

УДК 599.735.3

## КОРРЕЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ АФРИКАНСКОЙ БОЛЬШЕУХОЙ ЛИСИЦЫ (*OTOCYON MEGALOTIS*, CANIDAE)

© 2010 г. О. Г. Нанова

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, Москва 125009, Россия

e-mail: nanova@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2009 г.

Исследована корреляционная структура щечных зубов большеухой лисицы (*Otocyon megalotis*), которая питается в основном насекомыми и имеет дополнительные моляры в зубной системе. Показано наличие тенденции объединения длин и ширин моляров в отдельные корреляционные плеяды, свойственное млекопитающим со специализированным типом питания. Структура корреляций моляров верхнего зубного ряда говорит в пользу постериальной закладки дополнительного  $M^3$ . Анализ структуры корреляций нижнего ряда моляров позволил получить факты, говорящие в пользу постериальной закладки дополнительного  $M_4$ , и факты, противоречащие ей. Показана высокая степень скоррелированности верхних и нижних неоклюдирующих малых премоляров, которая ранее была обнаружена у песца и лисицы.

Анализ корреляций между характеристиками сложного морфологического образования своей основной целью имеет выяснение его внутренней структуры — наличия устойчивых взаимосвязей между его элементами (Olson, Miller, 1958; Терентьев, 1959; Ростова, 2002). Результаты такого анализа позволяют выявить факторы, определяющие эту структуру.

В данной статье мы анализируем структуру корреляций щечных зубов большеухой лисицы (*Otocyon megalotis*).

Этот вид интересен тем, что его зубная формула, вероятно, в связи со специализацией на питании насекомыми (Bothma et al., 1984; Kok, Nel, 1992) отличается от зубной формулы других мелких псовых с неспециализированным типом питания. Большеухая лисица имеет большее число моляров, чем другие виды семейства псовых (Desmarest, 1822; Simpson, 1945). В каждом квадранте челюсти большеухой лисицы возникает по одному дополнительному моляру. Таким образом, зубная формула большеухой лисицы для моляров имеет в норме вид 3/4. Одновременно с увеличением числа моляров происходит уменьшение размеров верхнего хищнического зуба.

Вопрос о происхождении дополнительных зубов — в результате появления дополнительного моляра в центре зубного ряда (Wood, Wood, 1933; Guilday, 1962) либо на постериальном крае зубного ряда (Van Valen, 1964) — остается открытым.

В настоящей статье мы с помощью корреляционного анализа (Olson, Miller, 1958; Терентьев, 1959; Ростова, 2002), опробованного нами ранее на других видах псовых (Павлинов и др., 2008; Нанова, 2008), исследуем связи между размерными характеристиками щечных зубов большеухой лисицы. Нас интересовали следующие вопросы:

1. Как специализация в питании отразилась на корреляционной структуре зубов большеухой лисицы?

2. Какой из двух гипотез происхождения дополнительных моляров, упомянутых во введении этой статьи, соответствует корреляционная структура щечных зубов большеухой лисицы?

При анализе корреляционной структуры щечных зубов большеухой лисицы в задачи входило:

1. Выявление корреляционных плеяд промеров щечных зубов верхнего и нижнего зубных рядов.

2. Оценка средней скоррелированности зубов верхнего и нижнего зубных рядов.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общее число экземпляров, у которых были измерены зубы, 21. Мы выбирали экземпляры с нестертыми зубами (Павлинов и др., 2008) и с наилучшей сохранностью зубов на черепе. Пол у большинства исследованных экземпляров не известен.

