного анализа.

Использование этого метода имеет преимущество перед вариантами факторного анализа и традиционным методом главных компонент, так как в нем не имеют существенного значения статистические параметры распределения исходных данных (Айвазян и др., 1983) и он более приспособлен для анализа нелинейных отношений (James, McCulloch, 1990). В ходе реализации метода решалась задача нахождения минимального числа гипотетических взаимонезависимых переменных (минимальной размерности) - осей

многомерного шкалирования (ОМШ). Оценка минимальной размерности проводилась по результатам анализа меры соответствия (стресса, S), основанной на предварительной оценке отклонений между расчетными и наблюдаемыми дистанциями, величины которых монотонно связаны с исходными дистанциями между особями и отражают только ранговый порядок между ними (Краскэл, 1986). Величина стресса тем больше, чем меньше соответствие между аппроксимированными дистанциями между особями и реальными наблюдениями.

Минимальная размерность находилась исходя из гипотезы об обратной мультипликативной зависимости величины стресса от числа осей многомерного шкалирования, в соответствии с которой по мере снижения размерности стресс возрастает монотонно и не линейно (Пузаченко и др., 1996) (Рис. 1а). Значение абсциссы точки пересечения графиков значений стресса при разном числе ОМШ и модельной функции принималась за оценку минимальной размерности. Биологический смысл определения минимальной размерности заключается в оценке числа независимых компонент изменчивости выборки особей. В качестве дополнительного критерия использовали величину квадрата корреляции между реальными дистанциями между особями и оцененными в пространстве ОМШ. Высокое (более 0.9) значение критерия свидетельствует о хорошем решении задачи по снижению размерности.

Использование описанной процедуры позволяет одновременно: обобщать информацию об изменчивости многих признаков; определять число потенциальных "факторов" (в общем случае неизвестной природы), ответственных за формирование порядка в проявлении изменчивости; позволяет избежать влияния на результат классификации особей "случайной", неупорядоченной компоненты изменчивости, включая неизбежные ошибки измерений. Последнее достигается тем, что информация о "случайной" изменчивости сосредотачивается в ОМШ с номером выше, чем число базовых переменных (минимальная размерность).

Качество воспроизведения изменчивости отдельных промеров через линейную комбинацию ОМШ оценивалось путем построения мультирегрессионных моделей для каждого из промеров. Для оценки связи промеров с ОМШ использовали величину ранговой корреляции Спирмена

(Sokal, Rohlf, 1981).

В качестве важного ограничения использованного нами метода отметим, что, по определению, гипотетические переменные описывают разнообразие реальных данных через свою линейную комбинацию. Это ограничение существенно, так как оставляет вне поля анализа все нелинейные отношения, возникающие между объектами и в т.ч. приводящие к дискретности, нарушающей монотонность (в математическом смысле) и скоординированность изменчивости. Несмотря на огромную роль нелинейных процессов, фактическая их встречаемость, как правило, невелика, что собственно и создает предпосылки для широкого применения многомерных статистических методов к широкому классу природных систем. Не описываемая регрессионной моделью часть изменчивости рассматривается как "ошибки" описания или "отклонения" и тестировалась на соответствие нормальному распределению.

Используя ОМШ в качестве переменных с использованием метода невзвешенного группового среднего - UPGMA (Айвазян и др., 1989) и стандартную метрику Евклида проводили иерархическую классификацию особей, стремясь выделить максимальное число групп на нижнем иерархическом уровне. Метод UPGMA с наименьшими искажениями воспроизводит дистанции между объектами, информация о которых содержится в ОМШ, что объективизирует саму структуру выделяемых кластеров. При этом с учетом биологической интерпретации первой ОМШ, характеризующейся наибольшей, по условию, дисперсией, можно судить о том, как переменные ответственны за разделение особей на верхнем иерархическом уровне полученной классификации.

В связи с небольшими объемами полученных кластеров для оценки качества классификаций по каждому из промеров применялся непараметрический "медианный" тест, который является огрубленной версией непараметрического однофакторного анализа Краскела-Уоллеса (Sokal, Rohlf, 1981). В рамках данного теста в каждом кластере подсчитывали число особей со значением промера больше и меньше медианного значения, полученного для всей выборки. Согласно нулевой гипотезе, о том, что все кластеры принадлежат к одной выборке и имеют одинаковые медианные значения промера, ожидается, что приблизительно 50 % всех случаев в каждом кластере,

будет располагаться "выше" или "ниже" выборочной медианы. В качестве статистики использовали χ^2 - критерий с $k-1$ степенями свободы (k - число кластеров).

Из совокупности промеров, обладающих высокой разрешающей способностью при разделении особей по кластерам, методом пошагового дискриминантного анализа (Дженнрич, 1986) отбирались наиболее значимые и наименее коррелированные между собой. Используя отобранные промеры и тестовую выборку из 85 особей в качестве "обучающей", определяли принадлежность остальных экземпляров к тому или иному классу. Процедура кластерного анализа применялась с целью вовлечения в анализ как можно большего числа особей, а не только тех 85, для которых имелись все промеры. Описанная схема анализа отдельно была применена так же только к переменным, характеризующим размеры рогов, так как часто особей выборки была представлена исключительно промерами рогов. Проведение классификации только на основе изменчивости рогов, было связано с тем, что, в принципе, не исключалась гипотеза о том, что изменчивость последних может иметь компоненты, слабо связанные или независимые от изменчивости черепа. Совместный анализ переменных черепа и рогов позволяет оценить степень согласованности их изменчивости. Такая схема позволяет сократить процедуру, исключив из нее рассмотрение только изменчивости черепа.

Методом перекрестных таблиц результаты классификации сопоставляли с классификациями особей по географическим выборкам, подвидовым группировкам и группам, выделяемым по качественным признакам строения рогов и вариантам соотношения длины носовых и межчелюстных костей. Для проверки нулевой гипотезы о независимости классификаций использовали критерий согласия χ^2 - квадрат Пирсона (Sokal, Rohlf, 1981).

В результате многомерного шкалирования двух матриц, отражающих дистанции между особями по размерам и по подобию изменчивости промеров, в обоих вариантах минимальная размерность была определена равной 4 (рис. 1а - иллюстрирует определение размерности для корреляционной матрицы). Соответственно, каждой особи были сопоставлены по четыре значения координат ОМШ. Доля изменчивости отдельных промеров, воспроизводимая совокупностью ОМШ варьировала от 43 до 91 % (табл. 2) для корреляционной матрицы и от 10 до 71% для матрицы евклидовых дистанций. Совместный эффект от описания изменчивости всеми ОМШ изменялся от 73 до 92 %. Из данных, представленных в табл. 2 следует, что вклад в описание изменчивости промеров ОМШ, полученных на базе матрицы евклидовых дистанций, существенно меньше, чем вклад ОМШ, отражающих изменчивость пропорций черепа, а максимальный прирост качества воспроизведения от их совместного использования составляет максимально 23% (длина зубного ряда, v3). Учитывая это, в дальнейшем для классификации особей использовали только ОМШ, полученные на основе корреляционной матрицы. Отметим, однако, что в обоих случаях степень воспроизведения матриц исходных дистанций между особями превышала 90%.

Наиболее полно (больше 80%) воспроизводится изменчивость общей, кондило-базальной, орбито-лицевой длин и размах рогов. Поэтому, согласно логике анализа, изменчивость именно этой группы промеров, в основном и определяет различия между особями. Это косвенно подтверждается анализом "остатков" изменчивости промеров, не описываемых ОМШ, который продемонстрировал близость их распределений к нормальному случайному распределению.

В несколько меньшей (70-80%) степени описывается изменчивость длины роострума, промеры высоты черепа и большая часть измерений рогов. Промеры ширины черепа, длина зубного ряда и длина носовых костей слабо воспроизводятся через ОМШ и, следовательно, их вклад в дифференциацию особей может быть относительно невелик или может отсутствовать, или в их изменчивости может присутствовать существенная нелинейная компонента.

Структуру отношений между промерами позволяет выявить анализ их

корреляций с каждой ОМШ в отдельности (табл. 2). С первой осью статистически достоверно коррелируют все промеры, но в наибольшей степени это относится к измерениям длины. Значимые корреляции со второй осью имеют промеры, отражающие ширину черепа и длину зубного ряда. Третья ось в основном описывает изменчивость окружности штанги рогов, а четвертая - длину носовых костей. Таким образом, в изменчивости ряда промеров присутствуют 2-3 независимые компоненты и одна, которая описывается первой ОМШ, и является общей для всех, что в целом и приводит к четырехмерному пространству, в котором описывается изменчивость особей.