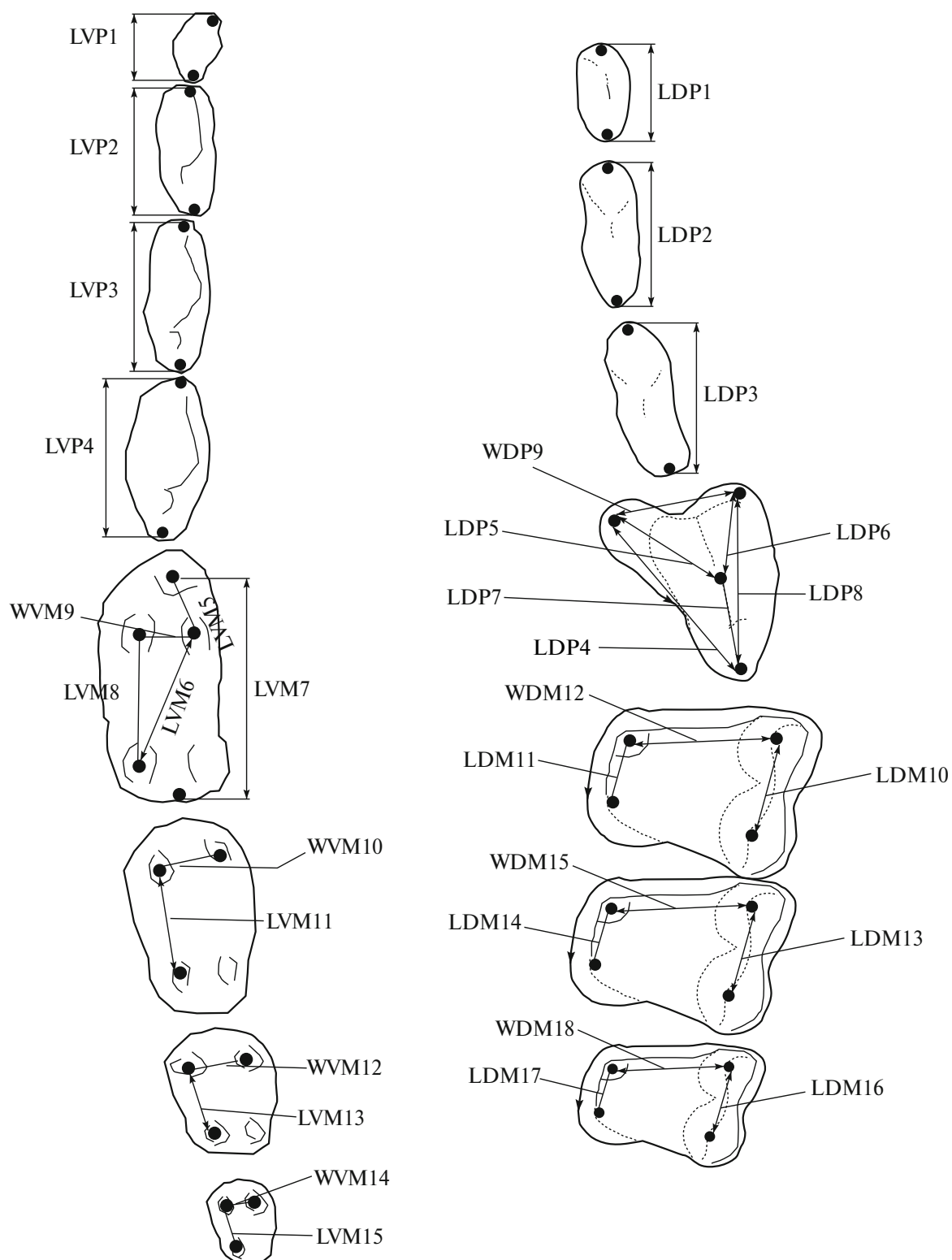


Рис. 1. Промеры зубов.

Изображения верхних и нижних зубных рядов оцифровывали с помощью фотоаппарата Canon EOS 350D, объектив Canon Macro 100 mm. Изме-

рения зубов проводили по электронным изображениям, используя экраный дигитайзер TPSdig (Rohlf, 1996).

Измеряли верхние и нижние щечные зубы левой стороны. На каждом экземпляре было снято 33 промера (рис. 1). Для идентификации промеров зубов использованы следующие обозначения: V – нижний, D – верхний, M – моляр, P – премоляр, L – длина, W – ширина; для верхнего и нижнего зубных рядов принята независимая нумерация промеров, начиная с первого премоляра.

Для выявления корреляционных плеяд использовали метод кластерного анализа на матрице дистанций  $1 - |r|$ , где  $r$  – коэффициент корреляции Пирсона, в совокупности с методом джеккнайф (в варианте: удаление из исходной выборки по одному экземпляру, Zelditch et al., 2004). Близость признаков на дендрограмме рассматривали как свидетельство их тесной связи. Использование джеккнайфа при построении признакового дерева позволяет уменьшить вероятность получения случайных высоких корреляций, неизбежно возникающих при использовании выборок небольшого объема. Сначала мы получили 21 выборку с числом экземпляров в каждой, равным 20, т.е. каждый раз из выборки было удалено по одному экземпляру (каждый раз – разному), на основе этой выборки было построено консенсусное дерево.

Для оценки общих связей между отдельными зубами были рассчитаны средние корреляции между каждой парой зубов по всей совокупности промеров этой пары зубов. В качестве показателя интегрированности зубов, для тех зубов, с которых мы брали несколько промеров, мы рассчитали средний коэффициент корреляции. При этом во всех случаях мы использовали  $|r|$ .

Для оценки ошибки средней связи мы применили джеккнайф. На полученной 21 матрице мы рассчитали средние корреляции, стандартное отклонение каждого значения корреляции ( $sd$ ) от средневыворочного и долю ( $pt$ )  $sd$  от средневыворочного.

В работе использован материал Музея Естественной Истории им. Гумбольдта, Берлин, Германия.

Расчеты корреляционных дистанций между признаками проводили в программе Statistica 6.0. (StatSoft, 2001) Джеккнайф данных проводили в пакете программ R 2.7.0 (2008, автор скрипта для R Лебедев В.С.). Построение консенсусного дерева проводили в программе PHYLIP 3.66.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Коэффициент корреляции ( $r$ ) между верхними зубами изменяется от  $-0.44$  до  $0.87$ ,  $r$  между ниж-