По отношению к ОМШ промеры классифицируются, образуя относительно независимые блоки, как это показано на рис. 1б. Отметим, что измерения рогов входят в один блок с промерами длины черепа и ширины роострума и противопоставляются блоку из промеров высоты черепа, длины зубного ряда и скуловой ширине. Длина носовых костей и окружность штанги рогов занимают обособленное положение.

Аналогичный анализ изменчивости промеров рогов показал, что она наилучшим образом воспроизводится тремя ОМШ, полученными на матрице евклидовых дистанций (табл. 3). Качество описания промеров рогов выше, чем в предыдущем варианте анализа, и составляет 80-99%. Изменчивость особей по признакам рогов описывается в трехмерном пространстве. Относительно независимую от других компоненту изменчивости имеют окружность (р4, вторая ОМШ) и длина (р5, третья ОМШ) штанги.

Иерархическая классификация особей тестовой выборки, где в качестве переменных использованы все четыре ОМШ, формально позволяет выделить до 6 группировок (кластеров) (рис. 2). Аналогичная классификация по трем ОМШ, описывающим изменчивость рогов, позволяет выделить 5 кластеров. Качество выделенных кластеров проверялось методом дискриминантного анализа, в котором в качестве независимых переменных использовали те же ОМШ. Классификация уточнялась по апостериорной вероятности отнесения объектов к тому или иному классу.

Применяя медианный тест для сравнения межкластерных различий, выявляли промеры, по которым вероятность ошибки различения внутригрупповых медиан не превышала 0,00001. На первом уровне

классификации (2 кластера) максимальной разрешающей способностью обладали: общая и кондило-базальная длина, длина роострума, лицевая и орбито-лицевая длина, размах и длина рогов, ширина лопаты рогов. На этом фоне между кластерами практически отсутствовали различия по длине зубного ряда, длине носовых костей, ширине роострума и окружности штанги рогов.

На втором уровне классификации (3 кластера) наиболее значимыми промерами являлись: кондило-базальная, орбито-лицевая и лицевая длина. Кроме этого, 1-й и 2-й кластеры существенно различались по ширине роострума, а 1-й и 3-й - по общей длине черепа, размаху, длине рогов и ширине лопаты.

На третьем уровне классификации (4 кластера) группы в целом различаются по тем же промерам, но конкретный набор дискриминирующих признаков различен для каждой пары кластеров. Различия по наибольшему числу промеров выявлены между 1-м и 4-м кластерами. На четвертом уровне классификации (6 кластеров) для ряда кластеров не выявлено промеров, по которым они статистически значимо отличались бы от других группировок. Поэтому выделение шести группировок и дальнейшее дробление выборки в нашем случае не представляется целесообразным. Таким образом, в тестовой выборке удастся статистически значимо выделить лишь 4 группы особей, в основном различающихся между собой по величине вышеперечисленных промеров.

Используя в качестве независимых переменных набор дифференцирующих промеров черепа, определенных на тестовой выборке, методом дискриминантного анализа классифицировали экземпляры, не имеющие промеров рогов. События, когда классификация особей на разных уровнях приводила к нарушению иерархии, рассматривались как ошибки.

В случае 2 кластеров эффективность классификации составляет 98,7%. В дискриминантную функцию в качестве переменных вошли: кондило-базальная длина (стандартизированный коэффициент - 0,43), длина роострума (0,39) и орбито-лицевая длина (0,28). Из гистограмм на рис. 3а, демонстрирующих распределение значений дискриминантной функции для двух кластеров, следует, что, несмотря на крайне небольшую область пересечения, между ними не существует выраженного хиатуса.

Степень различения трех кластеров (второй уровень классификации)

двумя дискриминантными функциями составила 96,2%. В дискриминантные функции вошли четыре промера: орбито-лицевая длина (стандартизированные коэффициенты для первой функции -0,72, для второй - 0,71), длина роstrума (-0,25; -0,32), кондילו-базальная длина (-0,15; -0,94), ширина роstrума (-0,10; 0,81). На рис. 3б, представляющем положение особей в пространстве дискриминантных функций, видно, что области, занимаемые кластерами 1 и 3, не пересекаются, но этот хиатус плотно заполняет 2-й кластер. Степень его отличия от двух других групп определяется изменчивостью ширины роstrума и кондילו-базальной длины.

На третьем уровне классификации (четыре кластера) дискриминантный анализ верно идентифицирует 93,7%. Ошибки в основном связаны с "перебрасыванием" особей между 1-м и 2-м кластерами. В две дискриминантные функции (третья функция оказалась статистически незначимой) вошли пять промеров: орбито-лицевая длина (стандартизированные коэффициенты для первой функции -0,59, для второй - 0,20), лицевая длина (0,21; 0,72), длина роstrума (0,37; -0,17), ширина роstrума (-0,11; 0,34) и высота черепа в точке nasion (-0,05; -1,10). На рис. 3в видно, что в основном по первой функции дифференцируются 3-й и 4-й кластеры, а 1-й и 2-й расходятся относительно второй дискриминантной функции. Учитывая значения коэффициентов, можно утверждать, что основной дифференцирующий эффект в первой функции определяется орбито-лицевой длиной и в меньшей степени длиной роstrума, а во второй - высотой черепа и лицевой длиной.

Аналогичный анализ классификации по промерам рогов показал, что все они в той или иной степени участвуют в дифференциации, а максимальное число выделяемых групп равно 4 (третий уровень классификации). На первом уровне классификации наиболее значимыми промерами являются размах рогов и среднее число отростков. Используя только эти два промера, удастся верно идентифицировать 98,5% выборки. Однако анализ гистограмм распределения значений дискриминантной функции, так же как и при анализе черепных признаков, демонстрирует отсутствие хиатуса между кластерами. Три кластера второго уровня классификации идентифицируются на 96%. В дискриминантную функцию входят: размах (-0,59; 0,43) и длина (-0,37; 0,35), число отростков

(-0,50; -0,88) В случае четырех кластеров верно идентифицируются 95,5 % особей, а наиболее значимыми промерами являются размах рогов (-0,52; -0,32), окружность штанги (-0,31; 0,90), длина рогов (-0,39; 0,12) и среднее число отростков (-0,46, -0,27).

Сопоставление результатов классификации особей по промерам черепа и рогов позволяют однозначно утверждать об их качественном совпадении, по крайней мере, для верхнего иерархического уровня (два кластера), где число нечетко детерминированных особей составляло 18%. Отметим, что разбиение выборки на 2 класса по черепным промерам или признакам рогов, хотя и не являлось случайным относительно априорного разбиения на две формы лосей, не соответствовало ему. Таким образом наблюдаемые свойства морфологической изменчивости черепа и рогов не проявляют четкой связи с принадлежностью особей к той или иной хромосомной форме лосей.

Различия, как между особями, так и их формальными группировками (кластерами) проявляются, прежде всего, в пропорциях переднего отдела черепа (рис. 4) и, возможно, в длине зубных рядов, носовых костей (слабоизменчивые промеры) и ширине черепа по отношению к его кондило-базальной длины. Кроме этого, отдельные кластеры различаться по высоте черепа.

Межкластерная изменчивость размеров рогов в основном связана с варьированием их размаха и ширины лопаты. В некоторых случаях дифференцирующими промерами являются окружности штанги, длина штанги и среднее количество отростков. При этом различия могут проявляться как по абсолютным, так и по относительным показателям, вычисленным относительно кондило-базальной длины (рис. 5).

В целом совместное распределение особей разных кластеров морфологической классификации по черепным промерам в каждой из 9 региональных выборок достоверно отличается от случайного (χ^2 Пирсона =128,7; $df=27$, $p<0,00001$). Однако между выборками из Скандинавии, Западной и Восточной Сибири и Канады статистически значимых различий не выявлено (табл. 4, рис. 6б). Выборка из Сихотэ-Алиня не обнаруживает статистически значимых отличий от восточноевропейской и западносибирской и т.п. Наиболее четко дифференцируются выборки с северо-востока Азии и Аляски, причем

последняя выборка по структуре напоминает выборку из Приамурья.

Взаимное распределение географических выборок с группировками особей по размеру рогов имеет четко выраженный неслучайный характер (χ^2 Пирсона = 131,26; $df=24$, $p<0,00001$). Наиболее четко отделяются от других выборок из Северо-восточной Азии и Аляски. Слабо различимы скандинавские, восточноевропейские и западносибирские выборки. Отметим, что состав северо-канадской выборки не достоверно отличается от скандинавской и восточносибирской, в то время как выборка с территории Аляски имеет с ней статистически значимые различия.