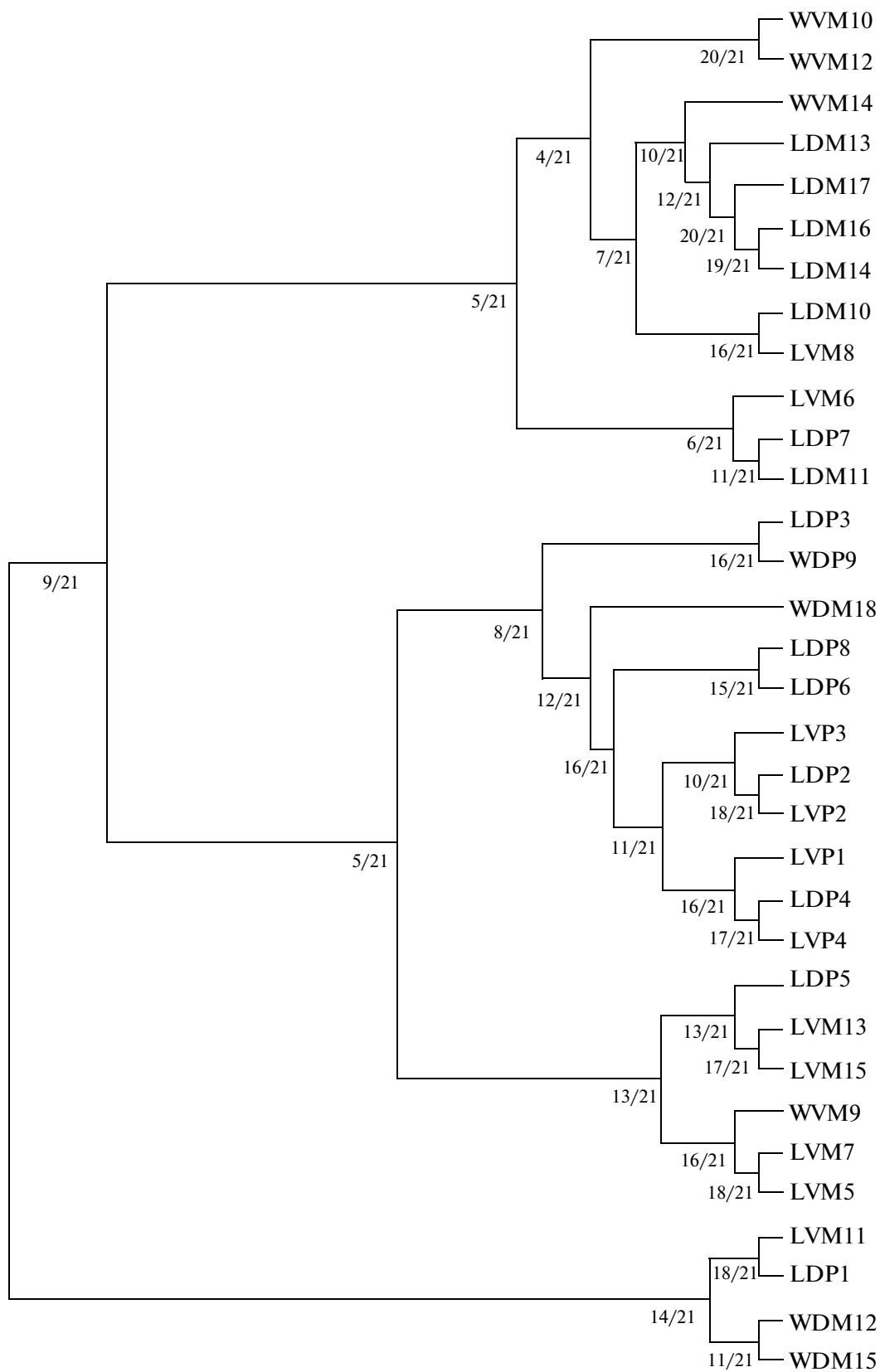
ними зубами изменяется от  $-0.36$  до  $0.78$ ,  $r$  между верхними и нижними зубами изменяется от  $-0.38$  до  $0.80$ .

Из анализа дендрограммы (рис. 2) можно увидеть, что промеры премоляров обособлены от промеров моляров. Все малые премоляры – верхние и нижние – за исключением первого верхнего премоляра (промер LDP1) образуют единую корреляционную плеяду. Внутри премолярной корреляционной плеяды хорошо выражены связи “по вертикали” между верхними и нижними малыми премолярами (это группы промеров LVP2-LDP2-LVP3; LDP4-LVP4). Корреляция промеров LDP3-WPP9 является объединением “по смежности”. Четвертый верхний премоляр (промеры LDP5, LDP6, LDP7, LDP8, WDP9) не представляет собой единого корреляционного целого – часть его промеров (LDP4, LDP6, LDP8, WDP9) входит в корреляционную плеяду премоляров, а часть (LDP5, LDP7) сильнее скоррелированы с промерами моляров.

Структура корреляций промеров моляров сложна. При рассмотрении корреляций молярных зубных рядов – верхнего и нижнего – можно отметить две тенденции: тенденцию к группировке друг с другом отдельно ширины каждого из соседних моляров, отдельно – длины каждого из соседних моляров и преобладание связей “по смежности” над связями “по вертикали”.