В табл. 5 приведено совместное распределение особей по морфологическим классам и подвидам. При обоих вариантах выделения кластеров их распределение по подвидам статистически значимо отличается от случайного. Для кластеров, выделенных по промерам черепа, χ^2 Пирсона равен 110,5 ($df=15$, $p<0,00001$), а для другой группы кластеров - 100,8 ($df=15$, $p<0,00001$). В табл. 6 представлено совместное распределение особей по кластерам и по встречаемости вариантов лопаты рогов. В целом распределения неслучайны (χ^2 Пирсона - 35,4, $df=6$, $p<0,00001$ и 27,2, $df=6$, $p<0,00013$, соответственно для двух групп кластеров). Однако этот эффект достигается практически только за счет 4-го кластера. В табл. 7 приведены аналогичные распределения фенов отростков межчелюстной кости. Распределение в целом статистически значимо отличаются от случайного (χ^2 Пирсона равен 49,3, $df=6$, $p<0,00001$) в случае группировок особей, выделенных по изменчивости промеров черепа и практически случайно относительно групп, выделенных по промерам рогов. Отклонения от случайного распределения связаны, как и в предыдущем случае, с 4-м кластером.

Варианты формы лопаты (χ^2 Пирсона равен 144,3, $df=10$, $p<0,00001$) и строения межчелюстной кости (χ^2 Пирсона равен 151,3, $df=10$, $p<0,00001$) наиболее контрастно распределены относительно разбиения выборки по подвидам (табл. 8 и 9). Это во многом объясняется использованием признаков этих структур при их таксономическом выделении. В пределах европейского подвида наблюдается наибольшее разнообразие в строении рогов, однако значимо доминирует вариант с неразделенной лопатой. Лоси уссурийского подвида из нашей выборки имели рога только оленеобразной формы, хотя по

литературным данным (Бромлей, Кучеренко, 1983) рога с разделенной лопатой все же встречаются на Сихотэ-Алине в соотношении 1:10-15. В выборках восточносибирского, чукотского, аляскинского и западно-канадского подвидов абсолютно доминируют рога с хорошо развитой расчлененной лопатой. Распределение морфотипов строения межчелюстной кости не зависит от размеров черепа и наиболее четко соответствует разделению лосей на два вида.

Обсуждение и выводы

Проведенный многомерный анализа изменчивости черепа и рогов лосей, обитающих на территории Евразии и северо-западе Северной Америки, позволяет сделать ряд выводов о правилах ее реализации в географическом пространстве.

Основные различия между особями и их группировками по строению черепа связаны с его ростральным отделом. Однако скорость увеличения рострума и лицевой части черепа в целом непропорциональна (опережает) увеличение длины черепа в целом (рис. 4). При этом длина зубного ряда (самый "стабильный" промер), скуловая ширина и высота черепа варьируют слабее, что проявляется в уменьшении их относительных размеров у крупных особей. Таким образом, в географическом аспекте ростральная часть увеличивается аллометрично и относительно независимо от других частей черепа, и именно эта изменчивость в основном обуславливает варьирование формы черепа лосей. Отметим, что аналогичная изменчивость ростральной части наблюдается у представителей семейства **Bovidae** и проявляется не только между географическими формами и видами, но и в процессе индивидуального развития (Громова, 1935; Цалкин 1951; Банников и др., 1961 и др.). По-видимому, относительная "свобода" изменения черепа в длину по сравнению с высотой и шириной является общим правилом, реализующимся при разных вариантах изменчивости, начиная от индивидуальной.

Изменчивость рогов существенно более пропорциональна. Различия между особями и группами особей проявляются, прежде всего, в размерах этих образований, а не в пропорциях отдельных элементов, относительно друг друга. Следует, однако, отметить, что у промера характеризующего размах рогов наблюдается аллометрия (рис. 5), согласно которой его увеличение

опережает рост черепа в длину.

Скоррелированность изменчивости черепа и рогов проявляется лишь на уровне генеральной тенденции. Такая относительная "свобода", вероятно, связана с периодической сменой этих образований у оленей. У полорогих, имеющих постоянные рога, коррелированность выражена в значительно большей степени.

Формальная морфологическая классификация особей по промерам черепа позволила выделить четыре относительно обособленные группы (кластеры), различающиеся, прежде всего по измерениям роstralного отдела черепа. Крайние варианты в этой классификации относительно дискретны. Однако в целом изменчивость исследованных промеров в географическом пространстве должна рассматриваться как непрерывная с элементами упорядоченности. (рис. 6). Классификации особей по промерам черепа и рогов оказались сходными (особенно на верхнем уровне иерархии), однако полного совпадения не наблюдалось.

По промерам черепа выборки из Скандинавии, Восточной Европы и Западной Сибири не имели статистически значимых различий, что соответствует принадлежности лосей этих регионов к одному подвиду *A. a. alces*. Для выборок европейского подвида характерно отсутствие особей с сильно удлинённой роstralной частью черепа (кластер 4). Отметим как тенденцию увеличение доли животных с относительно длинным ростром (кластер 3) в скандинавской выборке по сравнению с западносибирскими и восточноевропейскими популяциями. По мере продвижения на восток и северо-восток евразийского ареала в выборках возрастает доля крупных особей с удлинённым ростром (кластеры 3, 4). Эта тенденция достигает максимума в районе северо-восточной оконечности Азии (подвид *A. a. buturlini*) и Аляски (подвид *A. a. gigas*). В выборке с территории Аляски крупные особи с длинным ростром играют доминирующую роль, но уже в канадской части ареала в значительном количестве появляется мелкая форма с коротким ростром. Описанная тенденция резко нарушается на юге Дальнего Востока, где полностью преобладают лоси с мелкими черепом и короткой роstralной частью (кластеры 1, 2). Наша выборка из Приамурья недостоверно отличалась от обоих североамериканских выборок.

По промерам рогов наблюдается географическая изменчивость, в основных чертах сходная с изменчивостью черепа. Распределение кластеров в европейских и западносибирской популяциях оказалось сходным. К ним же примыкает и восточносибирская выборка. Только на северо-восточной оконечности Азии и Аляске преобладают формы с наиболее крупными рогами (кластер 3, 4). Однако уже в канадской выборке отсутствуют наиболее крупнорогие (кластер 4) и появляются особи с относительно мелкими рогами (кластер 2). Мелкорогие формы (кластеры 1 и 2) абсолютно преобладают в Приамурье и на юге Дальнего Востока.

Морфологические различия по метрическим признакам между выборками европейско-западносибирских и восточносибирско-американских лосей не дискретны. Это не позволяет использовать результаты анализа их изменчивости для диагностики хромосомных форм.

С учетом генетических и фенетических данных, согласно которым эти формы достаточно четко дифференцируются, можно выдвинуть гипотезу о параллелизме географической изменчивости пропорций и размеров черепа. Эта гипотеза может служить объяснением присутствия сходных морфологических вариантов как в пределах обеих хромосомных форм, так и обособленных подвидовых форм в пределах каждой из них. Гипотеза не противоречит и представлениям о существовании единственного вида в роде *Alces*.

Основная тенденция изменчивости - увеличение размеров, возрастание относительной длины роstralной части черепа к северу и северо-востоку в Евразии и к северу и северо-западу в Северной Америке. Увеличение черепа сопровождается увеличением рогов и отчасти усложнением их формы. Обособленные мелкие, морфологические формы лосей с коротким ростром и оленевидными рогами возникают в южных, горных участках ареала как в Евразии (Кавказ, *A. a. caucasicus*; Сихотэ-Алинь, *A. a. cameloides*), так и в Северной Америке (южная часть Скалистых Гор, *A. a. shirasi*).

Отмеченная географическая изменчивость в совокупности со значительной индивидуальной изменчивостью изученных промеров не позволяет выявить четких, дискретных различий между лосями "европейского" и "американского" морфотипов. Таким образом, к настоящему времени

единственным четким морфологическим критерием, позволяющим идентифицировать особей *A. alces* и *A. americanus*, остается форма отростков межчелюстной кости.

Современное морфологическое разнообразие американского лося существенно выше, чем европейского. Среди подвидов *A. americanus* встречаются такие контрастные морфологические формы как *A. a. cameloides* и *A. a. shirasi*, с одной стороны, и *A. a. buturlini* и *A. a. gigas* - с другой. К сожалению, мы не располагали данными, характеризующими наиболее мелкий среди обитающих в Северной Америке ширасский подвид американского лося. Если верна высказанная выше гипотеза о географическом параллелизме, то по своим морфологическим характеристикам в среднем при более крупных размерах (Филонов, 1983) он должен быть в целом близок к дальневосточному *A. a. cameloides* и, вероятно, по некоторым признакам строения рогов к *A. a. caucasicus*.