В верхнем ряду моляров выделяется корреляционная плеяда промеров длин второго и третьего моляров (LDM13, LDM14, LDM16, LDM17), к этой группе промеров относится и промер ширины четвертого нижнего моляра (WVM14). Промеры ширин первого и второго верхних моляров (WDM12, WDM15) составляют отдельную корреляционную плеяду. Длины первого верхнего моляра образуют корреляции “по вертикали” с промерами противоположащего первого нижнего моляра. Так, внешняя длина  $M^1$  (LDM10) скоррелирована с одной из длин давящей части  $M_1$  (LVM8), а внутренняя длина  $M^1$  (LDM11) совместно с длиной метастиля  $P^4$  (LDP7) образуют корреляционную плеяду с противоположащим промером LVM6 нижнего первого моляра.

В нижнем зубном ряду моляров структура корреляций промеров сходна со структурой корреляций промеров в верхнем ряду моляров. Так, длины двух последних нижних моляров  $M_3$  и  $M_4$  (LVM13, LVM15) скоррелированы между собой. Отдельную корреляционную плеяду составляют ширины  $M_2$  и  $M_3$  (LWM10, LWM12). Промеры нижнего хищнического зуба  $M_1$ , так же как и верхнего хищнического зуба  $P^4$ , не представляет со-



**Рис. 2.** Дендрограмма промеров щечных зубов верхней и нижней челюсти. Обозначения признаков см. на рис. 1. Цифры на ветвях показывают количество выборок из 21 (полученных при джеккнайфе), на которых выделился соответствующий кластер (не бутстрэп-поддержка).

Таблица 1. Средние корреляции между зубами верхней челюсти

	P <sup>1</sup>	P <sup>2</sup>	P <sup>3</sup>	P <sup>4</sup>	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>
P <sup>1</sup>	—	0.06/26.86%	0.04/27.95%	0.02/12.39%	0.03/10.57%	0.02/11.81%	0.05/18.14%
P <sup>2</sup>	0.23	—	0.06/13.10%	0.02/4.01%	0.03/60.83%	0.03/9.34%	0.03/11.54%
P <sup>3</sup>	0.15	0.44	—	0.04/9.18%	0.03/41.25%	0.03/11.52%	0.03/15.38%
P <sup>4</sup>	0.12	0.45	0.44	0.43/0.02/4.30%	0.01/4.03%	0.01/4.38%	0.01/3.16%
M <sup>1</sup>	0.24	0.02	0.06	0.22	0.21/0.02/10.09	0.01/5.02%	0.02/7.76%
M <sup>2</sup>	0.15	0.02	0.28	0.27	0.30	0.31/0.02/5.41%	0.01/2.86%
M <sup>3</sup>	0.29	0.06	0.16	0.26	0.27	0.45	0.63/0.05/7.24%

Таблица 2. Средние корреляции между зубами нижней челюсти

	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sub>4</sub>
P <sub>1</sub>	—	0.03/4.29%	0.03/3.81%	0.02/2.94%	0.01/6.79%	0.05/18.79%	0.03/12.13%	0.03/18.19%
P <sub>2</sub>	0.62	—	0.02/2.44%	0.02/2.72%	0.02/8.55%	0.03/30.52%	0.03/16.43%	0.04/10.41%
P <sub>3</sub>	0.72	0.70	—	0.03/5.20%	0.02/8.16%	0.05/16.44%	0.03/8.62%	0.03/13.09%
P <sub>4</sub>	0.78	0.68	0.66	—	0.02/9.46%	0.04/12.67%	0.04/16.19%	0.04/18.56%
M <sub>1</sub>	0.18	0.26	0.2	0.24	0.3/0.01/4.96%	0.02/8.14%	0.03/6.63%	0.02/5.84%
M <sub>2</sub>	0.25	0.09	0.28	0.28	0.21	0.09/0.05/62.13%	0.03/9.31%	0.02/11.69%
M <sub>3</sub>	0.26	0.21	0.36	0.22	0.21	0.28	0.08/0.05/60.21%	0.02/6.74%
M <sub>4</sub>	0.17	0.35	0.26	0.22	0.30	0.16	0.24	0.31/0.07/23.27%

Примечания. Ниже диагонали находятся значения среднего коэффициента корреляции, выше диагонали находится значение *sd* (первая цифра), *pt* (вторая цифра). В диагональных ячейках таблицы находятся значения среднего коэффициента корреляции для каждого зуба, с которого брали несколько промеров: средний коэффициент корреляции/*sd/pt*.