Различия промеров между лосями, обитающими на северо-восточной оконечности Азии и северо-западной оконечности Северной Америки, по нашим данным не значительны. В целом особи, относимые к подвиду *A. a. buturlini*, несколько крупнее аляскинских по скуловой ширине ($p=0.006$). В то же время подвид *A. a. buturlini* по всем промерам (за исключением окружности штанги) статистически значимо отличается от *A. a. pfizenmayeri*, и в гораздо большей степени, чем *A. a. gigas* от *A. a. andersoni*. В последнем случае различия проявляются в кондило-базальной длине ($p=0.005$), скуловой ширине ($p=0.006$), длине рострума ($p=0.007$), высоте черепа от хоан ($p=0.003$), размахе рогов ($p=0.003$) и длине штанги ($p=0.008$). Таким образом, лоси с северо-восточной оконечности Азии оказываются морфологически ближе к исследованным нами североамериканским формам, чем к восточносибирским лосям. Полученные данные свидетельствуют в пользу гипотезы о существовании одного подвида (*A. a. gigas*), обитающего по обе стороны Берингова пролива и имеющего вероятнее всего североамериканское происхождение.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект: 98-05-64687).

- Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д., 1989. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика. С. 1-607.
- Айвазян С. А., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д., 1983. Прикладная статистика. М.: Финансы и статистика. Т. 1. С. 34-41.
- Банников А. Г., Жирнов Л. В., Лебедева Л. С., Фандеев А. А., 1961. Биология сайгака. М.: Из-во сельхоз. лит-ры., журн. и плакатов. С. 1-333.
- Боескоров Г.Г., 1998. Дифференциация и проблема систематики лосей (*Artiodactyla*, *Cervidae*, *Alces*) // Зоол. журн. Т.77. Вып.6. С.732-744.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П., 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука. 303 с.
- Верещагин Н.К., 1959. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 703 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза: Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. школа. Т. II. 1004 с.
- Громова В.И. 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus* Wojanus) в СССР // Тр. Зоол. Инст. АН СССР. Т. 2. Вып. 2-3. С. 77-202.
- Дейвисон М. 1988 . Многомерное шкалирование. М.: Финансы и статистика. 254 с.
- Дженнрич Р.И., 1986. Пошаговый дискриминантный анализ // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. С. 94-134.
- Краскэл Дж. Б. 1986. Многомерное шкалирование и другие методы поиска структуры // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. С. 301-347.
- Марков Г.Г., Данилкин А.А., 1996. Краниометрическая характеристика лося (*Alces alces* L.) Евразии // Известия РАН. Сер.биол. №2. С.244-247.
- Пузаченко Ю.Г., Придня М.В., Мартин В., Санковский А.Г., 1996. Отображение видовых экологических ниш для сообществ смешанных лесов бассейна р. Хаббард-Брук (Белые горы, Новая Англия, Северная Америка) // Экология. N 6. С. 403-409.
- Соколов И.И., 1959. Копытные звери // Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л.: Наука. Т.1. Вып.3. 639 с.
- Филонов К.К., 1983. Лось. М.: Лесн. пром-ть. 247 с.
- Флеров К. К., 1952. Кабарги и олени. Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л.: Изд-

во АН СССР. Т. 1. Вып. 2. 256 с.

Цалкин В. И., 1951. Горные бараны Евразии // МОИП. М. С. 1-343.

Чернявский Ф.Б., 1984. Млекопитающие крайнего Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 387 с.

Bubenik A.B., 1986. Taxonomic position of *Alcinae* Jerdon, 1874 and the history of the genus *Alces* Gray, 1821 // *Alces*. V.22. 67 p.

James F. C., McCulloch Ch. E., 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V21. P. 129-166.

Heptner W. G., Nasimowitsch A. A., 1967. Der Elch. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt. 231 p.

Kruskal J. B. 1964. Multidimensional Scaling by Optimizing Goodness of Fit to Nonmetric Hypothesis // *Psychometrika*. 29. N 1. P. 1-27.
29, 1-27, 115-129.

Kruskal J. B. 1964a. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method // *Psychometrika*. 29. N 2. P. 115-129.

Mammal Species of the World, 1992. Eds. D.E.Wilson, D.A.N.Reeder. Washington-L. 1206 p.

Mikko S., Andersson L., 1995. Low major histocompatibility complex class II diversity in European and North American moose // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V.92. P. 4259-4263.

Peterson R.L., 1955. North American moose. Toronto: Univ. of Toronto press. 280 p.

Shepard B. N. 1962. The Analysis of Proximities: Multidimensional Scaling with Unknown Distance Function // *Psychometrika*. 27. N 2. P. 125-140; N 3. P. 219-246.

Sokal R. R., Rohlf F. J., 1981. Biometry // N.Y.: W. H. Freeman and Company. P. 1-837.

Udina I.G., Danilkin A.A., 1998. Genetic differentiation of Eurasian populations of moose (*Alces alces* L.) // Euro-American Mammal Congress. Abstracts. Ed.S.Reig. University of Santiago de Compostela press, Spain. P.365.

Таблица 1

Объем исследованных выборок лосей		
Подвид, регион	Промерено	
	черепов	рогов
<i>A. a. alces</i> , Скандинавия	12	15
<i>A. a. alces</i> , Восточная Европа	33	34
<i>A. a. alces</i> , Западная Сибирь	17	11
<i>A. a. pfizenmayeri</i> , Восточная Сибирь	40	29
Смешанная выборка (<i>A. a. pfizenmayeri</i> и <i>A. a. cameloides</i>), Нижнее Приамурье	11	10
<i>A. a. cameloides</i> , Сихотэ-Алинь	6	6
<i>A. a. buturlini</i> , Северо-Восток Сибири	20	13
<i>A. a. gigas</i> , Аляска и бассейн р.Юкон	12	13
<i>A. a. andersoni</i> , Северная Канада	7	13
Всего промерено	158	140

Таблица 2

Доля изменчивости промеров (%), воспроизводимая линейной комбинацией осей многомерного шкалирования, отражающих изменчивость размеров (SZ), подобие варьирования отдельных промеров (SM) черепа и рогов, а также их совместный вклад. Значения корреляции Спирмена промеров с ОМШ (*D1-D4*), полученных на базе матрицы подобия изменчивости (подчеркнуты значения для которых $p < 0,01$)

Промер	SM	SZ	SM и SZ	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>D3</i>	<i>D4</i>
v1	82	55	83	<u>0,85</u>	-0,01	0,02	0,19
v2	91	32	92	<u>0,92</u>	0,10	-0,00	0,20
V3	43	10	66	<u>0,48</u>	<u>0,38</u>	-0,17	-0,24
v4	68	20	73	<u>0,67</u>	<u>0,36</u>	<u>-0,31</u>	-0,28
v5	79	34	84	<u>0,85</u>	0,12	0,05	-0,00
v6	90	28	92	<u>0,89</u>	0,19	-0,04	0,18
v7	86	31	88	<u>0,90</u>	0,12	-0,07	0,13
v8	66	15	77	<u>0,48</u>	0,13	-0,26	<u>0,60</u>
v9	73	54	84	<u>0,70</u>	<u>0,29</u>	0,17	<u>-0,28</u>
v10	77	58	88	<u>0,66</u>	<u>0,34</u>	0,19	<u>-0,29</u>
v11	53	27	62	<u>0,63</u>	0,10	0,06	<u>0,28</u>
p1	88	61	88	<u>0,88</u>	<u>-0,28</u>	-0,06	-0,01
p2	77	71	89	<u>0,77</u>	<u>-0,38</u>	-0,14	-0,05
p3	72	61	79	<u>0,76</u>	<u>-0,30</u>	-0,19	0,04
p4	71	24	77	<u>0,53</u>	-0,25	<u>-0,61</u>	-0,23
p5	70	47	79	<u>0,62</u>	<u>-0,29</u>	<u>0,30</u>	-0,05
p6	74	65	84	<u>0,70</u>	<u>-0,44</u>	-0,14	-0,10

Доля изменчивости промеров (%) воспроизводимая линейной комбинацией осей многомерного шкалирования, отражающих изменчивость размеров (SZ) рогов. Значения корреляции Спирмена промеров с ОМШ ($D1-D3$), полученных на базе матрицы евклидовых дистанций (подчеркнуты значения для которых $p < 0,01$).

Промер	SZ (%)	$D1$	$D2$	$D3$
p1	89	<u>-0,92</u>	0,01	-0,03
p2	80	<u>-0,89</u>	-0,10	-0,06
p3	83	<u>-0,80</u>	0,19	<u>0,33</u>
p4	99	<u>-0,67</u>	<u>-0,74</u>	0,12
p5	86	<u>-0,61</u>	0,07	<u>-0,57</u>
p6	85	<u>-0,87</u>	0,14	<u>0,29</u>

Таблица 4

Степень различия, оцененная по величине χ^2 Пирсона, географических выборок по составу входящих в них морфологических группировок (кластеров), отражающих изменчивость промеров черепа (выше диагонали) и рогов (ниже диагонали)

Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.Скандинавия		-	-	-	+	+	+++	++	-
2. Восточная Европа	-		-	++	++	-	+++	+++	++
3. Западная Сибирь	-	-		-	++	-	+++	+++	+
4. Восточная Сибирь	-	-	-		+	+	+++	++	-
5. Приамурье	++	+	-	++		++	++	-	-
6. Сихоте-Алинь	-	+	-	+	+		+++	+++	+
7. Северо-Восток Азии	++	+++	++	++	+++	++		+	++
8. Аляска	+	+++	++	+++	++	+	-		-
9. Северная Канада	-	-	+	-	++	+	-	+	

Примечание: - различия не достоверны, + - различия слабы ($p < 0,05$), ++ - различия значительные ($p < 0,001$), +++ - различия максимальные ($p < 0,00001$)

Доли (в процентах) морфологических кластеров (1-4), различающихся по промерам черепа и рогов, в пределах подвидовых выборок.

Подвид	1	2	3	4	N
кластеры по промерам черепа					
<i>A. a. cameloides</i>	50,0	50,0	0,0	0,0	6
<i>A. a. alces</i>	30,6	29,0	40,3	0,0	62
<i>A. a. andersoni</i>	28,6	0,0	42,9	28,6	7
<i>A. a. pfizenmayeri</i>	19,6	11,8	49,0	19,6	51
<i>A. a. gigas</i>	0,0	10,0	33,3	66,7	12
<i>A. a. buturlini</i>	0,0	0,0	0,0	100	20
N	57	34	27	40	158
кластеры по промерам рогов					
<i>A. a. cameloides</i>	100,0	0,0	0,0	0,0	6
<i>A. a. alces</i>	45,3	26,4	28,3	0,0	53
<i>A. a. pfizenmayeri</i>	23,1	35,9	41,0	0,0	39
<i>A. a. andersoni</i>	22,2	0,0	77,8	0,0	9
<i>A. a. gigas</i>	7,7	0,0	30,8	61,5	13
<i>A. a. buturlini</i>	0,0	0,0	53,9	46,1	13
N	42	28	49	14	133

N – кол. экз.

Распределение в процентах вариантов формы лопаты по морфологическим группировкам (кластеры 1-4).

Номер кластера	Форма лопаты			N
	неразделенная	разделенная	оленеобразная	
	кластеры различаются по промерам черепа			
1	26,3	57,9	15,8	19
2	28,6	42,9	28,6	21
3	50,0	47,1	2,9	34
4	95,8	4,2	0,0	24
N	51	37	10	98
	кластеры различаются по промерам рогов			
1	31,0	42,9	26,2	42
2	53,6	32,1	14,3	28
3	65,1	34,9	0,0	43
4	92,9	7,1	0,0	14
N	69	43	15	127

N – кол. экз.

Распределение в процентах морфотипов верхних отростков межчелюстной кости по морфологическим группировкам (кластеры 1-4)

Номер кластера	Морфотип межчелюстной кости			N
	европейский	промежуточный	американский	
	кластеры различаются по промерам черепа			
1	38,7	22,6	38,7	31
2	63,0	3,7	33,3	27
3	33,9	10,7	55,4	56
4	0,0	0,0	100,0	40
N	48	14	92	154
	кластеры различаются по промерам рогов			
1	42,4	18,2	39,4	33
2	40,0	13,3	46,7	15
3	20,8	8,3	70,8	24
4	0,0	0,0	100,0	12
N	25	10	49	84

N – кол. экз.

Таблица 8

Распределение в процентах вариантов формы лопаты рогов в пределах подвидовых выборок. N - количество экземпляров

Подвид	Форма лопаты			N
	разделенная	неразделенная	оленеобразная	
<i>A. a. buturlini</i>	100,0	0,0	0,0	13
<i>A. a. andersoni</i>	100,0	0,0	0,0	7
<i>A. a. gigas</i>	92,3	7,7	0,0	13
<i>A. a. pfizenmayeri</i>	82,1	5,1	12,8	39
<i>A. a. alces</i>	15,2	78,8	6,1	66
<i>A. a. cameloides</i>	0,0	0,0	100,0	6
<i>N</i>	74	55	15	144

Таблица 9

Распределение в процентах морфотипов верхних отростков межчелюстной кости в пределах подвидовых выборок

Подвид	Морфотип межчелюстной кости			N
	европейский	промежуточный	американский	
<i>A. a. alces</i>	80,6	19,4	0,0	62
<i>A. a. pfizenmayeri</i>	0,0	3,9	96,1	51
<i>A. a. buturlini</i>	0,0	0,0	100,0	20
<i>A. a. cameloides</i>	0,0	0,0	100,0	6
<i>A. a. gigas</i>	0,0	0,0	100,0	12
<i>A. a. andersoni</i>	0,0	0,0	100,0	7
N	50	14	94	158

N – кол. экз.

Подрисуночные подписи к статье: Г. Г. БОЕСКОРОВА И А.Ю. ПУЗАЧЕНКО
ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА И РОГОВ ЛОСЕЙ (ALCES,
ARTIODACTYLA) ГОЛАРКТИКИ

Рис. 1. Иллюстрация оценки минимальной размерности по динамике изменения стресса (сплошная линия) в зависимости от числа осей многомерного шкалирования (D) (а); структура отношений между промерами черепа (v1-v10) и рогов (p1-p6), полученная на основе корреляций с осями многомерного шкалирования методом UPGMA (б).