бой корреляционного целого. Как уже было сказано, часть промеров M<sub>1</sub> (LVM6, LVM8) образует корреляции “по вертикали” с промерами противоположащих верхних зубов, а часть промеров (LVM5, LVM7, WVM9) образует отдельную группу молярных промеров.

При анализе среднего коэффициента корреляции оказалось, что в верхнем зубном ряду (табл. 1) второй и третий моляр наиболее сильно скоррелированы между собой ( $r = 0.45$ ,  $sd = 0.01$ ,  $pt = 2.86\%$ ), пары M<sup>1</sup>–M<sup>2</sup> (0.3, 0.01, 5.02%) и M<sup>1</sup>–M<sup>3</sup> (0.27, 0.02, 7.76%) скоррелированы слабее.

Для нижних моляров (табл. 2) наиболее сильные корреляции в парах M<sub>2</sub>–M<sub>3</sub> (0.28, 0.03, 9.31%), M<sub>1</sub>–M<sub>4</sub> (0.30, 0.02, 5.84%).

Премоляры верхние P<sup>2</sup>, P<sup>3</sup>, P<sup>4</sup> ( $r = 0.44–0.45$ ) и нижние P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> (0.62–0.78) скоррелированы между собой сильнее, чем моляры между собой (верхние 0.27–0.45, нижние 0.16–0.30).

Уровень корреляции верхнего четвертого премоляра с первым верхним моляром (0.22, 0.01, 4.03%) ниже, чем с третьим верхним премоляром (0.44, 0.04, 9.18%).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Из полученных результатов видно, что в зубной системе большеухой лисицы четко выделяется корреляционная плеяда премоляров. Аналогичный результат получен и на хищниках с неспе-

специализированным типом питания — песце и лисице (Gingerich, Winkler, 1979; Pengilly, 1984; Павлинов и др., 2008; Нанова, 2008). Корреляции между премолярами одного зубного ряда являются связями “по смежности” и вполне соответствуют теории регуляционных полей (Jernvall, Thesleff, 2000; Jernvall, Salazar-Ciudad, 2007; Boughner, Hallgrímsson, 2008) или в более простом варианте — “правилу ближайшего соседа” (Kurten, 1953; Van Valen, 1962). Связи “по вертикали” между премолярами уже не могут быть объяснены “правилом ближайшего соседа”, не являются они и функциональными, т.к. малые верхние и нижние премоляры не смыкаются между собой. Это позволяет предположить существование единого механизма, по-видимому генетического (Kangas et al., 2004), регуляции развития премолярной группы зубов.

Четвертый верхний премоляр не представляет собой корреляционного целого — часть его промеров образует сильные связи с малыми премолярами — по происхождению, а часть промеров образует функциональные корреляции с первым нижним моляром.

Промеры моляров, в отличие от промеров премоляров, образуют несколько корреляционных плеяд. В структуре корреляций моляров большеухой лисицы прослеживается тенденция, характерная для млекопитающих со специализированным типом питания — растительноядных (Wallace, 1968; Спасская, Павлинов, 2008) и насекомоядных (Hand, York, 1990). Она заключается в объединении длин моляров и ширин моляров в отдельные корреляционные плеяды — продольные и поперечные промеры каждого моляра не скоррелированы между собой.