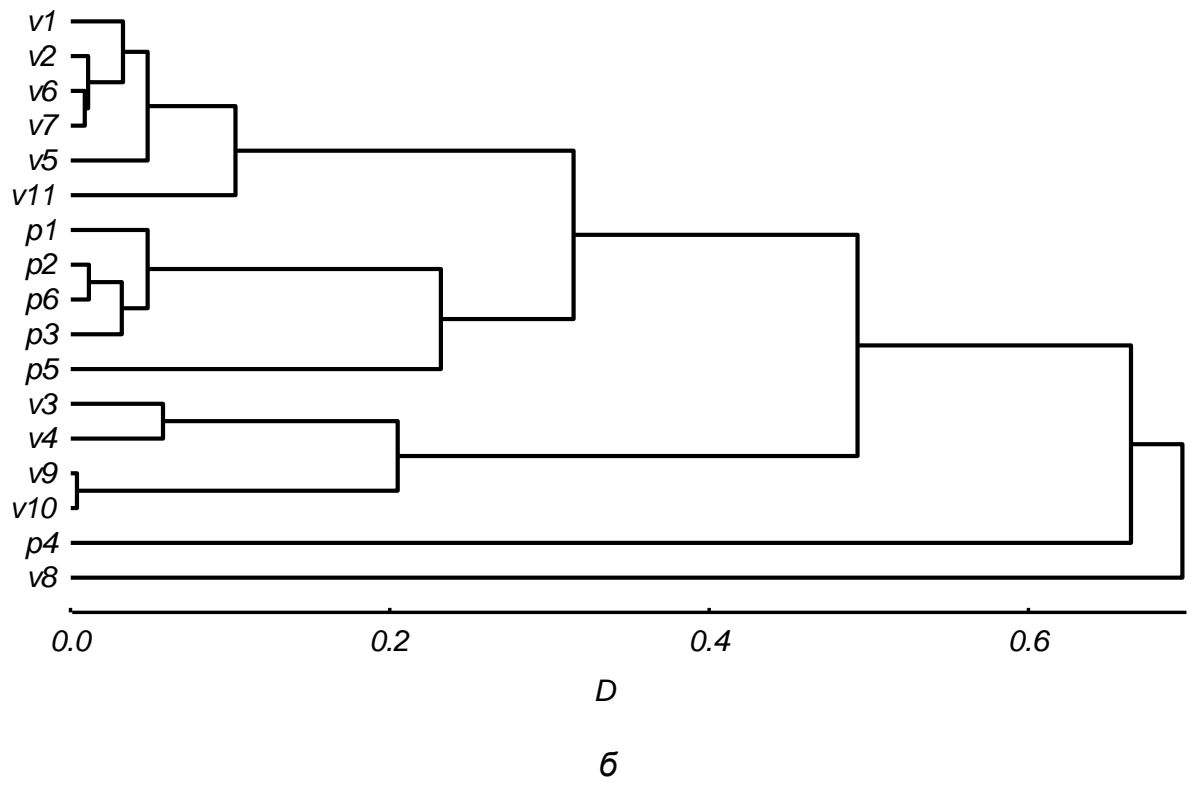
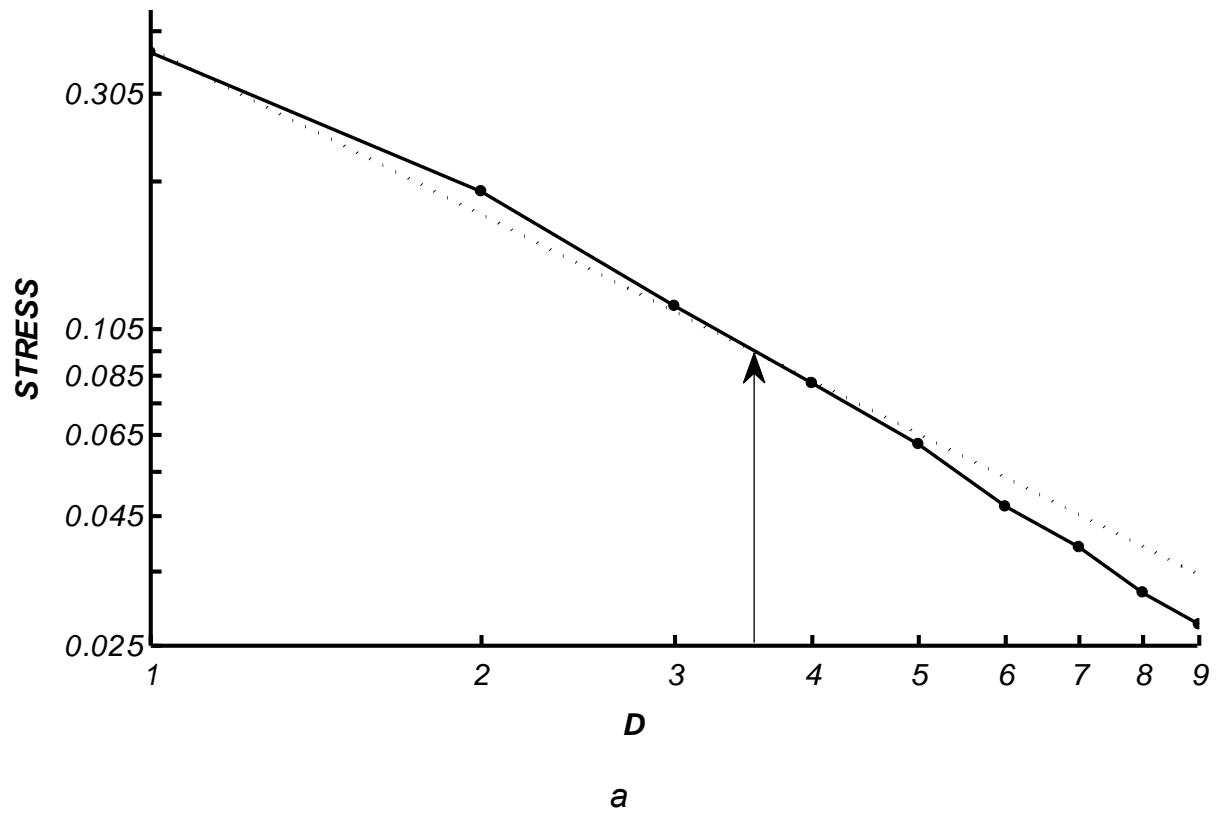
Рис. 2. Классификация 84 особей лосей, в которой в качестве переменных использованы четыре оси многомерного шкалирования, описывающие изменчивость черепа и рогов. На каждом иерархическом уровне номера кластеров (1-6) упорядочены по возрастанию величины медианы кондильно-базальной длины черепа. *DE* - величина относительной дистанции Евклида.

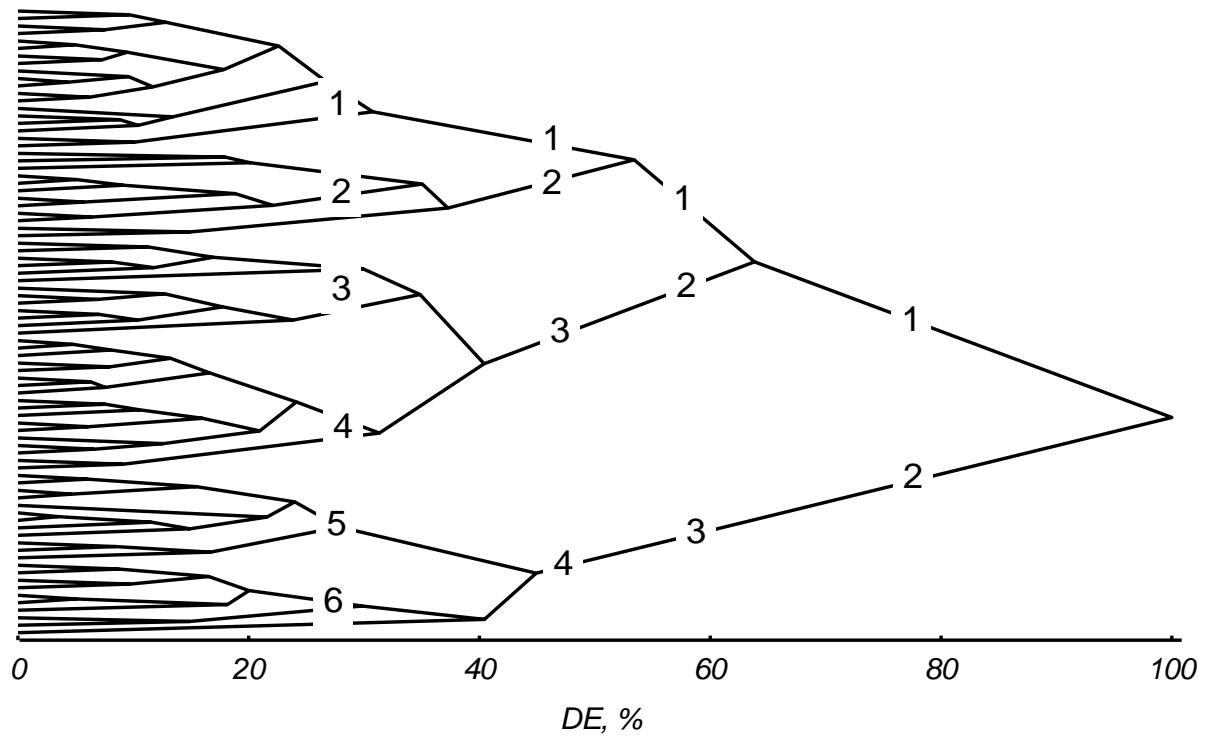
Рис. 3. Распределения значений дискриминантной функции (*F*) для первого уровня классификации (2 кластера - 1, 2); пунктирная линия соответствует нормальному распределению) (а); положение особей в пространстве дискриминантных функций (*D1*, *D2*), объединенных в три (б) и четыре (в) кластера (1-3 и 1-4), соответствующих второму и третьему уровням классификации.

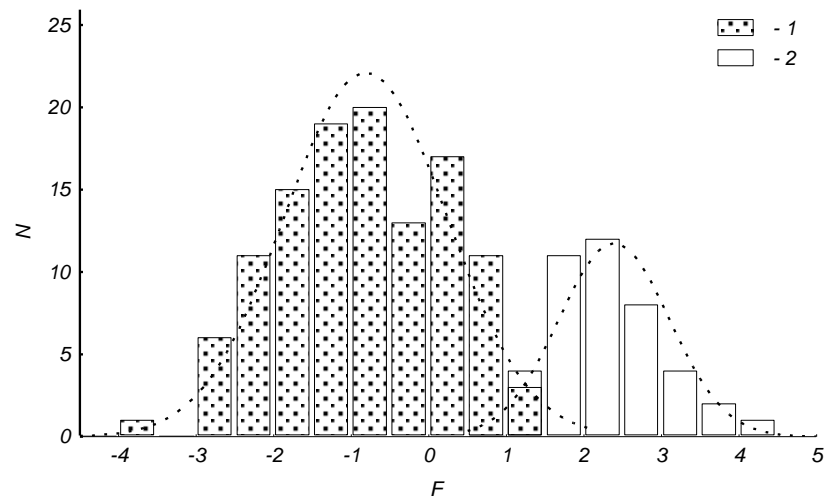
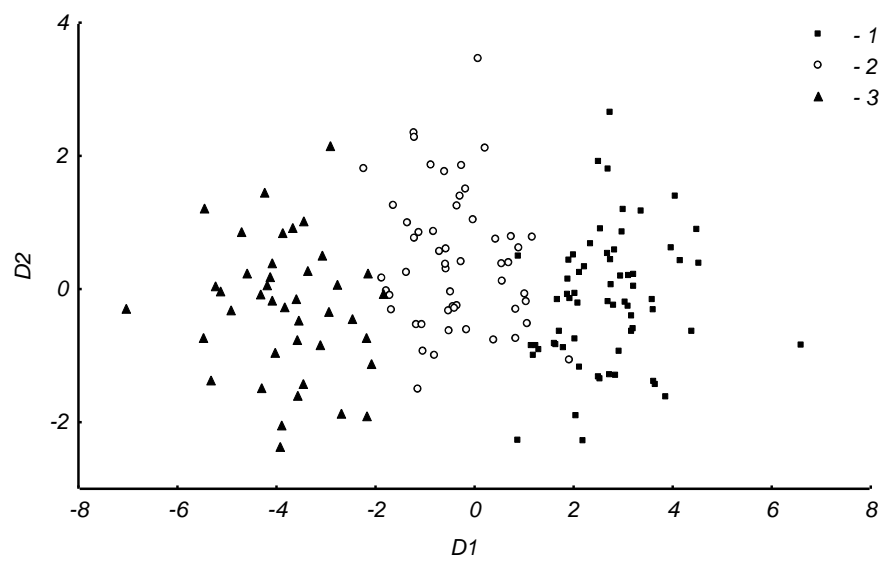
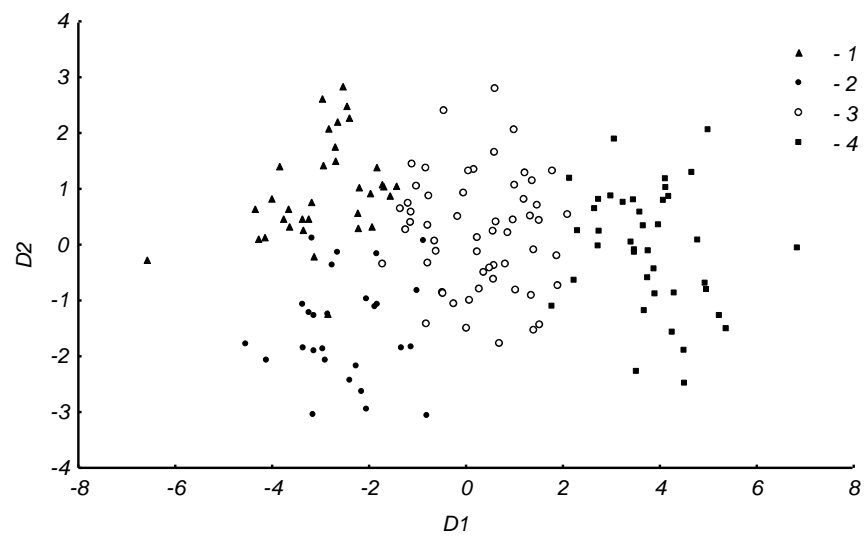
Рис. 4. Среднее значение промеров и ошибка у особей, образующих четыре морфологических кластера (1-4), различающихся по форме черепа: абсолютное значение промеров - орбито-лицевая длина (а), длина носовых костей (в), высота черепа в точке nasion (ж); относительное значение промеров - орбито-лицевая длина (б), длина носовых костей (г), длина зубного ряда (д), скуловая ширина (е), высота черепа в точке nasion (з).

Рис. 5. Среднее значение промеров и ошибка у особей, образующих четыре морфологических кластера (1-4), различающихся по размерам рогов: абсолютное значение промеров – размах рогов (а), окружность штанги (в); относительное значение промеров - размах рогов (б), окружность штанги (г).

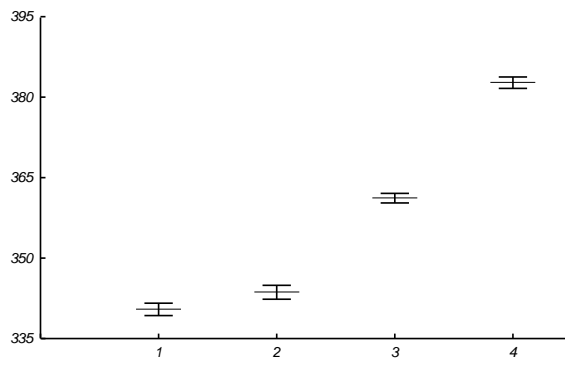
Рис. 6. Современный ареал лося в Голарктике (Филонов, 1983; Чернявский, 1984) и встречаемость особей, принадлежащих к различным морфологическим кластерам, в региональных выборках: а - кластеры получены по классификации особей, отражающей изменчивости черепа, б - кластеры получены по классификации особей, отражающей изменчивость размеров рогов; 1- 4 - номера кластеров, упорядоченных по возрастанию длины черепа (а) и размаху рогов (б); I - *A. a. alces*, II - *A. a. pfizenmayeri*, III - *A. a. cameloides*, IV - *A. a. buturlini*, V - *A.a.gigas*, VI - *A. a. schirasi*, VII - *A. a. andersoni*, VIII - *A. a. americana*.