Сопоставим картину корреляций промеров моляров с двумя гипотезами происхождения дополнительных моляров у большеухой лисицы. Близость длин  $M^2$  и  $M^3$ , ширин  $M^1$  и  $M^2$  наглядно показывает, что соседствующие в зубном ряду моляры ( $M^1$  и  $M^2$ ,  $M^2$  и  $M^3$ ) скоррелированы между собой сильнее, чем не соседствующие ( $M^1$  и  $M^3$ ). Это же подтверждает и анализ средних корреляций между верхними молярами. Структура корреляций верхних моляров вполне соответствует “правилу ближайшего соседа” (Kurten, 1953; Van Valen, 1962) и свидетельствует о том, что третий верхний моляр появляется из постериальной, ближайшей ко второму верхнему моляру закладки.

Анализ расположения на дендрограмме промеров моляров нижнего зубного ряда показал, что между собой скоррелированы длины соседствующих  $M_3$  и  $M_4$ , а также ширины соседствующих

$M_2$  и  $M_3$ . Это, как и в случае верхнего зубного ряда, согласуется с гипотезой о постериальной закладке дополнительного — четвертого — нижнего моляра. Однако анализ средних коэффициентов корреляций между нижними молярами не полностью подтверждает эту гипотезу. Так, по результатам анализа средних коэффициентов корреляции уровень связи высок не только между  $M_2$  и  $M_3$ , но и между  $M_1$  и  $M_4$ , что более соответствует предположению о происхождении  $M_1$  и  $M_4$  из единой закладки и возникновению  $M_2$  и  $M_3$  между ними.

На основе анализа структуры корреляций мы получили для верхнего зубного ряда факты, свидетельствующие о постериальной закладке дополнительного третьего верхнего моляра. Для нижнего зубного ряда мы получили факты, как подтверждающие гипотезу о постериальной закладке дополнительного четвертого нижнего моляра, так и противоречащие ей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Корреляционной структуре щечных зубов большеухой лисицы, как и зубов млекопитающих со специализированным типом питания, свойственна тенденция объединения показателей длин и ширин зубов в отдельные корреляционные плеяды. С другой стороны, корреляционной структуре щечных зубов большеухой лисицы, как и зубов хищников с неспециализированным типом питания, свойственна сильная корреляция между неокклюдирующими малыми премолярами. Высокая степень скоррелированности между неокклюдирующими верхними и нижними малыми премолярами может быть связана с единой генетической регуляцией закладки и развития этой группы зубов.

Наши данные по корреляционной структуре промеров моляров говорят в пользу гипотезы о постериальной закладке дополнительного верхнего третьего моляра большеухой лисицы. На вопрос о происхождении дополнительного четвертого нижнего моляра большеухой лисицы наши данные не позволили дать однозначного ответа. Анализ признакового дерева говорит в пользу гипотезы постериальной закладки  $M_4$ , анализ средних коэффициентов корреляций между зубами противоречит ей.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Павлинову И.Я. и Лебедеву В.С. за помощь при выполнении работы, а также куратору териологической коллекции

Музея Естественной Истории им. Гумбольдта в Берлине Фридеру Майеру за предоставленную возможность обработки материала.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (09-04-00283-а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Нанова О.Г., 2008. Сравнительный анализ изменчивости корреляционной структуры краниальных и дентальных признаков песца (*Alopex lagopus*) и лисицы (*Vulpes vulpes*). Материалы конференции молодых ученых “Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее”. Екатеринбург. С. 159–170.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Лисовский А.А., 2008. Корреляционная структура щечных зубов песца (*Alopex lagopus*) // Зоол. журн. Т. 87. № 7. С. 862–875.
- Ростова Н.С., 2002. Корреляции: структура и изменчивость. Труды С.-П. общ. естествоисп. Т. 94. Сер. 1. 306 с.
- Спаская Н.Н., Павлинов И.Я., 2008. Изменчивость и корреляционная структура щечных зубов лошади Пржевальского (*Equus Przewalskii*; Mammalia: Equida) // Бюл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 113. № 2. С. 3–13.
- Терентьев П.В., 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та. № 9. С. 137–141.
- Bothma J.D.P., Nel J.A.J., Macdonald A., 1984. Food niche separation between four sympatric Namib Desert carnivores // J. Zool. London. № 202. P. 327–340.
- Boughner J.C., Hallgrímsson B., 2008. Biological Spacetime and the Temporal Integration of Functional Modules: A Case Study of Dento–Gnathic Developmental Timing // Develop. dynamics № 237. P. 1–17.
- Desmarest A.G., 1822. Mammalogie ou description des espèces de mammifères. Seconde partie, contenant les ordres de Rongeurs des Edentes, des Pachydermes, des ruminans et des Cetaces. En encyclopedie methodique. Paris. V. 7. P. 277–555.
- Gingerich P.D., Winkler D.A., 1979. Patterns of variation and correlation in the dentition of the red fox (*Vulpes vulpes*) // J. Mamm. V. 60. № 4. P. 691–704.
- Guilday J.E., 1962. Supernumerary molars of *Otocyon* // J. Mamm. V. 43. P. 455–462.
- Hand S., York A., 1990. Morphological variation in the dentition and skull of the Australian ghost bat, *Macroderma-gigas* (Microchiroptera, Megadermatidae) // Austral. J. Zool. V. 38 № 3. P. 263–286.
- Jernvall J., Salazar-Ciudad I., 2007. The economy of tinkering mammalian teeth // Novartis Found Symp. V. 284. P. 207–216.
- Jernvall J., Thesleff I., 2000. Reiterative signaling and patterning during mammalian tooth morphogenesis // Mech. Dev. V. 92. P. 19–29.
- Kangas A.T., Evans A.R., Thesleff I., Jernvall J., 2004. Non-independence of mammalian dental characters // Nature. V. 432. P. 211–214.
- Kok O.B., Nel J.A.J., 1992. Diet of the bat-eared fox in the Orange Free State and northern Cape Province // South African J. Wildlife Research V. 22. P. 36–39.
- Kurten B., 1953. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal population // Acta zool. fennica. V. 76. P. 1–122.
- Olson E.C., Miller R.L., 1958. Morphological Integration. Chicago Press. 318 p.
- Pengilly D., 1984. Developmental versus functional explanations for patterns of variability and correlation in the dentitions of foxes // J. Mamm. V. 65. № 1. P. 34–43.
- R, 2008. The R Project for Statistical Computing, version 2.7.0. <http://www.R-project.org/>.
- Rohlf F.J., 1996. TPSdig. Version 1.11. N.Y.: State University at Stony Brook (program).
- Simpson G.G., 1945. The principles of classification and a classification of mammals // Bul. Amer. Museum of Natural History. V. 85. 350 p.
- StatSoft, 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.0. <http://www.statsoft.com>
- Van Valen L., 1962. Growth fields in the dentition of *Peromyscus* // Evolution. V. 16. P. 272–277. – 1964. Nature of the Supernumerary Molars of *Otocyon* // J. Mamm. V. 45. № 2. P. 284–286.
- Wallace J.T., 1968. Analysis of dental variation in wild-caught California house mice // Amer. Midl. Natur. V. 80. P. 360–380.
- Wood A.E., Wood H.E., 1933. The genetic and phylogenetic significance of the presence of a third upper molar in a modern dog // Amer. Midl. Natur. V. 14. P. 36–48.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W., 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Acad. Press. 416 p.

**CORRELATION STRUCTURE OF CHEEK TEETH IN THE BAT-EARED FOX  
(*OTOCYON MEGALOTIS*, CANIDAE)**

**O. G. Nanova**

*Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia*  
*e-mail: nanova@mail.ru*

Correlation between cheek teeth in the bat-eared fox, *Otocyon megalotis* was studied. The strong correlation between not occluded upper and lower premolars was found, as well as between premolars of the same tooth row. The correlation between the upper and lower molars was also turned out to be rather weak. A trend of combination of length and width characters in separate correlation pleiads was observed. The origin of supernumerary molars  $M^3$  and  $M_4$  of *Otocyon* is discussed on the basis of the correlation structure of cheek teeth.