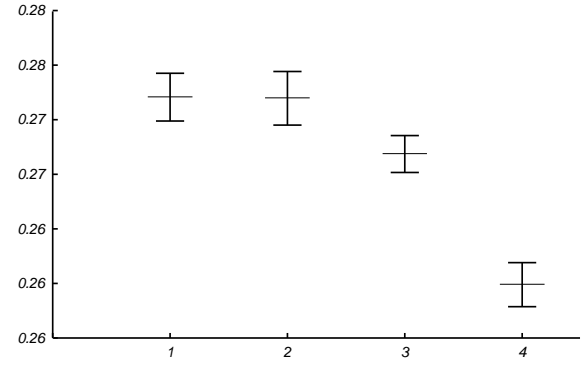


**a****b****c**

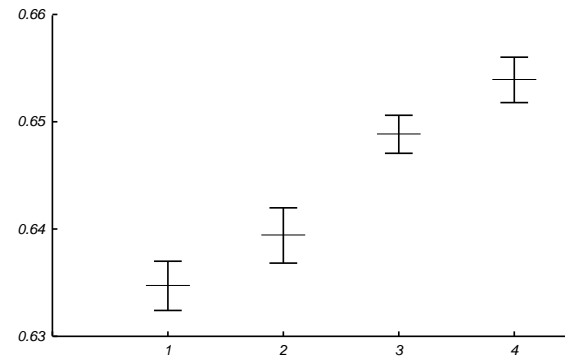
37



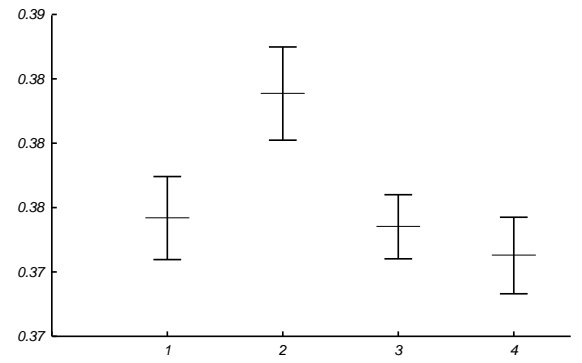
a



d



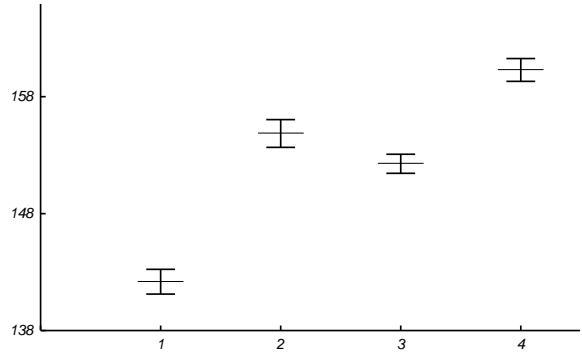
b



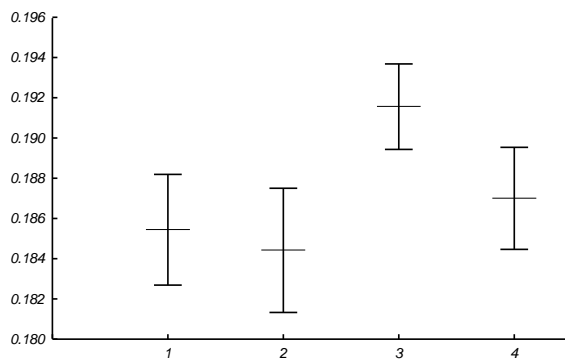
e



v



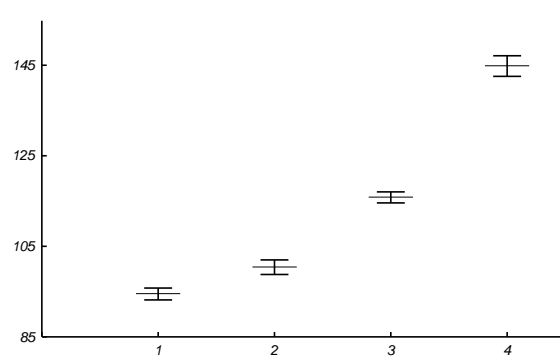
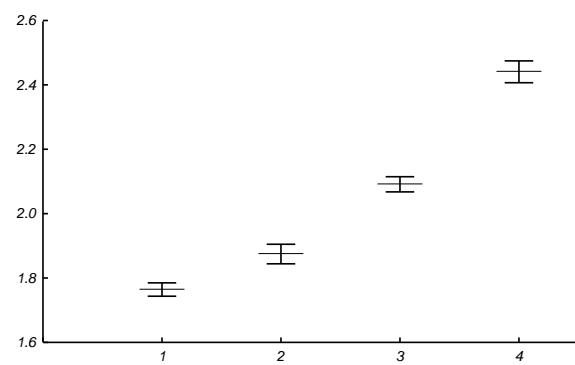
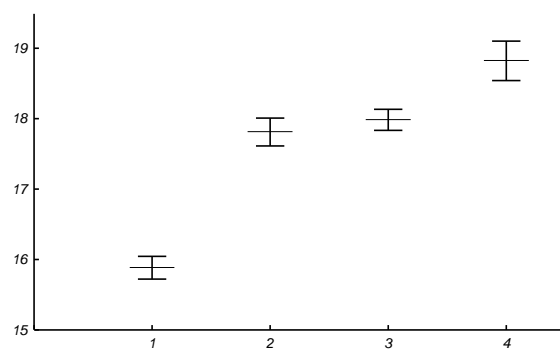
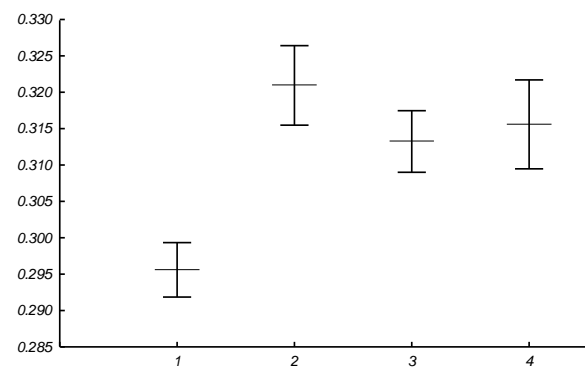
ж

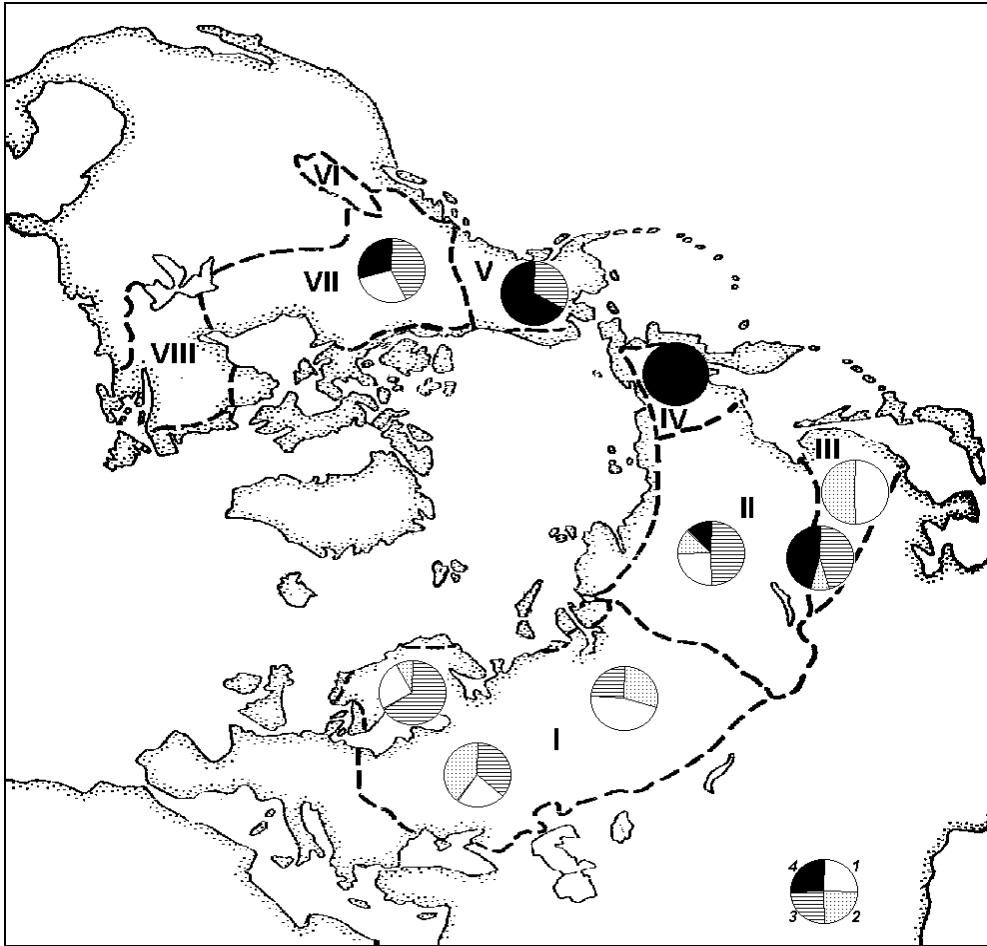


z

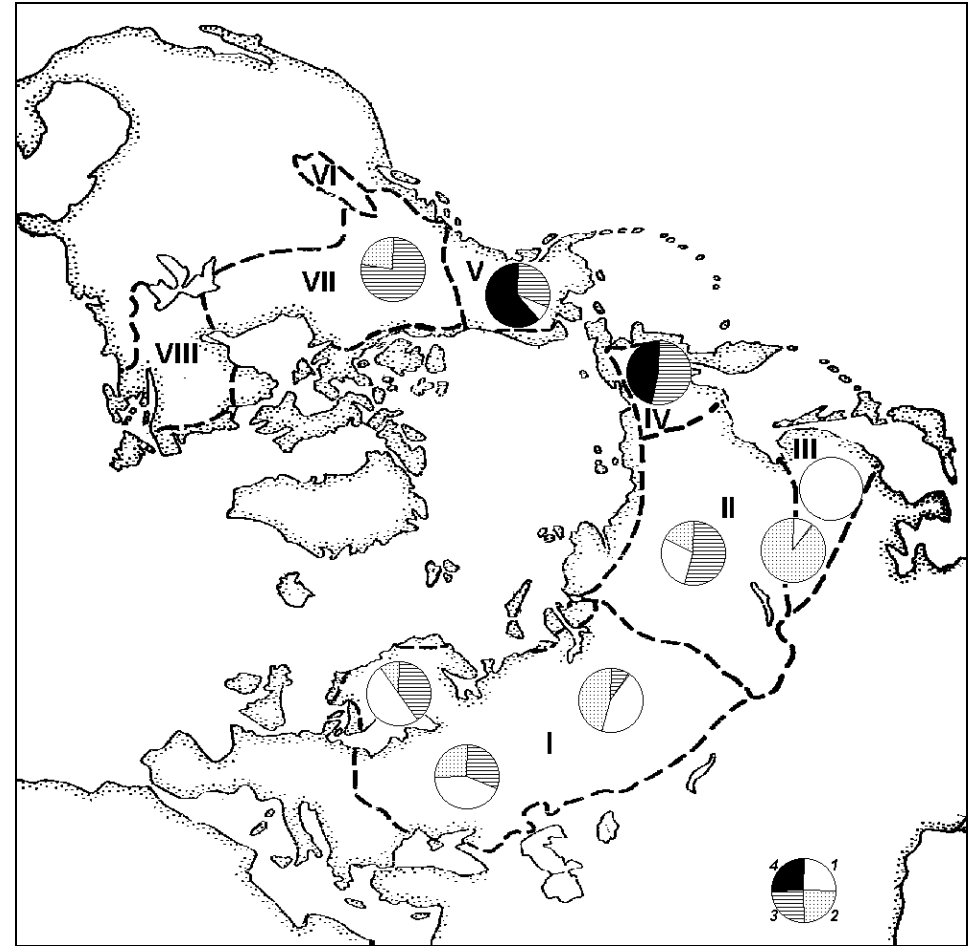


3

**a****б****в****г**



a



b

